

Ammonoideen des Germanischen Beckens in der Mitteltrias - Stratophänetische Analyse, Lebensweise, Aussterben und Einwanderungen

Christian Klug¹, Wolfgang Schatz¹, Dieter Korn² und Achim Reisdorf³

¹Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Karl-Schmidt-Str. 4, CH-8006 Zürich (Switzerland)
e-mail chklug@pim.unizh.ch, wowo@pim.unizh.ch

²Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität, Invalidenstr. 43, D-10115 Berlin (Germany)
e-mail dieter.korn@museum.hu-berlin.de

³Geologisch-Paläontologisches Institut, Universität Basel, Bernoullistrasse 32, CH-4056 Basel (Switzerland)
e-mail achim.reisdorf@unibas.ch

Einführung

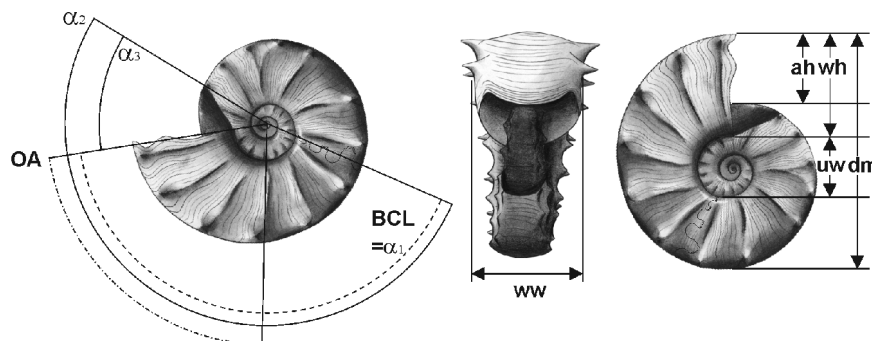
Die Cephalopoden des Germanischen Muschelkalkes erwiesen sich als interessante Objekte für stratigraphische (z.B. URLICHS 1993), phylogenetische (z.B. MÜLLER 1954), paläobiogeographische (z.B. URLICHS & MUNDLOS 1985), morphometrische (z.B. REIN 1988) aber auch paläoökologische Untersuchungen (z.B. REIN 2000). Viele dieser Arbeiten behandeln jedoch nur wenige Arten oder nur wenige Aspekte dieser Cephalopoden.

Die Ziele dieser Arbeit sind, (1) eine detaillierte stratophänetische Analyse vor allem der Ammonoideen des Oberen Muschelkalkes vorzulegen, (2) Zusammenhänge zwischen morphologischen Änderungen der Ceratiten und paläoökologischen Prozessen aufzuzeigen, (3) Änderungen in deren Lebensweise im Verlauf der Phylogenie nachzuvollziehen und (4) wiederholte Aussterben und (5) Immigrationen zu belegen.

Daten und Methoden

Komplette und undeformierte Steinkerne von Cephalopoden aus dem Muschelkalk sind eher selten. Deswegen wurden etwa 500 Exemplare aus den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) und aus dem Muschelkalkmuseum Hagdorn in Ingelfingen (MHI) sowie wenige Exemplare aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut und Museum der Universität Tübingen (GPIT) ausgesucht und folgende Strecken vermessen:

dm_1 (grosser Durchmesser), dm_2 (Durchmesser der vorletzten Windung), uw (Nabelweite), ww (Windungsbreite am Ende der Wohnkammer), wh (Windungshöhe), sa_{min} (Windungsbreite zwischen den Rippen und Knoten vor dem letzten Septum), sa_{max} (Windungsbreite mit den Rippen und Knoten vor dem letzten Septum), n_l (Anzahl der lateralen Skulpturelemente), n_{vl} (Anzahl der ventrolateralen Skulpturelemente).



Aus diesen Messwerten wurden dann folgende Verhältnisse berechnet:

$WER = (dm_1/dm_2)^2$ (Windungsexpansionsrate), uw/dm_1 , ww/dm_1 , wh/dm_1 , $sa = sa_{min}/sa_{max}$ (Skulptur-Windungsbreiten-Verhältnis), n_l/n_{vl} (Verhältnis der Anzahl lateraler und ventrolateraler Skulpturelemente), $IZR = (dm_2 + wh - dm_1)/wh$ (Verhältnis der konkaven Windungszone zur Windungshöhe).

Alle Exemplare wurden nach ihrer stratigraphischen Herkunft sortiert. Zur Vereinfachung wurde der Obere Muschelkalk in 16 stratigraphische Einheiten unterteilt. Diese stratigraphischen Einheiten entsprechen weitgehend den Ceratitenzonen nach URLICHS (1993). Die Ergebnisse wurden in normalen Scatter-Diagrammen (x-Achse: stratigraphische Einheiten 1-16; y-Achse: Verhältnis) dargestellt, aber auch einer kanonischen Diskriminanz-Funktions-Analyse unterzogen.

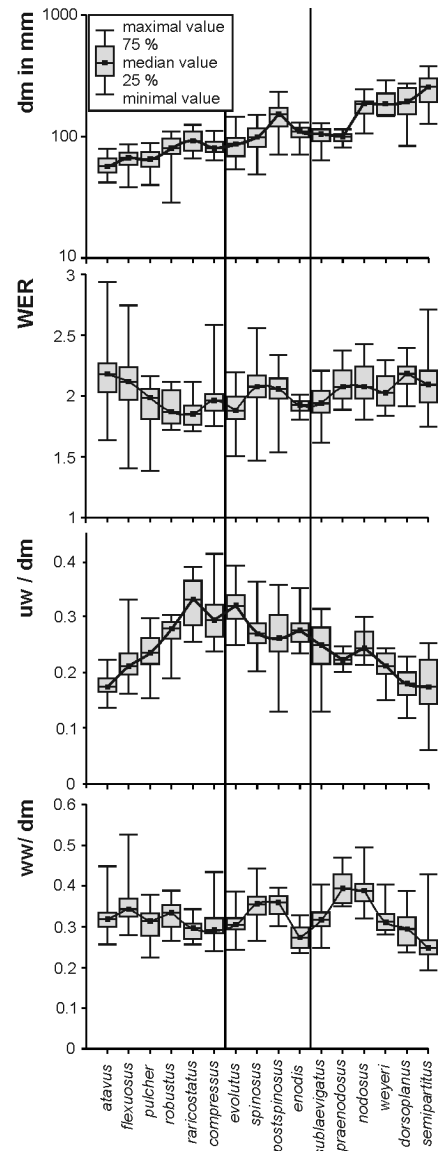
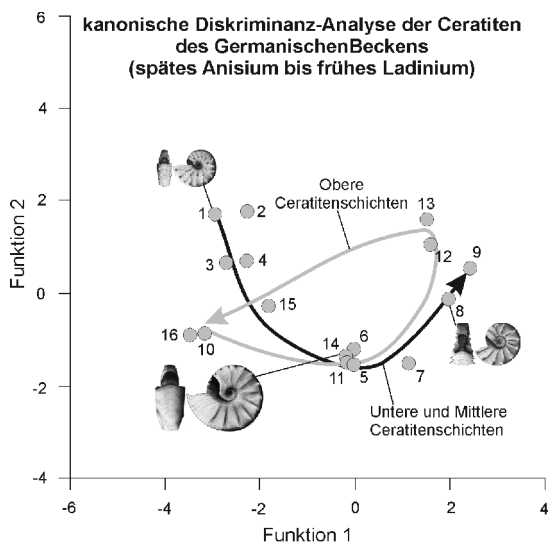
Ergebnisse

Im Verlaufe des späten Anis und des frühen Ladin fanden bei den Ammonoideen einige morphologische Veränderungen statt. In diesem Zeitraum nahm der Medianwert des Durchmessers (dm_1) von 56,3 auf 253,5 mm zu. Das uw/dm_1 -Verhältnis nimmt von der stratigraphischen Einheit 1 bis zur Einheit 5 stetig zu und anschließend bis zur Einheit 16 mehr oder weniger kontinuierlich ab. Das wh/dm_1 -Verhältnis und die Windungsexpansionsrate verhalten sich etwa gegenläufig zum uw/dm_1 -Verhältnis. Wohnkammerlänge und die Orientierung der Mündung korrelieren bei diesen Formen annähernd negativ mit der Windungsexpansionsrate (RAUP 1967; RAUP & CHAMBERLAIN 1967; SAUNDERS & SHAPIRO 1986). Die Medianwerte des Windungsbreiten-Durchmesser-Verhältnisses schwanken zwischen 0,29 und 0,36 in den stratigraphischen Einheiten 1 bis 9, fallen in Einheit 10 auf 0,27, steigen auf 0,39 in Einheit 12 um schließlich in Einheit 16 auf einen Wert bei 0,25 abzusinken. Das Verhältnis der konkaven Windungszone zur Windungshöhe sinkt bis Einheit 9 von 0,35 auf 0,29 und steigt bis Einheit 16 wieder auf 0,34. Die Verteilung der Centroide der morphometrischen Parameter aller stratigraphischen Einheiten zeigen zwei Trends. Zum einen gleicht der Verlauf der Pfade im Morphoraum zwischen den Einheiten 1 und 9 dem zwischen den Einheiten 10 bis 16, zum anderen zeichnen sich zwischen den Einheiten 4 und 5 sowie zwischen 9 und 10 bei mehreren morphologischen Parametern tiefgreifende Veränderungen ab (ww/dm -Verhältnis, wh/dm -Verhältnis, Windungsexpansionsrate, dm_1 , Skulptur).

Diskussion

Für die oben aufgeführten morphologischen Veränderungen schlagen wir folgende Ursachen vor: (1) Paläoökologische Veränderungen, (2) wiederholtes Aussterben der Ceratiten und (3) deren mehrfache Immigration in das Germanische Becken.

Im Bildungszeitraum der Sedimente der stratigraphischen Einheiten 1 bis 4 und 14 bis 16 war der Meeresspiegel relativ niedrig (AIGNER et al. 1999). Die darin vorkommenden Ammonoideen hatten schmale, annähernd glatte Gehäuse. Oxycone und schlanke, platycone Gehäuseformen mit schwacher oder fehlender Skulptur boten einen geringeren Strömungswiderstand als solche mit breiteren bzw. stark skulpturierten Gehäusen (z.B. JACOBS 1992). Wir werten diesen Hinweis auf ein verbessertes Schwimmvermögen der Formen als Anpassung an stärkere Wasserbewegung durch den niedrigen Meeresspiegel. Für die breiteren und stärker skulpturierten Formen der Einheiten 5 bis 9 und 12 bis 13 wird hier entsprechend eine passivere, eher planktische Lebensweise vorgeschlagen.



Wiederholte Immigrations wurden für Cephalopoden und andere Invertebraten aus dem Muschelkalk dokumentiert (HAGDORN 1985; URLICHS & MUNDLOS 1985; URLICHS 1999). Beim Vergleich der Ammonoideen, die gemäß dieser Autoren im Verlauf des Anis und Ladin in das Germanische Becken immigrierten, fällt deren schmale Gehäusegeometrie und meist schwache Skulptur auf (z.B. bei *Beneckeia*, *Discoptychites*, *Paraceratites*). Diese morphologischen Eigenheiten deuten darauf hin, dass es hauptsächlich nektische Formen waren, die von der Tethys in das Germanische Becken gelangten.

Aufgrund der ähnlichen Gehäuseformen der Ammonoideen-Taxa der Einheit 10 und der fast synchronen Einwanderung anderer tethyalen Faunenelemente in das germanische Becken (z.B. *Coenothyris cycloides*, *Holocrinus doreckae*) liegt es nahe, auch für diese Ceratiten eine Einwanderung aus der Tethys anzunehmen. Entsprechend wanderten auch in den Einheiten 1 und 5 je eine Brachiopoden- und eine Crinoiden- Art ein (1: *Encrinus liliiformis*, *Tetractinella trigonella*; 5: *Encrinus greppini*, *Punctospirella fragilis*; HAGDORN 1985).

In weiten Teilen des Germanischen Beckens weist der Übergang von Einheit 9 zu 10 eine unterschiedlich mächtige Fundlücke auf, die auf ein Aussterben der älteren Formen hinweist. Das Verschwinden der Formen aus Einheit 9 wird u.a. von URLICHS (1999) mit einer Abnahme der Salinität begründet, die sich im Vorkommen von Conchostracenen widerspiegelt. Weiterhin war in dem folgenden Zeitintervall der Meeresspiegel relativ hoch (AIGNER et al. 1999), was wahrscheinlich eine bessere Wegsamkeit der Verbindungen zur Tethys für diese marinen Organismen bedeutete. Wir werten all dies als Indizien für eine erneute Einwanderung von Faunenelementen in das germanische Becken. Dies impliziert, dass es im Oberen Muschelkalkes mindestens zwei Entwicklungslinien der Ceratiten gab, deren Ursprung wohl außerhalb des Germanischen Beckens lag. Der von URLICHS (1999) proklamierte Faunenschnitt zwischen den stratigraphischen Einheiten 4 und 5 ist aus morphologischer Sicht etwas weniger deutlich ausgeprägt als in dem zwischen den Einheiten 9 und 10. In diesem Zeitabschnitt veränderten sich vor allem die Skulptur und die Nabelweite der Ceratiten.

Schlussfolgerungen

Basierend auf einer morphometrisch-stratophänetischen Analyse werden die Pfade im Morphoraum der Ceratiten während dem späten Anis und dem frühen Ladin im Germanischen Becken folgendermaßen erklärt:

- 1.) Schmale und schwach skulpturierte Gehäuse implizieren eine verbesserte Schwimmfähigkeit. Bei den Formen der stratigraphischen Einheiten 1 bis 4 und 14 bis 16 bot diese Morphologie einen funktionellen Vorteil im stärker bewegten, flacheren Wasser in diesen Zeitintervallen.
- 2.) Im Verlauf der Bildung der Sedimente des Oberen Muschelkalkes starben wahrscheinlich die Ammonoideen im Germanischen Becken zwei mal aus (am Ende der Einheiten 4 und 9). Indizien dafür sind Fundlücken, paläoökologische Veränderungen und tiefgreifende morphologische Unterschiede.
- 3.) Nach den Aussterbeereignissen im Germanischen Becken immigrierten erneut Ammonoideen zu Beginn der stratigraphischen Einheiten 1 und 10. Wahrscheinlich fand auch am Beginn der Einheit 5 eine Einwanderung tethyalen Formen statt. Fast synchron mit den Immigrationen von Ceratiten in den Einheiten 1, 5 und 10 erreichten jeweils eine Brachiopoden- und eine Crinoiden-Art das germanische Becken.

Literatur

- AIGNER, T., HORNUNG, J., JUNGHANS, W.-D. & PÖPPELREITER, M. (1999). Baselevel cycles in the Triassic of the South-German Basin: a short progress report.- Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil 1, 1998 (7/8): 537-544.
- HAGDORN, H. (1985). Immigrations of crinoids into the German Muschelkalk basin.- In BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.), Sedimentary and evolutionary cycles. Lecture notes on earth sciences, 1: 237-254, (Springer) Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- JACOBS, D. K. (1992). Shape, drag, and power in ammonoid swimming.- Paleobiology 18 (2): 203-220.
- MÜLLER, A. H. (1954). Zur Entwicklungsgeschichte der Ceratiten des germanischen Oberen Muschelkalks, mit einigen Bemerkungen über Abnormitäten.- Geologie, 3, 28-40.
- RAUP, D. M. 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids.- Journal of Paleontology, 41, 43-65.
- RAUP, D. M. and CHAMBERLAIN, J. A. (1967). Equations for volume and center of gravity in ammonoid shells.- Journal of Paleontology, 41 (3): 566-574.
- REIN, S. (1988). Über die Stellung der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) der *enodis/ laevigatus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Unterladin) Thüringens im Stammbaum der germanischen Ceratiten.- Freiburger Forschungshefte, C427: 101-112.
- REIN, S. (2000). Zur Lebensweise von *Ceratites* und *Germanonautilus* im Muschelkalkmeer.- Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen 15: 25-40.
- SAUNDERS, W. B. and SHAPIRO, E. A. (1986). Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics. Paleobiology, 12, 64-79.
- URLICHS, M. (1993). Zur Gliederung des Oberen Muschelkalks in Baden-Württemberg mit Ceratiten.- In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991. Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg 2). 153-156. (Goldschneck) Korb, Stuttgart.
- URLICHS, M. (1999). Cephalopoden im Muschelkalk und Lettenkeuper des germanischen Beckens.- 343-354. In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias, eine ganz andere Welt: Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter. (Pfeil) München.
- URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1985). Immigrations of cephalopods into the Germanic Muschelkalk basin and its influence on their suture line.- In BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.), Sedimentary and evolutionary cycles. Lecture notes on earth sciences, 1: 221-236, (Springer) Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.