

Die Stellung der Chronospezies *Ceratites evolutus* in der Ceratitenphylogenese – Ergebnisse einer Populationsanalyse

SIEGFRIED REIN, Erfurt-Rhoda

Zusammenfassung

In der ersten nodosen Phase (einfachrippige Morphen) der Biospezies *Ceratites nodosus* kommt es zu umfangreichen ontogenetischen und morphologischen Veränderungen. Die komplexe statistische Erfassung relevanter Daten von 850 Chronospezies *Ceratites evolutus* liefert dafür weitere evolutionsbiologische Erkenntnisse. Wie stets bilden auch die Gehäuse- und Ontogenie-Parameterwerte der Dimorphen Formen „e“ und „p“ der *evolutus*-Biozone jeweils eigene Gauß'sche Normalverteilungen. Dabei erreichen die Gehäuseparameter jeweils Grenzwerte, die eine Strategiemkehr in der Evolution des Ceratiten-Gehäusebauplans anzeigen. Mit der durchgehenden Divergenz der „e“ und „p“-Werte der Dimorphen festigen die Ontogenieparameter ihre berechtigte Deutung als Merkmal für Sexualdimorphismus. Durch die Verknüpfung der neuen Werte mit den Ergebnissen weiterer Populationsanalysen wird erstmals eine lückenlose Korrelation der Gehäuse- und Ontogenie-Parameterwerte vom Zeitpunkt der Immigration bis ins Liegende der Gänheim-Bank ermöglicht. Innerhalb dieser Betrachtungsebene gelingt es, die korrelierten divergierenden Werte der Dimorphen aufeinander folgender Chronospezies in einem geschlossenen, dynamischen Bild der Phylogenese der Biospezies *Ceratites nodosus* darzustellen. Dabei wird die Abhängigkeit des Gehäusebauplans von der jeweils zeitlichen Verlagerung der Ontogeniestadien sichtbar.

Summary

The position of the chronospecies *Ceratites evolutus* in the phylogeny of *Ceratites* - Results of an analysis of a population

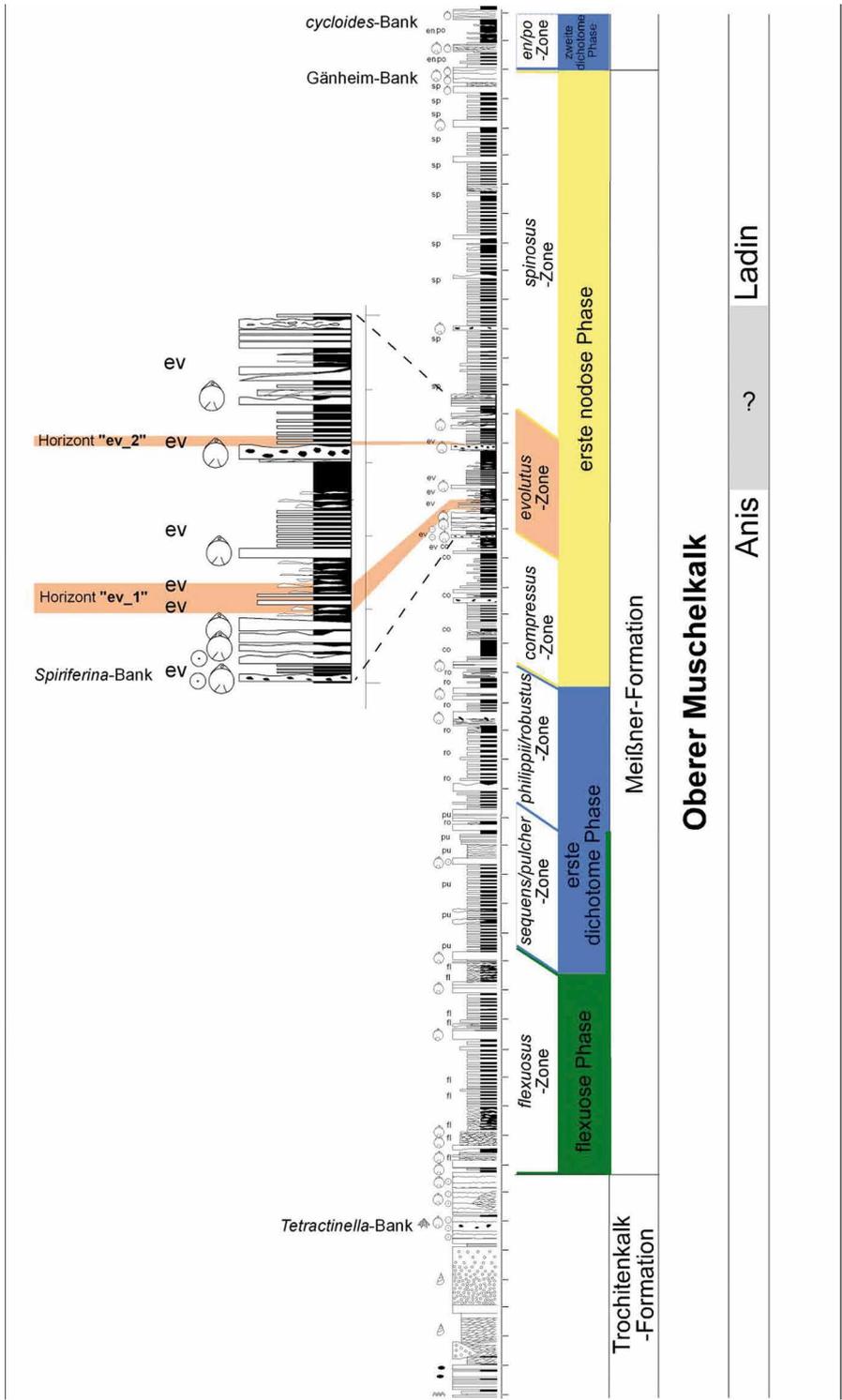
During growth of the biospecies *Ceratites nodosus* extensive ontogenetic and morphological changes can be recognized within the first nodose stage (single-rib morphs). The complex statistical evaluation of relevant data of 850 specimen of the chronospecies *Ceratites*

evolutus has yielded further evolutionary biological knowledge. As usual, also in this case the shell parameters and ontogenetic values of the dimorphs “e” and “p” of the *evolutus*-biozone show their own characteristic Gauß distributions. The shell parameters in question are marked by marginal values which imply a strategy reverse as to the evolution of the ceratites shell bauplan. The continuous divergence of the dimorph “e” and “p”-values is a manifestation of these ontogenetic parameters as a real criterion of sexual dimorphism. By combination of these new data with results of analyses of further populations a consistent correlation of shell and growth parameters has become possible for the first time, starting from the point of immigration up to the underside of the Gänheim bed. This kind of consideration has allowed to present a complete dynamic picture of the phylogeny of the biospecies *Ceratites nodosus*, composed of the correlated diverging parameters of dimorphs of successive chronospecies. In addition, this picture indicates the dependence of the shell bauplan on the respective temporal shifting of ontogenetic stages.

Key words: Middle Trias, Upper Muschelkalk, biospecies *Ceratites nodosus*, chronospecies *Ceratites evolutus*, sexual dimorphism

1. Einleitung

Umfassende statistische Bearbeitungen großer Ceratiten-Populationen (REIN 1988a/b; 1999; 2003; 2006; 2007) erbrachten aussagekräftige Rückschlüsse zum Verständnis ihrer biologischen Organisation. Ausschlaggebend war die Schwerpunktverlagerung der Merkmalerfassung vom Individuum auf die Variabilität der Populationsebene. Die Populationsanalysen ermöglichten auf diese Weise den Nachweis evolutionärer Entwicklungsstufen der Biospezies *Ceratites nodosus* und ihrem Dimorphismus-Verhalten.



Oberer Muschelkalk

Anis ~ Ladin

Abb. 1.: Profil Troistedt: OCKERT & REIN 1998 und BRANDT & REIN 2010

Mit der neuen statistischen Bearbeitung von Funden aus der *evolutus*-Biozone kann nun eine weitere Erkenntnislücke geschlossen werden. Zur Analyse stehen 850 Chronospezies *Ceratites evolutus* aus zwei Fundhorizonten zur Verfügung. Die Ergebnisse befähigen zum direkten Vergleich der evolutionsbiologischen Verhaltensmuster der Formen in der ersten nodosen Phase. Dazu gehört die Gegenüberstellung der Parameter bei der Horizonte der *evolutus*-Biozone, sowie der Formen der benachbarten *compressus*- und *spinusosus*-Biozone. Des Weiteren wird erstmals eine durchgängige Korrelation der Gehäuse- und Ontogenie-Parameterwerte vom Zeitpunkt der Immigration bis ins Liegende der Gänheim-Bank ermöglicht.

2. Stratigraphie

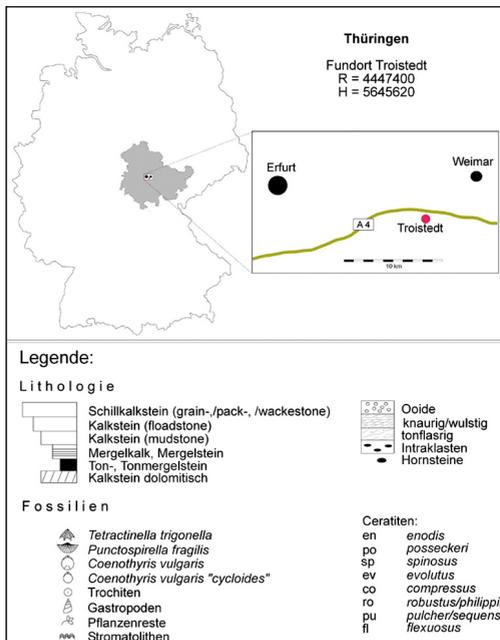


Abb. 2: Legende

3. Meßmethoden

Meßwerte-Schema

Durchmesser: D0; D1; D2

Windungshöhe: h0; h1; h2; h3; h4; h5 = (h2+h2+h3)/3;

h6 = (h2+h3+h4)/3

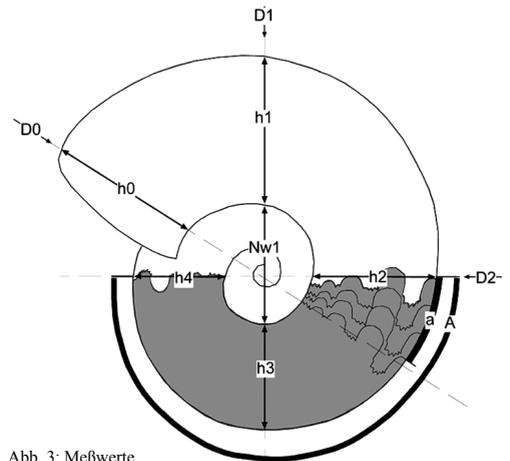


Abb. 3: Meßwerte

Windungsbreite, gemessen zwischen den lateralen Skulpturelementen: b0; **b1**; **b2**; b3; b4

Nabelweite: Nw0; **Nw1**; **Nw2**

a: Abstand vom ersten zum dritten Marginalsattel

A: Abstand der Marginalsättel über 180°

G: Anzahl der Septen auf diesem Abschnitt

Daraus berechnete Gehäuse-Parameter

Außenspirale: $A_s = D2 / D1$

Innenspirale: $N = Nw1 / D1$

Gehäusequerschnitt: $Q = (b / h) * 100$

Scheibenzunahme: $S = (h / D) * 100$

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

Ontogenie-Parameter

Anzahl der Septen auf 180° vor der Wohnkammer: **G**

Drängungs-Index als analoge Größe für finale Lobendrängung: $DI = (a / h5) / 3$

Wachstums-Index als analoge Größe für den Ontogenieverlauf: $WI = (A / h6) / G$

4. Beschreibung des Belegmaterials

4.1 Fundhorizonte „ev_1“ und „ev_2“

Aus dem Aufschluß Troistedt standen zur statistischen Untersuchung 850 exakt horizontiert geborgene Ceratiten aus zwei Horizonten der *evolutus*-Biozone (vgl. Abb. 1) zur Verfügung.

534 Belege (davon 240 nicht vermessene) befinden sich im Fundus des Naturkundemuseums Erfurt, 425 in der Sammlung P. Thieme (Weimar) und 127 in der Sammlung S. Brandt (Kornhochheim).

Der Fundhorizont „ev_1“ liegt einen Meter über der Spiriferina-Bank und ist 40 cm mächtig. Die Belege sind aus zwei Schichten der Tonmergel-Lagen im Hangenden der Schillkalkke. Der Nachweis echter Epökie mit Bewuchs durch *Placunopsis ostracina* (REIN 1996) erfolgte auf 8% der Gehäuse. Ungewöhnlich für Troistedter Verhältnisse ist das Fehlen von Conellen oder conellenbildender Substanzen auf den Steinkernen. Da ihre postmortale Diagenese abhängig vom Chemismus des Wassers erscheint (REIN 1993, REIN & KRAUSE 1994), sind kausal spezifische ökologische Bedingungen zu vermuten.

Der Fundhorizont „ev_2“, eine geringmächtige Tonmergel-Lage im Hangenden einer Intraklasten führenden Schillkalkbank, liegt drei Meter über der Spiriferina-Bank.

Charakteristisch für diese Fundschicht sind markante limonitische Beläge auf 56% der Ceratiten-Steinkerne (Tafel 3/Abb. 5). Im Vergleich mit dem Horizont „ev_1“ erhöht sich der Nachweis echter Epökie auf 14% der Gehäuse (Tafel 3/Abb. 6). Aufschlussreich ist auch die Ausbildung von Conellen mit einem Anteil von 4%.

Die Vergleiche lassen die Deutung zu, daß sich in der Zeit zwischen den Fundhorizonten die ökologischen Bedingungen nachhaltig verändert haben.

4.2 Einteilung in Größenklassen

Um das Wachstumsverhalten während der Individualentwicklung rekonstruieren zu können, erfolgt die Einteilung der vermessenen Gehäuse in 6 Größenklassen. Mit dem Phragmokon-Durchmesser (**D2**) besitzen alle Gehäusegrößen einen objektiv vergleichbaren Bezugspunkt: **A = < 41; B = 41-50; C = 51-60; D = 61-70; E = 71-80; F = > 81 mm.**

Zusätzlich kann mit dem Spiral-Faktor **D2 * 1,2²** eine gerundete Endgröße errechnet werden.

Der kleinste Steinkern der lateral skulpturlosen „e“-Typen hat einen D2 von 28 mm (DE ~ 40 mm) mit 9 Septen und der kleinste trichotom skulpturierte „p“-Typ einen D2 von 25 mm (DE ~ 36 mm) mit 8 Septen. Die maximalen Gehäusegrößen vom „e“-Typ mit D2 = 92 mm (DE ~ 132 mm) mit 18 Septen und vom „p“-

Typ D2 = 97 mm (DE ~ 142 mm) mit 17 Septen sind identisch mit denen der Chronospezies *C. compressus* (REIN 2006). Die Phylogenese der Individuen erfolgt von der *compressus*- zur *evolutus*-Biozone ohne Größenzunahme.

4.3 Ontogeniestadien

Juvenile Individuen unterscheiden sich morphologisch erheblich von den ausgewachsenen Formen. Ohne die Kenntnis ihrer frühontogenetischen Entwicklungsstadien sind taxonomische Fehldeutungen unvermeidlich. Die zweifelsfreie Klärung ihrer „Artzugehörigkeit“ kann deshalb nur mit horizontal geborgenen Belegen und lückenloser Übergänge aller Ontogeniestadien erfolgen (REIN 1999; 2001).

Im **ersten Ontogeniestadium** durchlaufen alle Ceratiten einen Zustand, der anfangs völlig skulpturlos bleibt und erst zu einem späteren Zeitpunkt lediglich marginale Knötchenbildungen aufweist. Der Zeitraum für dieses Entwicklungsstadium ist sehr variabel und von verschiedenen Faktoren abhängig.

Dem skulpturlosen Abschnitt folgt mit der Ausbildung lateraler Knötchen, Knoten oder Fältchen das **zweite Ontogeniestadium**. Diese lateralen Bildungen stehen anfangs trichotom und später dichotom den marginalen Knötchen oder Knoten gegenüber. Parallel dazu entsteht durch das unterschiedlich lange Verharren einer Organismengruppe im ersten Ontogeniestadium eine zeitlich divergierende Morphologie. Sie wird nur im direkten Vergleich auf Populationsniveau mit dem Erreichen des zweiten Stadiums der Individualentwicklung sichtbar (REIN 1999).

Die dabei nachgewiesene Aufspaltung in zwei grundverschiedene Morphen ist auch bei der Chronospezies *C. evolutus* ausnahmslos zu erkennen. Sie erfolgt zum einen in den frühontogenetisch kräftig trichotom bis dichotom skulpturierten „p“-Typ (Abb. 4a) und zum anderen in den schwach skulpturierten „e“-Typ (Abb. 4b). Die Bezeichnungen „e“ (von *enodis*) und „p“ (von *posseckeri*) wurden aus der Publikation des Autors (REIN 1988a) übernommen. Einige Parameter aus dieser Untersuchung wurden danach spezifiziert und können deshalb hier nicht korreliert werden. Die gesamte statistische Auswertung erfolgt jedoch seitdem auf der Basis der Divergenz dieser Dimorphen, die seit REIN 2003 als Geschlechts-Dimorphismus gedeutet wird.



Abb. 4: *C. evolutus*, Typ-„p“, Slg. Nr.: 01;840, Troistedt, DE = 50; D1 = 44; D2 = 36 mm
C. evolutus, Typ-„e“, Slg. Nr.: 01;843, Troistedt D2 = 38 mm

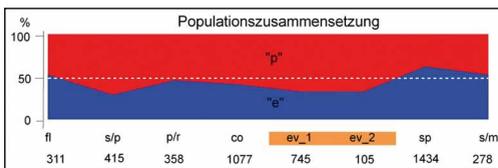


Abb. 5: Quantitatives Verhalten der Dimorphen während der Phylogenese

Die auf diese Weise erfaßten Parameterwerte von insgesamt 4723 Individuen aus sieben Biozonen (REIN 1988b; 1999; 2003; 2007; 2008) zeigen während der Phylogenese ein quantitativ wechselndes Verhältnis der Dimorphen zueinander.

In der ersten nodosen Phase (Abb. 1) folgt mit der Ausbildung von Einfachrippen ab der *compressus*-Biozone das **dritte Ontogeniestadium**. Beim Vergleich mit den juvenilen Individuen wird deutlich, wie sich der mor-

phologische Gesamteindruck mit der Ausbildung von Einfachrippen verändert. Die Umstellung auf diese neue Skulpturform ist mit umfangreichen morphologischen und physiologischen Veränderungen verbunden. Sie erreicht in der *spinusus*-Biozone einen ersten Höhepunkt. Die Entwicklung dieser statistisch erfaßten evolutionsbiologischen Modifikationen kann in den graphischen Darstellungen bildhaft gezeigt werden.

5. Statistik

5.1 Gehäuseparameter

Die statistische Erfassung der Gehäuse-Parameter ist eine Registrierung der morphologischen Merkmale von Gehäusen mit logarithmischer Spirale. Die Variabilität wird zum einen am Umfang der Standardabweichung und zum anderen an den Extremwerten (max/min) sichtbar.

Sie basiert auf der genetischen Vielfalt im Genpool der Biospezies *Ceratites nodosus* und bewirkt in Anpassung an ökologische Veränderungen in der Zeit die Morphologiewechsel.

Gehäuseparameter sind phylogenetische Indikatoren.

5.1.1 Außenspirale: $As = D2 / D1$

Ontogenese

Im Gegensatz zu der kontinuierlichen Zunahme der Werte des „p“-Typs verändert sich während der Ontogenese des „e“-Typs die Außenspirale unregelmäßig.

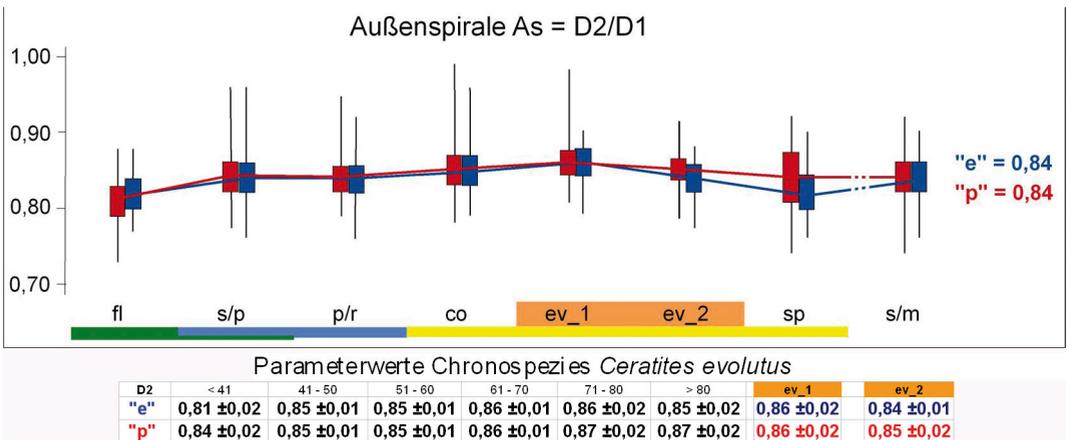


Abb. 6: Außenspirale

Die Mittelwerte der Dimorphen des Fundhorizontes „ev_1“ sind mit 0,86 trotzdem identisch. Bis zum Fundhorizont „ev_2“ verringern sich die Mittelwerte der Dimorphen und differieren.

Phylogenese

In der phylogenetischen Entwicklung variieren die As-Werte der Dimorphen mit identischen Mittelwerten von 0,84 nur geringfügig.

Unter diesem Mittelwert liegen mit unterschiedlichen Dimorphen-Werten lediglich die Gehäuse der heterogenen Immigranten. Eine erste markante Änderung des Gehäusebauplanes erfolgt beim Wechsel von der flexuosen zur ersten dichotomen Phase. Die maximalen As-Werte werden beim Gehäusebau in der ersten nodosen Phase schließlich im Fundhorizont „ev_1“ erreicht. Bis dahin sind auch die Werte der Dimorphen identisch. Dieses gleichartige Verhalten der „e“- und „p“-Morphen während der Phylogenese ist ungewöhnlich.

Mit dem Fundhorizont „ev_2“ beginnt eine Trendwende beim Gehäusebau der ersten nodosen Phase. Die Werte der Außenspirale werden kleiner und die Dimorphen unterscheiden sich wie die der Chronospezies *C. spinosus*.

Während der Phylogenese der Biospezies *Ceratites nodosus* erreichen die Individuen der Chronospezies *Ceratites evolutus* Maximalwerte der Außenspirale.

5.1.2 Innenspirale: $Is = Nw1 / D1$

Ontogenese

Im Fundhorizont „ev_1“ entwickelt sich die Innenspirale der Dimorphen bis zu einem D2 von 50 mm mit Werten bis 0,26 unterschiedlich. Die Individuen haben noch einen engen Nabel.

In der folgenden Größenklasse (D2 > 51 mm) kommt es zu einer sprunghaften Veränderung des Gehäusebaues. Die Innenspirale vergrößert sich bis zum gemeinsamen Maximalwert 0,35 bei Gehäusen der Größenklasse D2 >80 mm kontinuierlich und die Werte der Dimorphen differieren nur geringfügig.

Im Fundhorizont „ev_2“ ändert sich das Verhalten der Dimorphen zueinander. Die Variabilität der Extremwerte nimmt ab, die „e“-Morphen tendieren zur engeren Nabelbildung und die Divergenz zum „p“-Typ vergrößert sich.

Phylogenese

Die „Is“-Parameterwerte der Dimorphen unterscheiden sich in den untersuchten Biozonen eindeutig in gleicher Weise, indem „e“-Morphen stets zu einem engeren Nabel tendieren.

Auffallend ist das identische Verhalten der Dimorphen am Übergang von der flexuosen zur ersten dichotomen Phase (grün/blau). Zum einen sind es die niedrigen Pa-

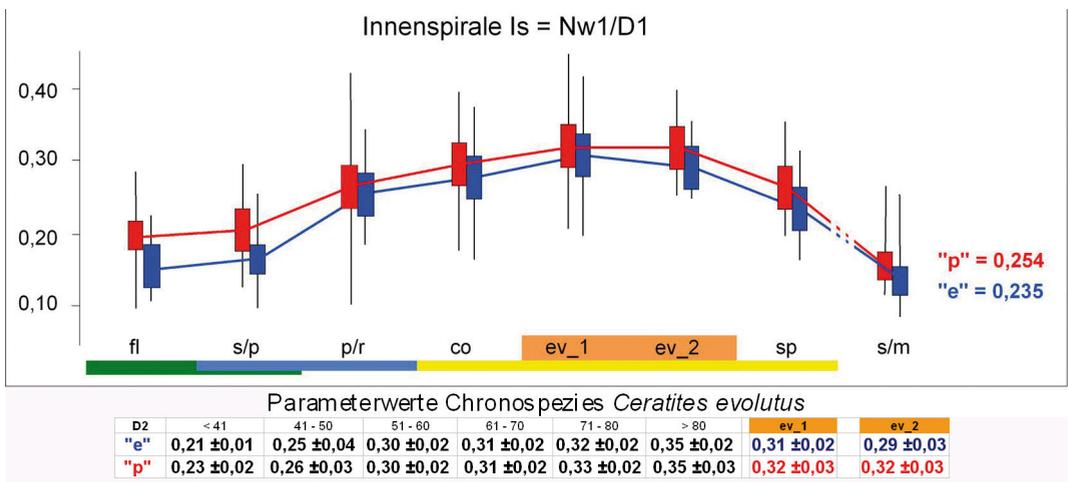


Abb. 7: Innenspirale

parameterwerte sowie die großen Merkmalsunterschiede zwischen den Morphen „e“ und „p“. Zum anderen ist es die sprunghafte Veränderung der Werte zur folgenden Biozone in der ersten dichotomen Phase (blau).

In diesem Zeitraum haben sowohl die ontogenetischen Parameter als auch die rezessiven Immigranten Merkmale das Niveau der Individuen der *philippii/robustus*-Biozone und damit den genetischen Flaschenhals („bottleneck“) erreicht. Mit der Bildung eines beständigen Genpools war damit der langwierige Speziationsprozess der Biospezies *Ceratites nodosus* vollzogen. Die Dimorphen *Ceratites robustus* und *Ceratites philippii* sind die ersten Ceratiten-Chronospezies mit einer für die Normalverteilung der Gehäuseparameter bedingt optimierten Variationsbreite (REIN 2007).

Vom Übergang der ersten dichotomen Phase zur ersten nodosen Phase und weiter bis zur *evolutus*-Biozone vergrößert sich die Nabelweite beider Dimorphen kontinuierlich. Dabei erreichen die Individuen der Fundhorizonte „ev_1“ und „ev_2“ Maximalwerte >29 und Extremwerte >40 der Innenspirale (= Ontogenese rekapituliert die Phylogenese). Mit diesen Werten nimmt die

Chronospezies *C. evolutus* während der Phylogenese der Biospezies *Ceratites nodosus* eine Sonderstellung ein. Der erneute Strategiewechsel beim Gehäusebau am Übergang zur *spinosus*-Zone ist folgerichtig.

5.1.3 Gehäusequerschnitt: $Q = (b1 / h1) * 100$

Ontogenese

Die ontogenetische Entwicklung des Parameterwertes Q1 verläuft bei den Dimorphen des Fundhorizontes „ev_1“ uneinheitlich. Die Variabilität der Extremwerte ist auffallend groß.

Die differierenden Mittelwerte zeigen bereits im ersten Fundhorizont den Trend der „p“-Morphen zu einer kompakteren Gehäuseform. Diese Tendenz wird bei den Q1 Werten des Horizontes „ev_2“ noch deutlicher sichtbar und gipfelt mit vereinzelt Extremwerten >100.

Phylogenese

Die Korrelation der Gehäusequerschnittswerte macht durchgehende Trends sichtbar.

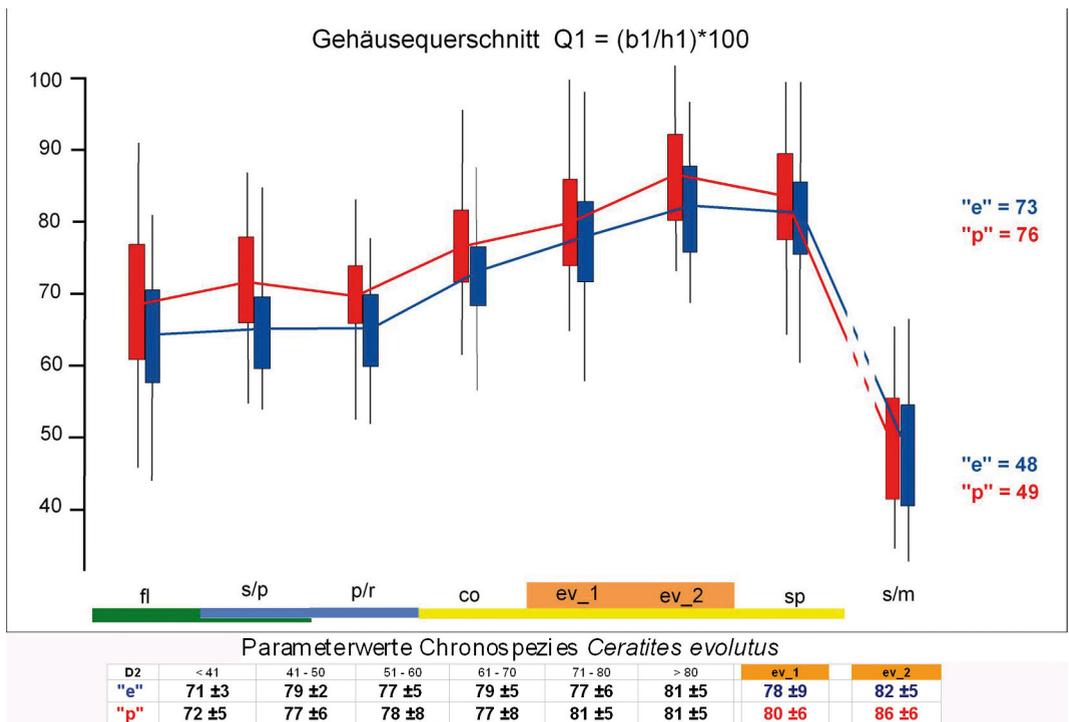


Abb. 8: Gehäusequerschnitt

Die Mittelwerte der Dimorphen „e“ und „p“ unterscheiden sich grundsätzlich voneinander.

Sowohl die Standardabweichung als auch die Variabilität der Extremwerte ist durchgehend ungewöhnlich groß. Im Unterschied zu den „e“-Morphen tendieren die „p“-Morphen zu kompakteren Gehäuseformen. Während der flexuosen- und der ersten dichotomen Phase stagnieren die Q1 -Werte auf niedrigem Niveau.

Die Zunahme der Querschnittswerte setzt sprunghaft mit Beginn der ersten nodosen Phase ein. Sie endet im zweiten Fundhorizont „ev_2“ mit dem maximalen Mittelwert größer 86 der Morphe „p“. Damit nimmt die Chronospezies *C. evolutus* während der Phylogenese der Biospezies *Ceratites nodosus* wiederum eine Sonderstellung ein. Der folgende Strategiewechsel beim Gehäusebau erfolgt im Hangenden zur *spinus*-Zone. Dabei bleiben die Mittelwerte Q1 auf hohem Niveau und die Differenz der Dimorphen zueinander wird kleiner.

5.1.4 Scheibenzunahme: $S1 = (h1 / D1) * 100$

Ontogenese

Im Fundhorizont „ev_1“ entwickeln sich die Dimorphen bis zu einem D2 von 50 mm mit Werten bis 0,44 unterschiedlich. In der folgenden Größenklasse (D2 > 51 mm) kommt es zu einer sprunghaften Veränderung des Gehäusebaus. Die Scheibenzunahme verringert sich bis zum gemeinsamen Minimalwert 0,36 bei Gehäusen der Größenklasse D2 >80 mm kontinuierlich. Gleichzeitig nimmt die Variabilität der Extremwerte zu.

Die Mittelwerte der Dimorphen sind mit 0,38 schließlich identisch.

Im Fundhorizont „ev_2“ ändert sich das Verhalten der Dimorphen zueinander. Die Variabilität der Extremwerte nimmt ab und die „e“-Morphen tendieren wieder zu größeren Werten.

Phylogenese

Wie bei der Individualentwicklung bewegen sich die Parameterwerte auch in der Phylogenese wieder exakt von größeren zu kleineren Werten (= Ontogenese rekapituliert die Phylogenese).

Auffallend ist das Verhalten der Dimorphen am Übergang von der flexuosen- zur ersten dichotomen Phase (grün/blau). Zum einen sind es die hohen Parameterwerte mit den großen Merkmalsunterschieden zwischen den „e“ und „p“-Morphen. Zum anderen ist es wiederum die sprunghafte Veränderung der Werte zur folgenden Biozone in dieser ersten dichotomen Phase (vgl. „bottleneck“). In der weiteren phylogenetischen Entwicklung unterscheiden sich die Dimorphen nur wenig oder gar nicht. Bemerkenswert ist dabei die einmalige Umkehr der Dimorphen-Werte in der *compressus*-Biozone. Mit Werten <40 nehmen Morphn der *evolutus*-Biozone erneut eine Sonderstellung in der Phylogenese der Biospezies *Ceratites nodosus* ein.

Die zunehmenden Parameterwerte der Scheibenzunahme dokumentieren erneut den Strategiewechsel beim Gehäusebauplan der Ceratiten im Hangenden der Spiriferinabank.

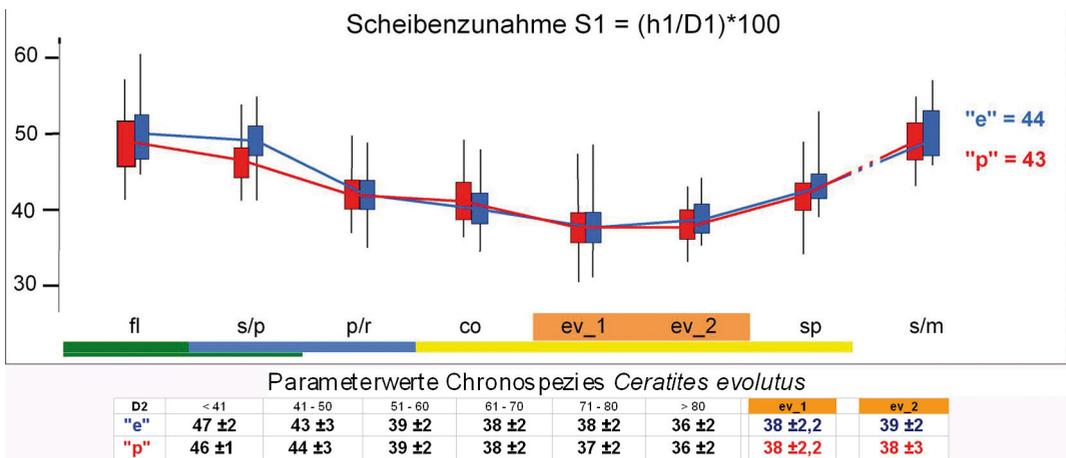


Abb. 9: Scheibenzunahme

5.1.5 Windungszunahme: $W = (h_3 / h_1) * 100$

Ontogenese

Die Individualentwicklung der Dimorphen gestaltet sich grundverschieden. Auffällig sind Werte <80 in der Frühontogenie, die sehr große Variationsbreite der Extremwerte sowie eine Umkehr der Werte nach Erreichen der Maxima.

Bei den Individuen des zweiten Fundhorizontes verringert sich die Variationsbreite der Extremwerte und der Durchschnitt der Mittelwerte. Die Divergenz der Dimorphen nimmt zu.

Dabei erreichen „e“-Typen die jeweils größeren Parameterwerte.

Phylogense

Die phylogenetische Entwicklung der Dimorphen verläuft durchgehend divergent. Ausgehend von den Minima der flexuosen Phase nehmen die Parameterwerte in der ersten dichotomen Phase kontinuierlich zu und verharren in der *compressus*-Biozone auf diesem Niveau. Der Übergang zu den maximalen Werten der Morphen aus den Fundhorizonten „ev_1“ und „ev_2“ erfolgt sprunghaft und fällt im gleichen Maße zur *spinosus*-Biozone wieder ab.

Auffallend ist die durchgehend enorme Variationsbreite der Extremwerte.

Außergewöhnlichen Werten $W < 50$ der immigrierten heterogenen flexuosen Morphen stehen extreme $W > 100$ der evoluten Morphen gegenüber. Somit nimmt die Chronospezies *C. evolutus* bei dem Merkmal „Windungszunahme“ mit Werten >80 wiederum eine Sonderstellung in der Ceratiten-Phylogense ein.

5.2 Der Phragmokon als biologische Datenbank

Der Bedeutung des Phragmokons als Informationsspeicher wurde in der Vergangenheit kaum Beachtung geschenkt. Für typologisch-taxonomische und stratigraphische Zwecke benötigt man lediglich verwertbare Skulpturmerkmale der Wohnkammer. Die Sutura ist jedoch ein wichtiger Informationsträger. Die Ausbildung der Septalfläche entspricht der Morphologie des apikalen Weichkörpers und die Verwachsungslinie des Septums mit der Innenseite des Gehäuses der Sutura. Beide Bildungen sind genetisch vorgegeben.

Die Ausbildung der Septen reflektiert zudem auch den ontogenetischen Werdegang eines Individuums. Gleichmäßiges, unregelmäßiges, schnelles oder gebremstes

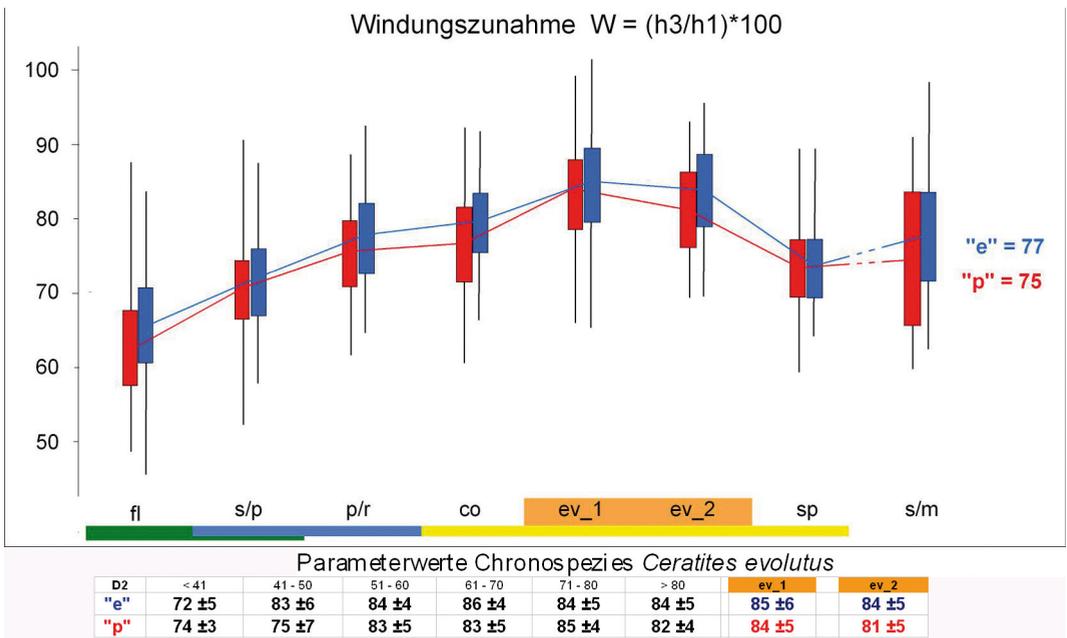


Abb. 10: Windungszunahme

Wachstum, Reaktionen auf Verletzungen, Befinden bei pathologischen Beeinträchtigungen - alle diese Befunde sind Indikatoren verschiedener physiologischer Prozesse und damit Merkmale der Individualentwicklung.

5.2.1 Die Sutura als genetischer Informationsträger

5.2.1.1 ammonitische Suturemerkmale

Ein genetisch aussagekräftiges Merkmal der heterogenen Immigranten ist die ammonitische Lobenlinie. Die unterschiedliche Ausbildung von Teilen dieser ammonitischen Sutura in Form gezackter Sättel läßt sich während der Ceratiten-Phylognese verfolgen.

Ihr prozentualer Anteil in der Population verringert sich von 26,5% der flexuosen Morphen über 17% der Chronospezies *C. compressus*, 13% „ev_1“ bzw. 11% „ev_2“ der *C. evolutus* auf 6% der *C. spinosus*. Der durchgängige Abbau dieser ammonitischen Suturelemente deutet darauf hin, daß es sich um ein rezessives Merkmal im Genpool der Biospezies *Ceratites nodosus* handelt. Die ab der *philippii/robustus*-Biozone bevorzugte Bildung von Einzelzacken auf den Ventralsätteln ist deshalb vermutlich auf Rekombination zurückzuführen.



Abb. 11: *C. evolutus*, Slg. Nr.: 02;818, Troistedt, rudimentäre ammonitische Suturelemente der Chronospezies *C. evolutus* werden als rezessives Merkmal im Genpool der Biospezies *C. nodosus* gedeutet

5.2.1.2 Septen als Indikatoren der Weichkörperlage

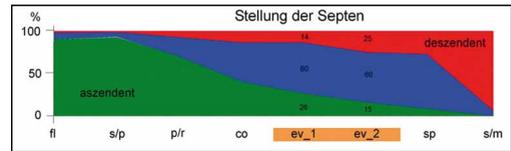


Abb. 12: Phylogenetischer Verlauf der Verlagerung des Weichkörpers in der Wohnkammer

Da vom apikalen Mantelepithel das neue Septum geformt in die Gehäuseröhre eingebaut wird, entspricht die Anlage der Kammerscheidewand zugleich der einstigen Position des Weichkörpers im hinteren Teil der Wohnkammer. WENGER (1957) beschrieb als erster unterschiedliche Neigungen des Septums gegenüber der Lotrechten. Er prägte die Begriffe „deszendente Sutura“ für eine zum Nabel hin absteigende und „aszendente Sutura“ für eine gegen den Nabel hin aufsteigende Lobenlinie.

Bei den Populationsanalysen kann nun erstmals die unterschiedliche Position des apikalen Mantels durchgängig prozentual erfaßt werden. Wichtig dabei ist der Nachweis, daß die Weichkörperlage während der gesamten Ontogenese beibehalten wird und lediglich nach traumatischen Ereignissen kurzzeitig wechseln kann.

Die Korrelation bringt einen klaren evolutionsbiologischen Trend zum Vorschein. Die Installation des Septums durch den apikalen Weichkörper verlagert sich von einer mit >90% dominant aszendente Position von den Immigranten bis in die *spinosus*-Biozone zu einer senkrecht/deszendente Lage und endet schließlich in der *semipartitus/meissnerianus*-Biozone mit >90% dominant deszendente.

Der evolutionäre morphologisch/physiologische Positionswechsel des Weichkörpers zeigt, daß sich in der Wohnkammer ein enormer Wandel vollzogen hat. Die während der gesamten Phylognese der Biospezies *C. nodosus* erfolgte Weichkörperverlagerung kann als biomechanische Anpassung an verändert wirkende Kräfte gedeutet werden.

5.2.2 Ontogenie-Parameter

Die statistische Erfassung der Ontogenie-Parameter ist eine Registrierung von Merkmalen, die indirekt Rückschlüsse auf physiologische Prozesse während der Individualentwicklung ermöglichen.

Das Entschlüsseln aller beim Septenbau gespeicherten Informationen erfordert ein völlig neues methodisches Herangehen (REIN 2003). Mit dem eigens dafür entwickelten Meßschema können analoge ontogenetische Parameter für alle Gehäusegrößen und Chronospezies gewonnen werden. Sie beschränken sich aus verständlichen Gründen nur auf den letzten halben Umlauf und sind das Spiegelbild der physiologischen Verfassung des Ceratiten-Organismus im letzten Lebensabschnitt.

Um vergleichbare Werte zu erhalten, wird die Bogenfläche der Lateralseite des Phragmokons auf ein gemittelttes Rechteck gestreckt. Ziel ist eine statistisch verwertbare Vergleichsmöglichkeit der Septenabstände und ihrer Sequenzen auf dem letzten halben Umlauf.

Mit den Werten „a“ (= Abstand der letzten drei Marginalsättel), der mittleren Röhrenhöhe auf diesem finalen Phragmokonsabschnitt „h5“ [= (h2+h2+h3)/3] und der Formel $(a / h5) / 3$ wird der relativierte Anteil eines Septums in der letzten Lebensphase ermittelt. Dieser **Drängungsindex** gilt als Versuch den subjektiven Begriff „sekundäre Lobendrängung“ zu objektivieren.

Mit den Werten „A“ (= Abstand der Marginalsättel über die finalen 180° des Phragmokons), der mittleren Röhrenhöhe auf diesem Phragmokonsabschnitt „h6“ (= $(h2+h3+h4)/3$), dem Wert „G“ (= Anzahl der Septen auf den finalen 180° des Phragmokons) und der Formel $(A / h6)/G$ erhält man den relativierten Anteil eines Septums des letzten halben Umlaufes und damit angenähert eine Korrelationsmöglichkeit mit dem Drängungs-Index.

Anzahl der Septen, Drängungsindex und Wachstumsindex sind physiologische Parameter. Sie ermöglichen Aussagen und Vergleiche zum Verlauf der Ontogenie von Individuen.

5.2.3 Septen auf 180°

Ontogenese

Die Individualentwicklung der Dimorphen des Fundhorizontes „ev_1“ verläuft deutlich verschieden. Bis zur Größenklasse D2 80 mm überwiegt die Anzahl der eingebauten Septen der „e“-Morphen deutlich. Dieses Verhalten wird mit den Mittelwerten des Fundhorizontes dokumentiert. Bei den Dimorphen des Horizontes „ev_2“ ist die Differenz noch größer, die Variationsbreite der Extremwerte beider Horizonte bewegt sich jedoch auf niedrigem Niveau.

Phylogenese

Die Korrelation zeigt, daß sich die Anzahl der auf der letzten halben Windung eingebauten Septen im Verlauf der Phylogenese nicht verändert. Unabhängig von der Gehäusegröße unterscheiden sich die Dimorphen beim Einbau der Septen konstant in derselben Weise.

Danach besitzen „e“-Typen durchschnittlich 1,5 Septen mehr als „p“-Typen. Auffällig ist lediglich das Verhalten der Individuen beim Speziationsprozess und dem Übergang zur nodosen Phase (blau/gelb). Bei den Phasenwechseln vergrößert sich jeweils die Variationsbreite der Extremwerte.

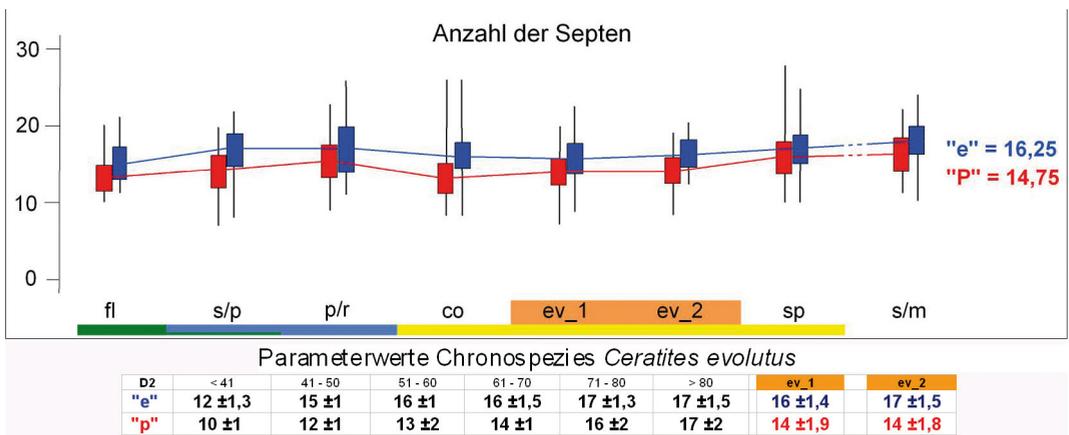


Abb. 13: Anzahl der Septen

5.2.4 Drängungsindex: $DI = (a / h5) / 3$

Ontogenese

Der Drängungsindex ermöglicht eine objektive Bewertung der finalen Lobendrängung. Die Tendenz zur Verringerung der Septenabstände wird von Größenklasse zu Größenklasse stetig größer. Dabei wird die Divergenz zwischen den Dimorphen jedoch konstant beibehalten. Der Vergleich macht deutlich, daß ontogenetisch die Individuen der „e“-Typen immer früher zur Drängung tendieren als „p“-Typen. Definiert man die Verringerung des Septenabstandes mit dem Erreichen der Geschlechtsreife, dann sind „e“-Morphen immer weitaus früher geschlechtsreif (REIN 2003).

Phylognese

Die Korrelation zeigt, daß einerseits die Differenz zwischen den Dimorphen beibehalten wird, und andererseits die großen Standardabweichungen mit den divergierenden Extremwerten Belege für das spezifische Verhalten von Individuen sind. Auffällig ist wiederum das Verhaltensmuster der Morphen beim Speziationsprozess (grün/blau) und anschließend die Reaktion der Individuen auf den Übergang von der ersten dichotomen Phase zur ersten nodosen Phase. In diesem Zeitraum erfolgt die Umstellung des Gehäusewachstumsende vom zweiten Ontogeniestadium (dichotome Skulptur) in das dritte Ontogeniestadium (nodose Skulptur). Wie

die phylogenetische Entwicklung zeigt, hat sich in der ersten nodosen Phase von *C. compressus* bis *C. spinosus* das Drängungsverhalten der Dimorphen kontinuierlich verändert.

5.2.5 Wachstumsindex: $WI = (A / h6) / G$

Ontogenese

Der Wachstumsindex ermöglicht über die Septenbildung der finalen 180° des Phragmokons eine objektivierte Bewertung der Individualentwicklung in diesem Zeitabschnitt. Wie beim Drängungs-Index wird die Tendenz zur Verringerung der Septenabstände von Größenklasse zu Größenklasse auch beim Wachstumsindex sichtbar. Dabei wird die Divergenz zwischen den Dimorphen konstant beibehalten. Der Vergleich macht wiederum deutlich, daß ontogenetisch die Individuen der „e“-Typen immer früher zur Drängung tendieren als „p“-Typen.

Phylognese

Die Korrelation zeigt, daß die Differenz zwischen den Dimorphen durchgängig beibehalten wird. Aufschlußreich ist das Verhalten der Morphen beim Speziationsprozess (grün/blau), sowie zu Beginn und am Ende der ersten nodosen Phase mit den auffallenden Extremwerten.

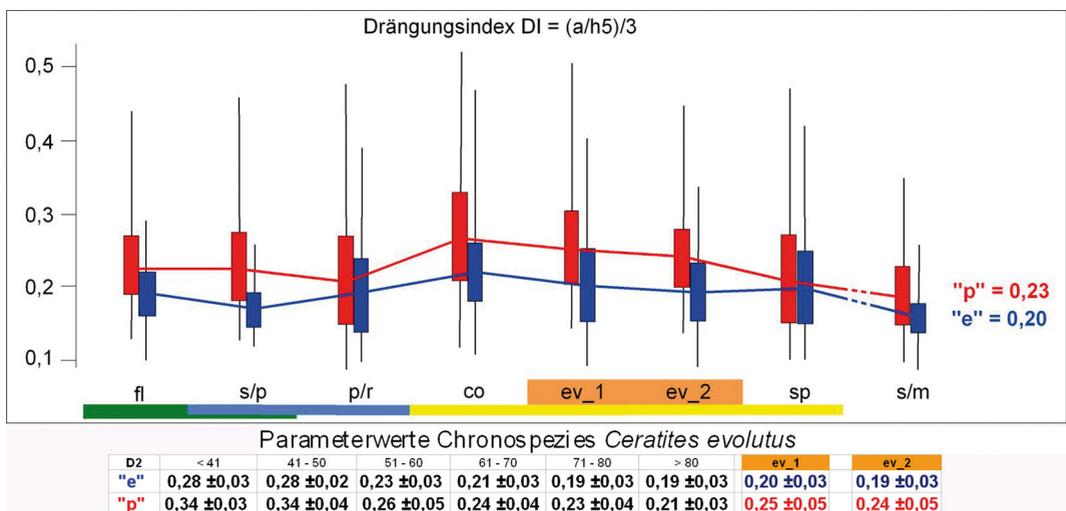


Abb. 14: Drängungsindex

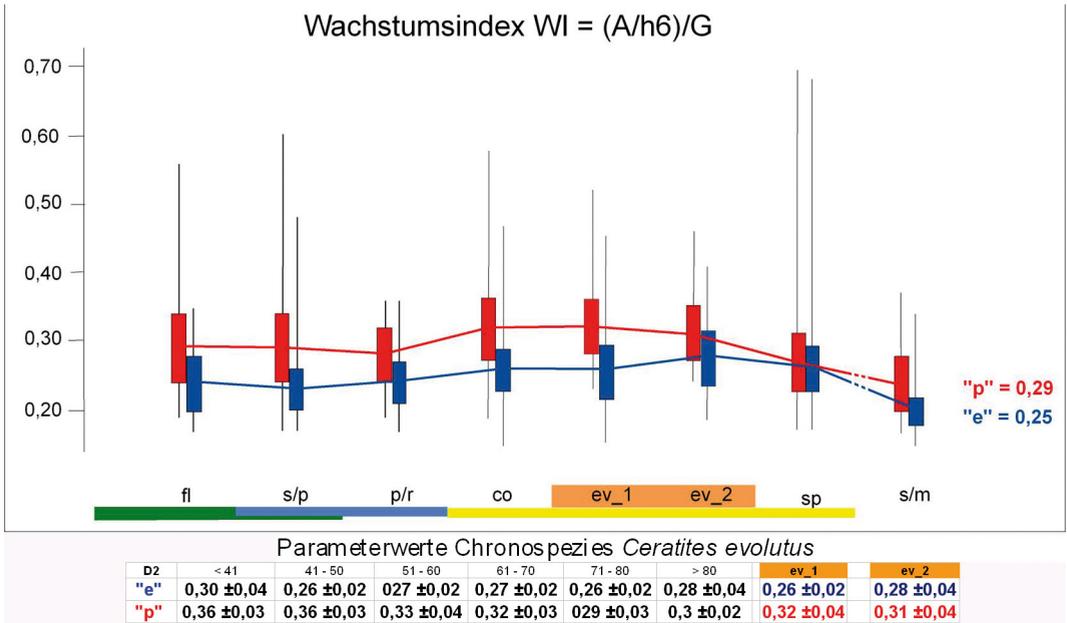


Abb. 15: Wachstumsindex

In diesen Zeitabschnitten erfolgten jeweils erhebliche Umstellungen ontogenetischer Strukturen beim Gehäusewachstum. Die enorme Variationsbreite der Parameterwerte ist ein Beleg für die genetische Plastizität der Individuen.

5.3 Skulpturmerkmale

Die Umstellung von der vormals dichotomen Skulpturierung der Wohnkammer (erste dichotome Phase) auf nodose Skulptur (erste nodose Phase) beginnt am

Übergang von der *philippii/robustus*- zur *compressus*-Biozone. Der gravierende Morphologiewechsel vollzieht sich allmählich und gut sichtbar (REIN 2006). Die dichotome Grundskulptur des zweiten Ontogeniestadiums wird beim Gehäusewachstum zunehmend vom neu erworbenen Skulpturmerkmal (Einfachrippen = drittes Ontogeniestadium) überdeckt. Da sich dabei überraschend phylogenetisch die Gehäuseendgröße nicht verändert, muß sich die zeitliche Dimension für die Ausbildung des ersten und zweiten Ontogeniestadiums verringern.

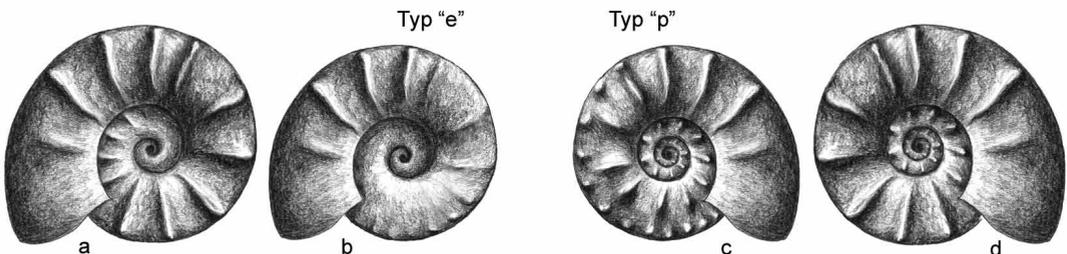


Abb. 16: Durch zeitlich unterschiedliche Reichweiten des zweiten und dritten Ontogeniestadiums entstandene schematisierte Phänotypen. Sie machen die typologisch basierte taxonomische Vielfalt der *evolutus*-Biozone verständlich.

In der *evolutus*-Biozone ist sowohl die „Suche“ nach einer optimalen nodosen Skulpturform als auch das „Finden“ einer zeitlich ausgeglichenen physiologischen Abfolge der Ontogeniestadien noch nicht abgeschlossen.

Durch zeitlich wechselnde Reichweiten des zweiten und dritten Ontogeniestadiums entstehen unterschiedliche Phänotypen. Dabei überwiegt mit der zeitlichen Verlängerung des dritten Ontogeniestadiums die einfachrippige Skulpturausbildung auf mehr als 360° der Spirale (Abb. 16 a/d und Tafel 1/Abb. b,c). Auf diese Weise entsteht die markante „*evolutus*“-Morphologie. Verschiedene Übergänge mit wechselnden Reichweiten des zweiten Ontogeniestadiums (Abb. 16 b/c) machen die aus der Vergangenheit bekannte typologisch basierte taxonomische Vielfalt der *evolutus*-Biozone verständlich. Mit der zeitlichen Verkürzung des dritten Ontogeniestadiums auf weniger als 270° Gehäuseumlauf mit Einfachrippen vollzieht sich bereits beim Übergang zur *spinusus*-Biozone ein weiterer Strategiewechsel.

An der Variationsbreite der marginal-ventralen Skulpturmerkmale wird ein grundsätzlicher Morphologiewechsel zwischen den Fundhorizonten „ev_1“ und „ev_2“ sichtbar (Abb. 17).

Bei Skulpturabbau vermitteln die Formen des Horizontes „ev_1“ teilweise noch den Übergang zu den marginal flach in die Ventralseite auslaufenden Rippen der Chronospezies *C compressus* (Abb. 17a und Tafel 2/Abb. e). Typisch sind, bereits auf der Lateralseite bogenförmig beginnend, marginal

flach auf die Ventralseite ziehende Rippen die sich median häufig zu fastigaten Bildungen verbinden (Abb 17b und Tafel 2/Abb. f).

Diese von WENGER 1957 treffend mit „*parabolicus*“ bezeichnete Form entspricht einem Anteil von 20%. Weitere 34% der Individuen bilden am Marginalrand endende Rippen aus, deren Spitzen seitlich gerundet auf die Ventralseite ziehen (Abb. 17c). Bei der Mehrzahl der Individuen enden die Einfachrippen unterschiedlich stumpf bis spitz am Marginalrand (Abb. 17d).

Insgesamt erreichen Individuen mit ventral übergreifenden Skulpturelementen einen Anteil von 26%, mit alternierender Skulptur 31%, mit Skulpturabbau 8% und mit Dörnchen endenden Rippen 3%.

In der nur zwei Meter höher liegenden Fundschicht „ev_2“ kommt es mit der Ausbildung spinoser Skulpturelemente zu einem markanten Merkmalswechsel (Tafel 3). Die Einfachrippen erscheinen ausnahmslos schwach bis sehr stark eingedellt (Abb. 17e/f). Bei Individuen mit extremem Querschnitt ist auch die Skulptur außergewöhnlich (Abb. 17h und Tafel 3/Abb. 4) ausgeprägt. 32 % der Morphen bilden von den marginalen Dornen ausgehende und die Ventralseite überziehende fastigate Strukturen aus (Abb. 17g). Insgesamt erhöht sich der prozentuale Anteil alternierender Skulpturelemente auf 37% und entspricht damit den Werten der *spinusus*-Biozone (REIN 2003; 2004). Der Skulpturabbau am Wachstumsende (Tafel 3/Abb. 6) erhöht

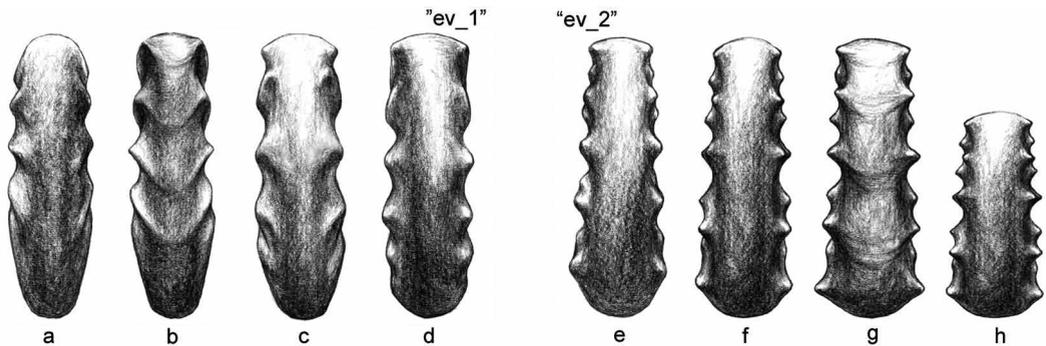


Abb. 17: Variationsbreite der marginal-ventralen Skulpturmerkmale der Fundhorizonte „ev_1“ und „ev_2“. Die Formen des Horizontes „ev_1“ vermitteln teilweise noch den Übergang zu den marginal flach in die Ventralseite auslaufenden Rippen der Chronospezies *C compressus* (vgl. Tafel 1 und 2). In der nur zwei Meter höher liegenden Fundschicht „ev_2“ kommt es mit der Ausbildung von spinosen Skulpturelementen zu einem ausgeprägten Merkmalswechsel (vgl. Tafel 3).

sich auf 10% und der Anteil nicht eingedellter Rippen verringert sich auf 2%.

Zwischen den Fundhorizonten „ev_1“ und „ev_2“ vollzieht sich somit unabhängig vom Gehäusebauplan ein bedeutsamer Strategiewechsel im Skulpturbau der ersten nodosen Phase.

Bemerkungen zur Taxonomie

Die Problematik der typologischen Merkmalerfassung von Einzelindividuen der Chronospezies *Ceratites evolutus* kann modellhaft an den taxonomischen Deutungsversuchen dargestellt werden.

WENGER (1957) stellte die Formen der Chronospezies *Ceratites evolutus* zur Untergattung *Acanthoceratites* SCHRAMMEN 1928 und machte *C. (Acanthoceratites) evolutus evolutus* PHILIPPI 1901 zur Hauptart. Die weiteren Morphen aus dem „ev_1“ *C. (A.) evolutus parabolicus* WENGER, *C. (A.) evolutus tenuis*, *C. (A.) evolutus praecursor* und dem „ev_2“ *C. (A.) evolutus subspinosus*, *C. (A.) evolutus bispinatus* WENGER und *C. (A.) evolutus papillatus* WENGER wurden Unterarten von *C. (A.) evolutus evolutus* PHILIPPI.

URLICHS & MUNDLOS (1987) revidierten die Fassung von WENGER (1957). Sie stellten *C. (O.) evolutus evolutus*, *C. (O.) evolutus tenuis*, *C. (O.) evolutus praecursor*, *C. (O.) evolutus subspinosus*, *C. (O.) evolutus bispinatus*, *C. (O.) evolutus papillatus* und zusätzlich *C. (O.) evolutus capricornu* in die neue Untergattung *Opheoceratites* SCHRAMMEN 1928.

Aus *C. (A.) evolutus praecursor* wird *C. (A.) spinosus praecursor* und der typische *C. parabolicus* WENGER wird bereits nicht mehr erwähnt.

Bereits kurze Zeit später (URLICHS & MUNDLOS 1990) wird aus dem *C. (Opheoceratites) evolutus capricornu* ein *C. (Acanthoceratites) spinosus capricornu*.

5.4 Fazit

Mit der statistischen Analyse der Ceratiten aus der *evolutus*-Biozone konnte die Lücke im Wissen zu den evolutionsbiologischen Vorgängen der ersten nodosen Phase geschlossen werden. Wie stets bilden auch die Gehäuse- und Ontogenie-Parameterwerte der Dimorphen Formen dieser Biozone jeweils eigene Gauß'sche Normalverteilungen. Die neuen Werte können somit direkt mit den Ergebnissen weiterer Populationsanalysen verglichen werden. Auf diese Weise wird erst-

mals eine lückenlose Korrelation aller Parameterwerte vom Zeitpunkt der Immigration bis ins Liegende der Gänheim-Bank ermöglicht. So gelingt es, die divergierenden Werte der Dimorphen aufeinander folgender Chronospezies in einem geschlossenen dynamischen Bild der Phylogenese der Biospezies *Ceratites nodosus* darzustellen. Die jeweils erreichten Grenzwerte der Gehäuseparameter der Chronospezies *C. evolutus* markieren darin eine Strategieumkehr in der Evolution des Ceratiten-Gehäusebauplans. Dabei wird die Abhängigkeit des Gehäuse- und Skulpturbauplans von der jeweils zeitlichen Verlagerung der Ontogeniestadien sichtbar. Mit der durchgehenden Divergenz der „e“- und „p“-Werte der Dimorphen festigen die Ontogenieparameter ihre berechtigte Deutung als Merkmal für Sexualdimorphismus.

Dank

Ich danke Herrn Peter Thieme (Weimar) für die Bereitstellung seines Sammlungsmaterials und seine gezielte Sammeltätigkeit im „ev_2“-Fundhorizont. Herrn Sebastian Brandt (Kornhochheim) danke ich für die Bereitstellung seines Sammlungsmaterials, seine Hilfe bei der Profilaufnahme in Troistedt, die Anfertigung der Zeichnungen und hilfreiche Diskussionen. Bei Herrn Klaus Ebel (Markdorf) bedanke ich mich ganz herzlich für die Übersetzung der Zusammenfassung.

Literatur

- 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.
- (1993): Conellenbildungen auf Ceratitensteinkernen. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt 12: 44–55, 9 Abb.
- (1996): Über Epöken und das Schwimmvermögen der Ceratiten. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schloß Bertholdsburg Schleusingen 11: 65–75, 13 Abb.
- (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 C492, 9: 99–120, 5 Abb., 4 Taf.

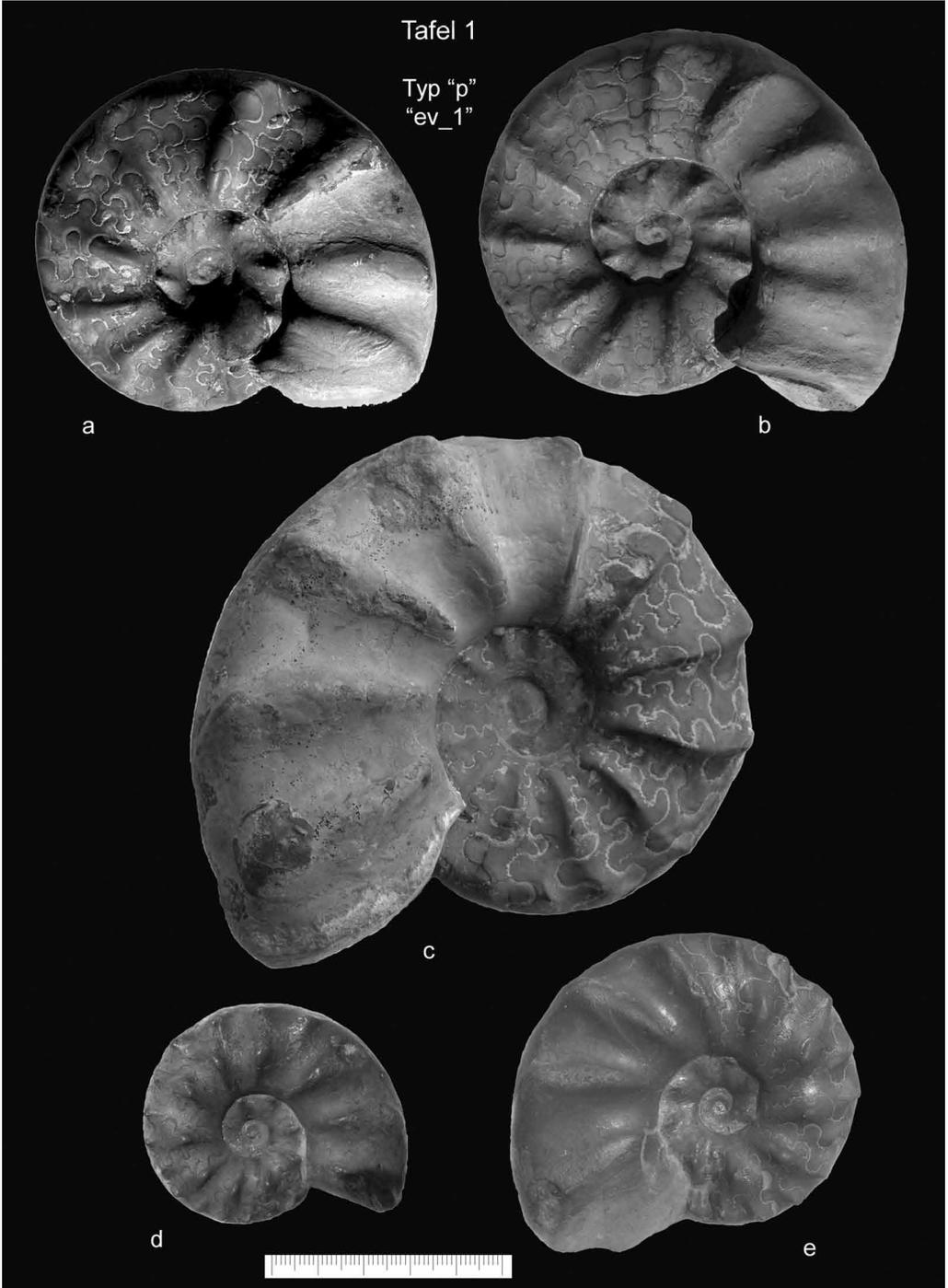
- (2003): Zur Biologie der Ceratiten der *spinusosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse –; Teil I: Populationsstatistik, Sexual-Dimorphismus und Artkonzept. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **22**: 43–67, 16 Abb., 2 Prof.
 - (2004): Zur Biologie der Ceratiten der *spinusosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse –; Teil II: Variationsbreite der Skulptur- und Suturbildungen. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **23**: 33–50, 20 Abb., 2 Prof.
 - (2005): Zur Biologie der Ceratiten der *spinusosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse –; Teil III: Schlußfolgerungen zur biologischen Organisation und Lebensweise des Ceratitentieres. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **24**: 13–34, 18 Abb.
 - (2006): Zur Biologie der Ceratiten der *compressus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **25**: 47–68, 29 Abb.
 - (2007): 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.
- REIN, S. & KRAUSE, T. (1994): Aufbau und Diagenese der Conellen der Muschelkalkceratiten. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **13**: 79–90, 5 Taf., 4 Abb.
- URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1987): Revision der Gattung *Ceratites* DE HAAN 1825 (Ammonoidea, Mitteltrias). I. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B; **128**: 1–36, 16 Abb.
- URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1990): Zur Ceratiten-Stratigraphie im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs. – Jahrbuch der Gesellschaft für Naturkunde Württembergs, **145**: 59–74, 2 Abb., 3 Taf.
- WENGER, R. (1957): Die germanischen Ceratiten. – Palaeontographica, A, **108**: 57–129, Taf. 8–20, 44 Abb.

Anschrift des Autors:

Diplomlehrer Siegfried Rein
 Hubertusstraße 69
 99094 Erfurt-Rhoda
 SRein@t-online.de

Tafel 1

Typ "p"
"ev_1"

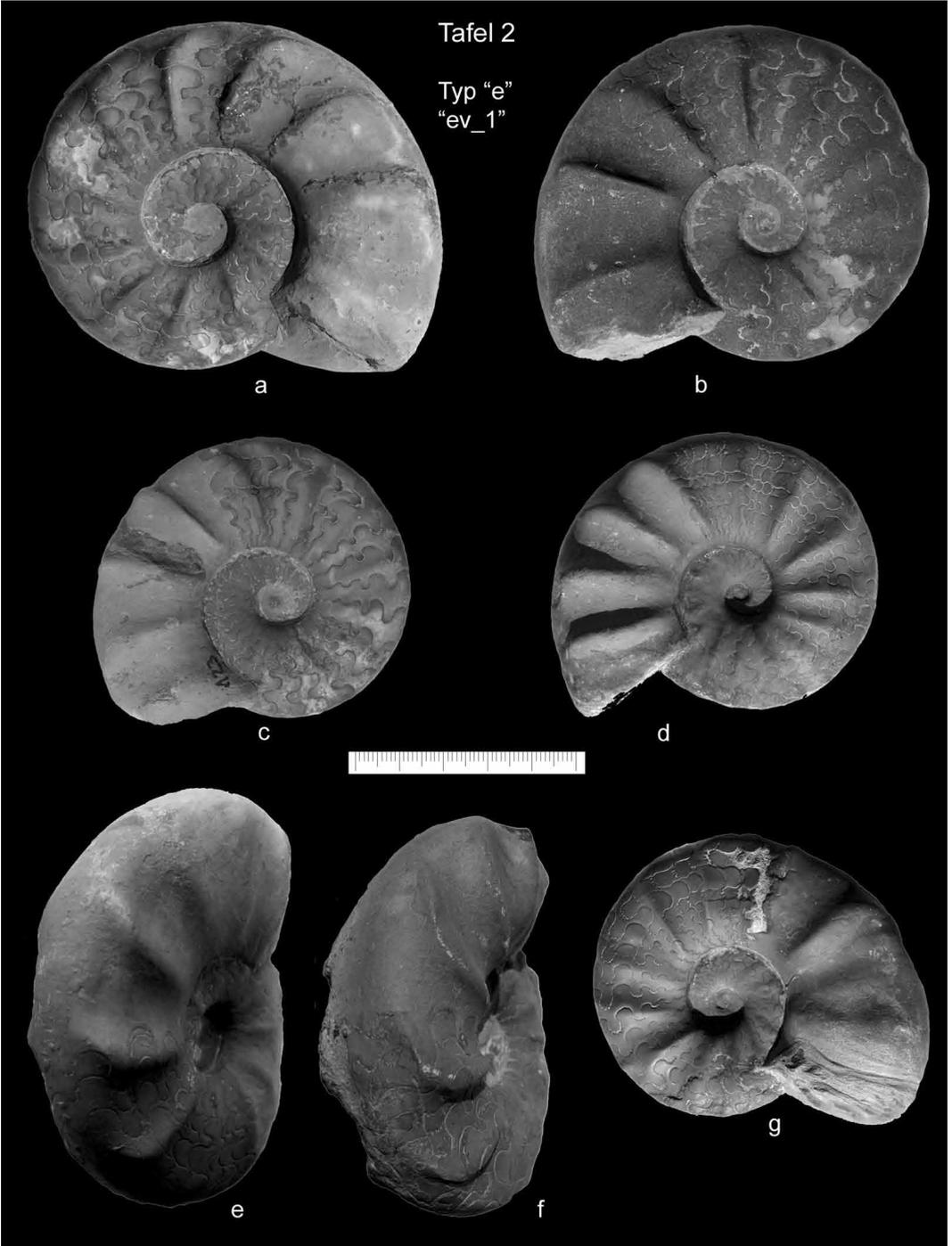


Tafel 1

a) Slg. Nr.: 01;31, D2 = 78 mm – b) Slg. Nr.: 01;06, D2 = 84mm – c) Slg. Nr.: 01;833, D2 = 97 mm – d) Slg. Nr.: 01;462, D2 = 47 mm – e) Slg. Nr.: 01;465, D2 = 65 mm

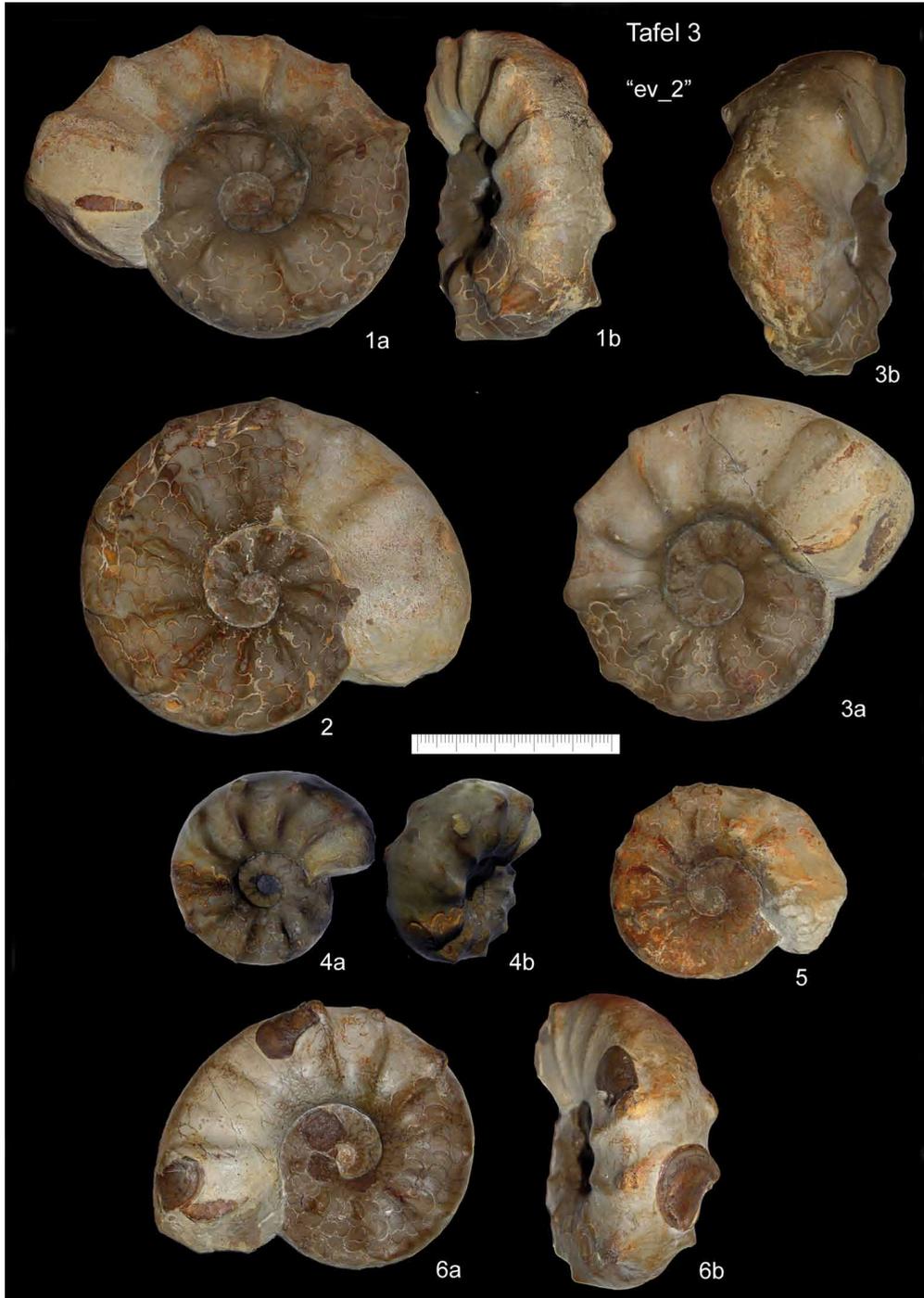
Tafel 2

Typ "e"
"ev_1"



Tafel 2

a) Slg. Nr.: 01;116, D2 = 81 mm – b) Slg. Nr.: 01;127, D2 = 81mm – c) Slg. Nr.: 01;123, D2 = 67 mm – d) Slg. Nr.: 01;18, D2 = 68 mm – e) Slg. Nr.: 01;59, D2 = 77 mm – f) Slg. Nr.: 01;133, D2 = 78 mm – g) Slg. Nr.: 01;05, D2 = 69mm



Tafel 3
1a;b) Slg. Nr.: 02;817, D2 = 80 mm – **2)** Slg. Nr.: 02;818, D2 = 91mm – **3a;b)** Slg. Nr.: 02;806, D2 = 76 mm – **4a;b)** Slg. Nr.: 02;146, D2 = 57 mm – **5)** Slg. Nr.: 02;728, D2 = 53 mm – **6a;b)** Slg. Nr.: 02;592, D2 = 64 mm