

Zur Biologie der Ceratiten der *enodis/posseckeri* Zone – Variabilität und autökologische Potenz

SIEGFRIED REIN

Zusammenfassung

Die Evolution der Biospezies *Ceratites nodosus* erfolgt in einer kontinuierlich durchgehenden Formenreihe. Im kurzen Zeitabschnitt zwischen den Chronohorizonten Gänheim-Bank und *cycloides*-Bank kommt es jedoch zu ungewöhnlichen morphologisch/physiologischen Modifikationen. Sie dokumentieren die Anpassungsfähigkeit der Organismen an die in dieser Zeit erfolgten abiotischen Veränderungen mit dem totalen Fazieswechsel im Chronohorizont der Schellroda-Bank.

Morphologisch verändert sich im Wechsel durch Vorverlegung oder Streckung der frühontogenetischen Merkmale das phänotypische Erscheinungsbild. Physiologisch wird durch eine enorme Vergrößerung der Septalfächen die Funktion des Phragmokons als Stoffwechselorgan nachhaltig verbessert.

Voraussetzung für diese genetisch basierte Variabilität der Individuen ist der seit dem „Bottleneck“ existierende große Genpool der neu entstandenen Art.

Die Biospezies *Ceratites nodosus* dokumentiert mit der großen Variabilität in Bezug auf wechselnde Umweltfaktoren ihre breite autökologische Potenz, sie ist euryök.

Summary

On the biology of ceratites of the *enodis/posseckeri*-zone – variability and autecological potency

The evolution of the biospecies *Ceratites nodosus* happens within an uninterrupted continuous line of forms. However, in the short period between the chronohorizons Gänheim-bank and *cycloides*-bank unusual morphological-physiological modifications occur. They are a documentation of adaptiveness of organisms to the abiotic changes during this period, that is the complete change of facies in the chronohorizon of the Schellroda-bank.

Morphologic changes of the phenotypical manifestation happen by alternating advancement or stretching of early ontogenetic features. Physiologic changes result in an improvement of function of the phragmocone as a metabolic organ by an enormous increase of the sutural area.

A prerequisite of this genetically based variability of individuals is the great genpool of the new species which originated from the so-called bottleneck.

By its great variability due to alternating environmental effects the biospecies *Ceratites nodosus* is a documentation of its wide auto-ecological potency, it is eury-ecologic.

Key words: Upper Muschelkalk, biospecies *Ceratites nodosus*, Progenesis

1. Einleitung

An der Basis des Oberen Muschelkalkes immigrierte über die „Burgundische Pforte“ eine Vielzahl mariner Tierarten aus der tethyalen Faunenprovinz in den neu entstandenen Lebensraum. Nur wenigen Tiergruppen gelang eine dauerhafte physiologische Anpassung an die spezifischen ökologischen Verhältnisse. Zu ihnen gehörten heterogen zusammengesetzte Ceratiten-Populationen. Die mit der Immigration erfolgte geographische Trennung von ihrer Stammart entsprach einer phylogenetischen Aufspaltung in zwei Tochterarten. Im Sinne des biologischen Art-Konzeptes verhalten sich Individuen reproduktiv voneinander getrennter Populationen wie Biospezies zueinander. Mit ihrer Einwanderung in das endemische Muschelkalkmeer entstand somit eine neue biologische Art – die Biospezies *Ceratites nodosus*. Biospezies existieren vom Zeitpunkt der Speziation bis zu ihrer erneuten Aufspaltung in getrennte Tochterarten oder sie sterben am Ende nachkommenlos aus (WILLMANN 1985).

Auch die Evolution der Biospezies *Ceratites nodosus* erfolgte in einer durchgehenden Formenreihe ohne weitere Aufspaltung und endete mit ihrem Aussterben. Es gehört zur Zielstellung der Paläontologie als vorwiegend biologische Wissenschaft im Rahmen der Evolutionsforschung solche stammesgeschichtlichen Abläufe offen zu legen. Das gelingt mit der Beweisführung des Wandels der Variationsbreiten in zeitlich aufeinander folgenden Fortpflanzungsgemeinschaften. Bei der Bio-

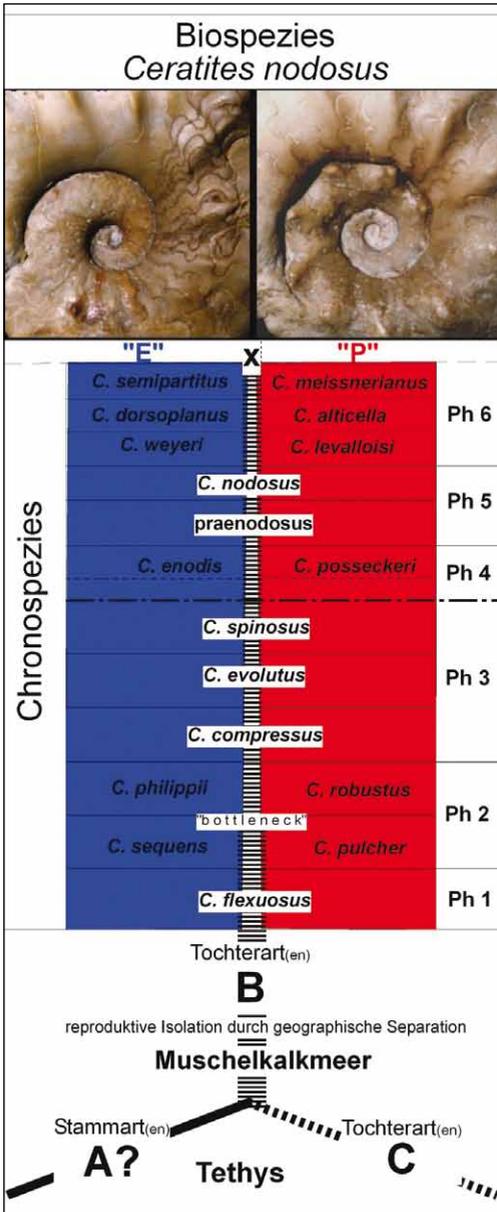


Abb. 1: Nach der phylogenetischen Aufspaltung der Stammart „A“ entwickelt sich die Tochterart „B“ zur Biospezies *Ceratites nodosus*. Ihre Evolution in einer durchgehenden Formenreihe endet mit dem nachkommenlosen Aussterben. Alle sich zeitlich in ihr einander ablösenden Chronospezies sind subjektiv definierte „Zeitformen“. Durch die Dimorphen „E“ und „P“ ist die Reihe durchgängig zweigeteilt. Dieser gleichbleibende Merkmalsunterschied wird als Geschlechtsunterschied gedeutet.

spezies *Ceratites nodosus* erbrachten populationsstatische Analysen mit relevanten Daten von 5649 Individuen aus neun Biozonen (REIN 1988 a/b; 1999; 2003; 2006; 2007; 2010) den Nachweis dafür.

Problematisch war bislang die Deutung der ungewöhnlichen morphologisch/physiologischen Merkmalsänderungen der Individuen in der *enodis/posseckeri* Zone (REIN 1988 a; REIN & OCKERT 2000). Immerhin waren zu diesem Zeitpunkt bereits zwei Drittel ihrer Phylogeneese gegliedert vergangen. Nun ermöglichen neue exakt horizontierte Fossilfunde aus dem Profilschnitt zwischen den Chronohorizonten Gänheim-Bank und *cycloides*-Bank eine detaillierte Korrelation der Merkmalswechsel. Dabei wird die ungewöhnlich große autökologische Potenz der Biospezies *Ceratites nodosus* sichtbar.

2. Stratigraphie und Fossilführung

Als markanter Leithorizont ist die Gänheim-Bank von Thüringen bis Baden-Württemberg zu verfolgen (REIN & OCKERT 2000). Sie führt neben *Coenothyris vulgaris* bereits *Coenothyris „cycloides“* und leitet den Übergang zur *enodis/posseckeri* Zone ein. Der Bankkomplex setzt sich aus mehreren Bruchschill-Bänken, die oft durch Tonmergelstein- oder Knauerkalklagen voneinander getrennt sind, zusammen. Im Chronohorizont wechselt die lithologische Ausbildung kleinräumig in ihrer Abfolge und Mächtigkeit.

Parallel zu diesen abiotischen Veränderungen beginnt ein ungewöhnlicher Morphologie-Wechsel der Biospezies *Ceratites nodosus* (Abb. 5). Er kann nun auch mit Funden aus dem Liegenden der Gänheim-Bank im Profil Ettenhausen detailliert dokumentiert werden.

Im Hangenden des Chronohorizontes Gänheim Bank wird in der *enodis/posseckeri* Biozone der physiologische Anpassungsprozess fortgesetzt. Wichtige Erkenntnisse liefern 102 neue Belegstücke aus einer Schicht 30 cm über dem Topp der Gänheim-Bank des Profils Mühlberg. Auch der folgende Chronohorizont Schellroda-Bank (REIN & OCKERT 2000) kann von Thüringen bis Baden-Württemberg ausgehalten werden. In Thüringen ist seine lithologische Ausbildung uneinheitlich. Der Bankbereich führt reichlich *Coenothyris „cycloides“* aber auch noch *Coenothyris vulgaris*. Dadurch unterscheidet er sich von der *cycloides*-Bank mit der er bei oberflächlicher Betrachtung eventuell verwechselt werden kann.

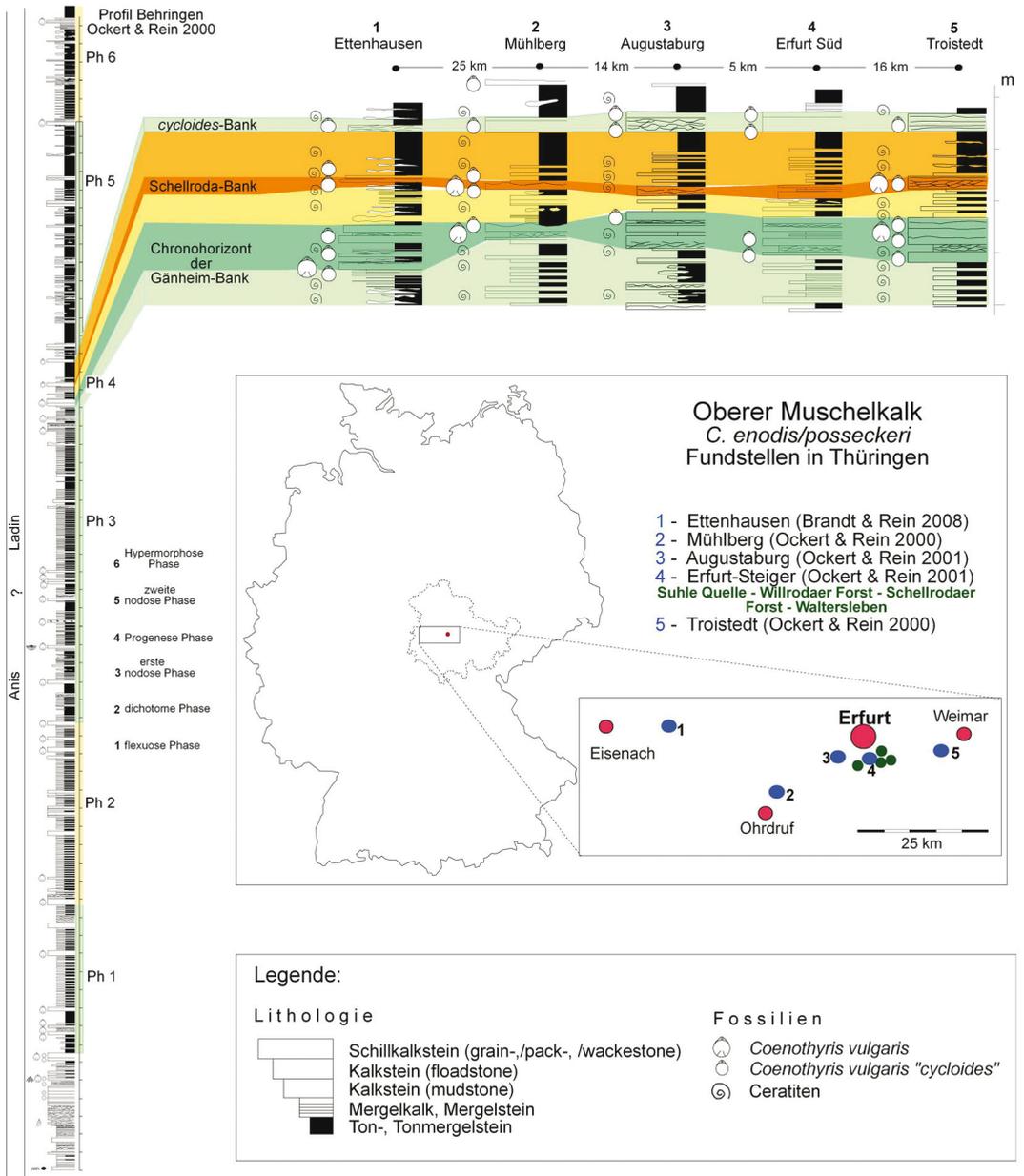


Abb. 2: Stratigraphie und Fossilführung

Im Chronohorizont der Schellroda-Bank vollzieht sich der Fazies-Wechsel von der Meißner-Formation in die Warburg-Formation (Lettenkeuper-Fazies des mo).

Aus diesem Horizont und dem darüber folgenden Tonmergelstein kommen umfangreiche neue Funde des

temporären Aufschlusses „Augustaburg“ hinzu. Gemeinsam mit den bereits publizierten Belegen (REIN & OCKERT 2000) ermöglichen die Neufunde den morphologischen Vergleich mit dem umfangreichen Belegmaterial der Sammlungen Possecker und Rothe im Fundus des Naturkundemuseums Erfurt. Es stammt aus kleinen

temporären Steinbrüchen der Fundorte Suhle Quelle, Willrodaer Forst, Schellrodaer Forst und Waltersleben. Zu ihrer stratigraphischen Einordnung dient die Kernbohrung Erfurt Süd (Profil 4) aus diesem Territorium. Auch die *cycloides*-Bank ist als Chronohorizont von Thüringen bis Baden-Württemberg zu verfolgen. Im Thüringer Becken führt die Bank aus Schillkalkstein massenhaft den Ökophänotyp *Coenothyris „cycloides“*. Sowohl die Bankmächtigkeit als auch der Anteil des Leitfossils verringert sich zum nordwestlichen Beckenrand auffallend.

3. Material, Methode und Messwerte

Voraussetzung für die komplexe statistische Erfassung relevanter Daten sind große Individuenzahlen aus exakt horizontierten Aufsammlungen. Auf diese Weise gelingt die Schwerpunktverlagerung der Wertung vom Einzelindividuum auf die Variabilität der Populationsebene. Zur Verfügung standen aus dem Chronohorizont Gänheim-Bank 64 („E“ = 31; „P“ = 33) und aus der *enodis/possekeri* Zone 658 („E“ = 332; „P“ = 326) Belegstücke. Davon befinden sich 640 im Fundus des Naturkundemuseums Erfurt, 59 in der Sammlung Brandt (Kornhochheim) und 23 in der Sammlung Kilisch (Eschwege).

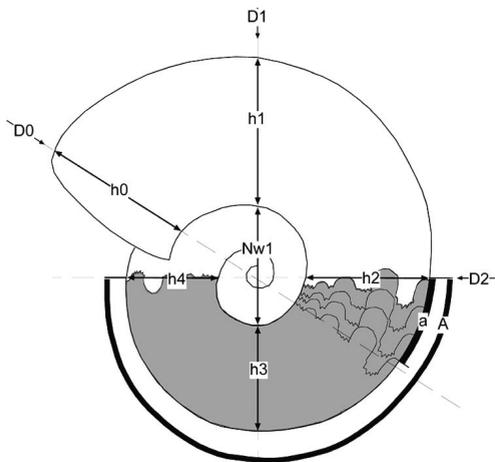


Abb. 3: Meßwerte

Gehäuse-Parameter sind phänotypische Merkmale: Außenspirale ($As = D2/D1$); Innenspirale ($Is = Nw1/D1$); Gehäusequerschnitt ($Q1 = [b1 / h1] * 100$); Scheibenzunahme ($S1 = [h1/D1] * 100$) und Windungszunahme ($W = [h3/h1]*100$).

Phragmokon-Parameter sind ontogenetische Merkmale: Anzahl der Septen (A), Wohnkammer-Index ($WkI = Q1/Q2$), 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. Dieser 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.

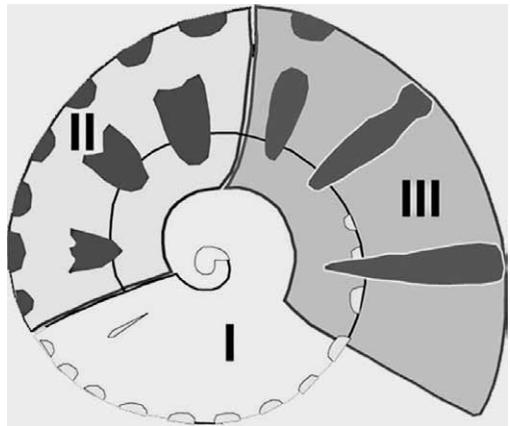


Abb. 4: Ontogeniestadien

4. Wandel der Gehäusemorphologie

4.1. Merkmalswechsel an den Biozongrenzen

In der geschlossenen Formenreihe der Biospezies *Ceratites nodosus* vollzieht sich in den Generationenfolgen der Populationen der morphologische Wandel in den Chronohorizonten zwischen den Biozonen. An der Biozonen-Grenze verkörpern die Individuen mit dem neuen Biozonen-Merkmal die neue Chronospezies.

Vom Modus dieser einfachen Merkmalswechsel unterscheiden sich die kausal physiologisch verursachten

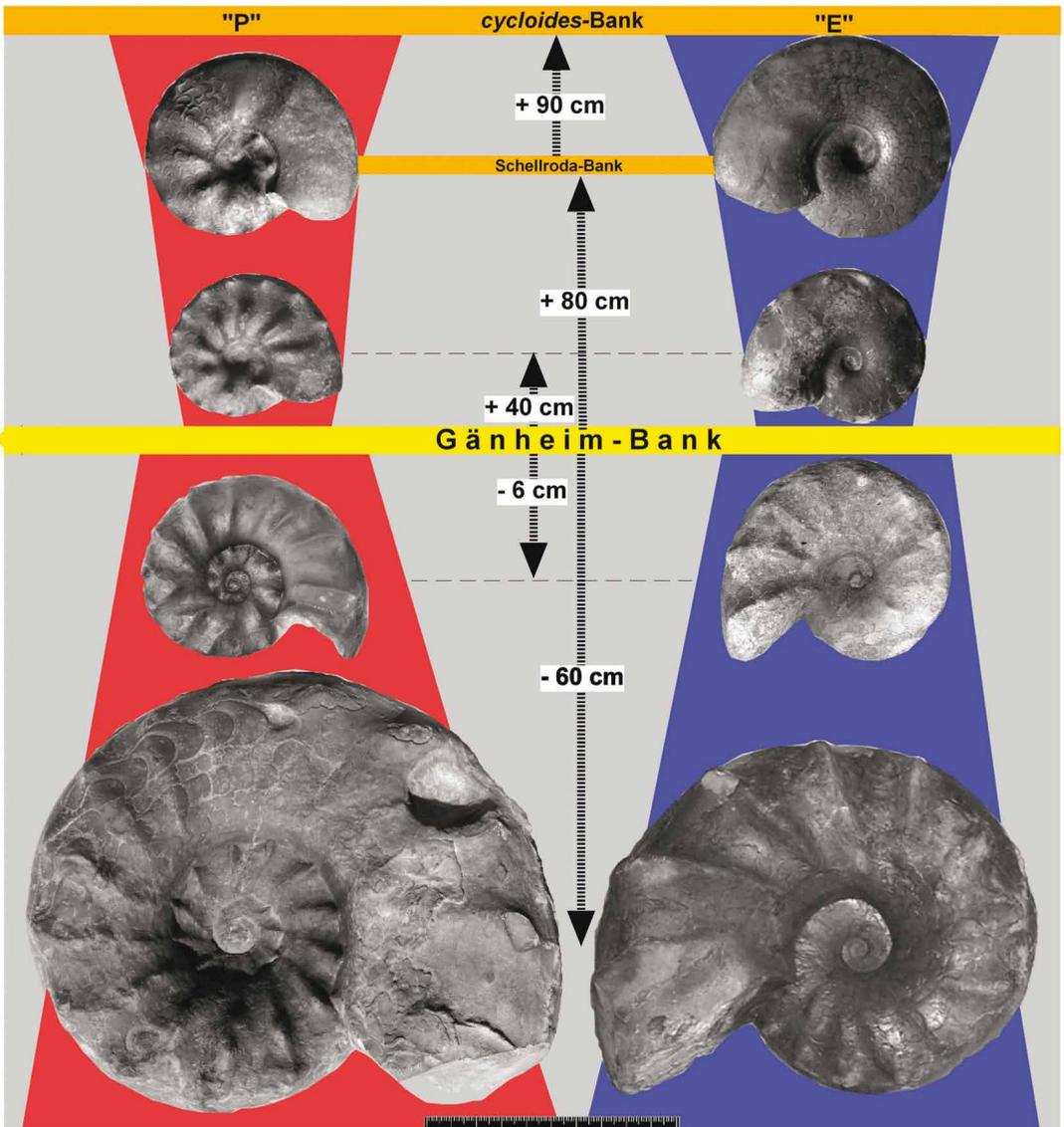


Abb. 5: Der Morphologie-Wechsel im Liegenden der Gänheim-Bank erfolgt stufenweise. Anfangs ist es lediglich ein „Kleinerwerden“ der Gehäuse um 50%. Die weitere Reduzierung der Gehäusegröße im Hangenden ist das Ergebnis einer unterschiedlichen Verkürzung der Ontogenie. Sie bewirkt beim Typ „E“ die Vorverlegung auf das erste und beim Typ „P“ auf das zweite Ontogeniestadium. Vom Chronohorizont der Schellroda-Bank bis zur *cycloides*-Bank verändert sich das Individualverhalten erneut und die Gehäuse werden wieder größer.

Morphologie-Änderungen in den Chronohorizonten in denen ein Phasenwechsel stattfindet. Hier belegen die Merkmalsänderungen eine Umkehr der Individualentwicklung. Zum Verständnis dieses ungewöhnlichen Verhaltensmusters der Biospezies gehört die Kenntnis der Ontogenie der Individuen.

Danach durchlaufen alle Morphen im **ersten Ontogeniestadium (I)** einen Zustand, der anfangs völlig skulpturlos bleibt und erst zu einem späteren Zeitpunkt lediglich marginale Knötchenbildungen aufweist. Diesem skulpturlosen Abschnitt folgt mit der Ausbildung lateraler Knötchen, Knoten oder Fältchen das **zweite**

Ontogeniestadium (II). Den lateralen Bildungen stehen marginal anfangs trichotom und später dichotome Knötchen oder Knoten gegenüber. Durch unterschiedlich langes Verharren einer Organismengruppe im ersten Ontogeniestadium entsteht eine zeitlich divergierende Morphologie („E“ und „P“). Mit der Ausbildung von Einfachrippen endet die Individualentwicklung der Individuen in den zwei nodosen Phasen der Evolution der Biospezies *Ceratites nodosus* in einem **dritten Ontogeniestadium (III)**.

Der Übergang von der flexuosen (Ph 1) zur dichotomen Phase (Ph 2) oder der ersten nodosen Phase (Ph 3) zur Progenese Phase (Ph 4) entspricht somit einer Umkehr vom dritten in das zweite Ontogeniestadium und folglich einer Verkürzung der Individualentwicklung.

4.2. Chronohorizont Gänheim-Bank

Mit Beginn der ersten nodosen Phase (Ph 3), der Ausbildung von Einfachrippen in der *compressus* Zone, nimmt die Gehäusegröße kontinuierlich zu. Bis zum nächsten Phasenwechsel erreichen einzelne Individuen der Chronospezies *Ceratites spinosus* Gehäusegrößen bis 26 cm. Im Liegenden des Chronohorizontes der Gänheim-Bank endet der Trend der kontinuierlichen Größenzunahme. Er ist offensichtlich eine erste physiologische Reaktion der Organismen auf bevorstehende ökologische Veränderungen. Der hier einsetzende Morphologiewechsel der Chronospezies bis in die *enodis/pos-*

seckeri Zone ist eine Besonderheit in der evolutiven Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus*. Eine Vorstellung vom Ausmaß der morphologischen und physiologischen Umstellungen erhält man mit der Abb. 5 und der graphischen Darstellung der korrelierten Parameterwerte. Veränderungen dieser Größenordnung verweisen auf einen offensichtlich bereits im Liegenden der Gänheim-Bank einsetzenden grundlegenden Wandel der abiotischen Verhältnisse.

Bei einem Teil der Individuen erfolgt vor dem Phasenwechsel eine beschleunigte Gehäusegrößenzunahme („Riesenwuchs“) und bei einem anderen Teil eine Gehäusegrößenreduzierung bis auf 50% des zuletzt erreichten Niveaus. Inwieweit es sich dabei um eine Parallelentwicklung handelt ist noch nicht zu belegen. Zumindest sind die kleinen spinosen Morphen unmittelbar aus dem Liegenden der Gänheim-Bank keine juvenilen Bildungen der Chronospezies *Ceratites spinosus*. Die einfach berippten Wohnkammern belegen weiterhin das dritte Ontogeniestadium der Individuen (Abb. 5).

Im Chronohorizont der Leitbank selbst beginnt jedoch eine physiologisch determinierte Vorverlagerung vom dritten in das zweite Ontogeniestadium (Ph 4). Dabei reduziert sich die Gehäusegröße nochmals. Als Ergebnis dieser erneuten Verkürzung der Individualentwicklung erscheinen nun kleine, juvenil wirkende spinose Phänotypen ohne Septendrängung (Abb. 6 a/b).



Abb. 6a: *C. „spinosus“* juv. „P“, DI = 53 mm, 9 Septen, Chronohorizont Gänheim-Bank, Willrodaer Forst, NKE 26;107
 Abb. 6b: *C. „spinosus“* juv. „E“, DI = 60 mm, 8 Septen, Chronohorizont Gänheim-Bank, Willrodaer Forst, NKE 26;47

4.3. Zeitebene I - Progenese I

Die bislang als Vorverlegung der Geschlechtsreife gedeutete Verkürzung der Ontogeniestadien (Progenese) erfährt im Hangenden der Gänheim-Bank eine wechselhafte Weiterentwicklung. Da die exakt horizontiert geborgenen Neufunde die morphologische Zuordnung der Individuen aus dem Museumsfundus zulassen, kann mit dieser quantitativen Erweiterung die Darstellung der Dimorphen in drei Zeitebenen erfolgen (Abb. 2).

Das morphologisch/physiologische Verhaltensmuster ist unterschiedlich und reicht von außergewöhnlicher Streckung bis extremer Verkürzung der Frühontogenie (Tafel 1 und 2). Auf diese Weise entstehen verschiedene Gehäuseformen mit variabler Innenspirale und Lateralskulptur.

Bei den Dimorphen „P“ endet die Individualentwicklung mit einer dichotom skulpturierten Wohnkammer (zweites Ontogeniestadium), nicht selten jedoch mit nodosen Skulpturelementen und darauf folgender Skulpturabschwächung. Im Verhältnis zur Wohnkammer vergrößert sich das Volumen des Phragmokons (WkI <1).

Noch variabler verläuft die Entwicklung der Dimorphen „E“. Durch extrem langes Verharren im ersten Ontogeniestadium entstehen bereits lateral skulpturlose Formen. Häufig werden aber auch Knötchen- und Faltenbildungen in der Individualentwicklung erst sehr spät gebildet. Dann fällt wiederum auf, daß die lateral skulpturierten Abschnitte mit Skulpturabschwächung enden.

4.4. Zeitebene II – Chronohorizont Schellroda-Bank

Im Chronohorizont der Schellroda-Bank endet die kalkeiche Fazies der Meißner-Formation.

Mit ihr endet auch die unbeständig wirkende Formenfülle der Progenese I Morphen (Tafel 3 und 4). Die bereits beobachtete Skulpturabschwächung auf der Wohnkammer nimmt weiter zu. Gleichzeitig verändert sich die Struktur des Phragmokons. Mit der Erhöhung der Anzahl der Septen vergrößert sich die Oberfläche der Kammerscheidewände und mit den kleiner werdenden Werten des Wohnkammer-Indexes (WkI) vergrößert sich in Relation zur Wohnkammer das Volumen des Kammerapparates.

4.5. Zeitebene III – Progenese II

Die im Hangenden der Schellroda-Bank einsetzende „Lettenkeuper-Fazies des mo“ ist ein Beleg für drastisch veränderte ökologische Verhältnisse. Physiologische Reaktionen der Biospezies *Ceratites nodosus* auf diesen Wandel können mit allen Parameterwerten belegt werden (Tafel 5 und 6). So nimmt das Größenwachstum der Dimorphen „E“ und „P“ um 38% bzw. 24% deutlich zu. Dabei kommt es zu einer auffälligen Verschiebung der Ontogeniestadien. Das Ausmaß der ab Zeitebene I zunehmenden Skulpturabschwächung auf der Wohnkammer erreicht ein Maximum. Die skulpturlose Phase kann sich nach bereits ausgebildeten Einfachrippen über 360° erstrecken und wäre damit ein viertes Ontogeniestadium.

Weitere Rückschlüsse auf das physiologische Anpassungsverhalten der Biospezies *Ceratites nodosus* ermöglichen die ontogenetischen Parameter.

So wird der bereits im Chronohorizont Schellroda-Bank vermehrte Einbau von Septen nochmals von den „P“ Morphen auf 17 = 121 % und den „E“ Morphen auf 20 = 125 % gesteigert. Das entspricht Maximalwerten der Formenreihe der Biospezies. Gleiches trifft auf die Drängungsindex-Werte der Dimorphen „E“ = 0,17 und

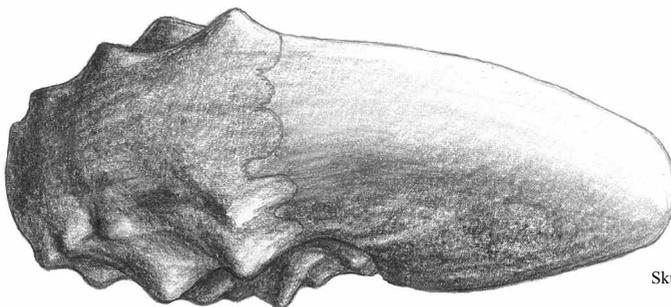


Abb. 7: *Ceratites posseckeri*, schematisierte Darstellung der Gehäusemorphologie am Übergang vom Phragmokon zur Wohnkammer mit typischer Skulpturabschwächung und einem Wohnkammer-Index <1.
Zeichnung: Sebastian Brandt

„P“ = 0,19 zu. Sie belegen extrem eng stehende Kammer-scheidewände am Ende der Individualentwicklung und liegen 26 % bzw. 24 % unter dem Durchschnitt der Formenreihe. Eine weitere Besonderheit ist das ungewöhnliche Querschnittsverhalten der Wohnkammer zum Phragmokon (Q1/Q2). Mit dem Wohnkammerindex „E“ = 0,96 und „P“ = 0,92 werden für die Formenreihe der Biospezies gleichfalls beispiellose Werte erreicht. An diesen Veränderungen beim Gehäusebau wird das Bestreben der Individuen sichtbar, das Kammervolumen und die Oberfläche der Kammer-scheidewände um ein Vielfaches zu vergrößern. Nur ein mit Flüssigkeit gefüllter Kammerapparat als Stoffwechselorgan konnte davon profitieren.

Im Hangenden des Chronohorizontes der *cycloides*-Bank normalisiert sich mit der Rückkehr zum dritten Ontogeniestadium und der Ausbildung von Einfachrippen auf der Wohnkammer der Gehäusebau allmählich wieder. Die heterogenen Gehäusemerkmale der praenodosen Ceratiten haben wiederkehrende Gemeinsamkeiten mit denen der Morphen der ersten nodosen Phase.

5. Korrelation der Parameterwerte der Formenreihe

Die Darstellung der evolutiven Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* erfolgt bis zum Chronohorizont *cycloides*-Bank exakt stratigraphisch und chronologisch korreliert.

Um eine etwaige Vorstellung der zeitlichen Dimension zu erhalten (mo ~3,5 Mio Jahre) wird für diesen Profilabschnitt von 38 Metern ein anteiliger Zeitraum von 1,8 Millionen Jahren angenommen. Danach entfallen allein auf den Artbildungsprozess von der Immigration bis zum Bottleneck „B“ (genetischer Flaschenhals) 700 000 Jahre, eine weitere Million Jahre verging bis an den Chronohorizont Gänheim-Bank. Für die beschriebene Anpassungszeit verbleiben somit lediglich 100 000 Jahre.

Erklärung der Abkürzungen:

SpB = Spiriferina-Bank; GB = Gänheim-Bank; SB = Schellroda-Bank; cB = *cycloides*-Bank; m = Meter-Skalierung des mo in Thüringen; B = Bottleneck; Mn-F = Meißner-Formation; Wb-F = Warburg-Formation; Im = Immigration

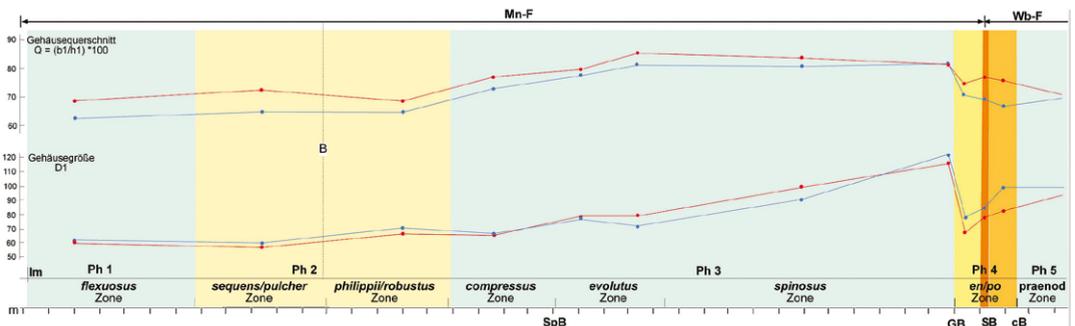


Abb. 8: Größe und Querschnitt

5.1. Evolutiver Trend beim Gehäusebau

Entwicklung der Gehäusegrößen

Durchschnittswerte: „E“ = 72 mm; „P“ = 73 mm

Verhalten der Dimorphen: Bis zur ersten nodosen Phase verhalten sich die Dimorphen „E“ < „P“. Auffällig ist dann die in der *compressus* Zone einsetzende Umkehr dieses Verhaltens.

Chronohorizont Gänheim-Bank („Riesenwuchs“): „E“ = 134 mm; „P“ = 126 mm. Mit „E“ < „P“ erfolgt die Umkehr zurück zum ursprünglichen Verhaltensmu-

ster der Dimorphen. Die radikale Verringerung der Gehäusegröße bis zur Zeitebene I um 50 % zeigt, daß sich die Strategie mit einem „Riesenwuchs“ nicht durchsetzen konnte.

Zeitebene I: „E“ = 72 (Niveau *evolutus*)

„P“ = 67 (Niveau *robustus/compressus*)

Zeitebene II: „E“ = 84 (Niveau < *spinosus*)

„P“ = 77 (Niveau *evolutus*)

Zeitebene III: „E“ = 99 (Maximalwert)

„P“ = 83 (Niveau *evolutus*)

In der *enodis/posseckeri* Zone beträgt die Größenzunahme der Dimorphen „E“ 38 % und „P“ 24 %.

Entwicklung des Gehäusequerschnitts

$$Q1 = (b1/h1) * 100$$

Durchschnittswerte: „E“ = 72, „P“ = 77

Verhalten der Dimorphen: In der Formenreihe tendieren bei durchgehend gleichbleibender Divergenz die „P“ Morphen stets zu größeren Querschnittswerten, ihre Gehäuse wirken kompakter. Seit dem Maximum in

der *evolutus* Zone liegen die Werte ca. 10% über dem Durchschnitt der Formenreihe.

Chronohorizont Gänheim-Bank: 82 „E“ = „P“

Zeitebene I: „E“ = 71 „P“ = 75

Zeitebene II: „E“ = 69 „P“ = 77

Zeitebene III: „E“ = 67 „P“ = 76

Alle Werte Q1 liegen unter dem Durchschnitt der Formenreihe

5.2. Evolutiver Trend beim Bau der Spirale

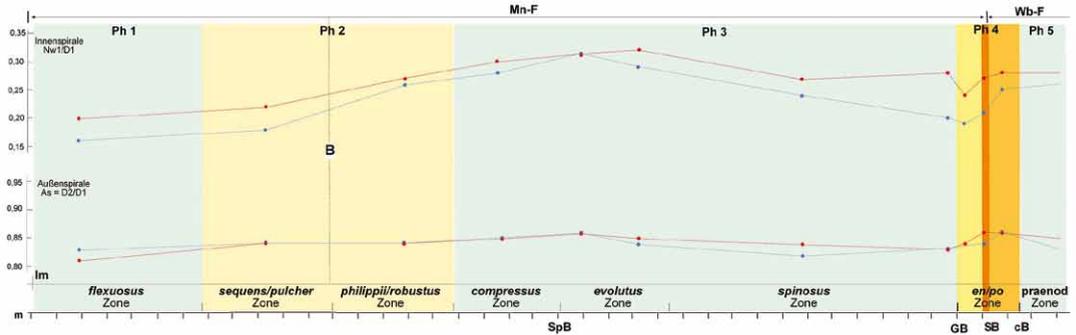


Abb. 9: Außen- und Innenspirale

Entwicklung der Außenspirale $As = D2/D1$

Durchschnittswerte: 0,84 „E“ = „P“

Verhalten der Dimorphen: Bei geringer Variabilität divergieren die Werte lediglich in Phase I, der *evolutus* und *spinosus* Zone sowie im Chronohorizont Schellroda-Bank. Ab der *evolutus* Zone erfolgt im Vergleich zur Immigrationsphase ein Umkehrverhalten.

Chronohorizont Gänheim-Bank: „E“ = „P“ . Der Wert 0,83 entspricht Minimum der flexuosus Phase I.

Zeitebene I: „E“ = 0,85 „P“ = 0,84

Zeitebene II: „E“ = 0,84 „P“ = 0,86

Zeitebene III: „E“ = 0,86 „P“ = 0,86

Der Wert 0,86 entspricht dem Maximum der nodosen Phase im Chronohorizont Spiriferina-Bank.

Entwicklung der Innenspirale $Is = Nw1/D1$

Durchschnittswerte: „E“ = 0,25, „P“ = 0,27

Verhalten der Dimorphen: Bei durchgehend gleichbleibender Divergenz erreicht die Innenspirale im Hangenden des Chronohorizontes Spiriferina-Bank den Maximalwert 0,32 der Biospezies *Ceratitis nodosus*.

Chronohorizont Gänheim-Bank: „E“ = 0,21, „P“ = 0,28

Zeitebene I: „E“ = 0,19 „P“ = 0,24

Zeitebene II: „E“ = 0,21 „P“ = 0,27

Zeitebene III: „E“ = 0,25 „P“ = 0,28

In den Zeitebenen I-III ergeben die Parameterwerte der Dimorphen vom Bau der Innenspirale erstmals seit Speziationsprozess wiederum keine Gauß'sche Verteilung. Dieser Trend entspricht der Suche nach einer optimalen Lösung beim Gehäusebau.

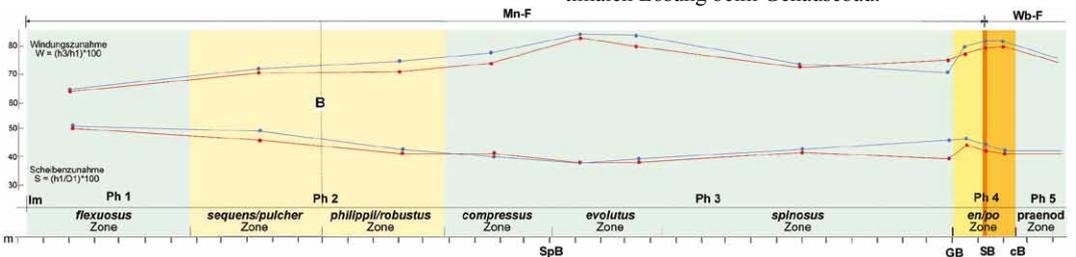


Abb. 10: Scheiben- und Windungszunahme

Scheibenzunahme $S = (h1/D1)*100$

Durchschnittswerte: „E“ = 43, „P“ = 42

Verhalten der Dimorphen: Die Dimorphen „E“ und „P“ verhalten sich, mit Ausnahme der Umkehr in der *compressus* Zone, im Trend durchgehend divergierend. Mit dem Wert 38 liegt das Minimum im Chronohorizont Spiriferina-Bank

Chronohorizont Gänheim-Bank: „E“ = 46, „P“ = 41

Zeitebene I: „E“ = 46 „P“ = 44

Zeitebene II: „E“ = 44 „P“ = 42

Zeitebene III: „E“ = 42 „P“ = 41

Windungszunahme $W = (h3/h1)*100$

Durchschnittswerte: „E“ = 77, „P“ = 75

Verhalten der Dimorphen: Von der Immigration bis zum Chronohorizont Spiriferina-Bank stetig divergierend bis auf 85 steigende Werte.

Chronohorizont Gänheim-Bank: „E“ = 72 „P“ = 75. Im Liegenden der Gänheim-Bank erfolgt wiederum eine Umkehr der Parameterwerte

Zeitebene I: „E“ = 80 „P“ = 77

Zeitebene II: „E“ = 82 „P“ = 80

Zeitebene III: „E“ = 82 „P“ = 80

5.3. Evolutiver Trend der physiologischen Anpassung

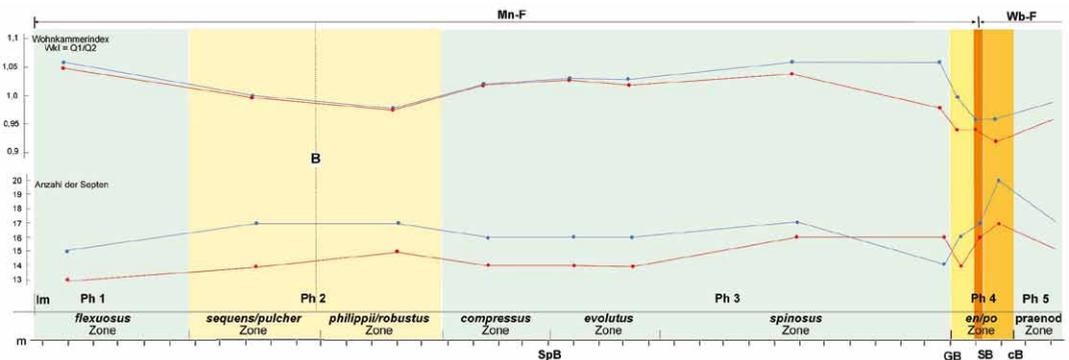


Abb. 11: Septen und Wohnkammerindex

Anzahl der Septen

Durchschnittswerte: „E“ = 16, „P“ = 14

Verhalten der Dimorphen: In der gesamten Formenreihe besteht ein deutlich divergentes Verhalten bei der zahlenmäßigen Ausbildung der Septen. Die aus den Durchschnittswerten ersichtliche Differenz von zwei Septen verringert sich lediglich in der *spinosus* Zone auf ein Septum.

Chronohorizont Gänheim-Bank: „E“ = 14, „P“ = 16. Im Liegenden der Gänheim-Bank kommt völlig überraschend die totale Umkehrung des bis dahin stabilen Verhaltensmusters.

Zeitebene I: „E“ = 16 „P“ = 14

Zeitebene II: „E“ = 17 „P“ = 16

Zeitebene III: „E“ = 20 „P“ = 17

Ungewöhnlich ist gleichfalls das Verhalten beim Einbau der Septen in den Zeitebenen I-III. Bereits im

Chronohorizont Schellroda-Bank erreichen beide Dimorphen die in der Formenreihe bis dahin ausgebildeten Maximalwerte. Die Anzahl der in der „Lettenkeuper-Fazies“ im Liegenden der *cycloides*-Bank gebildeten Kammerscheidewände übertrifft diese Maxima erneut und bleibt unikal.

Wohnkammer-Index $Wki = Q1/Q2$

Durchschnittswerte: „E“ = 1,03, „P“ = 1,02

Verhalten der Dimorphen: Der Ontogenie-Parameter Wki wurde erstmals von REIN 1988a verwendet. Mit dem Quotienten konnte nachgewiesen werden, daß bei Ceratiten aus der *enodis/posseckeri* Zone der Gehäusequerschnitt beim Wachstum nicht linear zunimmt. Die Werte waren immer kleiner 1. Ähnlich verhielten sich die Dimorphen der dichotomen Phase (REIN 1988b). Im Unterschied dazu ist der Quotient der Dimorphen aus der flexuosus und der ersten nodosen Phase größer 1.

Chronohorizont Gänheim-Bank: „E“ = 1,06, „P“ = 0,98. Der Quotient 1,06 entspricht dem Maximalwert der „E“ Morphen der Immigranten und der *spinus* Zone.
Zeitebene I: „E“ = 0,997 „P“ = 0,98

Zeitebene II: „E“ = 0,96 „P“ = 0,94
Zeitebene III: „E“ = 0,96 „P“ = 0,92
 Die Quotienten der Dimorphen der Zeitebene III sind als Minimalwerte der Formenreihe ohne Beispiel.

5.4. Evolutiver Trend in der Ontogenie

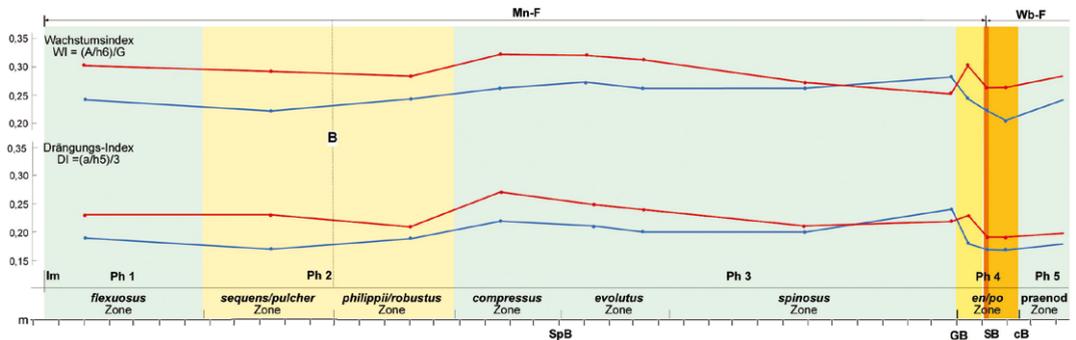


Abb. 12: Drängungs- und Wachstumsindex

Drängungs-Index $DI = (a/h5)/3$

Durchschnittswerte: „E“ = 0,23, „P“ = 0,25

Verhalten der Dimorphen: In der Formenreihe besteht ein durchgehend divergentes Verhalten der Dimorphen zueinander. Dabei neigen „E“ Morphen grundsätzlich zur Anlage dicht stehender Septen am Ende der Ontogenie.

Chronohorizont Gänheim-Bank: E“ = 0,24 „P“ = 0,22. Auch die Umkehr der Werte beim Drängungs-Index belegt wiederum die Sonderstellung der Individuen mit „Riesenwuchs“ aus dem Liegenden der Gänheim-Bank.

Zeitebene I: „E“ = 0,18, „P“ = 0,23

Zeitebene II: „E“ = 0,17, „P“ = 0,19

Zeitebene III: „E“ = 0,17, „P“ = 0,19

Die größten Anpassungsprobleme hatten anfangs die Individuen der Morphe „P“. Trotzdem liegen alle Werte der Zeitebenen I–III unter der Durchschnittswerten der Formenreihe. Davon haben schließlich die „P“ Morphen der Zeitebene II/III absolute Minimalwerte.

Wachstums-Index $WI = (A/h6)/G$

Durchschnittswerte: „E“ = 0,25, „P“ = 0,27

Verhalten der Dimorphen: Ähnlich dem Index für Septendrängung besteht ein durchgehend divergentes Verhalten der Dimorphen in der Formenreihe zueinander. Dabei neigen „E“ Morphen grundsätzlich zur Anlage dichter stehender Septen.

Chronohorizont Gänheim-Bank: „E“ = 0,28; „P“ = 0,25. Auch die Umkehr der Werte beim Wachstums-Index belegt wiederum die Sonderstellung der Individuen mit „Riesenwuchs“ aus dem Liegenden der Gänheim-Bank.

Zeitebene I: „E“ = 0,24 „P“ = 0,30

Zeitebene II: „E“ = 0,22 „P“ = 0,26

Zeitebene III: „E“ = 0,20 „P“ = 0,26

Die größten Anpassungsprobleme hatten anfangs die Individuen der Morphe „P“. Abgesehen davon liegen die übrigen Werte der Zeitebenen I–III unter der Durchschnittswerten der Formenreihe. Davon haben schließlich die „E“ Morphen der Zeitebene III absolute Minimalwerte.



Abb. 13: Die nach dem dritten Ontogeniestadium auf der Wohnkammer folgende Skulpturabschwächung ist ein bislang unterschätztes ursprüngliches Merkmal einiger Immigranten-Populationen. Es erscheint rezessiv in allen Biozonen. a) *Ceratites flexuosus* „P“, D1 = 75 mm, Bucha, Slg. Brandt 11;08. b) *Ceratites evolutus* „P“, D1 = 95 mm, Troistedt, Slg. Brandt 09;45. c) *Ceratites praenodosus* „E“, D1 = 98 mm, Nohra, Slg. Thieme 95;102.

6. Fazit

Die evolutionäre Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* verlief von der Immigration bis ins Liegende des Chronohorizontes Gänheim-Bank kontinuierlich. Der stetige Morphologiewandel erfolgte in Anpassung an graduell wechselnde Umweltbedingungen. Im kurzen Zeitabschnitt zwischen den Chronohorizonten Gänheim-Bank und *cycloides*-Bank kommt es jedoch zu ungewöhnlichen morphologisch/physiologischen Veränderungen. Sie sind indirekt ein Indiz für grundsätzliche abiotische Umstellungen, die mit dem totalen Fazieswechsel im Chronohorizont der Schellroda-Bank vorläufig enden.

Das Ausmaß der Anpassungsfähigkeit der Organismen an den weitläufigen Ökologiewechsel beeindruckt. Beim Gehäusebau werden die morphologischen Parameter der gesamten Formenreihe reaktiviert und von den physiologisch geprägten Ontogenie-Parametern noch weit übertroffen.

Voraussetzung für diese genetisch basierte Variabilität der Individuen ist der seit dem „Bottleneck“ existierende große Genpool der Biospezies. Weitere Belege dafür sind die erneuten Nachweise der rezessiven Merkmale „Fadenkiel“ und „ammonitische Suturbildungen“ mit jeweils 7% sowie der „Ventralskulptur“ mit 11%. Als zusätzliches bislang unterschätztes Merkmal der Immigranten erweist sich die Skulpturabschwächung als Beleg für ein viertes Ontogeniestadium.

Die Biospezies *Ceratites nodosus* dokumentiert mit der großen Variabilität in Bezug auf wechselnde Umweltfaktoren ihre breite autökologische Potenz, sie ist euryök.

Dank

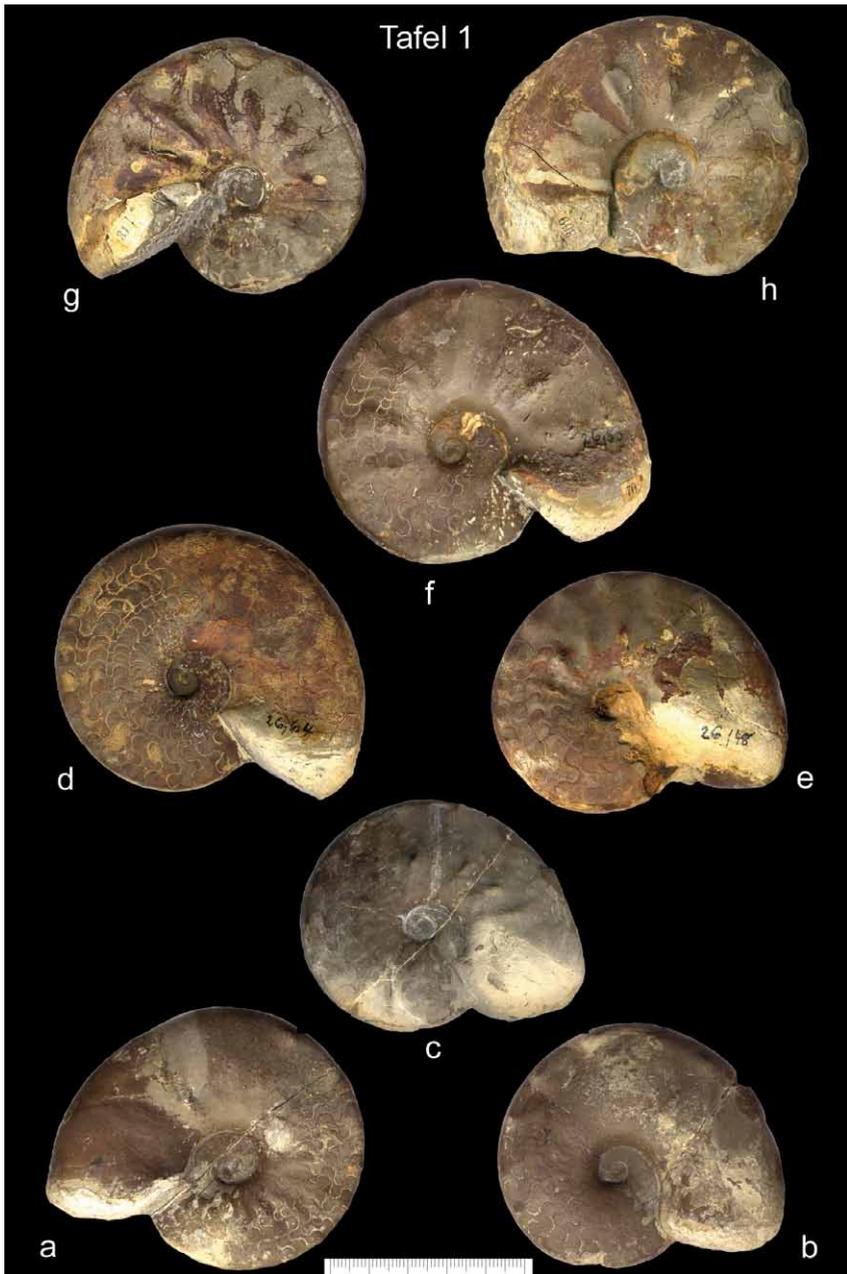
Ich danke Herrn Jörg Amling (Erfurt) für die Übergabe des exakt horizontierten Belegmaterials aus dem Liegenden der Schellroda-Bank von Mühlberg an das Naturkundemuseum Erfurt. Herrn Sebastian Brandt (Kornhochheim) danke ich für die Bereitstellung seines Sammlungsmaterials aus Mühlberg, Ettenhausen und Augustaburg sowie für seine Unterstützung beim Präparieren und der Zeichnung einzelner Belegstücke. Bei Herrn Frank Kilisch (Eschwege) bedanke ich mich für die Bereitstellung seines Belegmaterials aus Ettenhausen und bei Herrn Klaus Ebel (Markdorf) für die Übersetzung der Zusammenfassung.

Literatur

- OCKERT, W. & REIN, S. (1999): Ein vollständiges Profil des Oberen Muschelkalks bei Behringen (TK 25 5232 Stadtilm). – Geowissenschaftliche Mitteilungen von Thüringen 7: 51–70, 1 Abb., 1 Beil.
- 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 427, 101–112, 15 Abb.
- (1988b): Die Ceratiten der *pulcher/robustus* -Zone Thüringens. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schloß Bertholdsburg Schleusingen 3, 28–38, 2 Taf., 4 Abb., 7 Tab.
 - (1999): Über *Ceratites armatus* PHIL. und *Ceratites münsteri* PHIL. aus dem Oberen Muschelkalk Thüringens. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schloß Bertholdsburg Schleusingen 14: 43–51, 16 Abb.
 - (2001): Neue Erkenntnisse zur Evolutionsbiologie der germanischen Ceratiten. – Ontogenese, Phylogenese und Dimorphismusverhalten. – Freiberger Forschungshefte C 492, 9: 99–120, 5 Abb., 4 Taf.
 - (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.
 - (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 Thüringens, N. F. 14: 85–112, 23 Abb.
- REIN, S. & OCKERT, W. (2000): Die *enodis/posseckeri*-Zone im Oberen Muschelkalk Thüringens – Ausbildung und Fossilführung. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt 19: 43–67, 16 Abb., 2 Prof.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. – Verl. P. Parey, Berlin und Hamburg, 207 S., 46 Abb.

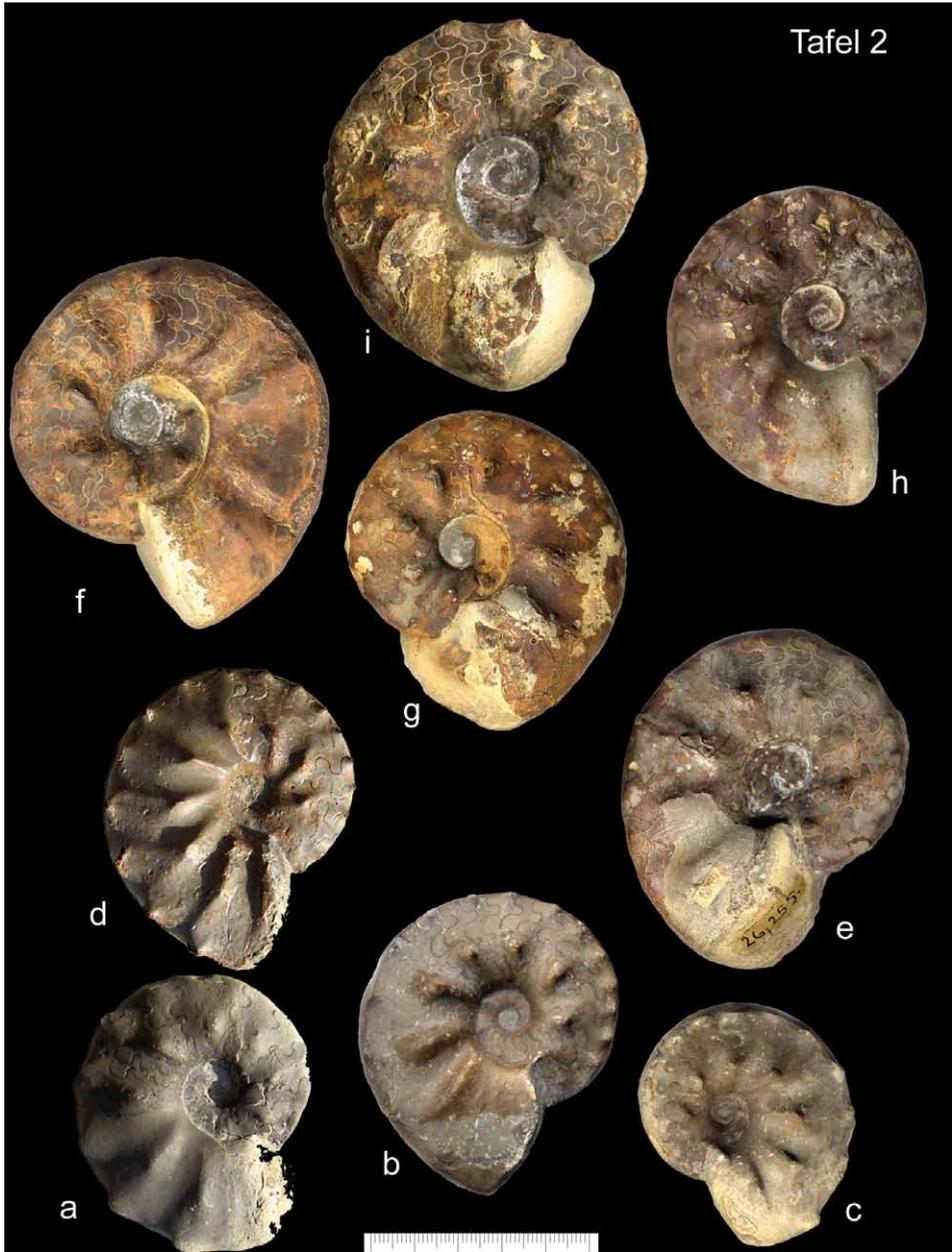
Anschrift des Autors:

Siegfried Rein
Hubertusstraße 69
D-99092 Erfurt-Rhoda



Tafel 1:

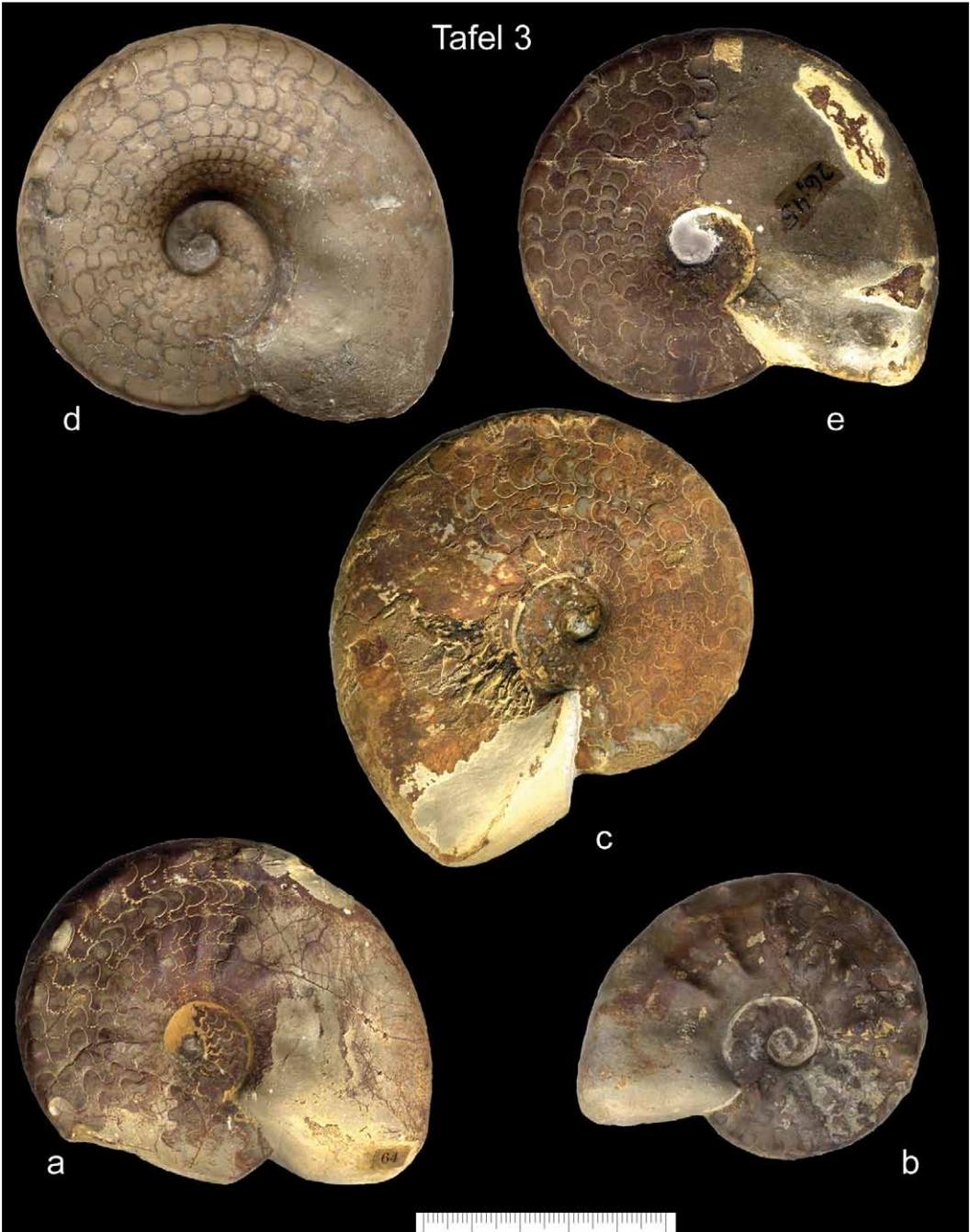
- a) *Ceratites enodis* „E“, Progenese I, DI = 71 mm, 20 Septen, Schellroda-Bk -38, Mühlberg, Slg. Brandt 10;24
b) *Ceratites enodis* „E“, Progenese I, DI = 69 mm, 16 Septen, Schellroda-Bk -38, Mühlberg, Slg. Brandt 10;30
c) *Ceratites enodis* „E“, Progenese I, DI = 67 mm, 15 Septen, Schellroda-Bk -38, Mühlberg, Slg. Brandt 10;37
d) *Ceratites enodis* „E“, Progenese I, DI = 77 mm, 19 Septen, Zeitbene I, Willrodaer Forst, NKE 26;64
e) *Ceratites enodis* „E“, Progenese I, DI = 67 mm, 12 Septen, Zeitbene I, Willrodaer Forst, NKE 26;48
f) *Ceratites enodis* „E“, Progenese I, DI = 79 mm, 16 Septen, Zeitbene I, Willrodaer Forst, NKE 26;53
g) *Ceratites enodis* „E“, Progenese I, DI = 68 mm, 10 Septen, Zeitbene I, Willrodaer Forst, NKE 26;49
h) *Ceratites enodis* „E“, Progenese I, DI = 77 mm, 15 Septen, Zeitbene I, Willrodaer Forst, NKE 26;59



Tafel 2

- a) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 65 mm, 11 Septen, Gänheim -Bk +40, Mühlberg, NKE 100;10
 b) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 66 mm, 14 Septen, Zeitebene I, Ettenhausen, Slg. Brandt 10;36
 c) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 50 mm, 9 Septen, Schellroda-Bk -38, Mühlberg, Slg. Brandt 10;25
 d) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 60 mm, 12 Septen, Gänheim -Bk +23, Troistedt, NKE 100;50
 e) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 69 mm, 13 Septen, Zeitebene I, Willrodaer Forst, NKE 26;255
 f) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 80 mm, 19 Septen, Zeitebene I, Willrodaer Forst, NKE 85;143
 g) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 66 mm, 11 Septen, Zeitebene I, Willrodaer Forst, NKE 26;78
 h) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 71 mm, 14 Septen, Zeitebene I, Willrodaer Forst, NKE 85;265
 i) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese I, DI = 81 mm, 14 Septen, Zeitebene I, Willrodaer Forst, NKE 85;49

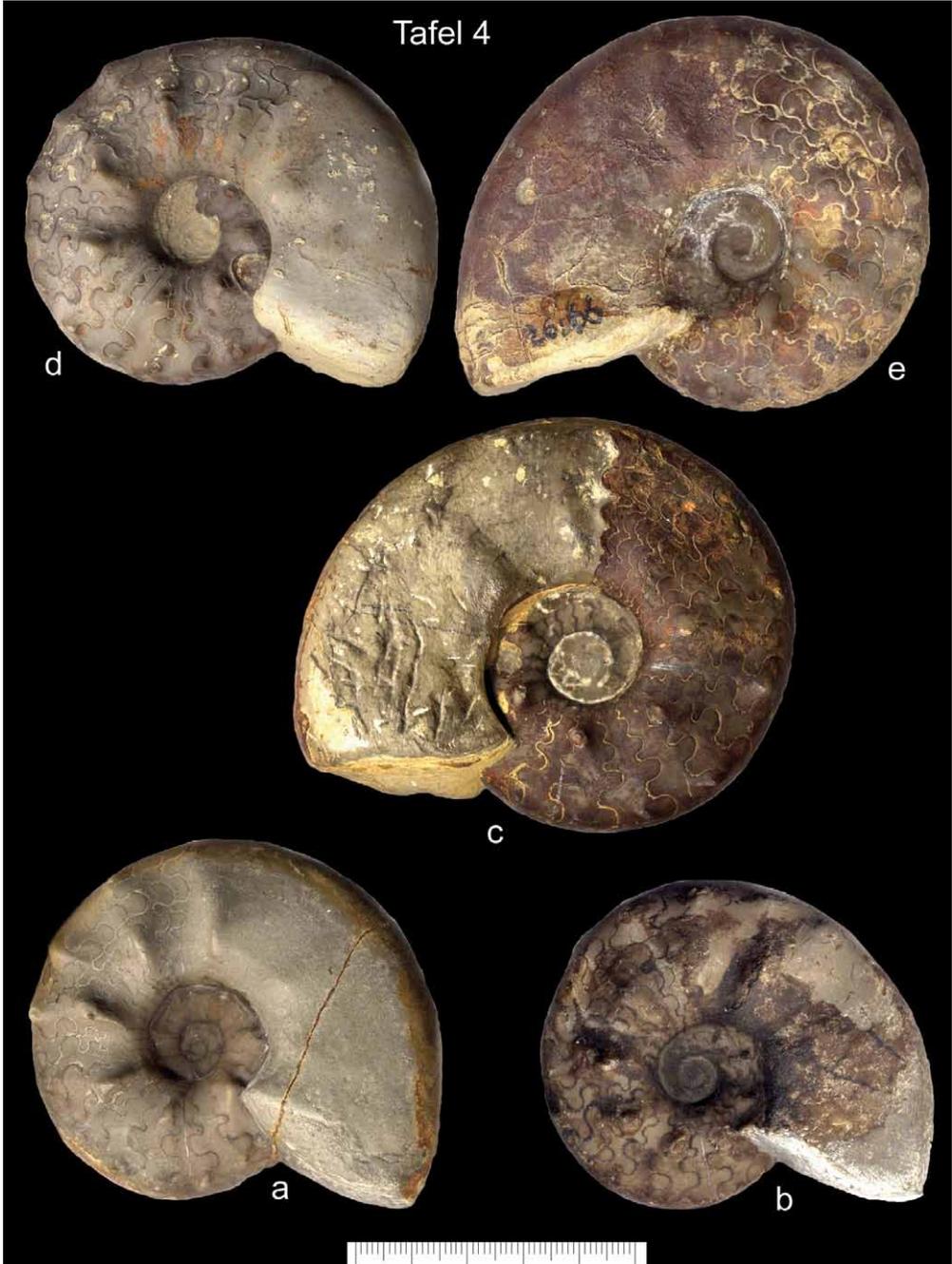
Tafel 3



Tafel 3

- a) *Ceratites enodis* „E”, Progenese II, DI = 89 mm, 18 Septen, Zeitbene II, Willrodaer Forst, NKE 26;253
- b) *Ceratites enodis* „E”, Progenese II, DI = 71 mm, 14 Septen, Zeitbene II, Willrodaer Forst, NKE 85;265
- c) *Ceratites enodis* „E”, Progenese II, DI = 96 mm, 18 Septen, Zeitbene II, Willrodaer Forst, NKE 85;540
- d) *Ceratites enodis* „E”, Progenese II, DI = 80 mm, 17 Septen, Schellroda-Bk, Augustagurg, Slg. Brandt 10;50
- e) *Ceratites enodis* „E”, Progenese II, DI = 89 mm, 17 Septen, Zeitbene II, Willrodaer Forst, NKE 26;59

Tafel 4



Tafel 4

- a) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese II, DI = 75 mm, 15 Septen, Schellroda-Bk, Augustaburg, Slg. Brandt 10:08
- b) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese II, DI = 69 mm, 15 Septen, Schellroda-Bk, Augustaburg, Slg. Brandt 10:49
- c) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese II, DI = 88 mm, 17 Septen, Zeitebene II, Willrodaer Forst, NKE 26;231
- d) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese II, DI = 80 mm, 17 Septen, Zeitebene II, Willrodaer Forst, NKE 43;55
- e) *Ceratites posseckeri* „P”, Progenese II, DI = 85 mm, 13 Septen, Zeitebene II, Willrodaer Forst, NKE 26;66

Tafel 5



Tafel 5:

- a) *Ceratites enodis* „E”, DI = 113 mm, 22 Septen, Zeitebene III, Willrodaer Forst, NKE 26;55
- b) *Ceratites enodis* „E”, DI = 90 mm, 22 Septen, Zeitebene III, *cycloides*-Bank, Schellrodaer Forst, NKE 91;102
- c) *Ceratites enodis* „E”, DI = 117 mm, 22 Septen, Zeitebene III, Willrodaer Forst, NKE 85;542
- d) *Ceratites enodis* „E”, DI = 111 mm, 26 Septen, Zeitebene III, Willrodaer Forst, NKE 26;96

Tafel 6



Tafel 6:

- a) *Ceratites posseckeri* „P“, DI = 119 mm, 23 Septen, Zeitebene III, Willrodaer Forst, NKE 26;69
- b) *Ceratites posseckeri* „P“, DI = 90 mm, 17 Septen, Schellroda-Bk +20, Augustaburg, Slg. Brandt 10:39
- c) *Ceratites posseckeri* „P“, DIH = 98 mm, 20 Septen, cycloides-Bk -10, Riechheim, NKE 91;103
- d) *Ceratites posseckeri* „P“, DI = 92 mm, 19 Septen, Zeitebene III, Willrodaer Forst, NKE 85;65

SCHORN, ST. & KWET, A. (2010): Feuersalamander – Lebensweise – Haltung – Nachzucht. – Natur und Tier-Verlag Münster: 141 S., ISBN: 978-3-86659-156-1, 19,80 €.

Dieser Band erschien in der Reihe „Terrarien-Bibliothek“ des Natur und Tier-Verlages. Dies weist, wie auch der Untertitel, daraufhin, dass als Zielpublikum vor allem Halter und Züchter dieses auffälligen Vertreters der heimischen Fauna im Visier der Autoren standen. Deshalb betrachten diese nicht nur den heimischen Feuersalamander, sondern alle gefleckten Arten der Gattung *Salamandra*. Also auch den Nordafrikanischen Feuersalamander (*Salamandra algira*), den Korsischen Feuersalamander (*Salamandra corsica*) und den Kleinasiatischen Feuersalamander (*Salamandra infraimmaculata*). Von diesen Arten werden alle derzeit anerkannten Unterarten in Wort und Bild ausgiebig vorgestellt, mit Beschreibung und Abbildung der Lebensräume. Dort, wo einigen Unterarten inzwischen zumindest von einigen Autoren Artrang zuerkannt wird, verweisen die Autoren ausdrücklich auf die entsprechende Literatur. Die Verfasser beginnen den Band jedoch mit den Geschichten, die von Alters her um dieses sagenumwobene Tier ranken: der „Salamander-Mythologie“. Von dort springen sie zur modernen Systematik der Salamander und Molche und zur Abstammung dieser Gruppe. Dann wird uns der „Held“ vorgestellt: Körperbau, Haut, Größe, Sinnesorgane und Gesamtverbreitung. Die nachfolgenden Kapitel zu Lebensraum, Lebensweise, Schutz, natürlichen Feinden, Fortpflanzung (Paarung, Salamanderlarven) beziehen sich hauptsächlich auf mitteleuropäische Verhältnisse; auf immerhin 25 Seiten bekommt man so eine knappe, anschauliche Schilderung über Leben und Lebensgefahren des heimischen Feuersalamanders.

Die zweite Hälfte des Buches ist dann ganz der „Heimholung“ gewidmet. Damit diese für das Kerlchen nicht zur „Heimsuchung“ gerät, erfährt man von den rechtlichen Grundlagen, der Auswahl der Tiere, dem zu wählenden Standort, geeigneten Terrarientypen und ihrer Einrichtung, der Aufzucht der Larven und Jungtiere, der Überwinterung, der Freilandhaltung, Ernährung (incl. Beschaffung bzw. Haltung und Zucht von Futtermitteln) und schließlich in einem Kapitel über Krankheiten und Parasiten alles Wissenswerte zur Haltung. Dem Text ist der Erfahrungsschatz beider Autoren anzumerken.

Da es sich vorwiegend an einen praktische Fragen interessierten Leserkreis richtet, werden in diesem Band Literaturzitate vergleichsweise spärlich verwendet. Insgesamt ist der flüssige, angenehm lesbare Schreibstil eine der beiden Stärken dieses rundum empfehlenswerten Büchleins. Die andere ist die – wie bei eigentlich allen Veröffentlichungen des Natur- und Tier-Verlages – üppige Ausstattung mit wunderschönen, aussagekräftigen Fotos in „anschaulicher“ Größe. Für Halter dieser plakativen Gestalt ist die Schrift schlechthin ein „muß“, für alle anderen zumindest ein Schmöckervergnügen.

Ulrich Scheidt