

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 292	16 S., 5 Abb.	Stuttgart, 29. 9. 2000
----------------------------	--------	---------	---------------	------------------------

Zur Entwicklungsreihe *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* aus dem Germanischen Oberen Muschelkalk (Nautiloidea, Mitteltrias)

On the phylogenetic lineage *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* from the Germanic Upper Muschelkalk (Nautiloidea, Middle Triassic)

Von Max Urlichs, Stuttgart

Mit 5 Abbildungen

Summary

The morphogenetic lineage *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* from the Upper Germanic Muschelkalk (Middle Triassic, Upper Anisian – Lower Ladinian) shows the following trends: The cross section changes gradually to broader and lower, the umbilical width increases somewhat and the nodes become stronger. Especially, the growth lines and the sulcus on the venter change at the transition from *G. bidorsatus* to *G. suevicus*. The phragmocoel diameter increases by two thirds within the Upper Muschelkalk. The same is true for the final length of the lower jaw of *Germanonautilus*, *Conchorhynchus*.

Zusammenfassung

Bei der morphogenetischen Entwicklungsreihe *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* aus dem Oberen Germanischen Muschelkalk (Mitteltrias, Oberanisien – Unterladinium) sind folgende Trends vorhanden: Der Querschnitt wird zunehmend breiter und niedriger sowie der Nabel immer deutlicher trichterförmig. Die Nabelweite nimmt geringfügig zu, und die Marginalknoten werden kräftiger. Beim Übergang von *G. bidorsatus* zu *G. suevicus* verändern sich vor allem die Ventralfläche und die Ausbildung der Anwachsstreifung. Parallel dazu wächst der Durchmesser um zwei Drittel an. Auch die Endgröße des *Germanonautilus*-Unterkiefers, *Conchorhynchus*, nimmt von der *atavus*- bis zur *semipartitus*-Zone um zwei Drittel zu.

1. Einleitung

Aus dem Germanischen Muschelkalk und Lettenkeuper (Oberanisium – Oberladinium) wurde die morphogenetische Entwicklungsreihe von vier aufeinanderfolgenden *Germanonautilus*-Arten durch MUNDLOS & URLICHS (1984) bekannt gemacht. Diese Reihe beginnt im Unteren Muschelkalk mit *Germanonautilus dolomiticus*, führt im Oberen Muschelkalk über *G. bidorsatus* zu *G. suevicus* und endet im obersten Lettenkeuper mit *Germanonautilus jugatonodosus*. Während zwischen der ersten und zweiten Art sowie der dritten und vierten je eine Überlieferungslücke besteht, ist aus dem Oberen Muschelkalk eine nahezu lückenlose Entwicklungsreihe von *G. bidorsatus* zu *G. suevicus* dokumentiert. Mittlerweile steht weiteres, horizontiertes *Germanonautilus*-Material aus dem Oberen Muschelkalk, vor allem aus Baden-Württemberg, zur Verfügung, das eine wesentliche Ergänzung ermöglicht.

Der Bearbeitung liegt das Chronospezies-Konzept zugrunde (diskutiert von WILLMANN 1985). Zahlreiche aufeinander folgende Faunen bilden eine Chronokline. Die bearbeiteten *Germanonautilus*-Arten aus dem Oberen Muschelkalk sind langlebig und überdauerten bis zu sieben *Ceratites*-Zonen. Sie veränderten sich über einen recht langen stratigraphischen Zeitabschnitt allmählich (MUNDLOS & URLICHS 1984).

Bisher war vor allem die Gehäusemorphologie bekannt. Neues Material zeigt jedoch des öfteren auch die Anwachsstreifung, die sich als taxonomisch wichtig erweist. Die Unterschiede der Gehäusemorphologie und Anwachsstreifung sind zwischen den beiden *Germanonautilus*-Arten aus dem Oberen Muschelkalk erheblich, so daß eine artliche Trennung gerechtfertigt ist (siehe S.). Im Vergleich hierzu sind die Gehäuse-Unterschiede zwischen den rezenten *Nautilus*-Arten kleiner.

Anhand von neuem Material wird folgendes überprüft:

- Bleiben Querschnitt und Nabelweite bei *Germanonautilus* im Verlauf der Ontogenie konstant?
- Nimmt die Endgröße innerhalb der Entwicklungsreihe *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* kontinuierlich zu, oder treten sprunghafte Änderungen auf?
- Ändert sich die Länge von *Conchorbynchus* innerhalb des Oberen Muschelkalks entsprechend der Größenzunahme von *Germanonautilus*?

Für die Revision von *Germanonautilus* standen zahlreiche Exemplare zur Verfügung, von denen jedoch nur knapp ein Fünftel brauchbare Meßwerte für biometrische und variationsstatistische Untersuchungen lieferte (MUNDLOS & URLICHS 1984: 6). Geringfügig deformierte Exemplare, erkennbar z.B. an einem besonders tiefen Ventralsulcus mit einem Knick in der Mitte, wurden nicht untersucht. Sämtliche Exemplare wurden im Nabelbereich bis zur Naht präpariert, so daß sie genau vermessen werden konnten. Mit diesen Meßwerten wurden die Artmerkmale und deren Variationsbreite quantitativ erfaßt, sie sind eine wesentliche Grundlage zur Art-Charakterisierung. Andere Autoren (SCHMIEDL 1989; SINGER 1991) stellten bei *Germanonautilus* anhand von Einzelexemplaren eine angeblich größere Variationsbreite fest. Auch REIN (1998: 7) zweifelte die geringe Variationsbreite bei *Germanonautilus* an, ohne jedoch Argumente oder eigene Meßwerte anzuführen.

Bei dem Belegexemplar zu SCHMIEDL (1989) handelt es sich um die Wohnkammer eines *Germanonautilus dolomiticus*, die nur an ihrem Anfang unverdrückt, der Mündung zu aber immer stärker dorsoventral deformiert ist. Der am Wohnkam-

merbeginn erneut ermittelte Querschnittswert liegt mit 136 % innerhalb der von MUNDLOS & URLICHS (1984: 18) festgestellten Variationsbreite dieser Art.

Auch SINGER (1991) hat lediglich Einzelexemplare untersucht und nur zum Teil abgebildet. (Leider war eine Überprüfung dieser Belegexemplare unmöglich, da ihr Aufbewahrungsort trotz Anfrage beim Autor nicht in Erfahrung zu bringen war.) Der *Germanonutilus suevicus*, Original zu SINGER (1991, Abb. 3), ist auf einer Flanke unvollständig verfüllt. Deshalb ist der angegebene Querschnittswert zu niedrig. Das zweite von SINGER (1991, Abb. 2) abgebildete Exemplar, ein *Germanonutilus dolomiticus*, ist lateral verdrückt. Außerdem ist der Nabelbereich bei beiden Exemplaren lediglich teilweise freigelegt, weshalb Windungshöhe und Nabelweite nur annähernd zu vermessen sind. Der Schluß, die Variationsbreite sei bei den verschiedenen *Germanonutilus*-Arten größer als bisher beschrieben, ist mit diesen schlecht erhaltenen und lediglich anpräparierten Einzelstücken nicht zu belegen.

Dank

Material liehen aus: A. Bartholomä (Neuenstein), H. Bieser (Carlsberg), Dr. M. Büchner (Bielefeld), Dr. h. c. H. Hagdorn (Ingelfingen), K. Hofsäß (Ötisheim), Ch. Klug (Schwäbisch Hall), W. Kurzweil (Wiesloch), Dr. G. Schmiedl (Lohr-Steinbach), O. H. Schuster (Heilbronn), U. Vath (Gleichen-Reinhausen); Material stifteten: H. Donà (Markgröningen), E. Geiger (Renningen), K. Hofsäß (Ötisheim), W. Kurzweil (Wiesloch) und H. G. Wegele (Waldenburg). Auskünfte über schwer beschaffbare Literatur verdanke ich Prof. J. Callomon (London). Die Präparation führte A. Lehmkuhl in gewohnter, ausgezeichneter Qualität durch; die Fotos fertigte Frau R. Harling (Stuttgart) an. Dr. G. Bloos sah das Manuskript kritisch durch. Für diese Hilfen bedanke ich mich herzlich.

2. Beschreibung

Die Erläuterung der Abkürzungen von Meßstrecken und ihren Verhältniswerten findet sich bei MUNDLOS & URLICHS (1984: 8). Aus folgenden Sammlungen wurde Material untersucht:

IGPT = Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.

MHI = Muschelkalkmuseum H. Hagdorn Ingelfingen.

SMNK = Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe.

SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

Gattung *Germanonutilus* MOJSISOVIC 1902

Germanonutilus bidorsatus (SCHLOTHEIM)

Abb. 1–3, 5

Synonymie: Siehe MUNDLOS & URLICHS (1984: 13–14) und folgende Ergänzungen:

- 1965 *Germanonutilus bidorsatus*. – DEPPE, Abb. 1.
 pars 1984 *Germanonutilus tridorsatus* (BÖTTCHER). – MUNDLOS & URLICHS, Taf. 5, Fig. 2, non S. 21–23, Taf. 5, Fig. 1, 3, Abb. 2d, 4c–d.
 1984 *Germanonutilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM). – DZIK, S. 164, Abb. 64.
 non 1986 *Germanonutilus bidorsatus bidorsatus* (SCHLOTHEIM). – PARNES, S. 42–43, Taf. 9, Fig. 1–2. – [= *Germanonutilus tridorsatus*]
 1986 *Germanonutilus bidorsatus jugosus* n. ssp. – PARNES, S. 43, Taf. 9, Fig. 3–4.
 1986 *Germanonutilus savorinicus* n. sp. – PARNES, S. 41–42, Taf. 8, Fig. 7–9, Taf. 16, Fig. 7–8.
 1991 *Germanonutilus bidorsatus*. – SINGER, S. 73.
 1995 *Germanonutilus* cf. *bidorsatus* (SCHLOTHEIM). – PATZELT, S. 89–92, Abb. 1–3.
 pars 1996 *Germanonutilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM). – GOY & MARTINEZ, S. 285–289,

Taf. 2, Fig. 1–3, Abb. 3d–g; non Taf. 3, Fig. 1–2, Taf. 4, Fig. 1–2. – [= *Germanonautilus tridorsatus*]

- 1997 *Germanonautilus bidorsatus* SCHLOTH. – REIN, Abb. 2, 4, 5, 8, 11.
 pars 1997 *Germanonautilus tridorsatus* BÖTTCHER. – REIN, Abb. 3; non Abb. 6, 9, 10.
 1998 *Germanonautilus bidorsatus*. – REIN, Abb. 4, 5.
 1999 *Germanonautilus bidorsatus*. – REIN, Abb. 3, 5.

Material, zusätzlich zu den von MUNDLOS & URLICHS (1984) aufgeführten 85 Exemplaren: MHI 12 Ex.; SMNK 3 Ex.; SMNS 20012/1–2, 26627/1–2, 26670/26–38, 26830/2; 75227/1–5, 75228/1–5, 75229/1–3, 75230, 75231/1–4, 75232/1–2, 75233, 75234/1–3, 75235–75238/1–2, 75239–75241/1–2, 75242–75245/1–6; 75253–75254, je 2 Ex. aus Coll. Bartholomä, Bieser, Kurzweil, Schuster und Vath sowie 1 Ex. aus Coll. Klug. Insgesamt 175 Exemplare.

Beschreibung (Ergänzung zu MUNDLOS & URLICHS 1984). – Gehäuse: Aus der *atavus*-Zone liegt nun ausreichend Material vor, um verschieden große Exemplare in Größenklassen getrennt voneinander auszuwerten. Die Nabelweite nimmt im Verlauf der Ontogenie anfangs geringfügig, auf der letzten Windung adulter Exemplare deutlich zu (Abb. 1, siehe Maße). Deshalb wird als Bezugsgröße der Phragmokondurchmesser adulter Exemplare zur Ermittlung der phylogenetischen Änderung der Nabelweite herangezogen. Von der *atavus*- bis zur *spinosus*-Zone nimmt die Nabelweite ebenfalls geringfügig zu (Abb. 5). Der Nabel fällt bei Jugendexemplaren steil, an der Naht senkrecht ein. Im Verlauf der Ontogenie weitet er sich trichterförmig.

Der Querschnitt der Embryonalwindungen ist rund, er geht dann in trapezförmig mit flacher Ventralseite über. Der Verhältniswert Windungsbreite zu Windungshöhe ist bei juvenilen und adulten Exemplaren gleich groß (Abb. 2 und Maße). Lediglich die Exemplare bis 3 cm Durchmesser haben einen geringfügig schmäleren Querschnitt. Sie vermitteln zwischen dem runden Querschnitt der embryonalen Windungen und dem breit trapezförmigen adulter Exemplare. Im Verlauf der innerartlichen Veränderung wird der Querschnitt von der *atavus*- zur *spinosus*-Zone deutlich breiter und niedriger (Abb. 5).

Bei juvenilen Exemplaren aus der *atavus*-Zone ist die Mitte der Ventralfläche ab 5 cm Durchmesser als Sulcus schwach eingesenkt. Im Verlauf der Ontogenie nimmt der Sulcus allmählich an Breite und Tiefe zu und umfaßt bei adulten Exemplaren die gesamte Ventralfläche. Bei den stratigraphisch jüngeren Exemplaren aus der *evolutus*- und *spinosus*-Zone ist die Einsenkung tiefer.

Maße: Zunahme der relativen Nabelweite ($NW = N/DK \times 100$) im Verlauf der Ontogenie bei Exemplaren aus der *atavus*-Zone:

DK-Durchmesser (cm)	Variation NW (%)	Mittelwert NW (%)	n
14,1–18,6	23,49–26,97	25,73±0,92	11
11,1–14,0	23,21–26,15	24,97±0,58	23
8,1–11,0	22,86–24,70	24,07±0,47	13
5,1– 8,0	22,26–24,63	23,66±0,83	10
2,9– 5,0	22,41–24,29	23,16±0,64	8

Verhältnis Windungsbreite (Wb) zu Windungshöhe (Wh) bei Exemplaren aus der *atavus*-Zone, n = Anzahl der vermessenen Exemplare:

Wb (cm)	Variation Wb/Wh (%)	Mittelwert Wb/Wh (%)	n
9,1–10,9	138,77–146,34	140,36±1,26	6
7,1– 9,0	135,08–143,10	140,04±2,45	10
5,1– 7,0	135,71–142,84	140,27±2,20	23
3,1– 5,0	136,67–142,86	140,54±1,88	20
1,8– 3,0	135,71–142,88	140,26±1,50	18

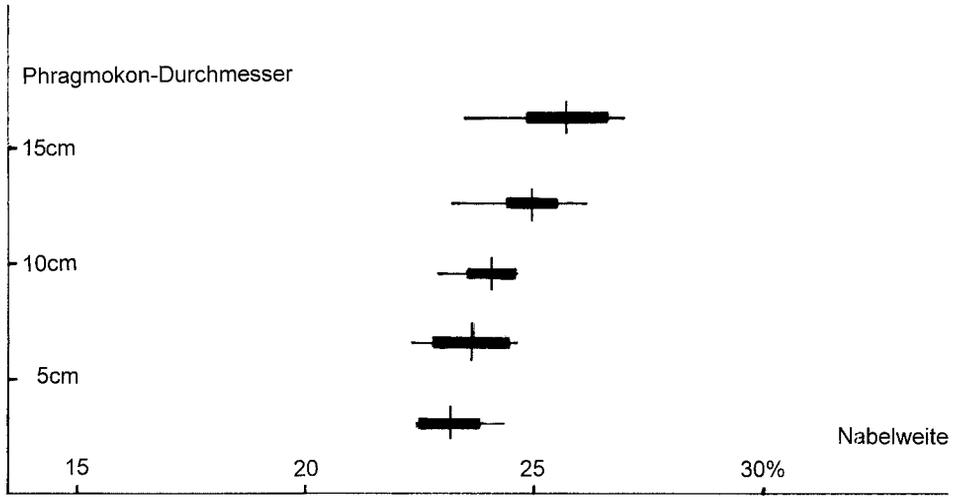


Abb. 1. Ontogenetische Entwicklung der Nabelweite von *Germanonutilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) aus der *atavus*-Zone. Senkrechter Strich: Mittelwert; dicker horizontaler Balken: Standardisierter Mittelwert; dünner horizontaler Balken: Variationsbreite.

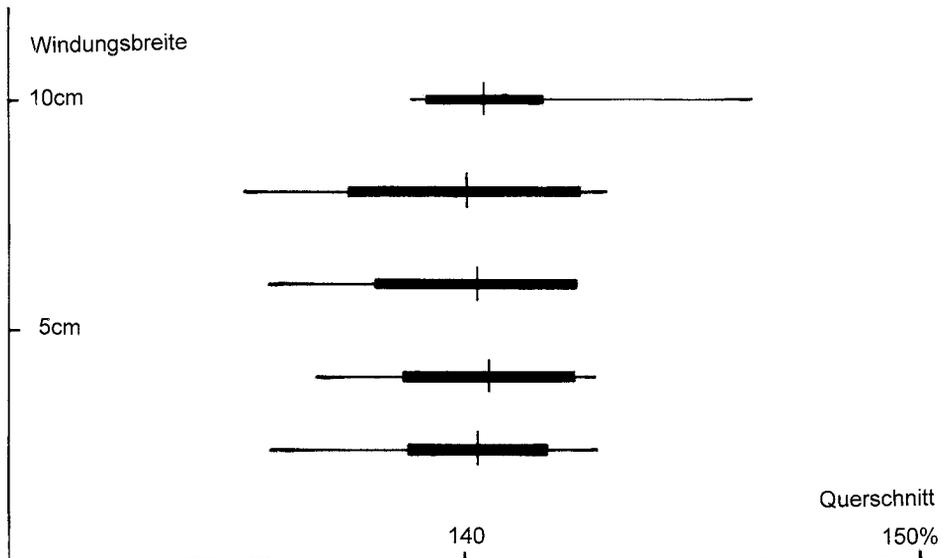


Abb. 2. Ontogenetische Entwicklung des Windungsquerschnittes von *Germanonutilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) aus der *atavus*-Zone.

Endgröße: Die von MUNDLOS & URLICHS (1984: 26) vermutete Größenzunahme innerhalb von *G. bidorsatus* kann nun statistisch untermauert werden. Als Bezugsgröße wird der Phragmokon-Durchmesser (DK) adulter Exemplare gewählt, da der Enddurchmesser adulter Exemplare nur in ganz seltenen Fällen angegeben werden kann. Die Wohnkammer ist nämlich meistens unvollständig, lediglich als Stumpf erhalten. Die Wohnkammerlänge beträgt bei vollständiger Erhaltung etwa 180°, gemessen vom Marginalrand am Phragmokon-Ende zum Marginalrand am Wohnkammerende. Abweichend von der üblichen Definition (z.B. COLLINS & WARD 1987, Abb. 9; MUNDLOS & URLICHS 1984: 8) wurde die Wohnkammerlänge von REIN (1997; 1998; 1999) vom Umbilikalrand an der Mündung zum Umbilikalrand am Ende des Phragmokons gemessen. Da der Mundrand von der Nabelkante retrovers verläuft, ist die Länge der Wohnkammer, gemessen vom Umbilikalrand an der Mündung zum Umbilikalrand am Phragmokon-Ende, größer (nach REIN 1999, Abb. 7: etwa 200°).

Bei *Germanonautilus bidorsatus* nimmt der Phragmokon-Durchmesser adulter Exemplare von der *atavus*- bis zur *spinusos*-Zone (Oberanisium bis Unterladinium) allmählich, ohne Größensprünge, um ein Drittel zu (Abb. 5).

Maße: Phragmokon-Durchmesser DK und Nabelweite NW adulter Exemplare sowie Querschnitt Q (= WB/WH), n = Anzahl der vermessenen Exemplare:

Zone	Variation DK (cm)	Mittelwert DK (cm)	n	Variation NW (%)	Mittelwert NW (%)	n	Variation Q (%)	Mittelwert Q (%)	n
<i>spinusos</i>	16,0–18,2	17,77±0,61	14	25,00–26,51	25,87±0,77	11	141,07–146,67	145,08±1,41	9
<i>evolutus</i>	16,0–17,9	16,79±0,92	15	24,55–28,81	25,55±0,89	10	142,86–147,27	145,10±1,70	8
<i>compressus</i>									
+ <i>robustus</i>	13,7–17,3	15,76±1,11	9	24,00–27,64	25,43±1,26	12	140,00–146,34	142,71±2,32	11
<i>atavus</i>	11,3–15,3	13,35±1,06	27	24,39–26,17	25,12±0,58	28	132,35–143,10	139,70±2,55	70

Skulptur: Bereits QUENSTEDT (1849: 54) beschrieb die vorliegende Art mit „ausgeprägten Rückenkannten und runden, flachen Knoten auf den Seiten, deren Zahl nur wenig kleiner als die der Kammern ist. Sie erstrecken sich bis in die Wohnkammer, sind aber in der Jugend stärker ausgeprägt als im Alter“. Bei gut erhaltenen Exemplaren aus der *atavus*-Zone sind auf einer halben Windung 11–12 längliche, schräg nach hinten auf die Ventralfläche übergreifende, flache Marginalknoten bis zu einem Durchmesser von 11 cm deutlich ausgeprägt vorhanden. Ab diesem Durchmesser sind sie rund und nehmen an Größe ab, bis sie dann bei 16 cm Durchmesser verschwunden sind. Ab dieser Größe sind lediglich schwach gerundete Marginalkannten vorhanden. Bei Exemplaren aus der *evolutus*-Zone halten die Knoten mindestens bis 18 cm Durchmesser an. Neben beknoteten Exemplaren kommen auch glatte vor. Da sie den gleichen Gehäusebau aufweisen, werden sie zu einer Art zusammengefaßt.

Ein wesentliches, bisher jedoch nicht beachtetes Unterscheidungsmerkmal sind die Anwachsstreifen, die den Verlauf der ehemaligen Mündung nachzeichnen. Sie sind auf Ersatzschalen genauso wie auf Skulptur-Steinkernen oder auf Steinkernen mit Schalenresten ausgebildet. Da die Ersatzschale zwischen Steinkern und Außenabdruck ausgeschieden wurde, hat sie die äußere Prismenschicht (= Ostracum bei REIN 1998) und die Perlmutschicht (= Hypostracum bei REIN 1998) gleichermaßen ersetzt. REIN (1998) deutete die Anwachsstreifung als Bildung der Perlmutschicht. Diese Schicht wird beim rezenten *Nautilus* jedoch nur im hinteren Teil der Wohnkammer unter der äußeren Prismenschicht abgeschieden. Da die Streifung bei *Germanonautilus* auch auf dem vorderen Wohnkammerbereich erhalten ist, kann es sich

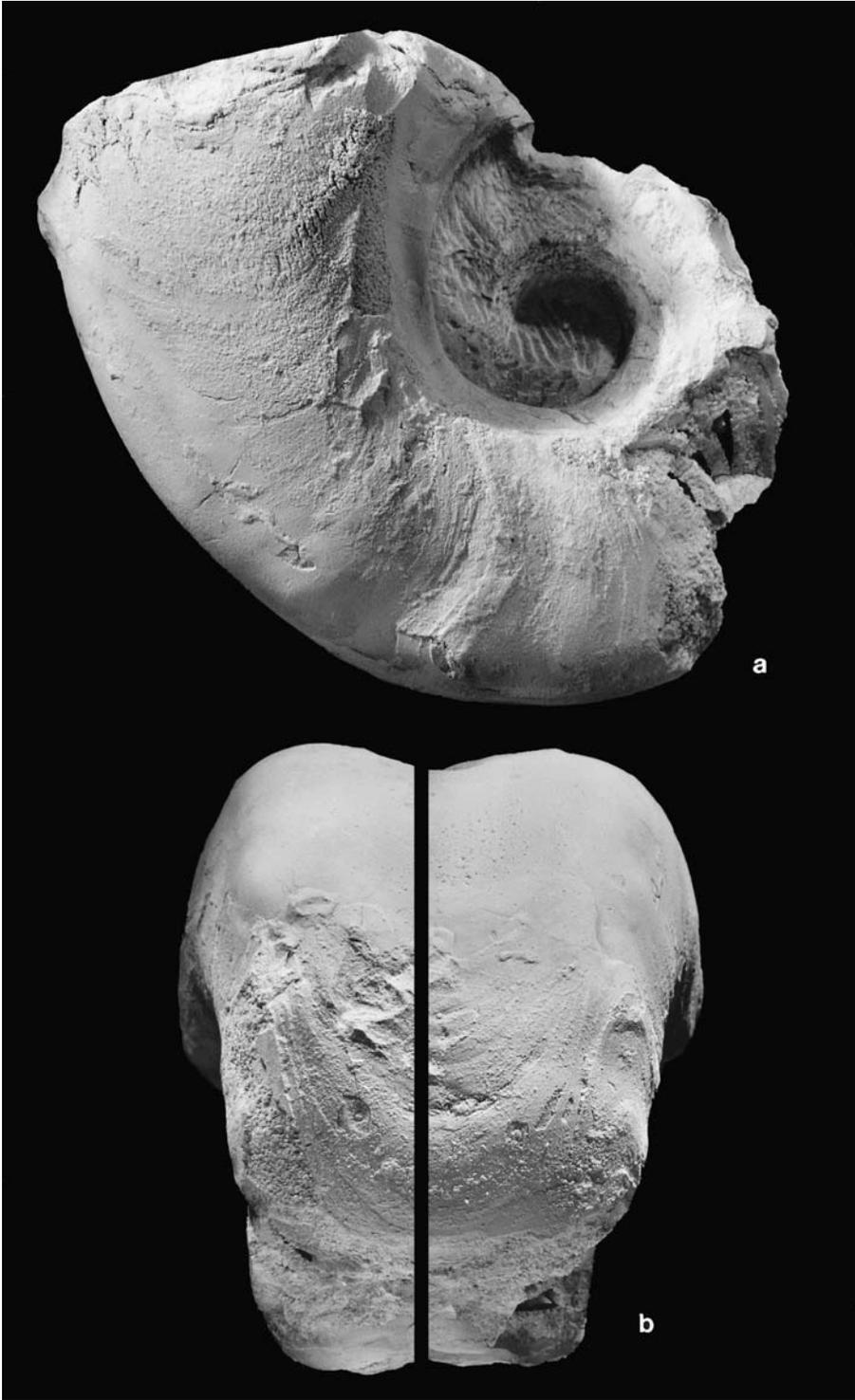


Abb. 3. *Germanonautilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) mit Anwachsstreifung auf dem Skulptur-Steinkern; a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. Ob. Muschelkalk, *atavus*-Zone (Oberanisium); Schöningen/Harzrand. SMNS 26618/3.- x 0,75.

nur um die äußere Prismenschicht und damit um Anwachsstreifung handeln. Dies belegen Exemplare mit z. T. aragonitischer Originalschale aus der alpinen Obertrias (MOJSISOVICS 1873; 1882; URLICHS 2000). Die Wohnkammer ist bei *Germanonautilus* innen auch im vorderen Bereich glatt, wie an Steinkernen zu erkennen ist. Somit kann hier keine Anwachsstreifung entstehen, und sie kann deshalb nicht vom *Hypostracum* ausgeschieden worden sein.

Die Anwachsstreifung setzt senkrecht auf der Naht an, schwingt in flach konkavem, retrovers geneigtem Bogen bis zur Nabelkante und biegt dort in einem engen, nach vorne konvexen Bogen auf die Flanke um. Dort verläuft sie wiederum flach konkav bis zum Marginalrand, biegt dann in einem eng gerundeten, nach vorne konvexen Bogen nach hinten, verläuft parallel zur Marginalkante und endet in dem tiefen, breit gerundeten Trichterausschnitt (Abb. 3). Der Trichterausschnitt umfaßt einen Sektor von etwa 30–40°. Bei guter Erhaltung sind auf den Innenwindungen der Ersatzschalenexemplare bzw. Skulptur-Steinkerne neben feinen Anwachsstreifen noch zusätzlich Spiralstreifen (Gitterskulptur bei REIN 1998) zu erkennen (MUNDLOS & URLICHS 1984, Taf. 1, Fig. 1; REIN 1997, Abb. 8).

Sutur: Der Extern- und der Laterallobus sind flach. Die Breite des Extern- und des Laterallobus ist im wesentlichen durch die Gehäuseform vorgegeben. So ist z. B. der Laterallobus bei *Germanonautilus bidorsatus* breiter als bei *G. suevicus* (MUNDLOS & URLICHS 1984: 10). Bei adulten Exemplaren sind 15 bis 20 Septen auf dem letzten halben Umgang vorhanden. Die Alterslobendrängung umfaßt meistens nur die letzten zwei, selten bis zu fünf Septen. Daneben wurde sehr selten auch intermediäre Septendrängung beobachtet (MÜLLER 1970). Sie konnte jedoch nicht mit Schalenverletzungen, wie beim rezenten *Nautilus* von WARD (1985: 447, Abb. 7) beschrieben, korreliert werden, da bei diesen Exemplaren keine Anwachsstreifung erkennbar ist.

Beziehungen. – *G. suevicus* unterscheidet sich vor allem durch Dreiteilung der Ventralseite sowie auf der Flanke gerade verlaufende, stark retrovers geneigte Anwachsstreifung, außerdem durch breiteren, niedrigeren Querschnitt, etwas weiteren, deutlicher trichterförmigen Nabel und durch kräftigere Marginalknoten. Im Gegensatz zu *G. bidorsatus* verengt sich der Trichterausschnitt nach hinten und endet in einem knapp gerundeten Bogen.

Germanonautilus tridorsatus unterscheidet sich durch geringere Nabelweite, senkrechten Nabeinfall, deutlichere Nabelkante, schmäleren Windungsquerschnitt, schwächer konvergierende Flanken, das Fehlen von Marginalknoten, stärker retroverse Anwachsstreifen, sowie durch flacheren, breiter gerundeten Trichterausschnitt, flacheren Ventralsulcus und durch einen stärker retroversen Laterallobus.

G. bartovi bartovi, *G. bartovi tumidus* und *G. bartovi gravidus* aus dem Ladinium von Israel unterscheiden sich durch geringere Nabelweite, breiteren Querschnitt mit stärker konvergierenden Flanken und vor allem durch einen schmalen, flachen Ventralsulcus, einen spitz zulaufenden Trichterausschnitt, sowie durch das Fehlen von Marginalknoten.

Vorkommen: Nach der revidierten Zonen-Gliederung (URLICHS 1993) kommt *G. bidorsatus* im Germanischen Muschelkalk von der *atavus*- bis in die *postspinosus*-Zone (Oberanisienium – Unterladinium) vor. Außerdem ist er im Unterladinium der Provence, von Spanien und vom Makhtesh Ramon/Israel sowie von der Sinai-Halbinsel/Ägypten bekannt.

Germanonautilus suevicus (PHILIPPI)

Abb. 4, 5

Synonymie: Siehe MUNDLOS & URLICHS (1984) und folgende Ergänzungen:

1960 *Germanonautilus pensai* ROSSI RONCHETTI. – ROSSI RONCHETTI, S. 19–20, Taf. 2, Fig. 1–3.1991 *Germanonautilus suevicus* (PHILIPPI). – SINGER, S. 73–74, Abb. 3.

Material, zusätzlich zu den von MUNDLOS & URLICHS (1984) aufgeführten 54 Exemplaren: MHI 8 Ex.; SMNS 7802, 24989/1–9, 75246/1–2, 75247, 75248/1–3, 76249–75252, je 4 Ex. aus Coll. Klug und Vath, 1 Ex. aus Coll. Bieser. Insgesamt 91 Exemplare.

Beschreibung. – Zur Beschreibung von MUNDLOS & URLICHS (1984) wird folgendes hinzugefügt:

Gehäuse: Bei *Germanonautilus suevicus* ist ebenfalls eine ontogenetische Entwicklung vorhanden. Die Nabelweite nimmt auf den Außenwindungen adulter Exemplare deutlich zu, während die Maße des Windungsquerschnittes konstant bleiben.

Endgröße: Auch von dieser Art liegen mittlerweile zahlreiche adulte Exemplare mit Alterslobendrängung aus verschiedenen Zonen vor. Damit kann nun die von MUNDLOS & URLICHS (1984: 26) vermutete innerartliche Größenzunahme belegt werden (Abb. 5).

Maße: Phragmokon-Durchmesser DK und Nabelweite NW adulter Exemplare sowie Querschnitt Q, n = Anzahl der vermessenen Exemplare:

Zone	Variation		n	Variation		n	Variation		n
	DK (cm)	Mittelwert DK (cm)		NW (%)	Mittelwert NW (%)		Q (%)	Mittelwert Q (%)	
<i>dorsoplanus</i>	19,4–23,0	21,64±1,07	13	26,7–30,5	28,70±1,28	12	148,0–152,7	150,00±1,24	10
<i>nodosus</i>	17,3–20,4	18,47±1,09	9	26,8–28,3	27,43±0,59	6	144,4–153,8	147,83±2,32	8
<i>sublaevigatus</i> + <i>enodis/laevigatus</i>	16,0–18,8	17,67±1,23	9	25,3–28,0	26,82±0,60	16	143,0–148,8	145,56±2,27	6

Beim Übergang von *Germanonautilus bidorsatus* zu *G. suevicus* ist bei adulten Exemplaren keine Größenreduktion vorhanden. Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers adulter Exemplare nimmt bei *G. suevicus* von der *enodis/laevigatus*-Zone bis zur *dorsoplanus*-Zone von 17,6 cm auf 21,6 cm um etwa ein Viertel zu (Abb. 5). Daneben wurden von der oberen *enodis/laevigatus*- bis in die *praenodosus*-Zone kleinere Exemplare mit 11–14 cm Phragmokon-Durchmesser gefunden, die schwache bis deutliche Lobendrängung aufweisen. Deshalb wurde eine Größenreduktion beim Übergang zu *G. suevicus* angenommen (URLICHS 1998). Neues Material zeigt jedoch, daß in der unteren *enodis/laevigatus*-Zone etwas größere Exemplare als in der *spinosus*-Zone auftreten. Vermutlich handelt es sich bei den kleinen Exemplaren um solche, die frühzeitig schwache Lobendrängung ausgebildet hatten und dann zugrunde gegangen sind. Diese Vermutung ergibt sich aus folgender Beobachtung: Zusammen mit den kleinen Exemplaren mit Lobendrängung treten in den fraglichen Schichten auch größere Exemplare auf, bei denen man gelegentlich intermediäre Lobendrängung feststellen kann.

Skulptur: Bei den stratigraphisch frühen Exemplaren aus der *enodis/laevigatus*-Zone sind auf der letzten halben Phragmokon-Windung bis 13 cm Durchmesser 9–10 schräg auf die Ventralfläche nach hinten übergreifende Marginalknoten vorhanden. Ab diesem Durchmesser gehen sie in runde, flache Knoten über, die immer schwächer werden und am Beginn der Wohnkammer bei 16–18 cm Durchmesser

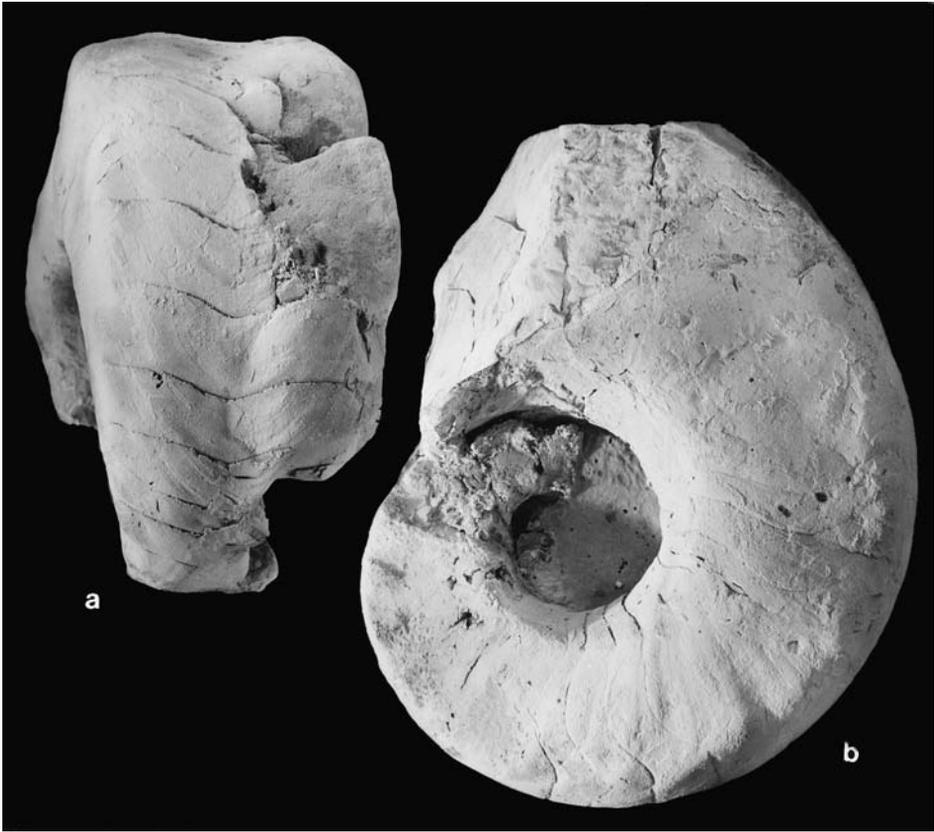


Abb. 4. *Germanonautilus suevicus* (PHILIPPI) mit Anwachsstreifung auf dem Skulptur-Steinkern; a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. Ob. Muschelkalk, *praenodosus*-Zone (Unterladinium); Heidelberger Zementwerk Haßmersheim. SMNS 75246/1.- x 0,75.

ganz verschwunden sind. Im Verlauf der innerartlichen Entwicklung halten die Knoten mit zunehmender Endgröße länger an. Bei Exemplaren aus der *nodosus*-Zone sind die kräftigen Marginalknoten bis zu einem Durchmesser von 14–15 cm schräg verlängert ausgebildet und gehen dann in runde Knoten über, die immer flacher werden. Bei maximal 20 cm Durchmesser sind sie dann völlig verschwunden. Bei den adulten Exemplaren aus der *nodosus*-Zone greifen diese Knoten somit abgeschwächt auch auf die Wohnkammer über, und bei Exemplaren aus der *dorsoplanus*-Zone halten sie sogar bis zum Wohnkammerende, bis zu 30 cm Durchmesser, an.

Im Verlauf der Ontogenie verändert sich die Ventralfläche ebenfalls. Anfangs ist sie konvex, dann flach, und ab 3–5 cm Durchmesser tritt die Dreiteilung durch die flache Ventralrinne auf. Diese Rinne vertieft sich bis zum Skulptur-Wechsel von ovalen, kräftigen zu runden, flachen Knoten. Im Verlauf der Knotenreduktion wird der Ventralsulcus wieder flacher, und bei adulten Exemplaren verschwindet die Dreiteilung bis zum Wohnkammerende völlig.

Im Unterschied zu *G. bidorsatus* verlaufen die Anwachsstreifen auf der Flanke bis zum Marginalrand gerade sowie stark retrovers und biegen dort schwach nach hin-

ten ab. Im Trichterausschnitt konvergieren die Anwachsstreifen nach hinten und treffen sich auf der Mitte der Ventralseite in einem knapp gerundeten Bogen (Abb. 4). Die Form des Trichterausschnittes änderte sich höchstwahrscheinlich sprunghaft beim Übergang *G. bidorsatus* zu *G. suevicus*, da der knapp gerundete, spitz zulaufende Trichterausschnitt in der *enodis/laevigatus*-Zone bereits ausgebildet ist, während der Trichterausschnitt bei *G. bidorsatus* in der *spinosus*-Zone noch breit gerundet ist. Bei Jugendexemplaren bis 2 cm Durchmesser sind wie bei *G. bidorsatus* außerdem Spiralstreifen vorhanden.

Bemerkung. – *Germanonutilus pensai* aus dem Unterladinium der Lombardei hat wie vorliegende Art stark retrovers geneigte, gerade Anwachsstreifung auf der Flanke, einen spitz zulaufenden Trichterausschnitt, schwach ausgeprägte Marginalknoten und eine große Nabelweite. Aufgrund dieser Merkmale wird er subjektiv synonym mit vorliegender Art betrachtet.

Beziehungen. – Der stratigraphisch jüngere *Germanonutilus klipsteini* aus dem Unterkarnium der Dolomiten unterscheidet sich vor allem durch zwei Reihen kräftiger, hohler Stacheln auf der Ventralfläche des Phragmokons, außerdem durch einen flacheren, breiter gerundeten Trichterausschnitt sowie durch stärker retrovers geneigte Anwachsstreifen auf der Flanke (URLICHS 2000).

Vorkommen: Nach der revidierten Zonen-Gliederung (URLICHS 1993) kommt *G. suevicus* im Germanischen Oberen Muschelkalk von der *enodis/laevigatus*- bis zur *semipartitus*-Zone (= Unterladinium) vor, außerdem: Unterladinium der Provence und der Lombardei.

3. Zu *Conchorhynchus* und *Rhyncholithes*

Conchorhynchus avirostris und *Rhyncholithes hirundo* gelten seit QUENSTEDT (1849: 545) als die Kiefer von *Germanonutilus*. Bis jetzt sind jedoch nur wenige *Germanonutilus*-Exemplare mit *Conchorhynchus* oder *Rhyncholithes* in situ in der Wohnkammer gefunden worden (MUNDLOS 1973; KLUG, im Druck).

Bemerkung zur Taxonomie: Bei *Rhyncholite* BIGUET (1819: 58) handelt es sich entgegen der Ansicht von TEICHERT et al. (1964) um ein nomen nullum, da der Name französisch und damit informell ist. Der latinisierte Name *Rhyncholites* (= *Rhyncholithes* D'ORBIGNY 1825) findet sich ebenfalls bei BIGUET (1819: 58). Wie RIEGRAF & SCHMITT-RIEGRAF (1998: 513) feststellten, ist *Rhyncholithes* ein Homonym von *Rhyncholus* GERMAR (1817) [IRZN Art 56 (b)], und deshalb wurde *Rhyncholithes* von diesen Autoren durch das angeblich nächst jüngere Synonym *Scaptorhynchus* BELLARDI (1873) ersetzt. Das nächst jüngere verfügbare Synonym ist jedoch *Rhyncholithes* BLAINVILLE (1827), die Gattung *Rhyncholus* SAY (1831) ist ein jüngeres Homonym.

Bei *Rhyncholithes* läßt sich die Größenzunahme quantitativ nicht belegen. Einerseits ist das Hinterende bei den aus dem Gestein herausgefallenen Exemplaren häufig abgebrochen. Andererseits ist die Spitze bei großen Exemplaren oft abgestumpft, was als Abnutzung gedeutet wird (MÜLLER 1963a: 843; KLUG, im Druck). In diesen Fällen kann die ehemalige Gesamtlänge nur annähernd ermittelt werden. Die Vermessung von mehr oder weniger abgekauten *Rhyncholithes*-Exemplaren würde daher zu einem unbrauchbaren Ergebnis führen. Die deutlichen Abnutzungsspuren an der *Rhyncholithes*-Spitze auf der Ventralseite weisen daraufhin, daß diese zu Lebzeiten gegen die Dorsalseite des *Conchorhynchus* gerichtet war (MÜLLER 1974, Abb. 1; REIN 1998, Abb. 12b-c). Hierauf deutet auch die Form der Flügelfortsätze

des *Conchorhynchus*, die von der Dorsalseite weg verlaufen (siehe RUTTE 1962, Abb. 5; MÜLLER 1974, Abb. 1; KLUG im Druck).

Bei *Conchorhynchus* wurde von MUNDLOS (1973) im Oberen Muschelkalk eine prozentual ähnliche Größenzunahme wie bei *Germanonutilus* festgestellt. Zur Längenangabe eignet sich der häufigere *Conchorhynchus* besser, da er häufig vollständig erhalten ist und Abkauererscheinungen nur auf der meistens von Gestein verdeckten Dorsalseite zu vermuten sind. Von MÜLLER (1963b: 28) wurde eine große Variationsbreite der verkalkten Flügelfortsätze festgestellt. Nach eigenen Beobachtungen variiert die Breite des verkalkten Teils im Verhältnis zur Länge sehr stark. Ursache hierfür mag zum geringen Teil unterschiedliche Deformation sein. Die ursprünglich abgewinkelten Flügelfortsätze von *Conchorhynchus* sind nämlich je nach Kompaktion des umgebenden Gesteins mehr oder weniger stark flach gepreßt. Je nach Verdrückung variiert das Längen/Breiten-Verhältnis. Deshalb wird hier nur die maximale Länge wiedergegeben.

Die maximale Größe von *Conchorhynchus* nimmt parallel zur Größe adulter Exemplare von *Germanonutilus bidorsatus* innerhalb des Oberen Muschelkalks von der *atavus*- bis zur *dorsoplanus*-Zone von 1,9 cm auf 3,0 cm, d. h. um etwa zwei Drittel der Anfangsgröße zu (Abb. 5). Damit wird plausibel gemacht, daß *Conchorhynchus* ein Kiefer von *Germanonutilus* ist (QUENSTEDT 1849; MUNDLOS 1973; KLUG, im Druck). Bei einem adulten Exemplar aus der *atavus*-Zone (Coll. H. Donà) ist ein *Conchorhynchus* in der Wohnkammer überliefert. Der Phragmokon-Durchmesser beträgt 12,4 cm, der *Conchorhynchus* ist 1,8 cm lang. Der Phragmokon-Durchmesser ist damit etwa sieben mal größer als der *Conchorhynchus* lang ist. Das Verhältnis des Phragmokon-Durchmessers adulter Exemplare zur maximalen Länge von *Conchorhynchus* schwankt in den einzelnen Zonen zwischen 5,9 und 8,6.

Tabelle: Verhältnis vom Phragmokon-Durchmesser adulter Exemplare zur maximalen Größe von *Conchorhynchus*

Zone	Phragmokon-Durchmesser (cm)	maximale Größe <i>Conchorhynchus</i> (cm)	<i>Germanonutilus/Conchorhynchus</i>
<i>dorsoplanus</i>	19,4–23,0	3,0	6,47–7,67
<i>nodosus</i>	17,3–20,4	2,9	5,97–7,03
<i>sublaevigatus</i> + <i>enodis/laevigatus</i>	16,0–18,8	2,5	6,40–7,52
<i>spinosus</i>	16,0–18,2	2,1	7,62–8,67
<i>evolutus</i>	16,0–17,9	2,1	7,62–8,52
<i>compressus</i> und <i>robustus</i>	13,7–17,3	2,0	6,85–8,65
<i>atavus</i>	11,3–15,3	1,9	5,90–8,05

Abb. 5. Phylogenetische Größenzunahme sowie Veränderung von Nabelweite und Querschnitt bei *Germanonutilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) und *G. suevicus* (PHILIPPI) sowie Größenentwicklung von *Conchorhynchus* im Oberen Muschelkalk (Oberanisium – Unterladinium). Senkrechter Strich: Mittelwert; dicker horizontaler Balken: Standardisierter Mittelwert; dünner Balken: Variationsbreite. Lithostratigraphie nach VILLINGER & FLECK (1995), Zonengliederung nach URLICHS (1993).

4. Ergebnis

Folgende Ergebnisse werden festgehalten:

1. Ontogenie: Im Gegensatz zu MUNDLOS & URLICHS (1984) nimmt die Nabelweite im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung anfangs nur geringfügig zu und steigert sich dann vor allem auf der letzten Windung (Abb. 1). Damit ist allometrisches Wachstum auch bei *Germanonutilus* vorhanden. Das Verhältnis Breite zur Höhe bleibt dagegen während der Ontogenie konstant (Abb. 2). Lediglich auf den innersten Windungen, beim Übergang vom runden Querschnitt zum breit trapezförmigen, ist der Querschnitt geringfügig schmaler.

2. Phylogenie: Bei dem von der *atavus*- bis in die *postspinus*-Zone nachgewiesenen *Germanonutilus bidorsatus* ist folgender innerartlicher Trend vorhanden: Der Querschnitt wird bei Exemplaren aus stratigraphisch jüngeren Schichten breiter, die Nabelweite nimmt etwas zu, und der Nabel wird deutlicher trichterförmig. Außerdem nimmt der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers adulter Exemplare allmählich von 13,3 cm auf 17,7 cm, d. h. um etwa ein Drittel, zu. Beim Übergang zu *Germanonutilus suevicus*, zwischen *postspinus*- und *enodis/laevigatus*-Zone, setzt sich der Entwicklungstrend fort, es ist keine abrupte Änderung des Gehäusedurchmessers festzustellen (Abb. 5).

Die typischen Merkmale von *G. suevicus*, nämlich die Form von Ventralbereich und Anwachsstreifung, treten plötzlich an der Basis der *enodis/laevigatus*-Zone auf. Dieser Übergang erfolgt zur gleichen Zeit wie der Faunenschnitt bei *Ceratites*. Nachfolgend verändert sich *Germanonutilus suevicus* von der *enodis/laevigatus*-Zone bis in die *semipartitus*-Zone nur sehr langsam, der bei der Vorgängerart beobachtete Trend setzt sich damit fort. Der Querschnitt wird breiter und der Nabel noch deutlicher trichterförmig. Außerdem nimmt die Nabelweite weiter geringfügig zu. Parallel dazu nimmt der Mittelwert der Endgröße adulter Phragmokonzone von 17,6 cm in der unteren *enodis/laevigatus*-Zone auf maximal 21,6 cm in der *dorsoplannus*-Zone, d. h. um etwa ein Viertel, zu (Abb. 5). Damit sind bei *Germanonutilus* zur Zeit des Oberen Muschelkalks graduelle Veränderungen von Gehäuseform und Beknotung sowie punktuelle Veränderungen der Anwachsstreifen und Ausbildung der Ventralseite vorhanden. Graduelle Übergänge sind bei vielen anderen Evolutionsreihen, wie z. B. bei Foraminiferen (z. B. BETTENSTAEDT 1962) oder Ammoniten (z. B. BRINKMANN 1929), bekannt.

Innerhalb der Abfolge von *Germanonutilus bidorsatus* zu *G. suevicus* nimmt die Endgröße kontinuierlich zu (Cope'sche Regel, z. B. STANLEY 1973). Auch beim Übergang zwischen den beiden Arten wurde keine sprunghafte Größenänderung beobachtet. Damit handelt es sich hier tatsächlich um eine Evolutionsreihe. Die Unterschiede zwischen den beiden Arten *Germanonutilus bidorsatus* und *G. suevicus* sind größer als zwischen den verschiedenen rezenten *Nautilus*-Arten, und somit ist ihre Unterscheidung gerechtfertigt. Die von der phylogenetischen Systematik (nach der kladistischen Methode Hennigs) geforderte Dichotomie als Voraussetzung zur Entstehung neuer Arten ist hier nicht vorhanden.

3. Der Unterkiefer von *Germanonutilus: Conchorhynchus* ist aufgrund des Größenverhältnisses zu *Germanonutilus* der zugehörige Unterkiefer. Parallel zu den Größenänderungen bei *Germanonutilus* nimmt die Endgröße von *Conchorhynchus* innerhalb des Oberen Muschelkalks ebenfalls um zwei Drittel zu.

5. Literatur

- BETTENSTAEDT, F. (1962): Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen. – Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **31**: 385–460, 18 Abb.; Hamburg.
- BIGUET, F. (1819): Considérations sur les bélemnites, suivie d'un essai de bélemnitologie synoptique. 63 S., 1 Taf.; Lyon (Kindelem). – [Nur in der Bibliothek des Natural History Museum London nachgewiesen]
- BLAINVILLE, H. M. D. DE (1827): Mémoire sur les bélemnites considérées zoologiquement et géologiquement. 136 S., 5 Taf.; Paris & Strasbourg (Levrault).
- BRINKMANN, R. (1929): Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mittelmurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. – Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., N.F., **13/3**: 1–249, 5 Taf., 56 Abb.; Göttingen.
- COLLINS, D. & WARD, P. D. (1987): Adolescent Growth and Maturity in *Nautilus*. – Topics Geobiol., **6**: 421–432, 9 Abb.; New York.
- DEPPE, A. (1965): Bemerkenswerte Fossilien aus Muschelkalk, Keuper, Jura und Kreide von Bielefeld. – Ber. naturwiss. Ver. Bielefeld, **17**: 8–16, Taf. 1–12; Bielefeld.
- DZIK, J. (1984): Phylogeny of the Nautiloidea. – Palaeontologica Polonica, **45**: 1–219, 47 Taf., 72 Abb.; Warszawa & Kraków.
- GOY, A. & MARTINEZ, G. (1996): Nautiloideos del Triásico Medio en la Cordillera Ibérica y en la parte oriental de las Cordilleras Béticas. – Cuadernos Geol. Ibérica, **20**: 271–300, 6 Taf., 3 Abb.; Madrid.
- KLUG, C. (im Druck): Morphology, function and taphonomy of nautiloid mandibles from the Middle Triassic of Southern Germany.
- MOJSISOVICS, E. VON (1873, 1875, 1902): Das Gebirge um Hallstatt. 1. Abtheilung. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. 1. Band. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., **6/1**, 1. Lief. (1873): 1–82, Taf. 1–32; 2. Lief. (1875): 83–174, Taf. 33–70; 3. Lief. (Supplement, 1902): 175–356, Taf. 1–23; Wien.
- (1882): Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., **10**: 1–320, Taf. 1–94; Wien.
- MÜLLER, A. H. (1963): Über Rhyncholithen aus dem Oberen Muschelkalk des germanischen Triasbeckens. – Geologie, **12**: 842–847, 12 Abb., 3 Taf., 1 Tab.; Berlin. – [1963a]
- (1963): Über Conchorhynchen (Nautil.) aus dem Oberen Muschelkalk des germanischen Triasbeckens. – Freiburger Forschungsh., **C**, **164**: 5–32, 25 Abb.; Leipzig. – [1963b]
 - (1970): Über Lobendrängung und Ähnliches bei Ammoniten (Cephalopoda), insbesondere Ceratiten. – Mber. Deutsch. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **12**: 374–390, 2 Taf., 11 Abb.; Berlin.
 - (1974): Über den Kieferapparat fossiler und rezenter Nautilida (Cephalopoda) mit Bemerkungen zur Ökologie, Funktionsweise und Phylogenie. – Freiburger Forschungsh., **C**, **298**: 7–17, 2 Taf., 6 Abb.; Leipzig.
- MUNDLOS, R. (1973): Ist *Conchorhynchus* ein Ceratiten-Kiefer? – Paläont. Z., **47**: 156–162, 4 Abb.; Stuttgart.
- MUNDLOS, R. & URLICHS, M. (1984): Revision von *Germanonutilus* aus dem germanischen Muschelkalk (Oberanis – Ladin). – Stuttgarter Beitr. Naturk., **B**, **99**: 1–43, 5 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.
- ORBIGNY, A. DE (1825): Notice sur les becs des Céphalopodes fossiles. – Ann. Sci. Natur., **5**: 211–221, Taf. 6; Paris.
- PARNES, A. (1986): Middle Triassic cephalopods from the Negev (Israel) and Sinai (Egypt). – Geol. Survey Israel, Bull. **79**: 9–59, 23 Taf., 5 Abb.; Jerusalem.
- PATZELT, G. (1995): Beobachtungen zur Fossilisation von *Germanonutilus* (Nautiliden, Mitteltrias). – Mühlhäuser Beitr., **18**: 19–34, 5 Abb.; Mühlhausen.
- QUENSTEDT, F. A. (1845–1849): Cephalopoden. Petrefactenkunde Deutschlands, 1. Abt. 1845: 1–104, Taf. 1–6; 1846: 105–184, Taf. 7–12; 1847: 185–264, Taf. 13–18; 1848: 265–472, Taf. 19–30; 1849: 473–580, Taf. 31–36; Tübingen (Fues).
- REIN, S. (1997): Biologie und Lebensweise von *Germanonutilus* MOJSISOVICS 1902, Teil I: Das Schwimmvermögen von *Germanonutilus*. – Veröff. naturhist. Mus. Schleusingen, **12**: 43–51, 12 Abb.; Schleusingen.
- (1998): Biologie und Lebensweise von *Germanonutilus* MOJSISOVICS 1902. Teil II: On-

- togenie, Ernährung und Ökologie von *Germanonutilus*. – Veröff. naturhist. Mus. Schleusingen, **13**: 3–14, 14 Abb.; Schleusingen.
- (1999): On the swimming abilities of *Ceratites* DE HAAN and *Germanonutilus* MOJSISOVICS from the Upper Muschelkalk (Middle Triassic). – Freiburger Forschungsh., **C**, **481**: 39–47, 7 Abb.; Freiberg.
- RIEGRAF, W. & SCHMITT-RIEGRAF, C. (1998): Supplementum ad mandibula fossiles ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et Rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi). – Fossilium Catalogus Animalia, **135**: 512–519; Leiden.
- ROSSI RONCHETTI, C. (1960): Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici). II. Cefalopodi ladinici del Gruppo delle Grigne. – Riv. Ital. Paleont. Stratigr., **66**: 1–64, 8 Taf.; Milano.
- RUTTE, E. (1962): Der Kieferapparat triassischer Nautiloiden. – Paläont. Z., **36**: 79–92, Taf. 8; Stuttgart.
- SCHMIEDL, G. (1989): Ein Nautiliden-Fund aus dem Oberen Wellenkalk (mu 3) von Böttigheim (Unterfranken). – Der Aufschluss, **40**: 165–168, 3 Abb.; Heidelberg.
- SINGER, V. (1991): *Germanonutilus* aus dem Muschelkalk Thüringens und des Subherzyns. – Veröff. naturhist. Mus. Schleusingen, **6**: 70–74, 3 Abb.; Schleusingen.
- STANLEY, S. M. (1973): An Explanation for Cope's Rule. – Evolution, **27**: 1–26, 8 Abb.; Lawrence/Kansas.
- TEICHERT, C., MOORE, R. C. & ZELLER, D. E. N. (1964): Rhyncholites. – In: MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K, Mollusca 3: K467–K484; Lawrence/Kansas.
- URLICHS, M. (1997): Zur Gliederung des Oberen Muschelkalks in Baden-Württemberg mit Ceratiten. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk / Schöntaler Symposium. Sonderbd. Ges. Naturk. Württemberg, **2**: 153–156, 1 Abb.; Korb (Goldschneck).
- (1998): Der Muschelkalk-Golf – ein mitteleuropäisches Binnenmeer. – In: HEIZMANN, E. P. J. (Hrsg.): Vom Schwarzwald zum Ries. Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, **2**: 45–56, Abb. 3.1–3.23; München (Pfeil).
 - (2000): *Germanonutilus* aus dem Unterkarnium der Dolomiten. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **291** 1–13, 6 Abb.; Stuttgart.
- VILLINGER, E. & FLECK, W. (1995): Symbolschlüssel Geologie (Teil 1) und Bodenkunde Baden-Württemberg. – Informationen Geologisches Landesamt Baden-Württemberg, **5**: 1–69; Freiburg.
- WARD, P. D. (1985): Periodicity of chamber formation in chambered cephalopods: Evidence from *Nautilus macromphalus* and *Nautilus pompilius*. – Paleobiology, **11**: 438–450, 7 Abb.; Chicago.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. 297 S., 46 Abb.; Berlin & Hamburg (Parey).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. M. Urlichs, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart.
E-mail: urlichs@gmx.de