

## Die Muschelkalk-Cephalopoden Kollektion des Naturkundemuseums Erfurt und ihre Bedeutung in der Muschelkalkforschung

SIEGFRIED REIN

### Zusammenfassung

Die Muschelkalk-Cephalopoden-Sammlung des Erfurter Naturkundemuseums verfügt mit 11000 Ceratiten über einen Bestand großer Populations-Aufsammlungen. Sie bilden mit der Biospezies *Ceratites nodosus* nach dem Paradigmenwechsel vom leblosen Einzelobjekt zum biologischen Objekt der Populationsgenetik die Grundlage der vierten Stufe der Ceratitenforschung. Der lückenlos belegte Nachweis der evolutionären Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* von der Immigration in das Muschelkalkmeer bis zu ihrem Aussterben ist zwei Faktoren zu verdanken.

- Außergewöhnlich vorteilhafte geologische/geochemische Bedingungen ermöglichen eine **ausgezeichnete fossile Erhaltung** und Präparation der Ceratiten-Steinkerne.
- Die beispiellos evolutionäre Adaptation an unvorhersehbar wechselnde ökologische Bedingungen garantiert die ungewöhnliche biostratigraphische Überlebenszeit der Biospezies.

Die Evolution der Biospezies verlief trotz wechselnder ökologischer Bedingungen über 5 Millionen Jahre durchgängig dimorph. Die Zeit zwischen Gänheim-Bank und Schellroda-Bank ist der extremste Abschnitt der Ceratiten-Phylogenie. Beim transgressiven Vorrücken der nordwestlichen Palaeotethys in der *gredleri*-Zone kann eine Flutung des Muschelkalkmeeres den für *Ceratites nodosus* tödlich wirkenden Chemismus-Wechsel verursacht haben. Die zeitgleich immigrierten *Parapinacoceras thiemei* und *Gymnites brunzeli* fanden kurzzeitig optimale Lebensbedingungen wo nur wenige Thüringer Refugien das Aussterben der Biospezies *Ceratites nodosus* verhinderten.

Die **beispiellose evolutionäre Adaptation der Biospezies wird am** absoluten Tiefpunkt der Phylogenie der Biospezies sichtbar. In der ersten Progenese-Phase degenerieren Morphologie und Physiologie auf das frühontogenetische Stadium der Immigranten. Die Gehäusemündung endet regressiv und die Wohnkammerindex

Werte entsprechen den Minimal-Werten von Geilsdorf (BRANDT & REIN 2019). Der Phragmokon wird als Teil des Organsystems ein lebensrettendes Organ der Ceratiten. Durch zusätzlichen Septen-Einbau konnte der Aussterbeprozess verhindert werden.

Auch die Biologie und Lebensweise der Biospezies *Ceratites nodosus* ist beispiellos. Mit der Ausbildung großflächiger Unterfangungen der Originalschale wird der Beweis erbracht, dass der Ceratiten-Weichkörper vollständig am Hypostracum haften musste. *Ceratites nodosus* konnte deshalb bei Gefahr seinen Kopffuss nicht in das schützende Gehäuse zurückziehen.

- Der Nachweis der Ganzkörperhaftung des Weichkörpers am Hypostracum ist die wichtigste Erkenntnis der Ceratiten-Weichkörper-Forschung.
- Das Regenerationsvermögen des Weichkörpers nach Verletzungen und Erkrankungen kann erst ohne Originalschale mit Steinkernerhaltung real rekonstruiert und verstanden werden.

*Ceratites nodosus* hatte eine vagil-benthische Lebensweise. Diese Lebensweise bedingt eine für das Leben am Meeresboden angepasste trophische Beziehung. *Ceratites nodosus* lebte in riesengroßen Populationen auf einer unteren Trophiestufe der Nahrungskette des Ökosystems. Die altersmäßige Zusammensetzung der Populationen bedingt eine für Invertebraten einzigartige soziale Lebensweise in Generationen-Gemeinschaften (REIN 2003).

### Abstract

#### The collection of Muschelkalk-Cephalopods of the Naturkundemuseum Erfurt and their importance for research of the Muschelkalk-formation

A collection of 11,000 *Ceratites* cephalopod shells, from the Germanic Triassic Muschelkalk Basin, housed in the Erfurt Natural History Museum, form the basis of the fourth stage of *Ceratites* research. A paradigm shift, from regarding fossils as inanimate objects to biological individuals in a population, turned this huge collec-

tion to a source of well-documented evidence for the evolutionary development of the biospecies *Ceratites nodosus*, from its immigration into the Muschelkalk inland sea until its extinction, thanks to two factors:

- Exceptionally favourable geological / geochemical conditions allowing excellent preservation for preparation of the internal moulds of Ceratite fossils.
- The unusually long biostratigraphic survival of the biospecies, adapting itself in an unprecedented way to unpredictable ecological changes.

These guaranteed the continuous dimorphic evolution of the biospecies over a time span of 5 million years. The interval from the Gänheim-Bank to the Schellroda-Bank is the most dramatic stage in Ceratite phylogeny. The transgression of the northwestern Palaeoethys, that flooded the Muschelkalk Sea during the Early Ladinian gredleri zone, may have caused chemical changes fatal for *Ceratites nodosus*. *Parapinacoceras thiemei* and *Gymnitesbrunzeli* that immigrated at the same time found for a short time optimal living conditions in a few Thuringian refuges, which only delayed the extinction of the biological species *Ceratites nodosus*.

The unprecedented evolutionary adaptation of the biospecies becomes visible during the absolute low point of its phylogeny. In the first phase of progenesis, the morphology and physiology of the immigrants degenerated to early ontogenetic stages. The aperture ends regressively and the living chamber index represents the minimum values from Geilsdorf (BRANDT & REIN 2019). As part of the organ system, the phragmocone becomes essential for survival of *Ceratites*. Installing additional septa could delay the extinction process.

The biology and way of life of the biospecies *Ceratites nodosus* is also unparalleled.

The formation of extensive underpinnings of the original shell demonstrate that the Ceratite soft body had to adhere completely to the hypostracum. Therefore, in cases of danger, *Ceratites nodosus* could not retract its head foot into the protective housing.

- The evidence of the whole body adhesion of the soft body to the hypostracum is the most important finding of Ceratite soft body research.
- The regenerative capacity of the soft body after injuries and illnesses cannot be reconstructed or understood from only the shell and internal mould.

*Ceratites nodosus* had a nektobenthic lifestyle, requiring a trophic relationship adapted for life at the sea floor. *Ceratites nodosus* lived in huge populations at a lower trophic level of the ecosystem's food chain. The age composition of the populations indicates a social way of life in multi-generational communities, unique for invertebrates.

**Key words:** Palaeontology, Muschelkalk, collection, Ceratites, population, phylogenetic

## 1. Einleitung

Mit der aktualistischen Beschreibung der animalischen Entstehung von *Cornua Hammonis* und *Nautilites* des Querfurter Pfarrers David Sigismund BÜTTNER beginnt im Jahre 1710 die Cephalopoden-Forschung der mittleren Trias. Die Fossilien aus dem Raum zwischen Eisenach, Erfurt und Querfurt dokumentiert er als tierische Reste und Zeugnisse der „biblischen Sündflut“.

Angeregt durch die Arbeit von D. S. Büttner suchte auch der Züricher Arzt und Naturforscher C. C. Scheuchzer am Elm bei Wolfenbüttel, in Kukenburg bei Querfurt und dem Kindel bei Eisenach nach diesen fossilen Belegen der Sündflut. Seine Exkursions-Ergebnisse publiziert SCHEUCHZER 1718.

Die darin dokumentierte Abbildung und Beschreibung eines *Cornu Ammonis non spinatum* wird in der Ceratitenforschung noch eine Sonderstellung einnehmen. Der Weimarer Pfarrer Samuel SCHRÖTER ist der Letzte, der in seinen Abhandlungen „von den Nautiliten (1774) und Ammoniten (1776) der Weimarischen Gegend“ die fossilen Cephalopoden noch als Reste der biblischen Sintflut deutet.

Zuvor hatte der Rudolstädter Arzt Georg Christian FÜCHSEL (1761) den Muschelkalk bereits als Begriff einer geologischen Formation beschrieben. Mit seinen Ammoniten und Nautiliten im Muschelkalkmeer beginnt chronologisch eine neue Stufe der Ceratitenforschung. BRUGUIERE (1789/92) ordnet den von SCHEUCHZER (1718) publizierten *Cornu Ammonis non spinatum* als Art *Ammonites nodosa* in die Zoologische Systematik der Mollusken. Den Gattungsbegriff *Ceratites* für die germanischen Ceratiten formte DE HAAN (1825). Mit *Ceratites nodosus* als Typus-Art wird die zweite

Stufe der Ceratitenforschung abgeschlossen. Danach gibt es keine vergleichbare größere Triasfauna dieser Zeit, die so unbekannt geblieben ist wie die Ceratitenfauna des deutschen Oberen Muschelkalks.

Erst 1901 fasste E. Philippi in einer großen Monographie die bis dahin nur bruchstückhaft bekannten Formen der *Ceratites nodosus* beispielhaft zusammen und gliederte sie nomenklatorisch/taxonomisch und biologisch/geologisch begründet in eine Urform (PHILIPPI 1901). RIEDEL (1918) und STOLLEY (1918) erweiterten die Taxonomie im Sinne Philipppis und begründeten die Ceratiten-Biostratigraphie. Ihre Arbeiten können zeitbedingt bis heute noch als Grundlage jeder weiteren Bearbeitung dienen. Völlig konträr zu diesen Pionieren der Ceratitenforschung sah SCHRAMMEN (1928, 1933) in den germanischen Ceratiten eine heterogene Tiergruppe mit mehr als 100 kurzlebigen Arten in 19 Gattungen. Schrammens Nomenklatur und Taxonomie wurde von SPATH (1934) übernommen, 1951 teilweise geändert und bildete 1957 die Grundlage der Ceratiten-Monographie von R. Wenger (WENGER 1957). Die nomenklatorische Zusammensetzung der Ceratiten mit 53 Arten und Unterarten in 4 Untergattungen wurde von KOZUR (1974) und URLICHS & MUNDLOS (1980, 1987, 1990) noch mehrfach geändert. Die Art der Betrachtung der Ceratiten im geologisch/typologischen Sinn bezogen auf die Steinkern-Morphologie als lebloses Einzelobjekt entspricht dem Stand der dritten Stufe der Ceratitenforschung.

Auf der Grundlage biologischer Prozesse gelingt mit einer umfassenden populationsstatistischen Analyse (REIN 2003) der entscheidende **Paradigmenwechsel** in der Ceratitenforschung. 2003 ist das Geburtsjahr der Biospezies *Ceratites nodosus* als evolutionäre Art. Sie wird charakterisiert durch ihren vom allopatrischen Speziationsvorgang (REIN 2019a) lückenlos belegten dimorphen anagenetischen Morphologie-Wandel (REIN 2017a) bis zu ihrem Aussterben (REIN 2007a, b). Der weitere mit **populationsstatistischen Analysen** zielgerichtet geführte Nachweis der Evolution biologischer Merkmale auf der Grundlage biologischer Prozesse ist als Teil der Populationsgenetik Ziel und Inhalt der vierten Stufe der Ceratitenforschung.

## 2. Die Muschelkalk-Cephalopoden-Sammlung des Erfurter Naturkundemuseums

Für ein modernes naturwissenschaftliches Museum ist die Forschung ein wichtiges Standbein. Durch vielseitige Forschungsprojekte und kollektive Mitarbeit selbstloser ehrenamtlicher Helfer des Erfurter Naturkundemuseums konnte auch die Muschelkalk-Cephalopoden-Sammlung ständig erweitert und für neue Erkenntnisse mit Publikationen der Wissenschaft zugänglich gemacht werden.

### Größe der Sammlung

Die Sammlung verfügt z. Zt. über einen Fundus von ca. 11 000 Ceratiten und ca. 500 Nautiliden vorwiegend aus dem Thüringer Oberen Muschelkalk. Die herausragende und entscheidende wissenschaftliche Bedeutung der Kollektion liegt im Bestand großer Populations-Aufsammlungen. Mehr als 6500 Ceratiten sind von Fundstellen der *flexuosus*-Zone bis zur *enodis/posseckeri*-Zone mit Populationsgrößen bis 2500 Individuen. Diese chronologisch/biostratigraphisch abgesicherten Belege bilden nach dem Paradigmenwechsel 2003 vom leblosen geologisch/biologischen Einzelobjekt zum biologischen Objekt der Populationsgenetik die Grundlage der vierten Stufe der Ceratitenforschung.

### Entstehung der Sammlung

Begründer der Sammlung ist **August Possecker**. Sein Sammelgebiet war von 1896 bis 1926 der Raum um Erfurt. Zeitgleich mit PHILIPPI (1901) und RIEDEL (1918) versuchte er die Thüringer Ceratiten in das von Riedel geprägte Phylogenie-Schema einzuordnen. Lediglich bei den Ceratiten aus dem Liegenden der *cycloides*-Bank fand er keinerlei Übereinstimmung (REIN 1996).

**Hans Werner Rothe**, ein Schüler und Vertrauter von A. Possecker, erweiterte bis 1941 mit seinem Sammlungsbestand die Belege aus der *enodis/posseckeri*-Zone Erfurts auf 457 (REIN 1988a). Anlässlich des Todes von A. Possecker benennt er eine dieser dichotom skulpturierten „*robustus*“-Formen mit „*Ceratites posseckeri*“ (ROTHE 1937).

Als freier Mitarbeiter fühlt sich der Autor seit 35 Jahren für die Sammlung verantwortlich. In dieser Zeit veränderte sich die ursprünglich auf Einzelindividuen geprägte Sammlungsstruktur grundsätzlich. In enger Zusammenarbeit mit befreundeten kooperativen Sammlern ent-

stand eine auf Populationsbasis aufgebaute moderne Populations-Kollektion. Sie ist Voraussetzung für das Anspruchsniveau der vierten Stufe der Ceratiten-Forschung. Die Bergung einer Population kann sich über Tage bis Jahre erstrecken, sie verlangt neben Ausdauer biostratigraphisches Verständnis und verdient deshalb eine besondere Würdigung der Sammler.

**Peter Gensel** (Weimar) gelangen mit zwei Populations-Bergungen grundlegende Beiträge zur Ceratiten-Forschung. Unsere 968 Ceratiten umfassende Population aus der *philippii/robustus*-Zone konnte er in der Zeit von 1984–1987 beim Bau eines neuen Klärwerkes in Tiefurt bergen. Weitere 2500 spinose Ceratiten für unsere Sammlung sind das Ergebnis seiner bei Isseroda großflächig angelegten Grabung. Sie ermöglichen die Populationsanalyse für die bedeutsame Publikation REIN 2003.

Ein Glücksfall für die Ceratitenforschung war das 1993 eröffnete Schotterwerk im Oberen Muschelkalk in Troistedt bei Weimar. Den biostratigraphischen Sonderstatus des Fundortes belegen die 287 *Ceratites flexuosus*, die 376 *Ceratites sequens/pulcher* (REIN 2007a) sowie die 850 *Ceratites evolutus* (REIN 2010) horizontiert geborgenen Chronospezies.

**Klaus Ehrhardt** (Stadtilm) war ab 1993 über 12 Jahre an allen Grabungen in Troistedt beteiligt. Von ihm wurden über 800 Nautiliden nach Erfurt transportiert, davon verblieben 500 im Museums-Fundus. Die statistische Bearbeitung der Funde ermöglichte die Publikation REIN 2016. Ein weiterer Fundus-Beitrag ist seine 449 Individuen zählende *robustus/philippii* Population des Fundortes Weimar-Tiefurt.

**Manfred Schulz** (Großenlöder) konnte nach über 10-jähriger gezielter Grabung in einer Fundlage der mittleren *compressus*-Zone in Erkeln 1551 Individuen für unser Museum bergen. Sie ermöglichten die Publikation REIN 2006. Hinzu kommt eine weitere 250 Individuen umfassende „Korrelations-Population“ zur Troistedter *evolutus*-Zone.

**Peter Thieme** (Weimar) war ab 1993 über 12 Jahre an allen Grabungen in Troistedt beteiligt. Von internationaler Bedeutung war der Fund des *Parapinacoceras thiemei* in Ettenhausen bei Eisenach.

**Jörg Amling** (Erfurt) war viele Jahre an den Grabungen in Troistedt beteiligt. Von Bedeutung ist seine Populationsaufsammlung von 150 *enodis/posseckeri*-Individuen der ersten Progenese-Phase in Mühlberg.

**Stefan Weiland** (Jena) war ab 1993 viele Jahre aktiv und erfolgreich an den Grabungen in Troistedt beteiligt.

**Sebastian Brandt** (Kornhochheim) war viele Jahre an den Grabungen in Troistedt beteiligt. Ihm gelangen die Populationsbergungen Gügleben in der *enodis/posseckeri*-Zone (REIN 2018), Bucha und Geilsdorf in der *flexuosus*-Zone (BRANDT & REIN 2019), Ettenhausen (obere *spinus*-Zone) sowie der international bedeutsame Fund des *Sturia brandti* in Geilsdorf südlich von Erfurt. Sebastian Brandt macht sich seit 20 Jahren als ausgezeichneter Präparator, Photograph, Rekonstruktionszeichner und im Gelände mit Profilaufnahmen der Fundorte verdient.

**Kay Uwe Elste** (Weimar) war an der Sicherung der *enodis/posseckeri*-Population in Gügleben und der *flexuosus*-Population in Geilsdorf beteiligt.

**Stefan Wagner** und **Klaus Heisig** (Göttingen) gelang 2017 mit Helfern eine erfolgreiche Grabung für unser Museum mit umfangreichem Fundmaterial aus der *enodis/posseckeri*-Zone bei Eisenach.

**Willy Ockert** (Ilshofen) gehört an dieser Stelle als bestem Muschelkalk-Stratigraphen eine gesonderte Würdigung. Sechs Jahre lang nutzte er seine Freizeit zur Profilaufnahmen in Thüringen. Nach seiner 300 km Anfahrt von Ilshofen befuhren wir gemeinsam von Erfurt alle Thüringer Muschelkalk-Aufschlüsse. Ausgehend von Troistedt ab August 1995 entstand in dieser Zeit mit ca. 150 Profilen die Grundlage der Litho- und Biostratigraphie des Oberen Muschelkalks in Thüringen. Die neuen Leitbänke Döllstedt-Bank, Marolterode-Bank, Arnstadt-Bank und Schellroda-Bank verbessern die lithostratigraphische Gliederung für Thüringen. Mit dem 1998 gelungenen Nachweis der *Tetractinella trigonella* in Troistedt wurde die exakte deutschlandweite biostratigraphische Korrelation ermöglicht. Die auf diese Weise ständig zeitnah aktualisierten Muschelkalk-Profile garantieren den Sammlern die exakte stratigraphische Zuordnung ihrer Funde.

### 3. Methodische Zielstellung der Ceratitenforschung

Die Forschung der als Steinkerne erhaltenen Muschelkalkfossilien erfolgt seit 35 Jahren mit gleicher methodischer Zielstellung. Dem **Ceratitenschema-Modell** liegen wie einem biologischen Objekt Gehäusemesswerte und Gehäuseparameter in drei Ontogeniestufen

zugrunde. Zusätzlich erfolgt eine Datenerfassung des Phragmokons als wichtiges physiologisches Organ mit subjektiven Ontogenie-Parametern.

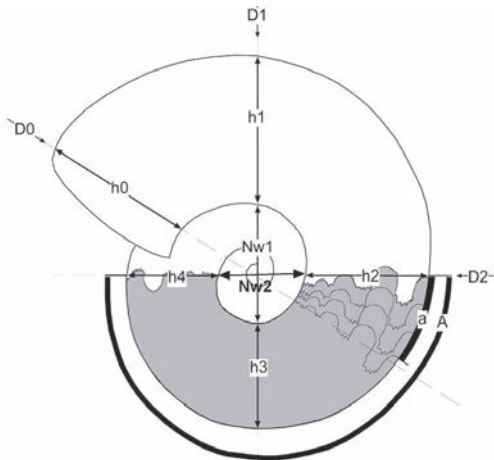


Abb. 1: Messwerte

### Messwerte-Schema

Durchmesser: D0; D1; D2  
 Windungshöhe: h0; h1; h2; h3; h4  
 $h5 = (h2+h2+h3)$   
 $h6 = (h2+h3+h4)$   
 Windungsbreite: b0; b1; b2; b3; b4  
 Nabelweite: N0; N1; N2

a: Abstand vom ersten zum dritten Mediansattel in mm  
 A: Abstand vom ersten Mediansattel über 180° in mm  
 G: Anzahl der Septen auf diesem Abschnitt

### Daraus berechnete Gehäuse-Parameter

Außenspirale:  $As = [D2 / D1]$   
 Innenspirale:  $Is = [Nw1 / D1]$   
 Gehäusequerschnitt:  $Q = [(b / h) * 100]$   
 Scheibenzunahme:  $S = [(h / D) * 100]$   
 Windungszunahme:  $W = [(h3 / h1) * 100]$   
 Wohnkammer-Index:  $WkI = [Q1 / Q2]$

### Ontogenie-Parameter

Septen auf 180° G  
 Drängungs-Index:  $DI = [(a / h5) / 3]$   
 Wachstums-Index:  $WI = [(A / h6) / G]$

### Gehäuseparameter sind phänotypische Merkmale:

Außenspirale ( $As = D2/D1$ ); Innenspirale ( $Is = Nw1/D1$ ); Gehäusequerschnitt ( $Q = [b/h] * 100$ ); Scheibenzunahme ( $S = [h/D] * 100$ ); Windungszunahme ( $W = [h3/h1]*100$ ) und Wohnkammer-Index ( $WkI = Q1/Q2$ ).

### Phragmokonparameter sind ontogenetische Merkmale:

Anzahl der Septen (A), Drängungs-Index (DI) und Wachstums-Index (WI). Mit den Werten „a“, der gemittelten Röhrenhöhe auf diesem finalen Phragmokon-Abschnitt „h5“  $[(h2+h2+h3)/3]$  und der Formel  $(a/h5)/3$  wird der relativierte Anteil eines Septums in der letzten Lebensphase eines Individuums ermittelt. Der Drängungs-Index objektiviert den subjektiven Begriff „sekundäre Lobendrängung“. Mit den Werten „A“, der mittleren Röhrenhöhe auf diesem Phragmokon-Abschnitt „h6“  $(= h2+h3+h4)/3$ , dem Wert „G“ und der Formel  $(A/h6)/G$  erhält man den relativierten Anteil eines Septums des letzten halben Umlaufes.

Die Phragmokon-Parameter ermöglichen Aussagen und Vergleiche zum Verlauf der Ontogenie eines Individuums und die statistischen Mittelwerte aller Individuen einer Population den evolutiven Trend einer Chronospezies. Mit diesen dynamischen Indikatoren wird der Steinkern zu einem fossilen Lebewesen.

Individuell ausgebildete vielseitige **Genotypische Merkmale der Immigranten** werden als phänotypisch sichtbare gruppenspezifische Bildungen erfasst. Sie ermöglichen Rückschlüsse auf Mutations- und Rekombinations-Vorgänge im Genpool.

## 4. Evolutionsbiologie und Populationsgenetik

### 4.1 Die Entstehung der Biospezies *Ceratites nodosus*

In der oberen *trinodosus*-Zone entstanden in der südwestlichen Palaeotethys durch allopatrische Aufspaltung einer unbekanntenen Art der Gattung *Ceratites* de Haan aus dem Raum der Neotethys die Schwesterarten *Ceratites nodosus* und *Ceratites tornquisti* (BRANDT & REIN 2019). Doch erst nach ihrer Immigration in das Muschelkalkmeer wurde *Ceratites nodosus* endgültig territorial und reproduktiv von der Schwesterart isoliert. Von diesem Zeitpunkt an wird es eine im Sinne des biologischen Spezieskonzeptes genetisch eigenständige Art, die Biospezies *Ceratites nodosus* (WILLMANN 1985). *Ceratites nodosus* ist eine im Vergleich mit den bekannten Trias-Ammoniten grundsätzlich verschiede-

dene und fremdartig erscheinende Ammonitenart. Alle Individuen dieser Biospezies sind Bestandteil des Genpools einer unabhängig in einem Binnenmeer evolvierenden Entwicklungslinie. Die Populationsanalyse der Geilsdorfer Chronospezies *Ceratites flexuosus* (BRANDT & REIN 2019) vermittelt eine erste Vorstellung von der Größe des Genpools der Biospezies *Ceratites nodosus*. Bereits beim Vergleich der Individuen der nahe beieinanderliegenden Fundorte Geilsdorf-Troistedt-Bucha wird die morphologisch und genetisch heterogene Zusammensetzung der Populationen sichtbar. Allein die Unterschiede bei der Ausbildung genetisch basierter Merkmale wie Fadenkiel, Lobenlinie und Ventralskulptur (vgl. REIN 2017b) erscheinen bereits hier als ungewöhnlich groß. Sie zeigen als morphologisch sichtbare Merkmale die variierende genetische Variabilität verschiedener Populationen. Sie entsteht ursächlich durch Mutation, Selektion, Reproduktionsgröße oder Gendrift. Diese sichtbar heterogene Zusammensetzung der Populationen der Chronospezies bleibt bis zum genetischen Flaschenhals (bottleneck) erhalten (REIN 2007 b). Erst mit der Bildung nodoser Skulpturelemente an der *robustus/philippii* – *compressus*-Zonengrenze erfolgt eine gewisse Stabilisierung des Genpools. Die Untersuchung der Vererbungsvorgänge (Mikroevolution / Makroevolution) innerhalb der Ceratiten-Chronospezies ist eine zukünftige Aufgabe.

#### 4.2 Fünf Millionen Jahre dimorphe Biospezies *Ceratites nodosus*

Mit Parameterwerten der frühontogenetischen Ausbildung der Nabelweite N/2 der Geilsdorf-Population (BRANDT & REIN 2019) gelang der genetische Nachweis der Divergenz der Morphotypen „e“ und „p“. Diese primär genetisch basierte verschiedene Ausbildung der Innenspirale wird als Merkmal für Geschlechtsdimorphismus gedeutet. Der Zeitpunkt der ungleichmäßigen Verteilung der zwei Morphotypen entspricht der Ontogenie-Stufe N/2 und damit der Trennlinie zwischen Jugend- und Adult-Stadium. Diese Nachweisführung konnte nur mit authentischen Belegen der Morphotypen „e“ und „p“ der Geilsdorfer *flexuosus*-Population geführt werden. Sie bestätigt wiederum eine bereits vom Autor (REIN 1988a) vermutete Vorverlegung der Geschlechtsreife in zwei Progenese-Phasen der *enodis/posseckeri*-Zone. Die genetische Basis dieser bereits

anfangs mit „e“ und „p“ bezeichneten frühontogenetischen Skulptur-Merkmale wird mit den Geilsdorfer Erkenntnissen bestätigt. Sie ermöglichen die Unterscheidung der Dimorphen der Chronospezies über fünf Millionen Jahre von der *flexuosus*-Zone bis zur *semipartitus/meissnerianus*-Zone (Tafel 1). Alle anagenetischen Zeitformen (Chronospezies) der Entwicklungslinie bilden die genetische evolutive Einheit der Biospezies *Ceratites nodosus*.

#### 4.3 Die anagenetische Evolution der Biospezies *Ceratites nodosus*

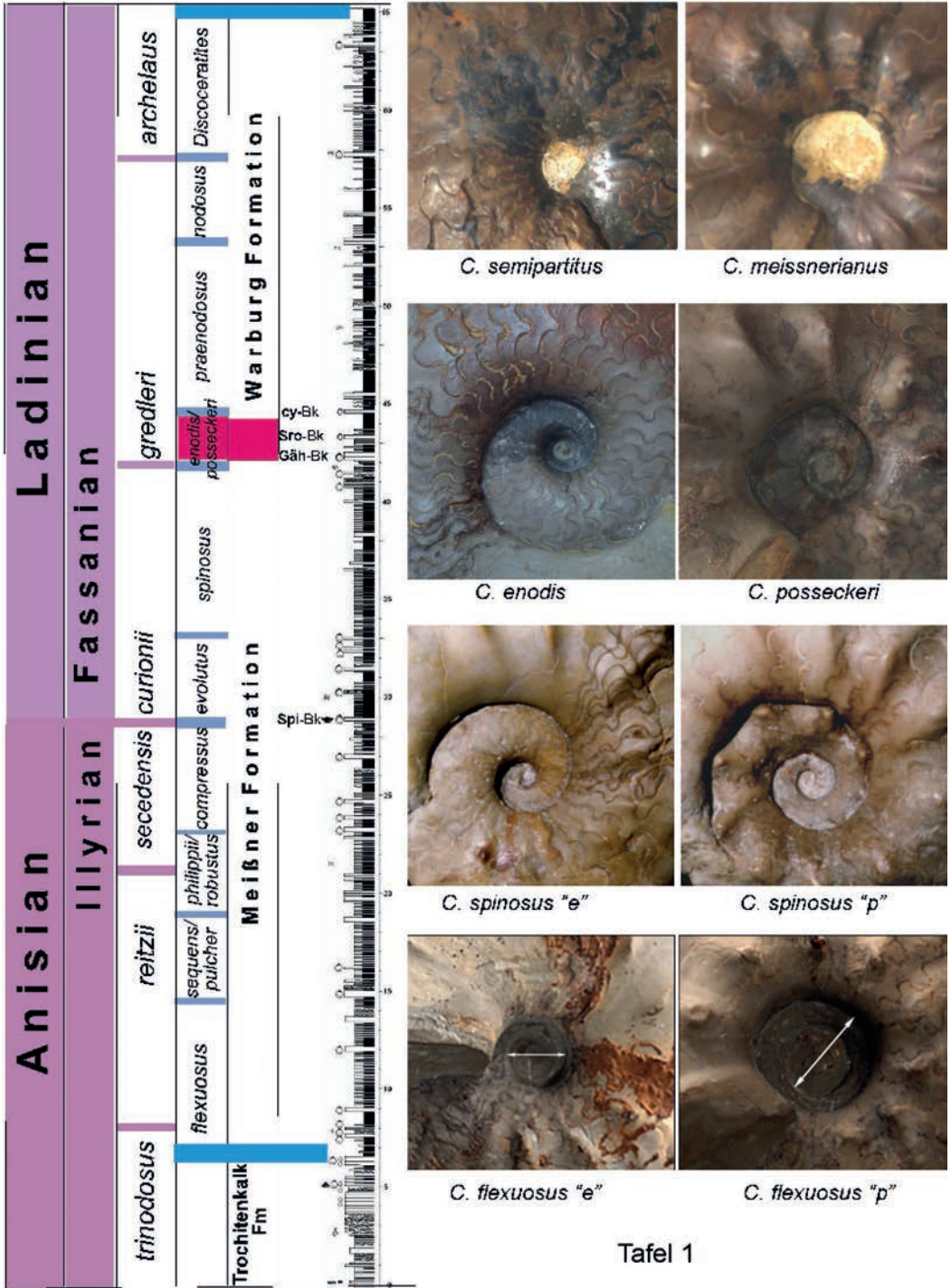
Der lückenlos belegte Nachweis der evolutionären Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* von der Immigration in das Muschelkalkmeer bis zu ihrem Aussterben ist zwei Faktoren zu verdanken.

- Außergewöhnlich vorteilhafte geologische/geochemische Bedingungen ermöglichen eine **ausgezeichnete fossile Erhaltung** und Präparation der Ceratiten-Steinkerne.
- Die **beispiellose evolutionäre Adaptation** an unvorhersehbar wechselnde ökologische Bedingungen garantiert die ungewöhnliche biostratigraphische Überlebenszeit der Biospezies.

Der Fossilbericht in Form von Populationsstatistiken entspricht der Zielstellung des Paradigmenwechsels nach REIN 2003. Zur Analyse standen Messwerte von >6500 Ceratiten der *flexuosus*-Zone bis zur *praenodosus*-Zone und der *semipartitus/meissnerianus*-Zone zur Verfügung. Die Analyse der seltenen Ceratiten der *flexuosus*-Zone (REIN 2007a) beruht lediglich auf horizontalen Funden der zweigeteilten *flexuosus*-Zone Troistedt. Es handelt sich somit lediglich um Biozonen-Durchschnittswerte und keine schichtbezogene zeitgleiche Populationsanalyse. Sie erklärt die Unterschiede der Parameterwerte im Vergleich zur Populationsanalyse Geilsdorf (BRANDT & REIN 2019). Mit der populationsgenetischen Deutung der Vererbungsvorgänge in der Zeitfolge der Dimorphen der Chronospezies beginnt die vierte Stufe der Ceratitenforschung.

**Tafel 1 (Seite 27):** Am Beispiel des Referenzprofils Berlichingen (OCKERT & REIN 1999) wird die biostratigraphische Entwicklung der dimorphen Biospezies *Ceratites nodosus* und ihre Korrelation mit den alpinen Biozonen dargestellt (REIN 2019)

Fünf Millionen Jahre dimorphe Biospezies *Ceratites nodosus*



Tafel 1



# Evolution der Gehäuseparameter

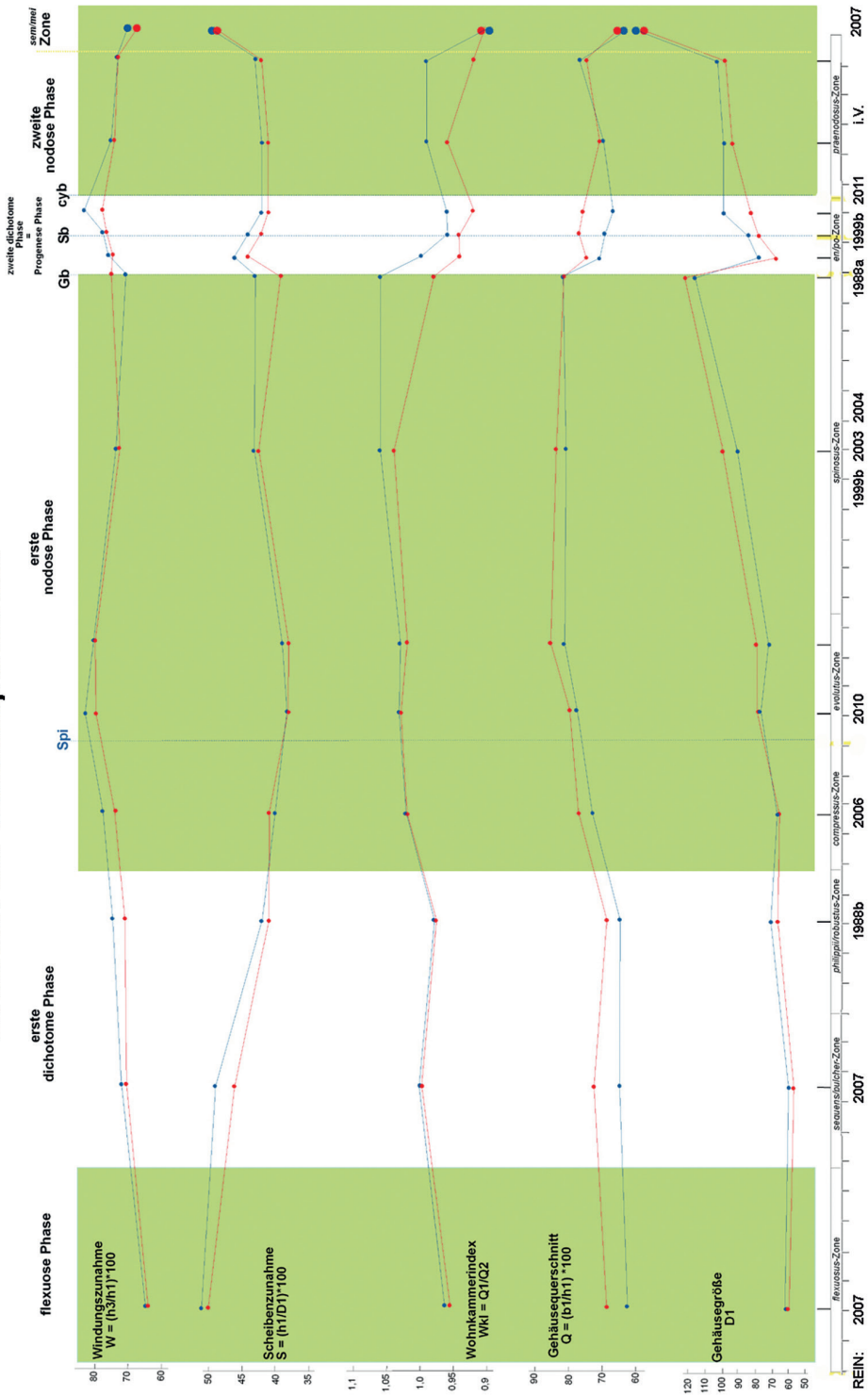


Abb. 3: Evolution der Gehäuseparameter.

Die Evolution der Biospezies verlief trotz wechselnder ökologischer Bedingungen durchgängig dimorph. Massensterbe-Ereignisse (REIN 2000) im Vorfeld der Gänheim-Bank (**Gb**) und die Graphiken des Zeitraums **Gb-cyb** zeigen, dass die Biospezies kurz vor dem Aussterben stand. Gleichzeitig wird in diesem Zeitraum die beispiellose evolutionäre Adaptation der Biospezies sichtbar. Die ersten auffälligen physiologischen Reaktionen sind in der Graphik ausgehend von den Punkten Mitte der *spinusus*-Zone (REIN 2003) gegen Ende der *spinusus*-Zone (REIN 2011) zu erkennen. Die Parameter-Werte zwischen **Gb** und **Sb** stellen jeweils den absoluten Tiefpunkt der Phylogenese der Biospezies dar. Mit der Schellroda-Bank (**Sb**) beginnt ein zweiter Lebensabschnitt der Biospezies der mit den Parameter-Werten der *semipartitus/meissnerianus*-Zone am Schluss der Graphik endet. Drei fehlende Populations-Analysen von der *nodosus*- bis zur *alticella/dorsoplanus*-Zone stehen noch aus.

Der Phragmokon ist der gekammerte Gehäuseteil ectocochlearer Cephalopoden. Er gilt als hydrostatischer Apparat der Ammoniten und spielte bei Beschreibungen der germanischen Ceratiten keine Rolle. Erst mit der Einbeziehung des Septenbaues in die populationsstatistischen Analysen (REIN 1988a) wurde ihre evolutionsbiologische Bedeutung sichtbar. Weichkörper und Phragmokon mit Siphon und Kammerbau gehören zu einem gemeinsamen komplexen Organsystem.

Im Unterschied zum genormten Septeneinbau bei *Nautilus* wird das Ceratiten-Septum von jedem männlichen und weiblichen Individuum individuell eingepasst. Die Anzahl der eingebauten Septen verändert sich ontogenetisch und phylogenetisch bedingt zwischen den Dimorphen stets in gleichem Maße. Das setzt die zentrale Steuerung eines gemeinsamen komplexen Organsystems voraus. Phylogenetisch liegt die Morphe „e“ beim Septeneinbau durchgehend deutlich über der Morphe „p“. In der ontogenetischen Entwicklung der Dimorphen unterscheiden sie sich sowohl beim **Drängungs- und Wachstumsindex** grundlegend. Diese divergierenden Werte entsprechen jeweils der unterschiedlichen biologischen Funktion eines weiblichen oder männlichen Protoconchs. Im Populationsverband der Chronospezies bleibt dieses strategische Verhalten unverändert bis zur *semipartitus/meissnerianus*-Zone. Es ist vergleichbar mit der unterschiedlichen Lebens-

weise männlicher und weiblicher Organismen rezenter Spezies. In kritischen Lebenssituationen kann diese Verhaltensweise das Überleben garantieren.

Ein derartiges Krisenszenario vermittelt die Graphik mit dem Einbau der Septen im ersten und zweiten Progenesestadium. Im gesamten Evolutionszeitraum der Biospezies wurden nie wieder so viele Septen im männlichen und weiblichen Protoconch eingebaut.

**Die Biospezies *Ceratites nodosus* verdankt dieser Verhaltensweise die Erhaltung ihrer Art.**

Der verhinderte Aussterbeprozess durch den zusätzlichen Septenbau macht die Rolle des Ceratiten-Phragmokons als multiples Organ des Organsystems der Ceratiten sichtbar (dargestellt in Abb. 2 und 3).

Seit der gemeinsamen Immigration der Biospezies *Ceratites nodosus* mit *Sephardonutilus tridorsatus* erscheint das Muschelkalkmeer ökologisch bis zur *compressus*-Zone wie ein Teil der Sephardischen Faunenprovinz. Die Entwicklung der Parameterwerte in dieser Zeit spiegeln die physiologische Anpassung an den neu besiedelten Lebensraum wider. Dabei wird ein Trendwechsel am Übergang von der dichotomen zur nodosen Phase sichtbar. Mit Ausnahme der Windungszunahme und der Innenspirale, beide Werte wachsen kontinuierlich an, ist ein physiologischer Trendwechsel auch beim Gehäusebau am Übergang von der dichotomen zur nodosen Phase nachzuweisen.

An der Spiriferina-Bank kommt es tektonisch bedingt zu einer Flutung der südalpinen Palaeotethys in das Muschelkalkbecken. Ein veränderter Chemismus des Ökosystems im Muschelkalk ist die Folge.

Er schafft kurzzeitig optimale Lebensbedingungen für *Punctospirella fragilis*. Zeitgleich immigrierten aus der südalpinen *curioni*-Zone *Flexoptychites angustoumbilicatus* und *Protrachiceras recubariense*.

Offensichtlich entstanden vom Chemismuswechsel angeregt gemeinsame optimale Lebensbedingungen für alpine und Muschelkalk-Cephalopoden. Die Ceratiten-Populationen werden zahlenmäßig immer größer und das Niveau der Gehäuseparameter der Chronospezies *C. spinosus* stabilisiert sich (REIN 2003).

Im Vorfeld der Gänheim-Bank verändert sich jedoch die Situation überraschend grundlegend. Die Chronospezies *C. spinosus* reagiert anfangs mit der

vom Gehäusebau von *C. flexuosus* bekannten genetischen Doppelstrategie (BRANDT & REIN 2019). Die Geschlechtsreife der Individuen wird verzögert oder vorgezogen. Es kommt zu Riesen oder Zwergwuchs. Massensterbe-Events von *Ceratites nodosus* an der Gänheim-Bank (REIN 2003b) und das Aussterben des sephardischen Nautiliden *Sephardonutilus tridorsatus* sind die Folge.

**Die Zeit zwischen Gänheim-Bank und Schellroda-Bank ist der extremste Abschnitt der Ceratiten-Phylognese. Nur wenige Thüringer Refugien verhindern das Aussterben der Biospezies. In der ersten Progenese-Phase verändert sich das Gehäuse degenerativ auf das frühontogenetische Stadium der immigrierten *C. flexuosus*. Die Gehäusemündung endet regressiv und die Wohnkammerindex Werte entsprechen den Minimal-Werten der flexuosen Morphen von Geilsdorf (BRANDT & REIN 2019). Ab der Schellroda-Bank vergrößert sich lediglich die Gehäusegröße wieder. Die Form der Gehäusemündung bleibt bei unveränderten Wohnkammerindexwerten weiterhin regressiv.**

Wie ist dieser extreme Wandel des Ökosystems zu erklären? Von Bedeutung ist, dass die Individuen anfangs versuchten auf verändernde Umweltbedingungen physiologisch zu reagieren. Die Reaktion endet stufenweise gesteigert mit dem Tod. *Parapinacoceras thiemei* und *Gymnites brunzeli* immigrierten etwa zeitgleich aus dem nordöstlichen austroalpinen Faunenraum der Palaeotethys in den Thüringer Teil des Muschelkalkmeeres. Mit der Transgression der südwestlichen Palaeotethys in das Muschelkalkmeer wird die Ursache des Ceratitensterbens verständlich. Ein für Ceratiten offensichtlich toxisch wirkender Chemismus-Anteil des Palaeotethys-Wassers vergrößerte sich allmählich bis zur Toleranzgrenze an der Basis der *enodis/posseckeri*-Zone. Die stufenweise physiologischen Anpassungsversuche der Ceratiten werden damit verständlich. Das Obere Muschelkalkbecken wird von der oberen *spinusosus*-Zone bis zur Schellroda-Bank kurzzeitig ein Randmeer der Palaeotethys. Für die Immigranten ein zeitweise optimaler Lebensraum, für die Biospezies *Ceratites nodosus* der extremste Abschnitt ihrer Phylognese.

Ab der *cycloides*-Bank beginnt die *praenodosus*-Zone und mit ihr die zweite nodose-Phase. Die variablen Morphen gleichen anfangs den anagenetischen For-

men von der *compressus*- bis zur *spinusosus*-Zone (REIN 1988a). Die weiteren Details der Phylognese bis zur *semipartitus/meissnerianus*-Zone müssen noch mit Populations-Analysen geklärt werden.

#### 4. 4 *Ammonites nodosa* Bruguiere, 1789 als Typusart zu *Ceratites* de Haan, 1825

In der Sammlung des Paläontologischen Instituts und Museum der Universität Zürich wurde 1985 das von SCHEUCHZER (1718) als *Cornu Ammonis non spinatum* beschriebene Original wiedergefunden. Von BRUGUIERE (1789) als Art *Ammonites nodosa* in die Zoologische Systematik der Mollusken aufgenommen, wird sie die Typusart zur Gattung *Ceratites* de Haan, 1825. Der Wiederfund ist von historischer Bedeutung. RIEBER & TOZER (1986) schlugen deshalb vor, dieses Belegstück als Lectotyp für *Ammonites nodosa* zu nehmen.

Gegen diesen Vorschlag argumentierten URLICHS & MUNDLOS (1987). Da das Original von Scheuchzer ein *Ceratites robustus* ist, befürchteten die Autoren aus ihrer typologischer Sicht, dass ein *Ceratites (Doloceratites) robustus robustus* als Typusart des *Ceratites (Ceratites) nodosus* „die Stabilität und Universalität der Nomenklatur erheblich erschüttern“ würde (URLICHS & MUNDLOS 1987). Auch wären die Folgen für die Zonengliederung und die praktische Kartierung ebenfalls erheblich. Sie plädierten für eine Typusart *Ceratites nodosus* Schlotheim, 1820. Schlotheim fasst jedoch unter dem Begriff *Ceratites nodosus* ein Artengemisch



**Abb. 4:** *Ammonites nodosa* Bruguiere, 1789. Abguss des Originals von SCHEUCHZER (1718) aus dem Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich (PIMUZ), no. L/1651.

von 46 meist Thüringer Exemplaren zusammen. Als Typ bildet er einen *Ceratites spinosus* ab. Trotzdem blieb bis PHILIPPI (1901) *Ceratites nodosus* der Sammelname für alle germanischen Ceratiten.

In Schlotheims einziger abgebildeter Figur, ein *Ceratites spinosus* (SCHLOTHEIM 1823, Taf. XXXI, Abb. 1 a/b), sieht PHILIPPI (1901) die Typusart des *Ceratites nodosus*. Leider war dieses Originalstück aus den mittleren Ceratitenschichten Thüringens verloren gegangen. Als Ersatz für den Verlust des *Ceratites spinosus* beschreibt PHILIPPI (1901, S. 69 und Taf. XVI) fälschlich die „in seinen Dimensionen, der Sculptur etc. sehr ähnliche“ Morphe eines *Ceratites nodosus* aus den oberen Ceratitenschichten des Unter-Elsass. Allein dieser Fakt hätte die Diskussion um einen Lectotypus für *C. nodosus* Brugiere oder *C. nodosus* Schlotheim beenden können.

URLICHS & MUNDLOS (1987) suchten weiterhin aus 39 von ursprünglich 46 Syntypen der Schlotheim-Sammlung im Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität Berlin ein Belegstück für einen Lectotyp zu *Ammonites nodosus* Schlotheim, 1820. Aus 5 Untergattungen mit 15 Arten und Unterarten dieser Sammlung wird zu *Ceratites (Ceratites) nodosus* (Schlotheim) wiederum kein *C. spinosus* sondern gezielt ein *C. nodosus* aus Weimar ausgewählt und als Lectotypus vorgeschlagen.

Beide Lectotypus-Vorschläge bedürfen immer noch der Genehmigung der Internationalen Kommission für Zoologische Nomenklatur. Nach dem Beweis einer evolutionären Biospezies *Ceratites nodosus* erweist sich der von RIEBER & TOZER (1986) vorgeschlagene Scheuchzer-Fund eines *C. robustus* als Lectotyp des *Ammonites nodosa* für *Ceratites nodosus* als einzig richtige Wahl.

*Ceratites nodosus* ist als Biospezies morphologisch nicht definiert. Die Chronospezies *Ceratites robustus* ist eine Zeitform in der evolutionären Reihe der Biospezies *Ceratites nodosus* und damit ein wichtiger biostratigraphischer Marker.

## 5. Die Biologie des Ceratitentieres

### 5.1 Ganzkörperhaftung des Weichkörpers am Hypostracum

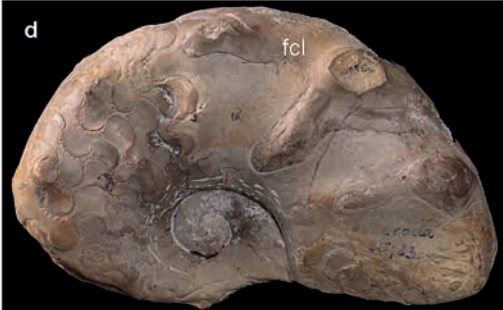
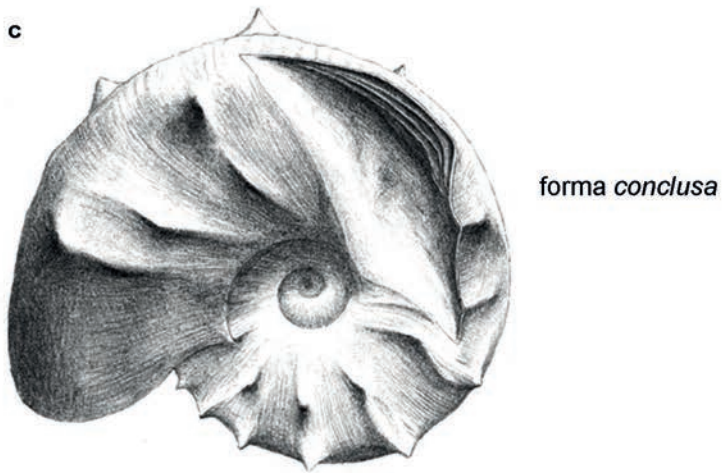
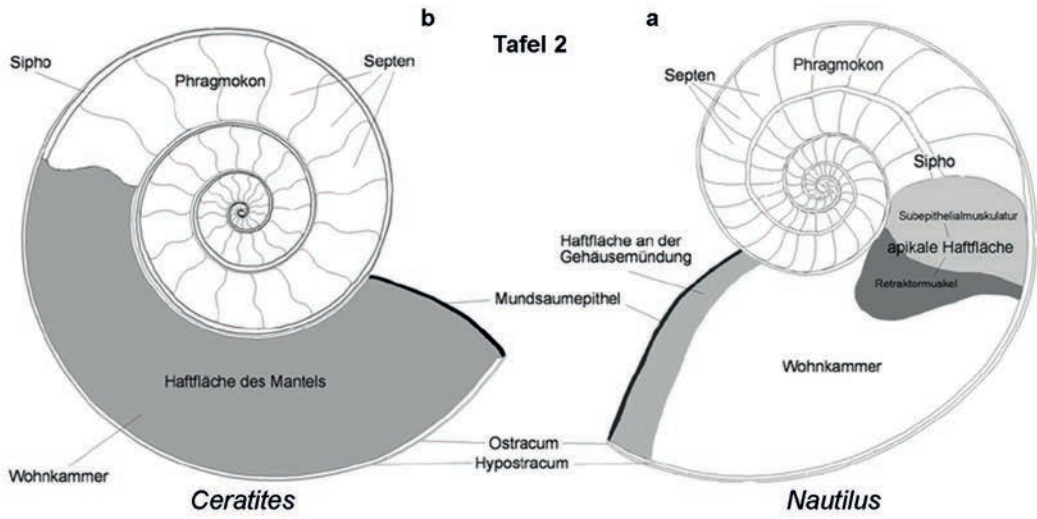
In der Regel wird die Morphologie der Ammoniten als Hilfsmittel der Geologen für biostratigraphische Marker benutzt. Lediglich vereinzelt wurden Gehäuse-Anomalien als Besonderheit publiziert. Sie sind für geologi-

sche/stratigraphische Fragestellungen uninteressant. Es ist ein Verdienst von H. Keupp mit seinen Arbeiten die pathologisch/biologische Seite der Ammoniten bekannt gemacht zu haben. Keupps Referenz-Vergleichs-Muster basiert auf der biologischen Organisation des schwimmenden rezenten *Nautilus*. Die Systematisierung regenerierter Verletzungen der Ammoniten (KEUPP 2011, 2016) nach diesem Muster bildet die Grundlage für das Verständnis ihrer biologischen Verhaltensweise. Seine Publikationen waren Anregung und Vorlage zugleich auch die germanischen Ceratiten von ihrer biologischen Seite zu bearbeiten.

Dafür stehen in der Museums-Sammlung 2200 Ceratiten mit anomalen Bildungen zur Verfügung.

**Der immense Vorteil der Ceratiten gegenüber fossiler schalentragender Ammoniten ist ihre Steinkern-Erhaltung.** Steinkerne sind Abgüsse unmittelbarer Formungen des einstigen Weichkörpers direkt unter der Original-Schale. Umfangreiche Untersuchungen bilden die Grundlage für die Versuche zur Rekonstruktion der Anatomie und Physiologie des Ceratiten-Organismus. Erste Analysen von verheilten Verletzungen auf Ceratiten-Steinkernen ergaben schnell konträre Erkenntnisse zum publizierten Schalenbau der fossilen schalentragenden Ammoniten. Entscheidend für das Verständnis der Gehäuse-Reparatur-Prozesse ist die Berücksichtigung des Faktes, dass nur ein Abschnitt des direkt am Hypostracum haftenden Weichkörpers Schalenmaterial bilden kann (Taf. 2). Bei *Nautilus* haftet das Weichkörper-Epithel nur mit der Subepithelial-Muskulatur und dem Retraktormuskel an der apikalen Haftfläche sowie an einem schmalen Streifen am Mundrand. Nur das Mundsaum-Epithel und der apikale Mantel-Epithel können Schalenmaterial ausscheiden. Vom frei dazwischen kontaktlos hängenden Weichkörper des *Nautilus* kann nach einer Schalen-Verletzung kein Schalenmaterial gebildet werden (Taf. 2a)). Diese Positionierung des Weichkörpers ermöglicht allerdings bei Gefahr das Zurückziehen des Kopffusses in das schützende Gehäuse.

Auf traumatisch/pathologisch veränderten Steinkernen von *Ceratites nodosus* können deutlich großflächige schalenförmige Unterfangungen der einstigen Original-Schale ausgebildet sein (Taf. 2 d/e). Diese mit forma *conclusa* (REIN 1989) bezeichneten Sekundärschalen sind Reparaturbildungen die zu einem hohen



**Tafel 2:** Der Nachweis der Ganzkörperhaftung des Weichkörpers am Hypostracum ist die wichtigste Erkenntnis der Ceratiten-Weichkörper-Forschung. Mit dem Einbau von Sekundärschalen (*forma conclusa* = fcl) unter die Originalschale verlieren 60 % des Weichkörpers den Kontakt zum Hypostracum. *Ceratites spinosus*, NME 85:025, Isseroda.

Prozentsatz aus Conchiolin bestehen. Solche Conchiolin-Lamellen können am Sekundärschalenrand in diagenetisch veränderte Conellen-Bildungen übergehen (Abb. 7). Im Schliffbild erscheinen Sekundär-Schalen als verschiedenartig geformte Conchiolin-Lamellen (Abb. 11 a, b). Der Nachweis einer derartigen Unterfangung der Originalschale ist nur auf Steinkernen oder im Anschliff möglich. Diese flächige Sekundärschale konnte nur von einer Weichkörper-Oberfläche als schalenbildendes Epithel im gesamten Wohnkammerbereich ausgeschieden worden sein (Abb. 8, 9). Die beim Wachstum neu gebildeten Septen werden vom apikalen Mantel von innen an die Sekundärschale gekittet. Der dabei zwischen der Unterfangung und der Originalschale bestehende postmortal sedimentgefüllte Hohlraum verhindert, dass auf dem späteren Steinkern die beim Septeneinbau darunter entstandene Lobenlinie nicht sichtbar wird (Abb. 8, 9, 10).

Alle Sekundärschalen-Bildungen und ihre physiologischen Folgen sind auf fossilen Ammoniten mit Schalenhaltung nicht sichtbar!

Mit der Ausbildung großflächiger Unterfangungen der Originalschale wird der Beweis erbracht, dass der Ceratiten-Weichkörper vollständig am Hypostracum haften musste.

- *Ceratites nodosus* konnte deshalb bei Gefahr seinen Kopffuss nicht in das schützende Gehäuse zurückziehen.
- Im Unterschied zum rezenten Nautilus besitzt *Ceratites* deshalb keinen Retraktormuskel.

Deshalb unterscheidet sich die Anatomie und Physiologie des Ceratiten-Weichkörpers grundsätzlich von dem der rezenten Nautiliden (Taf. 2 a, b)). Die Kenntnis dieser grundlegenden Funktion und Bauweise des Ceratiten-Weichkörpers ist Voraussetzung für das Verständnis der fremdartig erscheinenden biologischen Organisation des Ceratiten-Organismus. Verschiedene Fall-Beispiele vermitteln ein Bild von der ungewöhnlich großen und variablen Regenerationsfähigkeit. Ursache und Verlauf aller traumatisch und pathologisch verursachten Gehäuse-Anomalien lassen sich damit ontogenetisch zeitlich exakt rekonstruieren.

Der Nachweis der Ganzkörperhaftung des Weichkörpers am Hypostracum ist die wichtigste Erkenntnis der Ceratiten-Weichkörper-Forschung!

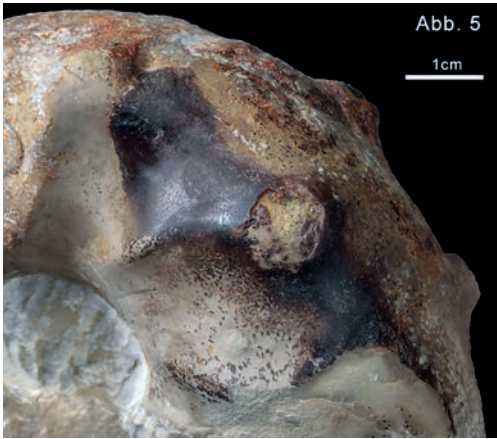
## 5.2 Die Bildung traumatisch und pathologisch verursachter Gehäuse-Anomalien

Jedes Fossil dokumentiert den Zustand des ontogenetischen Augenblicks seines Todes. Die Verfolgung ontogenetischer Entwicklungsstufen vom Verletzungs-Zeitpunkt bis zu seiner Fossilisation ermöglicht die visuelle Darstellung des Regenerationsprozesses in dieser Zeit. Sie sind physiologische Belege der biologischen Organisation des Ceratiten-Organismus.

### Entstehung einer forma *conclusa* Rein, 1989

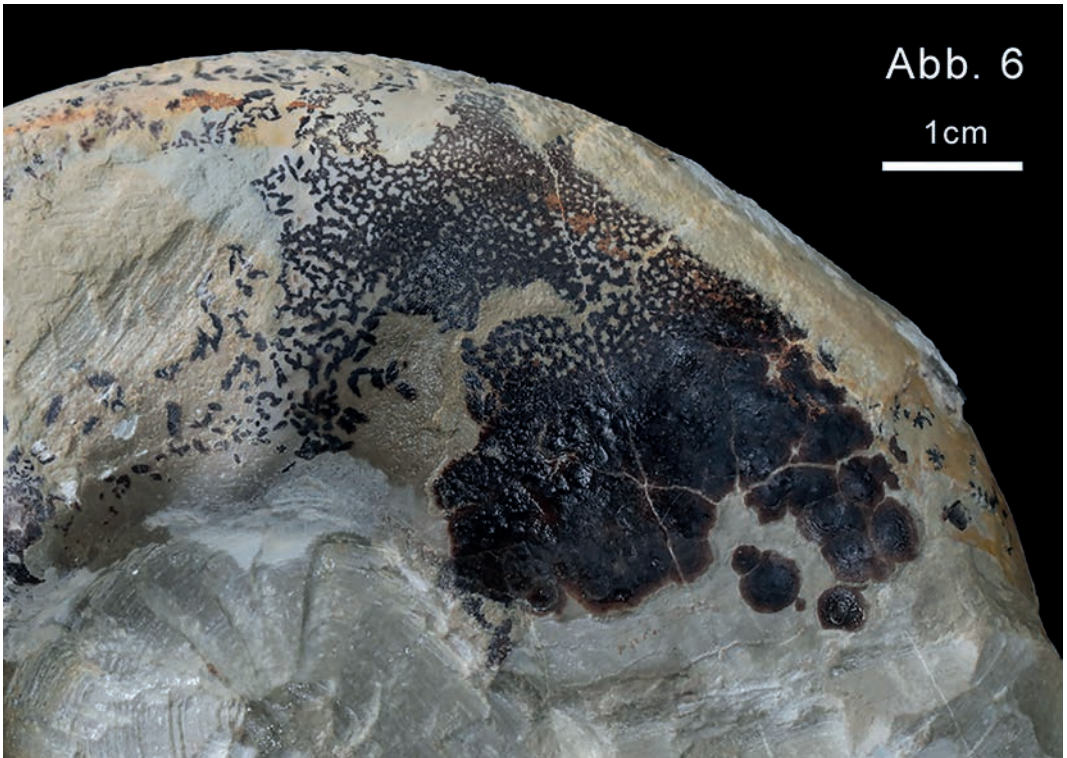
Die Entstehung einer forma *conclusa* geht auf den Angriff eines Fressfeindes auf den ungeschützten Kopffuß zurück. Die Weichkörperhaftung am Hypostracum verhindert das Zurückziehen des Kopffußes. Das Verletzungsbild forma *conclusa* gehört zu den häufigen Gehäuseanomalien der Biospezies *Ceratites nodosus*. Beim Versuch des Beutegreifers den Weichkörper aus dem Gehäuse zu ziehen wirken Zugkräfte auf das am Hypostracum haftende Epithel. Am stärksten betrifft es in der Regel den im inneren ventralen Hypostracum haftenden Weichkörper. Nicht immer gelingt kräftemäßig im Gegenzug die vollständige Gewebe-Haftung. Nach jeder kurzzeitigen Ablösung des Weichkörpers vom Hypostracum entsteht mit dem Einbau einer Sekundärschale ein unterschiedlich großer Hohlraum zur Originalschale (Taf. 2 c). Somit entspricht jede eingebaute Sekundärschale dem erfolglosen Angriff eines Beutegreifers. Bei der Unterfangung der auf Taf. 2, d, e abgebildeten Chronospezies *C. spinosus* handelt es sich um beidseitig über die Ventralseite ziehende großflächige Ablösungen des Weichkörpers von der Originalschale. Die Größe des unter der Originalschale zur Unterfangung entstandenen Hohlraumes ist von außen nicht einzuschätzen (Taf. 2 c). Auch die zeitliche Dauer der Behinderung kann in diesem Falle nicht ermittelt werden. Der normale Septenbau deutet jedoch an, dass die physiologische Beeinträchtigung offensichtlich gering war.

Bei jeder Lösung des Weichkörpers vom Hypostracum wird das Weichkörperepithel unterschiedlich gereizt. Abhängig von der Reizstärke wird die conellenbildende Substanz der Sekundärschale abgeschieden. Sie kann direkt am Hypostracum haften. Diese dunkle Schicht unter der Originalschale entspricht der Sekundärschale. Sie besteht aus der conellenbildenden Substanz, einem



**Abb. 5:** *Ceratites spinosus*, NME 94;465, Isseroda. Diese dunkle Schicht unter der Originalschale entspricht der Sekundärschale. Sie besteht aus der conellenbildenden Substanz, einem Laminat aus Conchiolin und ?Aragonit. Die Sekundärschale des Weichkörperepithels unterscheidet sich damit grundsätzlich von der vom Mundsaumepithel gebildeten Originalschale aus Periostracum und Hypostracum. Bei der direkten Haftung einer Sekundärschale am Hypostracum kann die Oberfläche noch glatt von der ursprünglich direkt anliegenden aufgelösten Schaleninnenwand ausgebildet sein.

**Abb. 6 (unten):** *Ceratites robustus*, NME 14;001, Troistedt. Bei jeder Lösung des Weichkörpers vom Hypostracum wird das Weichkörperepithel unterschiedlich gereizt. Abhängig von der Reizstärke wird die conellenbildende Substanz der Sekundärschale abgeschieden. Sie kann direkt am Hypostracum haften. Diese dunkle Schicht unter der Originalschale entspricht der Sekundärschale. Abhängig von der Stärke der conellenbildenden Substanz kann sie an den Sekundärschalen-Rändern in erosiv gebildete Flachconellen übergehen.



Laminat aus Conchiolin und ?Aragonit. Die Sekundärschale des Weichkörperepithels unterscheidet sich damit grundsätzlich von der vom Mundsaumepithel gebildeten Originalschale aus Periostracum und Hypostracum. Bei der direkten Haftung einer Sekundärschale am Hypostracum ist die Oberfläche noch glatt von der direkt

anliegenden Schaleninnenwand (Abb. 5, 6). Abhängig von der Stärke der conellenbildende Substanz kann sie an den Sekundärschalen-Rändern in erosiv gebildete Flachconellen übergehen. Gleiches erfolgt beim Übergang der mikritüberdeckten Sekundärschale aus dem Steinkern an die Steinkernoberfläche (Abb. 7).

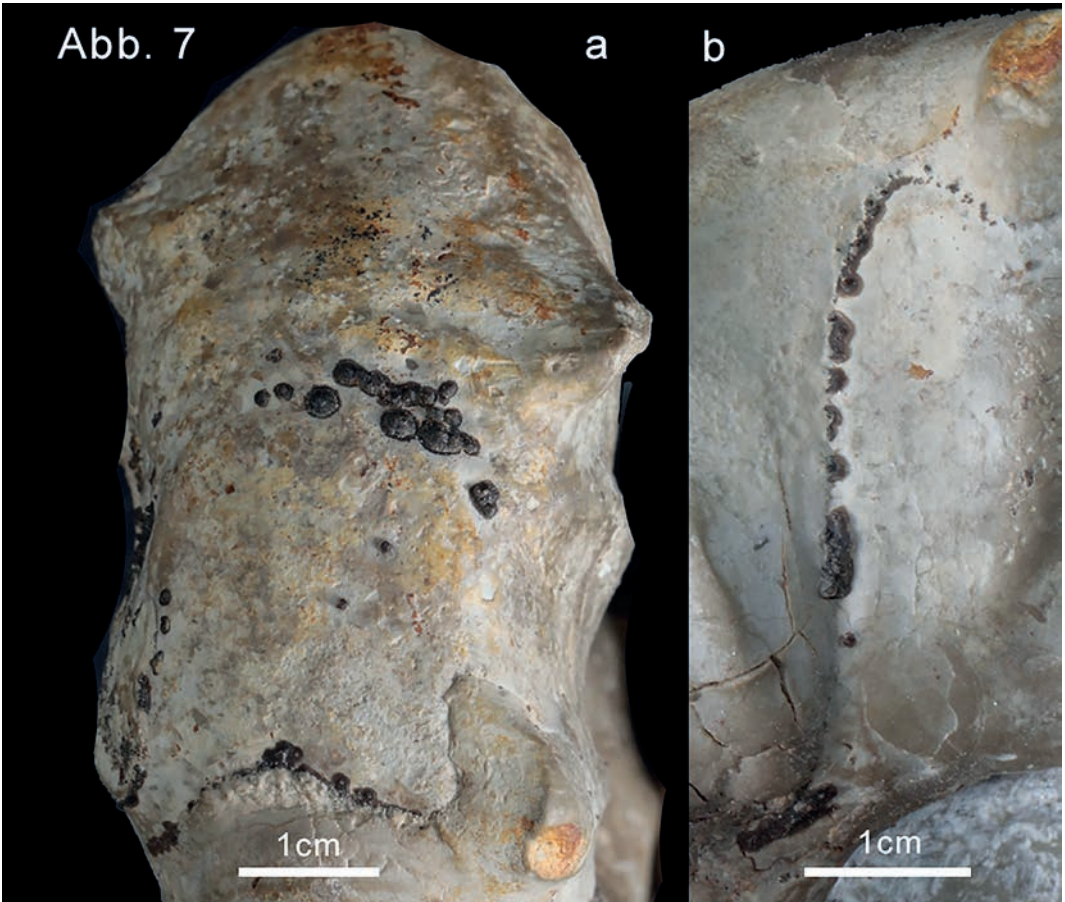


Abb. 7: *Ceratites spinosus*, NME 95:03, Isseroda. Auf Steinkernen kann beim Übergang der mikritüberdeckten Sekundärschale die conellenbildende Substanz in diagenetisch erosiv gebildete Flachconellen übergehen.

Ein anderes forma *conclusa* Bild entsteht, wenn durch einen Prädator Zugkräfte auf den apikalen Weichkörper und den apikalen Mantel wirken. Die Zugkräfte auf den ventralen, lateralen oder umbilikalen apikalen Weichkörper wirken tangential jedoch die auf den am Septum haftenden apikalen Mantel direkt senkrecht. Die tangentialen Zugkräfte bewirken mit dem Lösen des Weichkörper-Epithels vom Hypostracum die Bildung einer Sekundärschale. Die gewaltsame Lösung der Epithel-Haftung des apikalen Mantels vom Septum bewirkt eine Verletzung des Weichkörpers.

Nach dem Verlust der Epithelhaftung entsteht mit der Bildung einer Sekundärschale eine forma *conclusa*. Der traumatische Haftungsverlust des Mantelepithels von der Septalfläche bewirkt eine pathologische Ver-

änderung der Suture (Abb. 8, 9). Auf dem Phragmokon ist der

- Verletzungszeitpunkt
- die Fläche der Unterfangung mit der nicht sichtbaren Suture
- der Grad der Weichkörper-Verletzung des apikalen Mantels und
- die Regenerationsdauer exakt dokumentiert.

Die Anzahl der nach dem Verletzungszeitpunkt eingebauten pathologischen Septen vermittelt ein Bild von der physiologischen Toleranz des Ceratiten-Organismus.

Jede Ausbildung einer forma *conclusa* verkleinert den Raum für den Weichkörper in der Wohnkammer. Die Größe des Raumverlustes bleibt in der Regel unbe-

Abb. 8



**Abb. 8:** *Ceratites robustus*, NME 94;004, Tiefurt. Die Zugkräfte auf den ventralen, lateralen oder umbilikalischen apikalen Weichkörper wirken tangential. Zugkräfte auf den am Septum haftenden apikalen Mantel wirken direkt. Die tangentialen Zugkräfte bewirken mit dem Lösen des Weichkörper-Epithels vom Hypostracum die Bildung einer Sekundärschale. Die gewaltsame Lösung der Epithel-Haftung des apikalen Mantels vom Septum bewirkt eine

kannt. Er kann im Extremfall (Abb. 10) bei 20 % liegen (Abb. 10). Entscheidend bei dieser Toleranzgrenze ist die ungewöhnlich erscheinende Überlebenszeit des Individuums. Vom Zeitpunkt der Sekundärschalenbildung am iterativen apikalen Mantel und apikalen Weichkörper wurden 13 Septen in eine deformierte Gehäuseröhre eingebaut. Dabei zeigt die finale Sutura keine traumatische Veränderung. Sowohl das apikale Mantelgewebe und der Siphon blieben unverletzt. Dieses extreme Regenerationsverhalten bestätigt physiologisch die beispiellose evolutionäre Adaptation der Biospezies *Ceratites nodosus* am Beispiel einer Chronospezies *Ceratites enodis*.

Der Nachweis der Existenz von Sekundärschalen auf Steinkernen der Ceratiten ist ein Basisbefund der Ceratitenforschung. Ihre variable Ausbildung auf den Steinkernoberflächen liefert ontogenetische Zeitfolgen spezifischer Regenerations-Systeme. Eine weitere reale Vorstellung des ungewöhnlich vielfältigen physiologischen Anpassungs-Verhaltens erhält man erst

nach der Betrachtung der Schliffbilder. Der Blick nach Innen vermittelt ein weiteres von außen unvorstellbares Bild der physiologischen Reaktionen nach dem Einbau pathologischer Sekundärschalen (Abb. 11 a, b). Die entstehenden palliativen Zustände beim gestörten physiologischen Zusammenwirken zwischen pathologischer Sekundärschale, apikalem Mantel und Siphon ist ein eigenes Forschungsthema für interessierte Physiologen (REIN 2017a, b). Die palliativ am Übergang vom Phragmokon zur Wohnkammer abnorm ausgeschiedenen Conchiolin-Mengen führen in der Regel zum Tod des Individuums. HUCHETTE et al (2006) beschreiben dieses gleiche Verhaltensmuster nach einer Infektion mit Krankheitserregern bei rezenten australischen Mollusken.

Postmortal entstehen diagenetisch verändert aus den Conchiolin-Bildungen auf der Steinkernoberfläche Kompakt-Conellen-Pflaster (Abb. 12 a, b c). Wenige überleben mit der kurativen Bildung organischer Conchiolin-Septen oder organischer Lamellen (REIN 1995, 2004, 2017a, b).



Abb. 9

**Abb. 9:** *Ceratites robustus*, NME 87: 956, Tiefurt. Nach dem lokalen Verlust der Epithelhaftung vom umbilikal- bis lateral Bereich entsteht eine gegliederte forma *conclusa*. Der traumatische Haftungsverlust des Mantlelepipithels von der Septalfäche bewirkt eine pathologische Veränderung der Suture über zwei Septen. Auf dem Phragmokon ist der Verletzungszeitpunkt, die Regenerationsdauer, die Fläche der Unterfangung mit der nicht sichtbaren Suture und der Grad der Weichkörper-Verletzung des apikalen Mantels exakt dokumentiert.

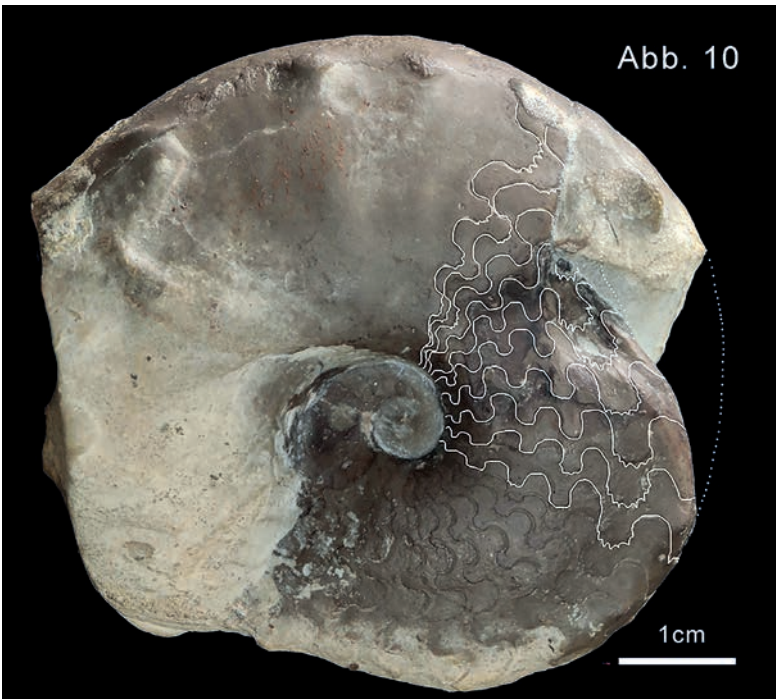


Abb. 10

**Abb. 10:** *Ceratites enodis*, BR 18:061, Mühlberg. Wie bei jeder Ausbildung einer forma *conclusa* verringert sich der Raum für den Weichkörper in der Wohnkammer. Ursprünglich war dieser Raum mikritverfüllt. Die Größe des Raumverlustes könnte hier bei geschätzten 20% liegen. Entscheidend bei dieser Toleranzgrenze ist die ungewöhnlich erscheinende Überlebenszeit des Individuums. Vom Zeitpunkt der Sekundärchalenbildung am iterativen apikalen Mantel und apikalen Weichkörper wurden 9 Septen in eine deformierte Gehäuseröhre eingebaut. Dabei zeigt die finale Suture keine traumatische Veränderung. Sowohl das apikale Mantelgewebe und der Siphon blieben unverletzt. Dieses extreme Regenerationsverhalten bestätigt physiologisch die beispiellose evolutionäre Adaptation der Biospezies *Ceratites nodosus* am Beispiel einer Chronospezies *Ceratites enodis*.

**Abb. 12 (Seite 39):** a - *Ceratites spinosus*, NME 94:344, Isseroda. b - *Ceratites spinosus*, NME 94:061, Isseroda. c - *Ceratites spinosus*, NME 94:339, Isseroda. Nach dem Einbau pathologischer Sekundärchalen kommt es im apikalen Mantel zur Bildung pathologischer conellenbildender Substanzen. Postmortal entstehen daraus diagenetisch verändert auf der Steinkernoberfläche Kompakt-Conellen-Pflaster. Die Diagenese von der unstrukturierten conellenbildenden Substanz 12 a erfolgt stufenweise über Kompakt-Conellen 12 b und 12 c bis zur vollständigen Auflösung.

### 5.3 Postmortale Entstehung der Muschelkalk-Conellen

Conellen entstehen postmortal aus dem Laminat der conellenbildenden Substanz. Ihre Entstehung ist seit 25 Jahren bekannt (REIN 1993, REIN & KRAUSE 1994) und problemlos zu belegen. Entscheidend bleibt lediglich der Ausgangspunkt der Untersuchung (Taf. 2a oder 2b). Deshalb gibt es auch kein „Conellae-Phänomen“ (HOFFMANN et. al. 2019), denn die Diagenese der Fallbeispiele ist einfach mit der Haftung des Weichkörpers am Hypostracum der Wohnkammer zu beschreiben.

#### Die conellenbildende Substanz

Die Conellenbildende Substanz entspricht dem Material einer unstrukturierten Conelle (Abb. 5, 6). Erst postmortal entstehen diagenetisch verändert aus diesen lamellierten Lagen die charakteristischen Conellen-Formen (Abb. 6). Normal werden die lamellierten Lagen mit der Originalschale aufgelöst. Voraussetzung für die Entstehung der Conellen und ihre fossile Erhaltung auf der Steinkernoberfläche ist ein spezifisch aggressiver Meerwasser-Chemismus. Deshalb war die optimale Conellen-Ausbildung ursprünglich eine lokale Besonderheit auf thüringischen Ceratitensteinkernen bis zur *spinus*-Zone (REIN 1993). Conellen auf lothringischen Steinkernen der Chronospezies *C. nodosus* lassen zumindest vermuten, dass Conellen als Indikator für Meerwasser-Chemismus wirken.

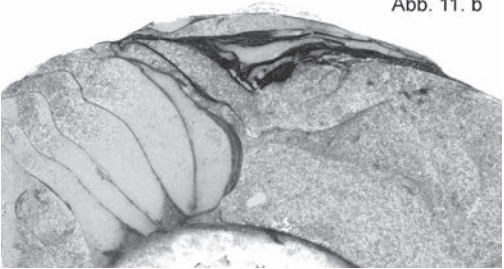
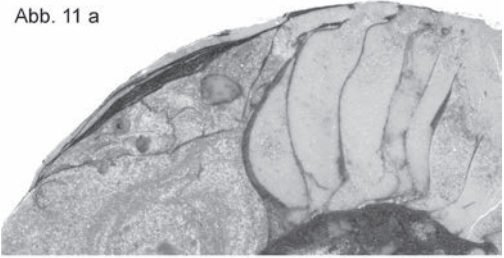
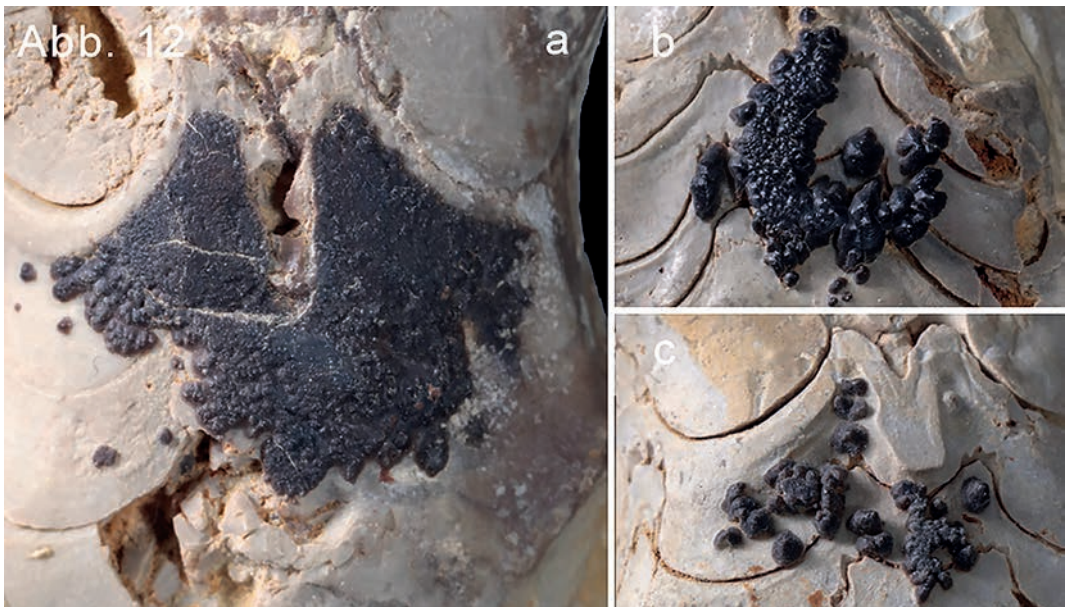


Abb. 11: a - *Ceratites evolutus*, NME 93;070a, Legefeld. b - *Ceratites evolutus*, NME 93;070b, Legefeld.

Eine reale Vorstellung des ungewöhnlich vielfältigen physiologischen Anpassungs-Verhaltens erhält man nach der Betrachtung von Schliffbildern. Der Blick nach Innen vermittelt ein von außen unvorstellbares Bild der physiologischen Reaktionen nach dem Einbau pathologischer Sekundärschalen. Die entstehenden palliativen Zustände beim gestörten physiologischen Zusammenwirken zwischen pathologischer Sekundärschale, apikalen Mantel und Siphon ist ein eigenes Forschungsthema für interessierte Physiologen (REIN 2017). Die palliativ am Übergang vom Phragmokon zur Wohnkammer abnorm ausgeschiedenen Conchiolin-Mengen führen in der Regel zum Tod des Individuums. Wenige überleben mit der kurativen Bildung organischer Conchiolin-Septen oder organische Lamellen.



Die aus Conchiolin und ?Aragonit bestehende **conellenbildende Substanz** ist ein spezifisches Produkt des am Hypostracum der Wohnkammer haftenden Weichkörpers. Die Ausscheidung der Substanz erfolgt nach unterschiedlicher Reizung des Weichkörper-Epithels als laminierte Wechsellagerung.

- **traumatische Ursache:** Verlust der Weichkörperhaftung am Hypostracum durch äußere Zugkräfte. Eine Form der Epithelreizung entsteht nach einer Fressfeind-Attacke auf den Kopffuss vor der Gehäusemündung. Durch die von außen auf den körperinneren Weichkörper wirkenden Zugkräfte kann es zum flächigen Verlust der Weichkörperhaftung am Hypostracum kommen. In den durch den Kontaktverlust entstehenden Hohlraum (forma *conclusa*) laminiert das Weichkörper-Epithel lagenweise conellenbildende Substanz aus Conchiolin und ?Aragonit. Die Stärke des Laminats ist abhängig vom Ablösungsgrad des Weichkörpers vom Hypostracum und damit von der Zugkraft des Prädatoren (Abb. 5, 6).
- **genetische Ursache:** Glättung des Hypostracums an der Basis von Skulpturelementen. Vom Mundsaum-Epithel wird die Schale mit der Gehäuseskulptur geformt. In der Wohnkammer füllt der Weichkörper von innen alle Skulpturelemente. Beim ontogenetischen Wechsel zum gekammerten Gehäuseteil laminiert der apikale Weichkörper genetisch gesteuert die Basis von marginalen und lateralen Skulpturelementen (Marginaldornen, Lateralwülste) mit conellenbildender Substanz. Die Glättung des Hypostracums mit conellenbildender Substanz erleichtert dem apikalen Mantel den Einbau der Septen (Abb. 13 a, b,c).
- **pathologische Ursache:** pathologisch infiziertes Epithel des apikalen Weichkörpers und des apikalen Mantels. Eine weitere Form der Epithelreizung entsteht durch pathologisch basierte Anreicherung conellenbildender Substanzen im apikalen Weichkörper (Abb. 11 a, b). Die vermehrte Ausbildung conchiolinreicher Strukturen endet in der Regel mit dem Tod des Individuums oder mit der Umfunktionierung als organische Septen.

## 6. Rekonstruktion der Lebensweise

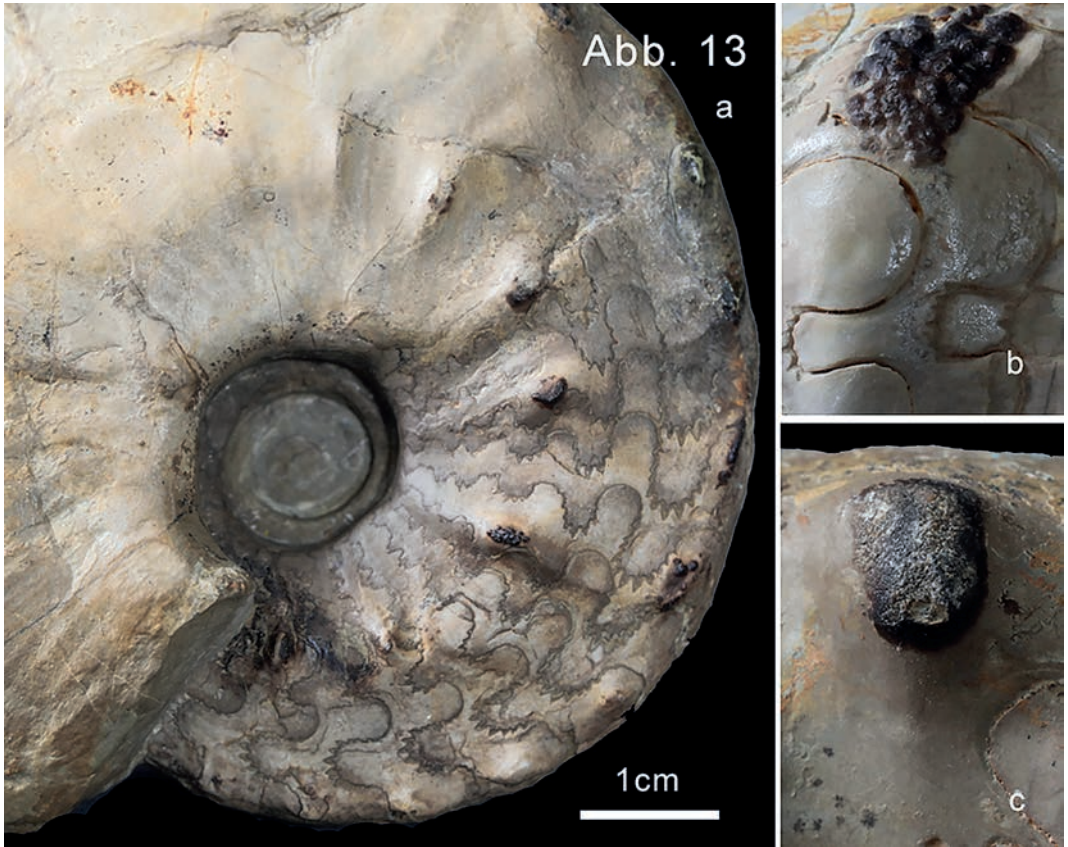
### 6.1 Die vagil-benthische Lebensweise der Ceratiten

Seit 20 Jahren werden in den Thüringer Naturmuseen Schleusingen und Erfurt die ectocochleaten Cephalopoden aus dem Muschelkalk als vagil-benthische Lebewesen dargestellt. *Ceratiten* konnten nicht schwimmen und lebten vagil-benthisch auf Weichböden in individuenreichen Generationen-Gemeinschaften. Demgegenüber beschreiben HAGDORN (2004) und KLUG et. al. (2004, 2005) die Muschelkalk-Cephalopoden mit typologischer Ansprache als nektonische Lebewesen ohne dies zu belegen. Den Nachweis darüber, ob ein Körper in der freien Wassersäule aufsteigt, schwebt oder sinkt entscheidet ausschließlich die Differenz zwischen Auftriebskraft und Gewichtskraft. Diese von Archimedes (287–212 v. Chr.) entdeckten Gesetzmäßigkeiten werden inzwischen seit mehr als 2000 Jahren mit Erfolg in Forschung und Praxis angewandt. Sie gelten damit auch für die aktuelle Cephalopoden-Forschung wie beim Verhalten der Chronospezies *Ceratites enodis* auf perniziöse Epökie (REIN 2017a, b).

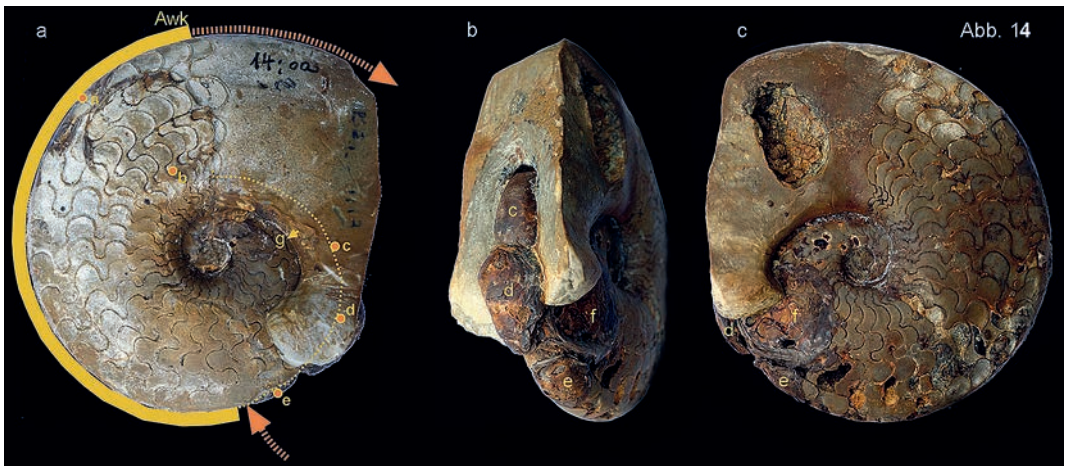
Eine Gruppe Veligerlarven der Muschel *Placunopsis ostracina* besiedelte den *Ceratites enodis* bei einer Größe von 73 mm (**gelbe Markierung**). Die Larven „a“ und „b“ setzten sich auf den vorderen Teil der Wohnkammer (**Awk**) nahe der Gehäusemündung und die Larven „c-f“ auf den mittleren Abschnitt des Phragmokonns. Nach 90° Wachstum erreichte das Gehäuse mit der zwischenzeitlichen Wohnkammer- Mündung den inzwischen zwei Zentimeter großen Epöken „c“. Damit begann das Überwachsen und Fixieren der Muscheln in Lebendstellung und die geschlossene Gehäuseröhre veränderte notgedrungen ihre planspirale Aufrollung („g“). Für den Ceratiten unkontrolliert veränderte sich beim Gehäuse-Wachstum

- das Gewicht der aufwachsenden Epöken a-f
- die Lage des Körperschwerpunktes und damit der Angriffspunkt der Gewichtskraft
- über die Epöken die Innenspirale und damit die Gehäusemorphologie

Der Ceratiten-Organismus reagierte auf diesen extremen Eingriff seiner Ontogenese unbeeindruckt mit normalem Septen-Einbau. Einen besseren Beweis, dass Ceratiten nicht schwimmen konnten, gibt es nicht. Es wirkt immer wieder faszinierend zu beobachten wie



**Abb. 13:** a - *Ceratites flexuosus*, BR 18;051, Geilsdorf. b - *Ceratites spinosus*, NME 96;643, Isseroda. c - *Ceratites spinosus*, NME 94; 300, Isseroda. Beim ontogenetischen Wechsel von der Wohnkammer zum gekammerten Gehäuseteil laminiert der apikale Weichkörper genetisch gesteuert die Basis von marginalen und lateralen Skulpturelementen (Marginaldornen, Lateralwülste) mit conellenbildender Substanz. Die Glättung des Hypostracums mit conellenbildender Substanz erleichtert dem apikalen Mantel den Einbau der Septen.



**Abb. 14:** *Ceratites enodis*, NME 14;003, FO Eichelborn. Perniziöse Epökie von *Placunopsis ostracina* auf *Ceratites*

sich der vagile *Ceratites* und die sessile *Placunopsis* ihren gemeinsamen Lebensraum teilen. Auf der Suche nach einem festen Untergrund zur besiedeln die agilen Veligerlarven jede freie Stelle auf der Ceratitenschale ohne ahnen zu können, dass es eine tödliche Falle werden könnte. Die sessile Muschel wird bewegt.

### 6.2 Die Mundwerkzeuge der Ceratiten

Die Struktur eines Ökosystems wird von der Art und Weise der Ernährung der Organismen mit den sich daraus ergebenden Nahrungsbeziehungen geprägt. Mit den zahlenmäßig übergroßen Ceratiten-Populationen

stellt sich die Frage nach ihren lebenswichtigen Nahrungs-Ressourcen. Details zu dieser Rolle der Ceratiten im Lebensraum Muschelkalkmeer liefern die Mundwerkzeuge aus Konservatlagerstätten (REIN 2003).

Die Morphologie der unterschiedslos paarig ausgebildeten Strukturen wurde bereits detailliert beschrieben (REIN 2003). Die vermutlich mehrheitlich aus Conchiolin aufgebauten identischen zungenförmigen organischen Bildungen gehen diagenetisch in kohlig wirkende Strukturen über. Eine Separation in Oberkiefer und Unterkiefer ist wegen der morphologisch identisch paarigen Bildungen nicht durchführbar (Abb. 15 a, b). Am Beispiel des kleinen Ausschnittes der „Renninger



**Abb. 15:** a - Bau der Mundwerkzeuge, b - Konservatlagerstätte mittlere spinosus-Zone, NME 08; 200, Renningen. Ein 9 cm<sup>2</sup> großer Ausschnitt einer 2800 cm<sup>2</sup> großen Konservatlagerstätte mit tausenden identisch-paarig liegenden Mundwerkzeugen aller Ontogeniestufen. Mit dem Parameterwert 13 % und der Millimeterskala kann die originale Ontogenie-Größenverteilung erstellt werden.

Konservatlagerstätte“ (Abb. 15 c) kann die Entstehung der Lagerstätte aktualistisch rekonstruiert werden. Der Tod aller Individuen der Population muss gleichzeitig eingetreten sein. Ihre autochthone Einbettung erfolgte sicherlich noch mit dem umgebenden Weichkörper und garantierte somit die paarige fossile Lagerung. Die mit der Sedimentabdeckung gesicherte schnelle Konservierung schützte vor Aasfressern. Die statistische Auswertung aller auf gleiche Weise entstandenen Konservatlagerstätten ergibt mit den Mundwerkzeugen immer das gleichartige Bild einer Generationen-Gemeinschaft. Das setzt voraus,

- dass es keine von einer frei in der Wassersäule pelagisch in einer Generationen-Gemeinschaft lebenden Population postmortal auf engsten Raum abgesetzte Bildung sein kann.
- dass es keine willkürliche postmortale Zusammenschwemmung von Mundwerkzeugen verschiedener am Boden lebender Populationen gewesen sein kann.
- dass es sich um postmortal autochthon eingebettete Weichkörperreste vagil-benthisch lebender Individuen einer Population handeln muss.

*Ceratites nodosus* hatte eine vagil-benthische Lebensweise. Diese Lebensweise bedingt eine für das Leben am Meeresboden des Ökosystems angepasste trophische Beziehung. Dabei erweist sich die ungewöhnliche Morphologie der Mundwerkzeuge offenbar als eine spezifisch für den Nahrungserwerb aus dem Weichboden angepasste Form. Die funktionellen Gegebenheiten zeigen, dass die Ceratiten mit ihren riesigen Populationen auf einer unteren Trophiestufe der Nahrungskette des Ökosystems standen. Der Weichboden auf dem sie lebten spielt als artspezifische Nahrungs-Ressource eine existentielle Rolle. Die aus den Konservatlagerstätten ersichtliche altersmäßige Zusammensetzung der Populationen der fossilen Biospezies bedingt eine für Invertebraten einzigartige soziale Lebensweise in Generationen-Gemeinschaften (REIN 2003).

## 7. Fazit

Die wissenschaftliche Bedeutung der Muschelkalk-Cephalopoden-Sammlung des Erfurter Naturkundemuseums liegt im Bestand großer Populations-Aufsammlungen.

Nach dem Paradigmenwechsel vom leblosen Einzelobjekt zum biologischen Objekt der Populationsgenetik bilden diese Belege mit der Biospezies *Ceratites nodosus* die Grundlage der vierten Stufe der Ceratitenforschung. *Ceratites nodosus* ist nach ihrer Immigration in das Muschelkalkmeer eine im Sinne des biologischen Spezieskonzeptes genetisch eigenständige Art (WILLMANN 1985). Alle Individuen dieser Biospezies sind Bestandteil des Genpools einer in einem Binnenmeer unabhängig evolvierenden Entwicklungslinie.

Mit Parameterwerten der frühontogenetischen Ausbildung der Nabelweite (BRANDT & REIN 2019) gelang der genetische Nachweis der Divergenz der Morphotypen „e“ und „p“. Diese primär genetisch basierte verschiedene Ausbildung der Skulptur der Innenspirale wird als Merkmal für Geschlechtsdimorphismus gedeutet. Sie ermöglicht über fünf Mill Jahre die Unterscheidung der Dimorphen der Chronospezies von der *flexuosus*-Zone bis zur *semipartitus/meissnerianus*-Zone. Alle anagenetischen Zeitformen der Entwicklungslinie bilden die genetische evolutive Einheit der Biospezies *Ceratites nodosus*.

Die Zeit zwischen Gänheim-Bank und Schellroda-Bank ist der extremste Abschnitt der Ceratiten-Phylogenese. Massensterbe-Ereignisse (REIN 2000) im Vorfeld der Gänheim-Bank deuten auf einen extremen Wandel des Ökosystems. Gleichzeitig wird in diesem Zeitraum die beispiellose evolutionäre Adaptation der Biospezies sichtbar. In der ersten Progenese-Phase verändert sich das Gehäuse degenerativ auf das frühontogenetische Stadium der immigrierten Chronospezies *C. flexuosus*. Die Gehäusmündung endet regressiv und die Wohnkammerindex Werte entsprechen den Minimal-Werten der flexuosus Morphen von Geilsdorf (BRANDT & REIN 2019).

Physiologisch reagiert die Biospezies mit einem ungewöhnlich unterschiedlichen Septeneinbau. Im gesamten Evolutionszeitraum wurden nie wieder so viele Septen im männlichen und weiblichen Protoconch eingebaut. Die Biospezies *Ceratites nodosus* verdankt dieser Verhaltensweise die Erhaltung ihrer Art. Der verhinderte Aussterbeprozess durch den zusätzlichen Septenbau macht die Rolle des Ceratiten-Phragmokons als multiples Organ des Organsystems der Ceratiten sichtbar.

Der extreme Wandel des Ökosystems ist mit der Transgression der südwestlichen Palaeotethys in das Muschelkalkmeer zu erklären. Ein für Ceratiten toxisch wirkender Chemismus des Palaeotethys-Wassers ver-

größerte sich allmählich bis zur Toleranzgrenze an der Basis der *enodis/posseckeri*-Zone. In der *gredleri*-Zone immigrierten etwa zeitgleich *Parapinacoceras thiemei* und *Gymnites brunzeli* aus dem nordöstlichen australpinen Faunenraum der Palaeotethys in den Thüringer Teil des Muschelkalkmeeres. Das Obere Muschelkalkbecken wird von der oberen *spinusus*-Zone bis zur Schellroda-Bank kurzzeitig ein Randmeer der Palaeotethys. Für die Immigranten ein zeitweise optimaler Lebensraum, für die Biospezies *Ceratites nodosus* der extremste Abschnitt ihrer Phylogenese.

Mit dem Nachweis der Biospezies *Ceratites nodosus* als evolutionäre Art gelingt es endlich, den Antrag von RIEBER & TOZER (1986) *Ammonites nodosa* Bruguiere, 1789 als Typusart zu *Ceratites* de Haan, 1825 zu legitimieren. Der immense Vorteil der Ceratiten gegenüber fossiler schalentragender Ammoniten ist ihre Steinkern-Erhaltung. Steinkerne sind Abgüsse unmittelbarer Formungen des einstigen Weichkörpers direkt unter dem Hypostracum. Traumatisch/pathologisch entstandene großflächige Sekundärschalen-Bildungen unter der einstigen Original-Schale sind nur auf Steinkernen sichtbar. Voraussetzung für die Bildung der mit forma *conclusa* Rein, 1989 bezeichneten Sekundärschalen ist die vollständige Haftung des Weichkörpers am Hypostracum der Wohnkammer mit einem zur Schalenbildung fähigen Epithel. Alle Sekundärschalen-Bildungen

und ihre physiologischen Folgen sind auf fossilen Ammoniten mit Schalenhaltung nicht sichtbar!

Der Nachweis der Ganzkörperhaftung des Weichkörpers am Hypostracum ist die wichtigste Erkenntnis der Ceratiten-Weichkörper-Forschung.

Der Nachweis der Ganzkörperhaftung verdeutlicht den grundsätzlichen Unterschied zur biologischen Organisation des rezenten *Nautilus*.

- *Ceratites nodosus* kann seinen Kopffuss nicht in das Gehäuse zurückziehen

- *Ceratites nodosus* hat keine Retraktormuskulatur

*Ceratiten* konnten nicht schwimmen und lebten vagil-benthisch auf Weichböden in individuenreichen Generationen-Gemeinschaften. Dieses Verhalten bedingt eine Lebensweise mit einer für das Leben am Meeresboden des Ökosystems angepassten trophischen Beziehung. Dabei erweist sich die ungewöhnliche Morphologie der Mundwerkzeuge als eine spezifisch für den Nahrungserwerb aus dem Weichboden angepasste Form. Die funktionellen Gegebenheiten zeigen, dass die Ceratiten mit ihren riesengroßen Populationen auf einer unteren Trophiestufe der Nahrungskette des Ökosystems standen. Eine vergleichbare Lebensweise im Familienverbund für rezente Invertebraten gibt es nicht. Evolutionsbiologisch und evolutionsökologisch ist die lückenlos belegbare Populationsdynamik der Biospezies *Ceratites nodosus* ohne Beispiel.



**Abb. 16:** Ceratiten lebten auf Weichböden in individuenreichen Generationen-Gemeinschaften. Eine vergleichbare Lebensweise im Familienverbund für rezente Invertebraten gibt es nicht. Die lückenlos belegbare Populationsdynamik der Biospezies *Ceratites nodosus* ist evolutionsbiologisch und evolutionsökologisch bislang ohne Beispiel.

## Dank

Bei Matthias Hartmann, dem Direktor des Naturkunde Museums Erfurt, bedanke ich mich für die vielseitige und verständnisvolle Unterstützung meiner Arbeit. Sebastian Brandt (Kornhochheim) danke ich für die Rekonstruktionszeichnungen und Fotoarbeiten und bei Prof. Dr. Francis Hirsch (Uni Naruto) bedanke ich mich für fachlichen Rat und die Übersetzung des Abstracts.

## Literatur

- BRANDT, S. & S. REIN (2019): Die Chronospezies *Ceratites flexuosus* von Geilsdorf – ein evolutionsbiologischer Modellfall der evolutionären Art *Ceratites nodosus*. – *VERNATE* **38**: 53–76, 11 Abb., 7 Taf.
- BÜTTNER, M. D. S. (1710): *Rudera diluvii testes*. – J. Fr. Braunen, Leipzig, [166–169; 268–275; Tab. XIII/ XIV/XXX].
- BRUGUIERE, M. (1792): *Encyclopédie Méthodique. Histoire naturelle des Vers*. Tome Premier. – S. 43. – Chez Panckoucke, Imprimeur – Libraire, hotel de Thou, rue des Poitevins, Paris.
- FÜCHSEL, G. CH. (1761): *Historia terrae et Maris, ex historia Thuringiae, per montium descriptionem. – et. Usus historiae suae terrae et maris. – Actorum Academiae electoralis Moguntinae*, 2: 44–254, 1 Tab., Erfurt.
- HAAN, G. DE (1825): *Monographiae Ammoniteorum et Goniatiteorum Specimen*. S. Leyden, Hazenberg, II + 168 S., (S. 157.)
- HAGDORN, H. (2004): *Das Muschelkalkmuseum Ingelfingen*. – Heilbronn (Edition Lattner), 88 S., 260 Abb.
- HOFFMANN, R.; A. MIRONENKO & H. KELUPP (2019): Conellae, enigmatic structures on cephalopodshells-shapes, distribution, and formation. – *Acta Palaeontologica Polonica* **64** (4): 815–830.
- HUCHETTE, S.; C. PAILLARD, J. CLAVIER & R. DAY (2006): Shell disease: abnormal conchiolin deposit in theabalone *Haliotis tuberculata*. – In: *Diseases of aquatic organisms*. Bd. **68**, Nr. 3, 2006, S. 267–271, Victoria.
- KLUG, C.; D. KORN, U. RICHTER & M. URLICHS (2004): The black layer in Cephalopods from the German Muschelkalk (Triassic). – *Palaeontology* **47**, Part 6: 1407–1425, Fig. 11; Oxford.
- KLUG, C.; W. SCHATZ, D. KORN & G. REISDORF (2005): Morphological fluctuations of ammonoid assemblages from the Muschelkalk (Middle Triassic) of the Germanic Basin – Indicators of their ecology, extinctions, and migrations. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **221**: 7–34, 8 Fig.
- KOZUR, H. (1974a): *Biostratigraphie der germanischen Trias*. – *Freiberger Forschungshefte, C* **280**, Paläontologie – I/II und Anlagen: 76 u. 71 S., 12 Tab., Leipzig.
- (1974b): Probleme der Triasgliederung und Parallelisierung Teil I. – *Freiberger Forschungshefte, C* **298**, Paläontologie: 139–197, 1 Tab., Leipzig.
- OCKERT, W. & S. REIN (1999): Ein vollständiges Profil des Oberen Muschelkalkes bei Behringen (TK 25/5232 Stadtilm). – *Geowissenschaftliche Mitteilungen von Thüringen* **7**: 51–70, 1 Abb., 1 Beil., Jena.
- PHILIPPI, E. (1901): *Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes*. – *Paläontologische Abhandlungen N. F. Band IV*, (d. g. Reihe Band VIII.) Heft 4: 347–458, Taf. XXXIV–LIV, Jena.
- REIN, S. (1988a): Über die Stellung der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) der *enodis/laevigatus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Unterladin) Thüringens im Stammbaum der germanischen Ceratiten. – *Freiberger Forschungshefte C*, 101–112, Leipzig.
- (1988b): Die Ceratiten der *pulcher/robustus*-Zone Thüringens. – *Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Bertholdsburg Schleusingen* **3**, 28–38, 2 Taf., 4 Abb., 7 Tab.
- (1993): Conellenbildungen auf Ceratitensteinkernen. – *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt* **12**: 44–55, 9 Abb.
- (1996): Über Epöken und das Schwimmvermögen der Ceratiten. – *Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Bertholdsburg Schleusingen* **11**: 65–75, 13 Abb.
- (2003): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse – Teil I: Populationsstatistik, Sexual-Dimorphismus und Artkonzept. – *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt* **22**: 43–67, 16 Abb., 2 Prof.
- (2004): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse – Teil II: Variationsbreite der Skulptur- und Suturbildungen. – *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt* **23**: 33–50, 20 Abb., 2 Prof.
- (2005): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse – Teil III: Schlussfolgerungen zur biologischen Organisation und Lebensweise des Ceratitieres. – *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt* **24**: 13–34, 18 Abb.
- (2006): Zur Biologie der Ceratiten der *compressus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt* **25**: 47–68, 29 Abb.
- (2007a): Die Biologie der Ceratiten der *flexuosus*-, *sequens/pulcher* und *semipartitus/meissnerianus*-Zone – Entstehung und Aussterben der Biospezies *Ceratites nodosus*. – *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt* **26**: 39–67, 32 Abb., 6 Taf., 3 Prof.
- (2007b): Die Evolution der Biospezies „*Ceratites nodosus*“ – Vom typologischen Art-Konzept zum Biospezies-Konzept. – *Beiträge zur Geologie von Thüringen, N. F.* **14**: 85–112, 23 Abb.
- (2009): Stratigraphie und Fossilführung des Oberen Muschelkalks bei Eisenach und Jena. – *VERNATE* **28**: 31–49, 10 Abb., 7 Taf.
- (2010): Die Stellung der Chronospezies *Ceratites evolutus* in der Ceratitenphylogenie – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – *VERNATE* **29**: 5–23, 17 Abb., 3 Taf.
- (2011): Zur Biologie der Ceratiten der *enodis/posseckeri* Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – *VERNATE* **30**: 29–48, 13 Abb., 6 Taf.
- (2016): *Germanonautilus bidorsatus* und ?*Germanonautilus tridorsatus* (Nautioloidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mittel Trias, Anis – Ladin), Teil I: Speziation, Ontogenese und Phylogenie. – *VERNATE* **35**: 31–66, 13 Abb., 11 Taf.
- (2017a): Speziation, Phylogenie und Ontogenie der Biospezies *Ceratites nodosus* und das Chronospezies-Konzept. – *VERNATE* **36**: 47–64, 18 Abb.
- (2017b): Die etwas andere biologische Organisation und Lebensweise der fossilen ektocochleaten Cephalopoden des Oberen Muschelkalks (Mitteltrias). – *Semana* **32**: 43–60, 5 Abb., 6 Taf.
- (2018): Die scheinbare „r“-Strategie der Progenese-Ceratiten des Fundortes Gügleben/Thüringen und die evolutionsbiologische Bedeutung der „Mundwerkzeug-Konservatlagerstätten“. – *VERNATE* **37**: 51–62, 10 Abb.
- (2019): *Sturia brandti* sp. nov. *Sephardonautilus* gen. nov. – Immigranten, Migrationswege und Korrelationen im Oberen Muschelkalk (Mittlere Trias). – *VERNATE* **38**: 77–94, 8 Abb.
- REIN, S. & T. KRAUSE (1994): *Aufbau und Diagenese der Conellen der Muschelkalkceratiten*. – *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt* **13**: 79–90, 5 Taf., 4 Abb.
- REIN, S. & W. OCKERT (2000): Die *enodis/posseckeri*-Zone im Oberen Muschelkalk Thüringens – Ausbildung und Fossilführung. – *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt* **19**: 43–67, 16 Abb., 2 Prof.
- REIN, S. & R. WERNEBURG (2010): *Parapinacoceras* und *Gymmites* (Ammonoidea) aus der *enodis/posseckeri*-Zone im Oberen Muschel-

- kalk (Mittel-Trias, Ladin) Thüringens. – *Semana* **25**: 87–100, 9 Abb., 1 Tab.
- RIEDEL, A. (1918): Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks. – *Jahrbuch der Preußisch-geologischen Landes-Anstalt* **37** (f. 1916): 1–116.
- ROTHE, H. W. (1937): August Possecker und seine Ceratiten. – *Berichte der westthüringischen Heimatvereinigung.*, 7–20, Taf. I–III, Langensalza.
- SCHUECHZER, J. J. (1718): *Natur-Historie des Schweizerlandes*, III. Theil. – Zweyte und verbesserte Auflage. Zürich bey Heidegger und Comp. 1752.
- SCHRAMMEN, A. (1928): Die Lösung des Ceratitenproblems. – *Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft* **80**: 26–42.
- (1933): Ergebnisse einer neuen Bearbeitung der germanischen Ceratiten. – *Jahrbuch der Preußisch-geologischen Landes-Anstalt* **54**: 421–439, Taf. 26–28.
- SCHRÖTER, J. S. (1774): Abhandlung von den Nautiliten der Weimarschen Gegend. – *Der Naturforscher*, I. Stück; VI.: 132–158, bey J. J. Gebauers Witwe u. J. J. Gebauer, Halle.
- (1776): Von den Ammoniten der Weimarschen Gegend. – *Der Naturforscher*, II. Stück; XI: 169–193, bey J. J. Gebauers Witwe u. J. J. Gebauer, Halle.
- SPATH, L. F. (1934): Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum. The Ammonoidea of the Trias. Part. IV. – The trustees of the British Museum, London, 521 pp.
- (1951): Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum. The Ammonoidea of the Trias (II). Part. V. – The trustees of the British Museum, London 228 pp.
- STOLLEY, E. (1916): Über einige Ceratiten des deutschen Muschelkalks. – *Jahrbuch der Preußisch-geologischen Landes-Anstalt* **37**; I/1: 117–143, Taf. 19/20.
- URLICH, M. & R. MUNDLOS (1980): Revision der Ceratiten aus der *ata-vius* -Zone (Oberer Muschelkalk, Oberanis) von SW-Deutschland. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B **48**: 1–42, 7 Abb., 4 Taf.
- URLICH, M. & R. MUNDLOS (1987): Revision der Gattung *Ceratites* DE HAAN 1825 (Ammonoidea, Mitteltrias). I. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B **128**: 1–36, 16 Abb.
- URLICH, M. & R. MUNDLOS † (1990): Zur Ceratiten-Stratigraphie im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs. – *Jahrbuch der Gesellschaft für Naturkunde Württembergs* **145** : 59–74, 2 Abb., 3 Taf.
- WAGNER, S. & K. HEISIG (2018): Forschungsgrabung des Naturkundemuseums Erfurt in der *enodis/posseckeri*-Zone des Oberen Muschelkalks von Haina (Gotha) (Mittlere Trias, Ladin). – *VERNATE* **36**: 43–49, 8 Abb.
- WENGER, R. (1957) : Die germanischen Ceratiten. – *Palaeontographica*, A **108**, 57–129, Taf. 8–20, 44 Abb.
- WILLMANN, R. (1985): *Die Art in Raum und Zeit*. – Berlin, Parey, 207 S.

## Anschrift des Verfassers

Siegfried Rein  
 Hubertusstr. 69  
 D-99094 Erfurt  
 eMail: SRein t-online.de