

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.

Ser. B

Nr. 74

33 S.

Stuttgart, 1. 3. 1981

Ichthyolaria densicostata n. sp., eine charakteristische Foraminifere des Unteren Lias Mitteleuropas

Ichthyolaria densicostata n. sp., a new species of Foraminifera characteristic of the Lower Lias

Von J o h a n n H o h e n e g g e r , W i e n

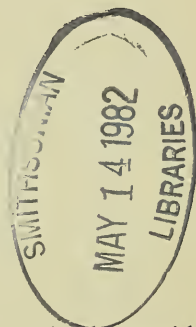
Mit 2 Tafeln, 8 Abbildungen und 6 Tabellen

Z u s a m m e n f a s s u n g

Die berippten Vertreter der Gattung *Ichthyolaria* aus dem basalen Lias lassen sich anhand von morphometrischen Untersuchungen deutlich von den jüngeren Arten unterscheiden. Von diesen zeigt *Ichthyolaria sulcata* die meisten Übereinstimmungen mit der neubeschriebenen Form, unterscheidet sich von ihr aber durch die wesentlich gröbere Berippung. *Ichthyolaria densicostata* zeichnet sich durch eine dichte und feine Berippung aus, außerdem sind die Gehäuse flacher als die verwandten Formen *Ichthyolaria sulcata*, *I. terquemi* und *I. squamosa*. Neben *Ichthyolaria densicostata* treten im Hettangium Mitteleuropas keine anderen Ichthyolarien auf; sie wird im Sinemurium übergangslos von *Ichthyolaria sulcata* abgelöst und scheint dadurch großen stratigraphischen Wert zu besitzen.

S u m m a r y

The Lower Liassic representatives of the genus *Ichthyolaria* can be sharply distinguished from the later species on the strength of morphometric investigations. Most qualities of *Ichthyolaria sulcata* correspond to those of *Ichthyolaria sulcata*, albeit the former is characterized by much coarser ribs. *Ichthyolaria densicostata* is marked by dense and fine ribs; moreover its shells are flatter than those of the related forms of *Ichthyolaria sulcata*, *I. terquemi*, and *I. squamosa*. Beside *Ichthyolaria densicostata* there are no other related species during Hettangian; in the Sinemurian *Ichthyolaria densicostata* is replaced by *Ichthyolaria sulcata* without connecting links and is thus of extraordinary stratigraphic value.



1. Einleitung

Die Foraminiferen der Gattung *Ichthyolaria* sind in den Proben von Sedimentgesteinen der oberen Trias und des unteren Jura häufig anzutreffen. Besonders die berippten Formen können durch ihre Evolution in dem oben erwähnten Zeitabschnitt als gute Leitfossilien verwendet werden.

In der Phase der Erstbeschreibung und Dokumentation liassischer Foraminiferen in der Mitte bzw. zu Beginn der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts wurde eine Fülle von Arten aufgestellt (vgl. BORNEMANN 1854, TERQUEM 1858, BURBACH 1886). Zu dieser Zeit wurde ein morphologisch-typologisches Artkonzept vertreten, das wegen einer unzureichenden Beachtung der Variabilität die Gefahr in sich birgt, künstliche Gruppierungen zu schaffen. Trotz dieses Mangels wurde schon von BERTHELIN (1879) die mit der geologischen Zeit korrelierte Merkmalsänderung bei den berippten Ichthyolarien des Lias erkannt. Den taxonomischen Niederschlag fanden diese Erkenntnisse erst bei MACFADYEN (1941), der die einzelnen Formtypen, die seiner Meinung nach in einem graduellen Zusammenhang standen, nur in den Rang von Unterarten stellte. Seine Gliederung in 2 Arten mit Unterarten wurde von NØRVANG (1957) auch noch mit Blickpunkt auf die stratigraphische Auswertbarkeit verfeinert.

Im selben Jahr veröffentlichte BARNARD (1957) eine Arbeit über diese Gruppe, in der er die hohe Variabilität und deren unterschiedliche phänotypische Auswirkungen erkannte und gleichzeitig feststellte, daß sich diese Variabilität nur schwer in ein morphologisch-typologisches Artkonzept fassen läßt. BARNARD ging so weit, daß er für solche hoch variablen und gleichzeitig evoluiierenden Gruppen den Begriff eines Plexus einführte (BARNARD 1950). Der gesamte Plexus wird mit einem einzigen Artnamen belegt, alle Varianten werden als Formen bezeichnet. Obwohl die Ausführungen BARNARD's einsichtig erscheinen, folgte von den späteren Autoren keiner seinem Konzept. Wenn schon Formen zusammengefaßt und Gruppen benannt werden mußten, so hielt man sich entweder an das Unterarten-Konzept NØRVANG's (vgl. BROUWER 1969), oder man blieb den morphologisch-typologischen Konzepten treu (vgl. RUGET 1967).

Von allen Bearbeitern wurde bei der Beschreibung und Differenzierung der einzelnen Arten bzw. Unterarten besonderer Wert auf die Skulptur gelegt, während alle anderen Gehäusemerkmale vernachlässigt wurden. Darüber hinaus wurde nicht überprüft, ob zwischen den einzelnen Arten bzw. Unterarten hinsichtlich der diagnostischen Merkmale tatsächlich Diskontinuitäten vorliegen, so daß alle Gruppierungen als willkürlich (sensu SIMPSON 1961: 114—119) betrachtet werden müssen.

Von HOHENEGGER (1980) wurden morphometrische und taxometrische Untersuchungen an den berippten Ichthyolarien des Lias durchgeführt, um festzustellen, ob Diskontinuitäten vorliegen, und welche Merkmale tatsächlich zur Unterscheidung der Gruppen beitragen. Dabei stellte sich heraus, daß die Plexus-Hypothese von BARNARD (1957) in großen Zügen stimmt, daß jedoch 4 Gruppen deutlich voneinander zu trennen sind. Zwischen ihnen bestehen größere Diskontinuitäten, die sich — mit einer Ausnahme — nicht in eine gleitende Evolution („phyletic gradualism“) überführen lassen, da sie durch ein plötzliches Auftreten bedingt sind. Somit ist man berechtigt, besonders unter Annahme eines biologischen Artkonzeptes, diese 4 Gruppen als getrennte Arten zu unterscheiden. Von

diesen lassen sich drei mit den Holotypen bereits beschriebener Arten vergleichen. Es sind dies die Formen der *Ichthyolaria terquemi* (D'ORBIGNY, 1849), *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN, 1854) und *Ichthyolaria squamosa* (TERQUEM & BERTHELIN, 1875).

Bis auf BARNARD (1957) fiel keinem der Bearbeiter auf, daß sich die gleichmäßig berippten Ichthyolarien des untersten Lias (Hettangium) von den mit zahlreichen Rippen versehenen Formen des oberen Unterlias und des Mittellias deutlich unterscheiden. Bei gleicher Gehäusegröße sind die tiefliassischen Formen wesentlich dichter berippt als die jüngeren Vertreter dieser Gattung (*Ichthyolaria sulcata*). Die gleichfalls mit zahlreichen Rippen versehene *Ichthyolaria squamosa* aus dem mittleren Lias unterscheidet sich von der älteren Form in erster Linie durch die wesentlich kleineren Gehäuse.

Da mit Ausnahme von BARNARD (1957) kein Bearbeiter diese Unterschiede bemerkte, konnten sie auch taxonomisch nicht zur Auswirkung kommen. Deshalb wird aus der Gruppe der *Ichthyolaria sulcata* ein Teil als eigene Art ausgliedert.

Von HOHENEGGER (1980) wurden die Arten *Ichthyolaria sulcata*, *I. terquemi* und *I. squamosa* genau analysiert, wobei die Unterschiede zwischen den Arten in jedem Merkmal auf ihre Signifikanz überprüft werden konnten. Will man nun die neu zu beschreibende Art mit den übrigen Arten vergleichen, so müssen ihre Vertreter nach den selben Kriterien wie bei den drei anderen Arten beurteilt werden. Welche Merkmale und Parameter dabei verwendet wurden, soll im folgenden ausgeführt werden.

D a n k

Für das Zustandekommen dieser Arbeit möchte ich besonders den Herren Dr. Max URLICHS (Ludwigsburg) und Rudolf WYTEK (Wien) danken. Herr URLICHS hatte die mühevolle Arbeit auf sich genommen, aus der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart alle Proben mit liassischen Ichthyolarien herauszusuchen und die Gattung von den anderen Foraminiferen zu separieren. Bei der Anwendung des statistischen Programmpaketes SPSS war mir mein Freund R. WYTEK sehr behilflich, der außerdem noch durch fruchtbare Diskussionen zum Gelingen dieser Arbeit beitrug.

2. Material und Methodik

Das Material zu vorliegender Arbeit wurde zum Teil vom Autor selbst gesammelt, zum Teil konnte auf das Sammlungsmaterial des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart zurückgegriffen werden. In der Museumssammlung enthielten zwei Proben aus dem Schwarzjura $\alpha 1$ und $\alpha 2$ (Coll. FEIFEL) Individuen der hier beschriebenen Art. Die eine stammt von Eßlingen-Sulzgries, eh. Steinbruch an der Kelter (Schwarzjura $\alpha 1$, unteres Drittel), die andere von Stuttgart-Degerloch, Waldstraße (Schwarzjura $\alpha 2$, untere Hälfte). Aus dem großen Steinbruch des Ortes Xeulley bei Nancy (NE-Frankreich) stammt die vom Autor gesammelte Probe. Sie wurde dort den Mergelzwischenlagen der Kalk-Mergel-Folge an der Basis des Steinbruches entnommen und ist in das höhere Hettangium einzustufen.

Die Gehäuse der Ichthyolarien wurden in einem Durchlichtmikroskop der Firma ZEISS fotografiert, wobei als Aufhellungsmedium Tetrachlorkohlenstoff

diente. Anschließend erfolgten die Aufnahmen der Gehäuse im Rasterelektronenmikroskop. Die morphometrischen Untersuchungen wurden nicht an den Objekten selbst, sondern an den Fotos durchgeführt. Zur Vermeidung von groben und subjektiven Meßfehlern wurden die selben Meßverfahren wie bei den jüngeren Ichthyolarien (vgl. HOHENEGGER 1980: 22—23) angewendet. Der statistische Fehler ist gering und wird durch einige der unten beschriebenen statistischen Verfahren (Variablen 5, 6; Gleichungen 7—14), die Ausgleichskurven in der Meßfehlerberechnung ähneln, bedeutungslos.

Für die rechnerischen Operationen konnte auf Programme, die einerseits von HOHENEGGER (1980) für einen Tischrechner des Typs Texas Instruments TI 59 erstellt wurden, andererseits im statistischen Programmpaket dieser Firma vorlagen, zurückgegriffen werden. Komplexe statistische Analysen wurden am CDC-73 Computer des Interfakultären Rechenzentrums der Universität Wien durchgeführt.

Die Typen und das bearbeitete Material zu dieser Arbeit werden am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart aufbewahrt.

3. Morphometrie

In einer taxonomischen Analyse müssen möglichst viele Merkmale berücksichtigt werden, da a priori nicht festzustellen ist, welche von ihnen zur Unterscheidung von homogenen Gruppen den größten Beitrag liefern. Solche mit dem neutralen Ausdruck Gruppen belegte Einheiten stellen morphologisch bzw. phänotypisch homogene „Klassen“ dar; ihre taxonomische bzw. systematische Wertigkeit kann von Teilen einer Population über Deme und Unterarten bis zu den höheren taxonomischen Kategorien reichen.

In der Arbeit von HOHENEGGER (1980) wurde versucht, möglichst alle verfügbaren Gehäusemerkmale der berippten Ichthyolarien zu erfassen. Dies wurde dadurch ermöglicht, daß sich die Gehäuseform und Skulptur der liassischen Ichthyolarien mit mathematischen Funktionen beschreiben lassen. Im folgenden werden zur besseren Übersicht die einzelnen Merkmale in eine numerische Folge gestellt. Nach jedem Merkmal erfolgt die Aufstellung einer mathematischen Funktion, welche das Merkmal beschreibt. Für jeden mathematischen Parameter, der in die taxonomische Analyse eingeht, wird ein eigener Variablenname verwendet und in verkürzter Form in Blockschrift angegeben. Bei den weitergehenden Analysen wird nurmehr auf diesen Variablennamen zurückgegriffen. Außerdem ist noch der Unterschied zwischen den Begriffen Merkmal und Variable, wie er in vorliegender Arbeit Verwendung findet, zu beachten. Unter einem Merkmal soll hier ein abgegrenzter Teil der Morphologie verstanden werden, während die Variable sich nur auf den abstrakten mathematischen Parameter der Funktionsgleichung bezieht, durch die das Merkmal geometrisch beschrieben werden kann.

Merkmal 1: Gehäusedicke

$$\text{Variable 1: Parameter DICKE} = \frac{\text{maximale Gehäusedicke}}{\text{maximale Gehäusebreite}}$$

Für Vergleiche zwischen den einzelnen Individuen ist es von Bedeutung, ob dieser Parameter während der Ontogenie, abgesehen von statistischen Schwankungen, gleichbleibt oder ob er sich ändert. Eine Überprüfung war aus meßtechnischen Gründen nicht möglich. Nur bei einem Vergleichsexemplar konnte festgestellt werden, daß kein isometrisches Wachstum vorliegt. Da in der Natur allometrisches Wachstum die Regel ist, darf man es auch hier annehmen. Während des Gehäusewachstums ändert sich der oben erwähnte Parameter. Es zeigt sich aber, wie später beim Gehäusewachstum näher erläutert wird, daß die Kammerbreite im Lauf der Ontogenie kein uneingeschränktes Wachstum aufweist, sondern einen Maximalwert erreicht. Beim Überschreiten dieses Wertes nimmt die Kammerbreite wieder ab. Das bedeutet jedoch, daß diese maximale Kammerbreite vom jeweiligen Wachstumsstadium unabhängig ist. Weiters stellt sich sowohl bei den hier untersuchten, als auch bei den früher analysierten Gehäusen heraus (vgl. HOHENEGGER 1980: Abb. 7—9), daß bei fast allen untersuchten Individuen ($> 82\%$) dieser Extremwert erreicht oder überschritten wurde. Somit ist die Variable DICKE für Vergleiche zwischen den Individuen als Maßzahl zur Erfassung des Merkmals Gehäusedicke besonders gut geeignet.

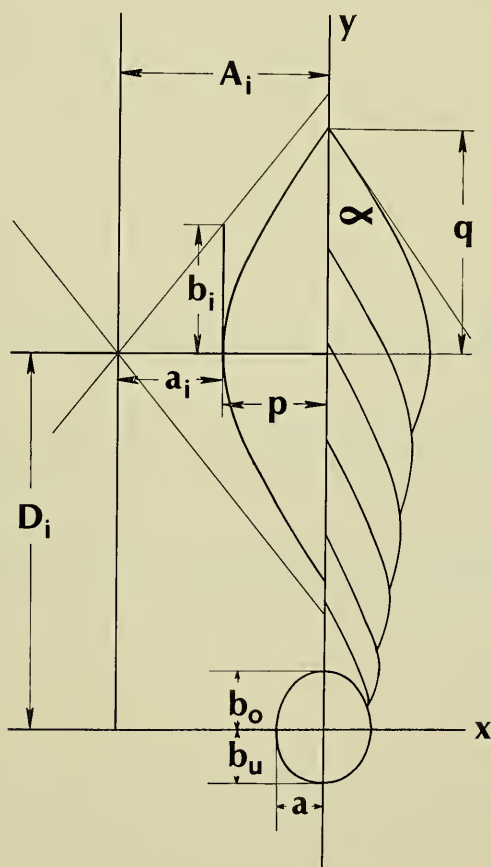


Abb. 1. Definition der Formvariablen in den Funktionsgleichungen, die die Kammerform von *Ichthyolaria* in der zweidimensionalen Projektion beschreiben.

Merkmal 2: Form des Proloculus

Die Anfangskammer der Foraminiferen ist von großer Bedeutung. Der Wechsel zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Generation drückt sich bei vielen Arten in einer unterschiedlichen Größe der Anfangskammer aus. Besonders die Vertreter der mesozoischen Nodosariidae zeigen diesen Unterschied in den Generationen deutlich.

Bei den liassischen Ichthyolarien zeigt die Anfangskammer eine Gestalt, die einem aus zwei Ellipsoidhälften zusammengesetzten Körper entspricht. Wenn man den Proloculus in ein Achsenkreuz stellt und sein Zentrum als Ursprung des Koordinatensystems nimmt, lassen sich die beiden Ellipsoide folgendermaßen charakterisieren:

$$\frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b_o^2} + \frac{z^2}{c^2} = 1 \quad y \geq 0 \quad (1)$$

$$\frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b_u^2} + \frac{z^2}{c^2} = 1 \quad y \leq 0 \quad (2)$$

Bei den Ichthyolarien entspricht aber jede Hälfte einem Drehellipsoid ($a = c$), wobei die beiden Halbachsen in Richtung der y -Achse unterschiedliche Werte aufweisen. Daher bestimmen 3 Koeffizienten den geometrischen Körper. Sie lassen sich auch aus der 2-dimensionalen Projektion gewinnen, wo für die beiden Ellipsoidhälften folgende Funktionen gelten (vgl. Abb. 1):

$$x = \frac{a}{b_o} \sqrt{b_o^2 - y^2} \quad y \geq 0 \quad (3)$$

$$x = \frac{a}{b_u} \sqrt{b_u^2 - y^2} \quad y \leq 0 \quad (4)$$

Die Werte für die drei Parameter a , b_o und b_u bestimmen vollständig die äußere Form des Proloculus und können daher als Variable in eine taxonomische Analyse eingehen:

Variable 2: Parameter A. PROLOCULUS = Parameter a der Gleichungen 1—4

Variable 3: Parameter BO. PROLOCULUS = Parameter b_o der Gleichungen 1 u. 3

Variable 4: Parameter BU. PROLOCULUS = Parameter b_u der Gleichungen 2 u. 4

Es sei noch zu erwähnen, daß die Werte für die obere Halbachse (b_o) des zusammengesetzten Ellipsoides nur annäherungsweise ermittelt werden können, da sich an dieser Stelle die Kammeröffnung (Foramen) befindet. Trotzdem ähnelt der obere Körper einem Drehellipsoid und ist von den folgenden Kammern, die deutlich bilateral-symmetrisch gebaut sind, völlig verschieden (vgl. Abb. 5 A).

Merkmal 3: Kammerform

In der zweidimensionalen Projektion der Gehäuse zeigen die hier untersuchten Exemplare Kammern, deren Umrisse sich geometrisch beschreiben lassen (vgl. Abb. 1). Stellt man die Gehäuse in ein zweidimensionales Koordinatensystem, dessen Ursprung bereits oben als Zentrum der Anfangskammer definiert wurde, so lassen sich die Kammerumrisse mit Hyperbelfunktionen definieren, deren Zentren achsenparallel verschoben sind (vgl. Abb. 5 B). Die Verschiebungen entlang

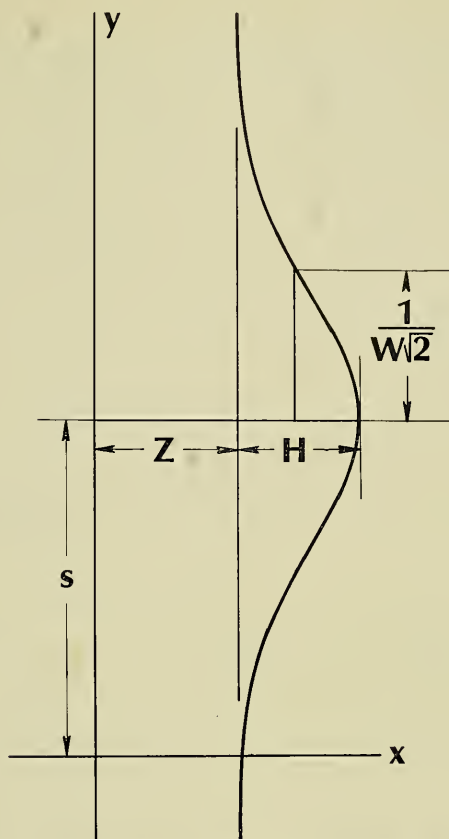


Abb. 2. Definition der Formvariablen in den Funktionsgleichungen, die die Rippenform von *Ichthyolaria* in der zweidimensionalen Projektion beschreiben.

der Abszisse erfolgen mit demselben Abstand sowohl in positiver, als auch in negativer Richtung (vgl. Abb. 1). Von den beiden Hyperbelfunktionen, die für jede Kammer insgesamt 4 Äste ausbilden, werden nur die in Betracht gezogen, welche die Ordinate schneiden.

Es müssen somit für jede Kammer zwei Hyperbelfunktionen aufgestellt werden. Sie unterscheiden sich nur in einem Vorzeichen. Die Werte für die Formvariablen sind mit Ausnahmen (vgl. Abb. 5, Endkammer) in beiden Gleichungen ident.

$$y = \frac{b}{a} \sqrt{(x \pm A)^2 - a^2} + D \quad x \in [\pm (A-a), 0] \quad (5)$$

Jede Kammer eines Gehäuses ist somit durch die spezifischen Werte für die 4 Formvariablen der Gleichung 5 charakterisiert. Würden die Formvariablen von Kammer zu Kammer in keinem Zusammenhang stehen, ergäbe dies äußerst variable Gehäuseformen. Die Gehäuse der Ichthyolarien zeichnen sich aber durch gleichmäßige und wohlgeordnete Kammern aus, der Gehäuseumriß erinnert an eine Lanzenspitze (lanceolates Gehäuse, vgl. LOEBLICH & TAPPAN 1964). Somit

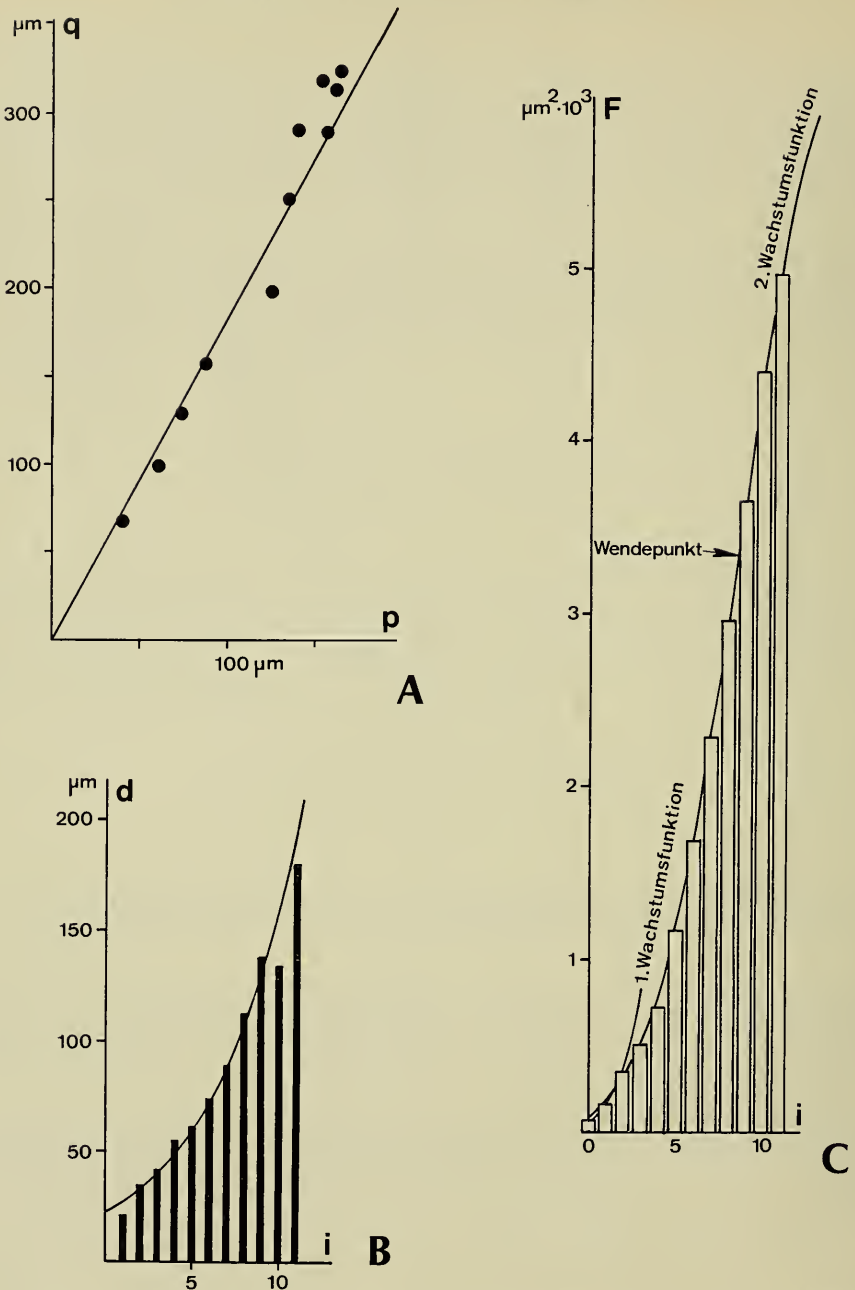


Abb. 3. Holotypus von *Ichthyolaria densicostata* n. sp. — Kammer- und Gehäuseform.

A. Beziehungen der die Kammerform bestimmenden Parameter p und q (vgl. Abb. 1). Den Zusammenhang kann man mit einer Korrelationsgeraden, die durch den Ursprung des Koordinatensystems geht, annähern.

B. Funktionale Abhängigkeit der Kammerachsenabstände $d_i = D_i - D_{i-1}$ (vgl. Abb. 1) vom Kammerindex i .

C. Funktionale Abhängigkeit der Fläche (Volumen) des Holotypus vom Kammerindex i .

können die einzelnen Parameter für die Kammern im Laufe des Wachstums nicht frei variieren, sondern müssen in einem Zusammenhang mit dem jeweiligen Wachstumsstadium des Individuums stehen. Da die Zeit selbst nicht als unabhängige Variable für die Ermittlung der Wachstumsfunktion zur Verfügung steht, wird eine mit ihr hoch korrelierte Variable, die Kammerzahl, als Argument der Funktion herangezogen.

Zuerst wurde überprüft, ob sich die Kammerform selbst im Laufe des Wachstums ändert. Dazu konnten die beiden für die Form der Hyperbel wesentlichen Parameter a und b nicht direkt herangezogen werden, sondern es wurde auf die Meßwerte, aus denen diese Formvariablen abgeleitet wurden, zurückgegriffen (Variable p , q und α in Abb. 1; zur Ableitung vgl. HOHENEGGER 1980: 27). Betrachtet man die Beziehungen zwischen p und q im Laufe des Wachstums, erkennt man den linearen Zusammenhang der beiden Variablen, der ein wesentliches Indiz für ein isometrisches Wachstum ist, noch dazu, wo die angepaßte Korrelationsgerade durch den Ursprung geht (vgl. Abb. 3 A; HOHENEGGER 1980: Abb. 10—12). Die beiden Maßzahlen p und q der Kammern lassen sich somit für das gesamte Gehäuse eines Individuums durch einen Quotienten (hier mit k bezeichnet) ausdrücken:

$$\text{Variable 5: Parameter KAMMERFORM} = k = \frac{\bar{q}}{\bar{p}}$$

Auch der Winkel, den die Kammerspitze bildet, ändert sich im Laufe des Wachstums nicht signifikant. Er schwankt um einen mittleren Wert. Es konnten keine auffälligen Abhängigkeiten von einem Wachstumsparameter festgestellt werden (vgl. HOHENEGGER 1980: S. 38). Somit kann er als eigene Variable in die vergleichende Analyse eingehen:

$$\text{Variable 6: Parameter WINKEL} = \overline{\alpha}$$

Durch die hier angeführten Variablen 5 und 6 ist die Form jeder Kammer eines Individuums, mit Ausnahme des Abstandes A der Hyperbelfunktionen zur Ordinate, festgelegt. Wie stehen dieser Parameter und die Formvariable D mit dem Gehäusewachstum im Zusammenhang?

Merkmal 4: Gehäuseform

Die Gehäuseform hängt wesentlich von der Größenzunahme der Kammern ab. Ein Maß dafür ist die Zunahme der Abstände der Hyperbelscheitel voneinander (vgl. Abb. 1):

$$d_i = D_i - D_{i-1} \quad \begin{array}{l} D = \text{Abstand des Hyperbelscheitels} \\ \quad \text{vom Ursprung} \\ i = \text{Kammerindex} \end{array}$$

Die Zunahme wird dabei durch die Exponentialfunktion $d = f(i)$

$$d_i = u w^i \quad \begin{array}{l} i = \text{Kammerindex} \\ u = \text{Initialabstand } (d_0) \\ w = \text{Zuwachsrate} \end{array} \quad (6)$$

ausgedrückt. Sie ist bei allen untersuchten Individuen gleich (vgl. Abb. 3 B; HOHENEGGER 1980: Abb. 2—6).

Somit können die beiden Formvariablen u und w in eine vergleichende Analyse eingehen, wobei die Variable u sehr hoch mit der Proloculusgröße (Variable 2—4) korreliert ist und als diagnostisches Merkmal auch den Generationswechsel charakterisiert.

Variable 7: Parameter W . ABSTAND = Formvariable w der Gleichung 6

Variable 8: Parameter U . ABSTAND = Formvariable u der Gleichung 6

Es bleibt als letzte Variable der Gleichung 5 nur mehr der Parameter A übrig, der sich gleichfalls in einer Wachstumsfunktion fassen läßt. Wie HOHENEGGER (1980) ausführt, kann das Wachstum eines Individuums von *Ichthyolaria* (Volumswachstum bzw. — in der zweidimensionalen Projektion — Flächenwachstum) durch die verallgemeinerte logistische Funktion $F = f(i)$

$$F = L + \frac{U - L}{1 + h e^{-\lambda_2 (U-L) i}} \quad i = \text{Kammerindex} \quad (7)$$

beschrieben werden (vgl. Abb. 3 C; HOHENEGGER 1980: Abb. 7—9).

In dieser Funktionsgleichung sind 4 Formvariablen enthalten, die als Parameter in die vergleichende Analyse eingehen könnten. Die Formvariable λ_2 (über λ_1 siehe unten) bezeichnet die Zuwachsrates, die Parameter L und U den unteren bzw. oberen Grenzwert des Wachstums. Der obere Grenzwert wird jedoch von den Gehäusen nie erreicht. Anstelle dieser Variablen wird der Wendepunkt im Anstieg der Wachstumsrate dF/di (Parameter W) herangezogen:

$$W = \frac{L + U}{2} \quad (8)$$

Wenn nämlich im Wachstum der Gehäuse dieser Wendepunkt überschritten wird, nehmen die Kammern an Größe ab, es entstehen sogenannte „Kümmerformen“ (vgl. HOHENEGGER 1980: Taf. 1, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3, 6; Taf. 5, Fig. 2, 4).

Auf die Untergrenze der Wachstumsfunktion kann, da sie mit der Proloculusgröße hoch korreliert ist, gleichfalls verzichtet werden. Der Skalar h ist eine fixe Größe, die sich auf die Gestalt der Kurve auswirkt, und für die vergleichende Analyse von größter Bedeutung ist.

Variable 9: Parameter WACHS. KOEFFIZIENT

= Formvariable λ_2 der Gleichung 7

Variable 10: Parameter WENDEPUNKT

= Parameter W der Gleichung 8

Variable 11: Parameter WACHS. SKALAR

= Parameter h der Gleichung 7

Schon die ältesten Vertreter der berippten liassischen Ichthyolarien zeigen in den beiden ersten auf den Proloculus folgenden Kammern ein von obiger logistischer Funktion abweichendes Wachstum (vgl. HOHENEGGER 1980: Abb. 7—9). Dieses Wachstum entspricht der einfachen Funktion des exponentiellen, uneingeschränkten Wachstums der Form $F = f(i)$

$$F = a \lambda_1^i \quad i = \text{Kammerindex} \quad (9)$$

Die Formvariable a (Initialfläche = Fläche des Proloculus in der 2-dimensionalen Projektion) ist wieder so stark mit den Variablen 2—4, die den Proloculus beschreiben, korreliert, daß sie in die weiteren Analysen nicht mehr aufgenommen wurde. Hingegen stellt die Formvariable λ_1 als Zuwachsrates ein wichtiges Element für die taxonomische Analyse dar:

Variable 12: Parameter INIT. WACHSTUM = Formvariable λ_1 der Gleichung 9

Eine Erklärung für die beiden unterschiedlichen Wachstumsformen gibt HOHENEGGER (1980): Bei einfach gebauten Foraminiferen bleiben nach der Entstehung der Zygote bzw. der Gamonten diese so lange in einer Reproduktionszyste des elterlichen Individuums, bis eine Zahl von insgesamt 3 Kammern erreicht ist. Erst dann verlassen sie die Zyste und sind nun äußeren Umwelteinflüssen ausgesetzt. Dies findet in einer Änderung der Wachstumsform ihren Niederschlag.

Mit den Variablen 5 bis 12 läßt sich das Gehäuse der Ichthyolarien mit Ausnahme der Skulptur mehr oder minder vollständig beschreiben (vgl. Abb. 5 B). Warum in den meisten Fällen die Individuen ihr Gehäusewachstum nach dem Erreichen der maximalen Kammerbreite beenden, läßt sich durch die unterschiedlichen Wachstumsfunktionen für die Kammerabstände und für das Volumswachstum erklären. Nach dem Erreichen des Wendepunktes im Volumswachstum nehmen die Kammern an Größe ab, das exponentielle Wachstum der Kammerabstände bewirkt jedoch, daß sich diese kleiner werdenden Kammern immer mehr vom älteren Gehäuse absetzen (vgl. Abb. 5 C). Diese als „Kümmerformen“ bezeichneten Kammern haben, wie bereits OLSSON (1973) bei planktonischen Foraminiferen annahm, nicht direkt mit Umwelteinflüssen zu tun, sondern sind genetisch in den Wachstumsfunktionen verankert.

Merkmal 5: Berippung

Die Zahl der Rippen und ihre Anordnung wurden bisher bei den berippten liassischen Ichthyolarien als wesentliches taxonomisches Merkmal angesehen. Wenn man verwandte Formen aus der Gruppe der Nodosarien betrachtet, so folgen deren Rippen den Einschnürungen bei den Kammernähten. Da sich die Ichthyolarien von solchen berippten Nodosarien ableiten lassen, folgen auch bei ihnen an den Stellen, wo die Kammernähte deutlich sind, die Rippen der Kammerform. Solche Stellen sind bei den hier betrachteten Formen auf den Übergang Proloculus/1. Kammer und auf die Flanken der Gehäuse beschränkt. Der Großteil der Gehäuseoberfläche ist glatt und zeigt keine Nahteinschnürungen. Die ebene Oberfläche wird dadurch erreicht, daß an den Stellen, wo durch die Kammernähte Vertiefungen auftreten, zusätzliches Wandmaterial eingelagert wird. Die Rippen auf der ebenen Gehäuseoberfläche sind nicht mehr durch Einschnürungen bei den Kammernähten beeinflußt. Trotzdem ist ihr Verlauf nicht vollkommen gerade, sondern folgt einer mathematischen Funktion höherer Ordnung (vgl. Abb. 2):

$$y = s \pm \sqrt{\ln \frac{x - Z}{H} / -W^2} \quad (10)$$

Der Funktionsgraph zu dieser Gleichung entspricht einer Kurve von glockenförmiger Gestalt, wobei die einzelnen Formvariablen der Funktionsgleichung die Kurve folgendermaßen charakterisieren: der Parameter Z beschreibt den geringsten Abstand der Kurve von der Ordinate. Von der Glockenform selbst bestimmen die Parameter H die Höhe und W die Weite der „Glocke“. Außerdem besitzt die Funktion einen Scheitelpunkt, dessen Lage durch den Parameter s determiniert wird.

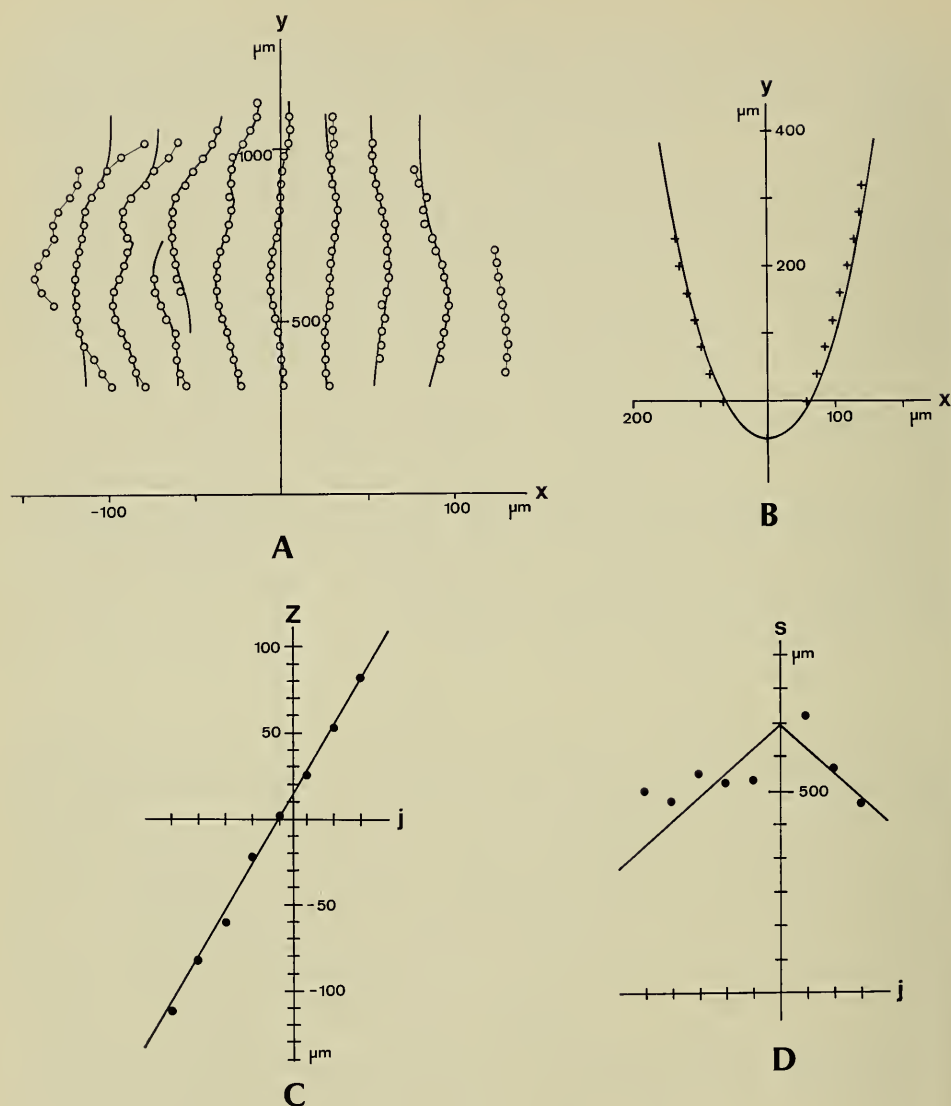


Abb. 4. Holotypus von *Ichthyolaria densicostata* n. sp. — Skulptur.

- Geometrische Darstellung der Rippen als mathematische Funktionen der Gehäuselänge y . Die glockenförmigen Kurven sind den Meßpunkten (Ringe) statistisch angepaßt.
- Geometrische Darstellung des Kiels als Potenzfunktion im Koordinatensystem x, y . Die Meßpunkte sind durch Kreuze gekennzeichnet.
- Linear-funktionaler Zusammenhang zwischen den Abständen z_j der Rippenfunktionen und dem Rippenindex j .
- Abhängigkeit der Lage der Scheitelpunkte s_j der Rippenfunktionen von dem Rippenindex j .

Mit diesen 4 Formvariablen läßt sich der Verlauf jeder einzelnen Rippe mit Ausnahme der Bereiche um den Proloculus und die Flanken vollständig erfassen (vgl. Abb. 4 A). Wenn jedoch das Maximum im Gehäusewachstum erreicht oder überschritten wird, beginnen sich die Kammern vom Gehäuse in immer stärkerem Grade abzusetzen. Dadurch kann keine ebene Oberfläche mehr ausgebildet werden, die Nahtvertiefungen bleiben erhalten. Solche Schwachstellen des Gehäuses werden bei den stratigraphisch jüngeren Ichthyolarien durch zusätzliche Rippen verstärkt (vgl. HOHENEGGER 1980: Taf. 5, Fig. 2, 4); bei den hier untersuchten Exemplaren fällt diese Möglichkeit wegen der bereits dichten Berippung weg. Durch das Fehlen der ebenen Oberfläche folgen die Rippen in diesen Bereichen den Nahteinschnürungen. In der zweidimensionalen Projektion läßt sich der Verlauf in diesen Gehäuseabschnitten gleichfalls mit der oben aufgezeigten Funktion annähern, nur ändern sich die Werte für die einzelnen Parameter von Kammer zu Kammer (vgl. Abb. 6 A und 6 B). Da diese Funktionen somit sehr stark von der Gehäuse- bzw. Kammerform in diesen Bereichen abhängen und von Individuum zu Individuum stark schwanken, wurde auf die Analyse der Rippen in diesen jüngeren Gehäuseabschnitten verzichtet.

Die Rippen auf der ebenen Gehäuseoberfläche, die den Großteil des Gehäuses ausmacht, sind von der Gehäusegestalt und der Kammerform unabhängig. Trotzdem können sie in den Formvariablen der Funktionsgleichung nicht frei variieren. Die Parameter für die einzelnen Rippen stehen untereinander in einem Zusammenhang, der die relativ gleichmäßige Berippung der Gehäuse bewirkt.

Bevor auf diese Zusammenhänge eingegangen wird, sei darauf hingewiesen, daß bei allen Gehäusen im Bereich des Proloculus eine mittlere Rippe ausgebildet ist, die aber bei vielen Formen in ihrem späteren Verlauf unterdrückt wird. Diese mittlere Rippe stellt ein wesentliches Element bei der Bildung der kleinen, über den Kiel erhabenen Spitze am Gehäuseanfang dar (vgl. Taf. 1, Fig. 2, 4). Weiters steht diese mittlere Rippe in keinem Zusammenhang mit den übrigen Rippen, sondern kann mit ihren Werten für die Formvariablen frei variieren.

Bei anderen Rippen ist diese Freiheit nicht gegeben. Als erster Parameter soll die Formvariable Z (geringster Abstand der Glockenfunktion von der Ordinate) in Beziehung zur Reihenfolge der Rippen gesetzt werden. In der Darstellung im Koordinatensystem zeigt es sich, daß diese Beziehung durch eine Gerade repräsentiert wird (vgl. Abb. 4 C). Dies führt mathematisch formuliert zu folgender Gleichung:

$$\begin{aligned} Z &= f(j) & j &= \text{Rippenindex} \\ Z_j &= r \cdot j + t & j &\in \mathbb{Z} & (11) \\ & & t &= \text{additive Formvariable} \\ & & r &= \text{multiplikative Formvariable} \end{aligned}$$

Da es sich hier um eine lineare Funktion handelt, sind die Abstände der Rippenfunktionen voneinander

$$z_j = Z_j - Z_{j-1} = r \quad \text{für alle } j$$

konstant und lassen sich für jedes Individuum durch einen Variablenwert ausdrücken:

Variable 13: Parameter RIPPENDISTANZ = Formvariable r der Gleichung 11

Die Bedeutung der Variablen liegt darin, daß sie die Dichte der Berippung, ein wesentliches diagnostisches Merkmal, determiniert.

Alle anderen Variablen der Gleichung 10, die Lage und Form einer Rippe charakterisieren, nehmen direkten Bezug auf die Glockenform des Rippenverlaufes. Die Höhe H dieser Funktionsgleichungen scheint bei allen Individuen gegen die Gehäuseflanken zuzunehmen. Diese Formvariable hängt somit von der Position der Rippe auf dem Gehäuse ab. Diese Position ist durch die beiden oben angeführten Variablen j = Rippenindex und Z = Rippenabstand festgelegt. Daraus wäre ein linearer Zusammenhang der Form

$$H_j = a_1 + a_2 j + a_3 Z \quad j \in \mathbb{Z} \quad (12)$$

abzuleiten. Daß ein solcher Zusammenhang besteht, läßt sich durch Ermittlung des multiplen Korrelationskoeffizienten feststellen. In 80 % der Fälle ist sein Betrag bei einer durchschnittlichen Rippenzahl von 7 größer als 0,9, der absolut kleinste Wert ist 0,77. Damit ist die hohe Signifikanz dieser Funktion erwiesen.

Der Parameter a_1 steht in direktem Zusammenhang mit der Formvariablen t der Gleichung 11 (Korrelationskoeffizient $r = 0,72$ bei 28 Individuen); für eine taxonomische Analyse hat er jedoch geringe Bedeutung, und es wurde verzichtet, ihn in die Analysen einzubeziehen. Die beiden anderen Koeffizienten der Gleichung 12 sind jedoch als Variable sehr wertvoll (vgl. HOHENEGGER 1980: 53):

Variable 14: Parameter J. RIPPENHÖHE = Formvariable a_2 der Gleichung 12

Variable 15: Parameter D. RIPPENHÖHE = Formvariable a_3 der Gleichung 12

Auch der dritte Parameter der glockenförmigen Funktion, die Lage des Scheitelpunktes (Formvariable s der Gleichung 10) hängt mit dem Rippenindex zusammen. Der ermittelte statistische Zusammenhang ist gleichfalls linear und läßt sich durch folgende Gleichung beschreiben (vgl. Abb. 4D):

$$\begin{aligned} s &= f(j) & j &= \text{Rippenindex} \\ s_j &= b_1 j + b_2 & j &\in \mathbb{N}_0 \end{aligned} \quad (13)$$

Innerhalb der Stichprobe stehen die beiden Formvariablen b_1 und b_2 in einem fast linearen Zusammenhang (Korrelationskoeffizient $r = 0,87$). Wenn die Scheitelpunkte bei den inneren Rippen nahe dem Proloculus liegen, wandern sie bei den äußeren Rippen in Richtung Mündung; liegen sie bei den inneren Rippen jedoch in Mündungsnähe, nähern sie sich bei den äußeren Rippen der Gehäusemitte (vgl. HOHENEGGER 1980: Abb. 19). Auch bei den Ichthyolarien des mittleren Lias ist dieser Zusammenhang gegeben.

Abb. 5. Holotypus von *Ichthyolaria densicostata* n. sp. — Kammer- und Gehäuseform.

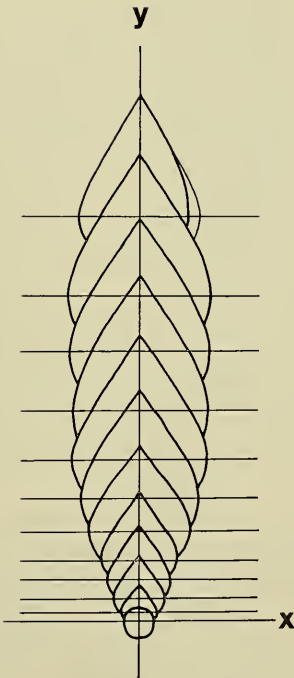
A. Fotografische Abbildung im Durchlicht, Vergrößerung 58-fach.

B. Geometrische Abbildung an Hand der einzelnen formbestimmenden Parameter der Gleichungen 3—5 (11 Kammern à 4 Formvariablen + 3 Formvariablen für den Proloculus = insgesamt 47 Parameter). Die Endkammer weicht auf der rechten Hälfte von der geometrischen Idealform ab.

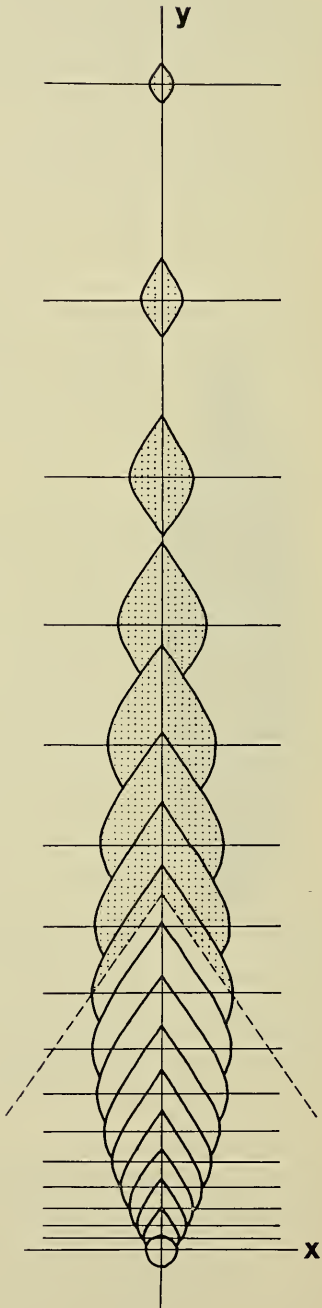
C. Geometrische Abbildung auf Grund der wachstumsbestimmenden Parameter der Gleichungen 3, 4, 6—9 (insgesamt 12 Parameter). Die punktierten Flächen stellen die Gehäuse nach dem Wendepunkt des Anstiegs der Wachstumsrate dar.



A



B



C

Variable 16: Parameter J. RIPPENPOSIT = Formvariable b_1 der Gleichung 13
 Variable 17: Parameter O. RIPPENPOSIT = Formvariable b_2 der Gleichung 13

Als letzte Variable ist der Parameter W, die Weite der Glocke, zu betrachten. Diese Formvariable steht innerhalb des Individuums mit keinem Wachstums- oder Breitenparameter im Zusammenhang, sondern variiert statistisch um einen mittleren Wert. Aus diesem Grund kann das arithmetische Mittel aus den Werten

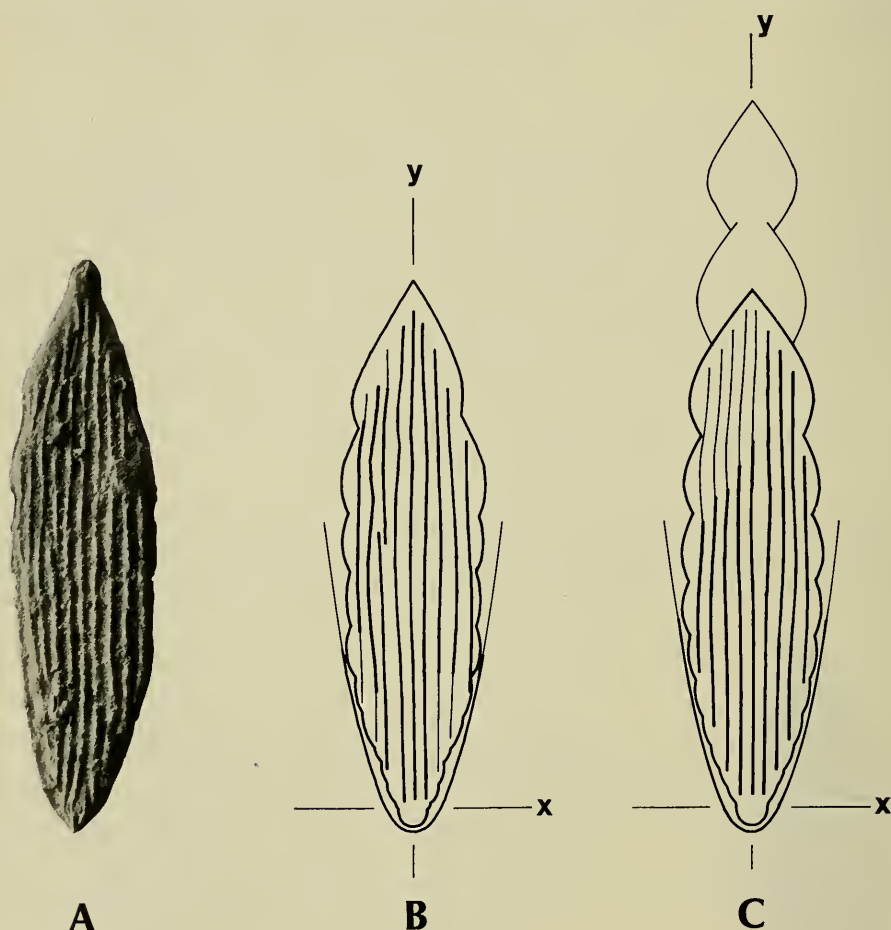


Abb. 6. Holotypus von *Ichthyolaria densicostata* n. sp. — Skulpturelemente.

- A. Fotografische Abbildung im Auflicht (REM-Aufnahme), Vergrößerung 58-fach.
- B. Geometrische Abbildung an Hand der einzelnen formbestimmenden Parameter der Gleichungen 10 und 14 (9 Hauptrippen à 4 Formvariablen + 5 Rippen im Bereich der vorletzten Kammer à 4 Formvariablen + 3 Formvariablen für den Kiel = insgesamt 59 Parameter).
- C. Geometrische Abbildung auf Grund der wachstumsbestimmenden Parameter der Gleichungen 10—14 (8 Formvariablen für alle Hauptrippen + 8 Formvariablen für die Rippen im Bereich der vorletzten Kammer + 3 Formvariablen für den Kiel = insgesamt 19 Parameter).

dieses Skalars für jede Rippe als wachstumsunabhängiger Parameter für das Gehäuse in eine vergleichende Analyse eingehen.

Variable 18: Parameter RIPPENWEITE = Formvariable W der Gleichung 10

Da alle hier als Variablen indizierten Parameter vom Wachstum und von der Gehäusebreite unabhängig sind, ist ihre Anzahl bei allen Individuen gleich. Für ein einzelnes Gehäuse läßt sich nunmehr die gesamte Berippung anhand der 6 Variablen 13—18 annähernd genau determinieren und mit den tatsächlichen Berippungsformen vergleichen (vgl. Abb. 6 A—6 C). Dies bedeutet, daß sich die gesamte Berippung eines Individuums mit diesen 6 Parametern fast vollständig beschreiben läßt.

Merkmal 6: Kiel

Alle berippten Ichthyolarien des Lias sind durch den Besitz eines mehr oder minder starken Kiels ausgezeichnet. Seine Form steht in direktem Bezug zu den Anfangsstadien des Gehäusewachstums. In diesen Abschnitten läßt sich sein Umriss auch mathematisch durch eine Potenzfunktion erfassen (vgl. Abb. 4 B):

$$y = f(x)$$

$$y = g x^c + v \quad v = \text{Abstand des Parabel-} \quad (14)$$

scheitels zum Ursprung des

Koordinatensystems x, y.

g, c = Formvariable der Potenzfunktion

Der Umriss des Kieles folgt aber nur so lange dem Funktionsgraphen der Gleichung 14, bis sich dessen Verlauf vom Umriss des Gehäuses deutlich zu lösen beginnt (vgl. Abb. 6 B). Dies fällt meist mit dem Stadium des Absetzens der Kammern vom übrigen Gehäuse zusammen. In den letzten Gehäuseabschnitten weist der Kiel eine annähernd gleichbleibende Höhe auf, um in der Mitte der Endkammer zu verschwinden. Von den 3 Formvariablen der Gleichung 14 soll zur vergleichenden Analyse nur die Konstante c herangezogen werden:

Variable 19: Parameter KIEL = Formvariable c der Gleichung 14

Der Kiel hat sich in der Evolution der Ichthyolarien bei der Abflachung der Gehäuse aus Rippen entwickelt, ist aber jetzt, ähnlich wie die oben erwähnte Mittelrippe, von den übrigen Rippen unabhängig. Er stellt innerhalb der Skulptur einen eigenen, ancestralen Merkmalskomplex dar und scheint für eine taxonomische Analyse im Artniveau etwas geringeren Informationsgehalt zu besitzen.

4. Taxonomie

In diesem Kapitel soll die neu zu beschreibende Art anhand der im vorigen Abschnitt erläuterten Merkmale analysiert werden. Danach folgt der Vergleich mit den verwandten Arten.

Die vorliegende taxonomische Analyse basiert auf drei Stichproben unterschiedlichen Alters und unterschiedlicher Herkunft. Eine Probe mit 6 Individuen stammt aus dem ältesten Lias (tieferes Hettangium) Süddeutschlands, die beiden

anderen aus dem höheren Hettangium Süddeutschlands (15 Individuen) und Nordostfrankreichs (7 Individuen).

Das erste Problem, das sich stellt, ist die Frage, ob die 3 Proben differieren, oder ob sich alle Individuen in einer Gruppe zusammenfassen lassen. Diese Frage läßt sich objektiv mit verschiedenen statistischen Tests klären.

Variable	Werte für P (F)	Signifikanter Unterschied
DICKE	0,339	-----
A. PROLOCULUS	0,890	-----
BO. PROLOCULUS	0,965	-----
BU. PROLOCULUS	0,896	-----
KAMMERFORM	0,017	× × ×
WINKEL	0,002	× × ×
W. ABSTAND	0,123	-----
U. ABSTAND	0,265	-----
WACHS. KOEFFIZIENT	0,578	-----
WENDEPUNKT	0,394	-----
WACHS. SKALAR	0,881	-----
INIT. WACHSTUM	0,281	-----
RIPPENDISTANZ	0,241	-----
J. RIPPEHÖHE	0,274	-----
D. RIPPEHÖHE	0,254	-----
J. RIPPEPOSIT	0,783	-----
O. RIPPEPOSIT	0,035	-----
RIPPEWEITE	0,816	-----
KIEL	0,557	-----

Tab. 1. Überprüfung der Hypothese, daß die 3 Stichproben aus einer Grundgesamtheit stammen, mit Hilfe der Varianzanalyse. Die Hypothese wird verworfen, wenn die Irrtumswahrscheinlichkeit größer als 5 % ist ($0,025 \geq P(F) \geq 0,975$).

Zuerst wurde jede Variable auf Unterschiede zwischen den 3 Gruppen überprüft. Als geeignet bietet sich die einfache Varianzanalyse an (vgl. Tab. 1). Es ließe sich auch ein parameterfreies Verfahren ansetzen, insbesondere weil (wegen der geringen Stichprobengrößen) die Normalverteilung nicht überprüft werden kann. Die Varianzanalyse als parametrisches Verfahren ist jedoch trennschärfer als eine nichtparametrische Analyse, sie wurde aus diesem Grund hier verwendet. Als Hypothese wurde angenommen, daß die 3 Stichproben einer Grundgesamtheit entstammen und sich daher nicht unterscheiden. Wenn man als Grundgesamtheit eine sich im Laufe der Zeit nicht verändernde Art nimmt, ist diese Vorgangsweise gerechtfertigt. Die Varianzanalysen für die einzelnen Variablen erbrachten als wesentliches Ergebnis, daß mit Ausnahme der Variablen 5 und 6 (KAMMERFORM und WINKEL) die Hypothese „alle Stichproben stammen aus einer Grundgesamtheit“ mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % angenommen werden kann. Die beiden Ausnahmen beziehen sich auf das Merkmal Kammerform. Zur Feststellung, welche Gruppen diese Unterschiede bewirken, wurde der multiple t-Test herangezogen. Bei beiden Variablen ergab sich, daß die erste Stichprobe von den beiden anderen getrennt ist, letztere jedoch untereinander keine signifikanten Differenzen aufweisen (vgl. Tab. 2).

Probe	K A M M E R F O R M		
	Sulzgries	Degerloch	Xeuilley
Sulzgries		0,968	0,999
Degerloch	0,006		0,914
Xeuilley	0,000	0,081	
Probe	W I N K E L		
	Sulzgries	Degerloch	Xeuilley
Sulzgries			
Degerloch			
Xeuilley			

Tab. 2. Vergleich der Stichproben auf ihre Unterschiede in den Variablen KAMMERFORM und WINKEL mit dem multiplen t-Test. Die Unterschiede sind mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % signifikant, wenn $P(t) \leq 0,025$ oder $P(t) \leq 0,975$. In der Matrix sind die Wahrscheinlichkeiten $P(t)$ eingetragen.

Wie schon oben erwähnt, wurde als Grundgesamtheit eine statische, sich nicht verändernde Art angenommen. Wenn sich durch Evolution der Art jedoch Änderungen ergeben, kann diese Voraussetzung an die Grundgesamtheit nicht gestellt werden. Im vorliegenden Fall ist die erste auch die älteste Probe. Sie unterscheidet sich von den beiden jüngeren, etwa zeitgleichen Stichproben allein in einem Merkmal. Da bei den anderen Merkmalen keine Differenzen vorliegen, kann man annehmen, daß hier 3 Stichproben einer Art vorliegen, die im Merkmal Kammerform eine geringfügige Evolution zeigt. Auf Grund der statistischen Überprüfung ist es gerechtfertigt, die drei Proben als einheitliche Gruppe zusammenzufassen.

In einem weiteren Arbeitsgang mußte überprüft werden, welche Verteilungsform die einzelnen Variablen zeigen. Dies ist besonders wichtig, da man zur Charakterisierung der Variablen nicht immer auf die Häufigkeitsfunktionen (vgl. KREYSZIG 1968) zurückgreifen kann, sondern diese durch Maßzahlen (= statistische Parameter) charakterisieren muß. Außerdem ist die Häufigkeitsverteilung bei der Prüfung der Anwendbarkeit von statistischen Tests von Bedeutung.

Um die Häufigkeitsfunktionen zu erfassen, wurden die Häufigkeitsverteilungen zuerst graphisch dargestellt (vgl. Abb. 7). Dann wurde die Hypothese aufgestellt, daß die den Variablen zugrunde liegende Grundgesamtheit normalverteilt ist. Diese Hypothese läßt sich auf ihre Signifikanz überprüfen. Dazu eignen sich der Chi-Quadrat- und der Kolmogoroff-Smirnov-Test, die beide für jede Variable Verwendung fanden (vgl. Tab. 3). Dem letztgenannten Test kam wegen der geringen Individuenzahl einzelner Klassen größere Bedeutung zu. Mit Ausnahme einer Variablen, dem Wachstumskoeffizienten λ_2 (WACHS. KOEFFIZIENT) konnte bei jeder Variablen die Hypothese der Normalverteilung bestätigt werden.

Biologische Merkmale zeichnen sich manchmal durch schiefe Verteilungen aus. Diese lassen sich jedoch in den meisten Fällen durch geeignete Transformationen in Normalverteilungen zurückführen. Eine solche Transformation ist die logarithmische, die Verteilung wird dann als Lognormalverteilung bezeichnet (vgl. SACHS 1972). Nimmt man die Variable 9 als lognormalverteilt an und überprüft diese Hypothese, so läßt sie sich mit einer Sicherheit von 95 % bestätigen. Die Lognormalverteilung einer biologischen Variablen ist wahrscheinlich darin be-

Variable	P (χ^2)	Signifikanz	c	a	Signifikanz
DICKE	0,198	-----	0,208	0,250	-----
A. PROLOCULUS	0,850	-----	0,153	0,254	-----
BO. PROLOCULUS	0,040	×××	0,182	0,254	-----
BU. PROLOCULUS	0,151	-----	0,172	0,254	-----
KAMMERFORM	0,538	-----	0,213	0,250	-----
WINKEL	0,289	-----	0,241	0,250	-----
W. ABSTAND	0,485	-----	0,220	0,254	-----
U. ABSTAND	0,000	×××	0,242	0,254	-----
WACHS. KOEFFIZIENT	0,009	×××	0,269	0,250	×××
(log-transformiert)	0,926	-----	0,171	0,250	-----
WENDEPUNKT	0,949	-----	0,142	0,250	-----
WACHS. SKALAR	0,003	×××	0,165	0,254	-----
INT. WACHSTUM	0,601	-----	0,146	0,250	-----
RIPPENDISTANZ	0,751	-----	0,179	0,250	-----
J. RIPPEHÖHE	0,389	-----	0,171	0,254	-----
D. RIPPEHÖHE	0,637	-----	0,220	0,250	-----
J. RIPPEPOSIT	0,940	-----	0,139	0,250	-----
O. RIPPEPOSIT	0,530	-----	0,171	0,250	-----
RIPPEWEITE	0,598	-----	0,133	0,250	-----
KIEL	0,939	-----	0,162	0,250	-----

Tab. 3. Überprüfung der einzelnen Variablen auf Normalverteilung mit dem Chi-Quadrat- und dem Kolmogoroff-Smirnov-Test. Die Hypothese auf Normalverteilung wird mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % angenommen, wenn $P(\chi^2) \geq 0,05$ bzw. der c-Wert kleiner als der zugehörige a-Wert ist.

gründet, daß die Variable durch mehrere Gene determiniert wird. Eine Summe von multiplikativen Genwirkungen kann eine solche Lognormalverteilung bewirken, deren statistische Kennzahl nun nicht mehr das arithmetische, sondern das geometrische Mittel ist.

Zusammenfassend sei festgestellt, daß die hier untersuchten Individuen aus einer Grundgesamtheit stammen und daß die einzelnen Variablen des Gehäuses (log-) normalverteilt sind. Mit den Lage- und Streuungsparametern läßt sich diese Grundgesamtheit charakterisieren (vgl. Tab. 4).

Im nächsten Abschnitt wird festgelegt, ob und in welchen Variablen sich die hier neubeschriebene Form von den verwandten Arten unterscheidet. Dazu ist es von Vorteil, daß die Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Variablen bekannt sind. Weil alle Variablen normalverteilt sind, kann für die einzelnen Variablen beim Vergleich zweier Gruppen der t-Test herangezogen werden. Er besitzt als parametrisches Verfahren eine hohe Trennschärfe, nur muß darauf Rücksicht genommen werden, daß die Varianzen der beiden Stichproben nicht zu stark differieren. Dies wurde mit dem F-Test überprüft. Waren die Unterschiede signifikant, wurde auf die Näherung der t-Statistik verzichtet und gleich ein parameterfreies Verfahren, der U-Test von Mann-Whitney-Wilcoxon herangezogen.

Bei dieser Vorgangsweise stellt sich noch ein weiteres statistisches Problem. Bei den einzelnen Variablen mögen für sich keine Unterschiede zwischen den Proben auftreten, kombiniert man sie jedoch, etwa in Form eines Streudiagrammes, so liegen oft signifikante Unterschiede vor. Dieses Problem läßt sich umgehen, wenn man ein Verfahren ansetzt, das alle Variablen synchron be-

trachtet. Es ist dies die multiple Varianzanalyse für 2 Stichproben, deren Teststatistik (Wilks λ) auf ihre Signifikanz überprüft wurde. Es ergaben sich zwischen allen Gruppen hoch-signifikante Unterschiede.

Abschließend wurde noch in einer Diskriminanzanalyse (= Trennverfahren) festgestellt, welche Merkmale bzw. Variablen den größten Beitrag zur Trennung und somit Charakterisierung der Arten liefern.

Ichthyolaria densicostata n. sp.

Abb. 5 A; Abb. 6 A; Taf. 1, Fig. 1—8

1957 *Frondicularia sulcata* plexus. — BARNARD: Taf. 1, Formen A, A', B, C, D, C', D'; Taf. 2, Fig. 1—7.

Holotypus: Original zu Abb. 5 A und 6 A, aufbewahrt im SMNS, Inv.-Nr. 26275/1.

Locus typicus: Xeuilley, Steinbruch, NE-Frankreich.

Stratum typikum: Kalkmergel des Unteren Lias, höheres Hettangium.

Material: 28 Exemplare, davon aus Eßlingen-Sulzgries (Schwarzjura α 1) 6 Stück (SMNS Inv.-Nr. 26276/1—6), aus Stuttgart-Degerloch (Schwarzjura α 2) 15 Stück (SMNS Inv.-Nr. 26277/1—15), und aus Xeuilley (Oberes Hettangium) 7 Stück (SMNS Inv.-Nr. 26275/1—7).

Derivatio nominis: Nach den dichtstehenden Rippen.

Diagnose: Vertreter der Gattung *Ichthyolaria* mit einem sehr flachen, von zahlreichen Rippen bedeckten Gehäuse.

Beschreibung: Die Gehäuse der Art sind für Vertreter der berippten *Ichthyolarien* typisch. Bei den vorliegenden Exemplaren wurde die Wand diagenetisch verändert, sie dürfte aber, wie die Resultate der Diagenese zeigen, von den anderen Arten nicht verschieden sein. Bei diesen ist die Wand aus Kristalleinheiten zusammengesetzt, deren Aufbau aus rhomboedrischen kalzitischen Kristalliten in säuliger Anordnung erfolgt (vgl. BELLEMO 1974: Taf. 2, Fig. 4). Die optischen Achsen stehen normal zur Gehäuseoberfläche. Umfang und Umriß der Kristalleinheiten sind variabel, viele sind von einer Pore durchbrochen, was eine hohe Porendichte der Schale bewirkt.

Die Skulpturelemente wie Rippen und Kiel bestehen gleichfalls aus Kristalleinheiten mit Kristallitsäulen; auch Poren können vereinzelt auftreten (vgl. NORLING 1966, der eine hyalin-granuläre Struktur der Rippen beschreibt).

Die Wand der *Ichthyolarien* besteht aus einer Schicht. Im Gegensatz zu den jüngeren Vertretern der *Nodosariidae*, wie es beispielsweise die in der Gehäuseform ähnliche Gattung *Frondicularia* ist, werden die älteren Gehäuseteile von den Wänden der jüngsten Kammer nicht überzogen, sondern sitzen direkt der jeweils älteren Kammer auf (nonlamellarer bzw. atelo-monolamellarer Bau; vgl. NORLING 1966 und GRÖNLUND & HANSEN 1976).

Die Kammeröffnungen sind rund, die Mündung zeigt trotz der Diagenese die für viele *Nodosariidae* typische sternförmige Gitterstruktur (vgl. NORLING 1972: Fig. 22).

Im Kammerbau folgen auf einen Proloculus, der die Form eines Drehellipsoides besitzt, flache Kammern, die bei der Mündung gewinkelt sind, was den Eindruck von reitenden Kammern erweckt. In ihrer Aufeinanderfolge ergeben die Kammern ein Gehäuse in Form einer Lanzenspitze. Dieser Eindruck wird noch

durch einen scharfen Kiel verstärkt, der besonders in den älteren Gehäuseabschnitten deutlich ausgeprägt ist. Der Kiel folgt bei den jüngeren Kammern den Nahteinschnitten und endet meist in der Mitte der Endkammer. Letztere ist oft kleiner als die vorangehende Kammer und kann mehr oder minder deutlich abgesetzt sein.

Der Kiel bildet gemeinsam mit der Mittelrippe eine am Gehäusebeginn ausgebildete Spitze, die jedoch öfters abgebrochen ist. Die Berippung selbst ist sehr dicht und zeigt eine geringe Variabilität. Nur bei wenigen Exemplaren scheinen die Rippen zur Mündung zu konvergieren (vgl. Taf. 1, Fig. 6), meist erwecken sie den Eindruck von Linearität und Parallelität.

Generationsunterschiede konnten festgestellt werden, wegen der hohen Variabilität in der Proloculusgröße sind sie jedoch nicht so leicht wie bei den verwandten Arten zu fassen. Nur ein Individuum stellte sich als Vertreter der mikrosphärischen Generation heraus, was ein zufälliges Verhältnis von Megalozu Mikrosphäre von 27:1 ergibt. Somit sind auch bei dieser Art, ähnlich wie bei den anderen Vertretern der mesozoischen Nodosariidae, die Individuen der megalosphärischen Generation deutlich in der Überzahl, was bei einer biologischen Interpretation bedeuten könnte, daß die ungeschlechtlichen haploiden Gamonten dominieren. Dies ist besonders in einer morphologischen Analyse von Vorteil, da wegen der haploiden Chromosomenzahl direkt vom Phänotyp auf die Wirkung der Gene geschlossen werden kann. (Bei den vergleichenden Analysen wurde aus diesem Grund nur die megalosphärische Generation berücksichtigt).

Mit Ausnahme der Wandstruktur und der Kammer- bzw. Gehäuseöffnungen wurden die Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Merkmale genauer untersucht.

Variable	arithmetisches Mittel	Standardabweichung
DICKE	$3,04 \times 10^{-1}$	$3,27 \times 10^{-2}$
A. PROLOCULUS	$3,12 \times 10$	7,50
BO. PROLOCULUS	$3,14 \times 10$	$1,05 \times 10$
BU. PROLOCULUS	$3,55 \times 10$	$1,03 \times 10$
KAMMERFORM	1,986	$2,05 \times 10^{-1}$
WINKEL	$3,56 \times 10$	3,10
W. ABSTAND	1,210	$4,49 \times 10^{-2}$
U. ABSTAND	$2,17 \times 10$	7,35
WACHS. KOEFFIZIENT	$2,26 \times 10^{-6}$	$1,78 \times 10^{-7}$
(log-transformiert)		
WENDEPUNKT	$1,51 \times 10^5$	$6,99 \times 10^4$
WACHS. SKALAR	$7,72 \times 10^2$	$5,50 \times 10^2$
INIT. WACHSTUM	2,242	$3,38 \times 10^{-1}$
RIPPENDISTANZ	$2,25 \times 10$	4,39
J. RIPPENHÖHE	$1,81 \times 10$	$1,22 \times 10$
D. RIPPENHÖHE	$-6,64 \times 10^{-1}$	$5,24 \times 10^{-1}$
J. RIPPENPOSIT	$3,68 \times 10$	$5,12 \times 10$
O. RIPPENPOSIT	$3,15 \times 10^2$	$2,21 \times 10^2$
RIPPENWEITE	$6,11 \times 10^{-3}$	$1,41 \times 10^{-3}$
KIEL	1,967	$3,48 \times 10^{-1}$

Tab. 4. Statistische Kennzahlen der einzelnen Variablen (Längenmessung in Mikrometer-Einheiten).

Es handelt sich dabei durchwegs um normal- oder lognormalverteilte Variablen, deren Verteilung durch die Parameter arithmetisches (geometrisches) Mittel und Standardabweichung charakterisiert wird. Diese Parameter sind für die einzelnen Variablen in Tabelle 4 angeführt.

Beziehungen und Unterschiede: In den Kammeröffnungen und der Gehäusemündung bestehen keine Differenzen zu den verwandten Arten *Ichthyolaria sulcata*, *I. terquemi* und *I. squamosa*. Obwohl die ursprüngliche Wandstruktur bei den hier untersuchten Gehäusen durch die Diagenese verändert wurde, dürfte sie sich von der Struktur der anderen Arten nicht wesentlich unterscheiden.

Die größten Differenzen bestehen im Gehäusebau und in der Skulptur. Diese Merkmalskomplexe konnten in quantitative Variablen zerlegt werden und lassen sich somit objektiv durch statistische Tests auf ihre Differenzen zu den verwandten Arten überprüfen. Es wurden bei diesen Tests nur die megalosphärischen Individuen verwendet, die in den Proben die meisten Individuen stellen. Die Ergebnisse der Vergleiche sind für jede Variable in Tabelle 5 dargestellt. Trotzdem sollen hier in Worten die wesentlichen Unterschiede zwischen den Arten hervorgehoben werden.

In einer Diskriminanzanalyse zwischen den Arten ließen sich die Variablen ermitteln, welche den größten Beitrag zur Unterscheidung der Arten liefern. In der Folge sollen nur sie betrachtet werden.

Das erste wesentliche Merkmal ist die Dicke der Gehäuse (Variable DICKE). Hier sind die Unterschiede der neuen Art zu den Arten *I. sulcata*, *I. terquemi* und *I. squamosa* markant. Alle diese Formen besitzen ein wesentlich dickeres Gehäuse als *Ichthyolaria densicostata*. Die Größe der Anfangskammer (A. PROLOCULUS) schwankt sehr; diese hohe Variabilität ist aber kein besonderes Kennzeichen der neuen Art, da sie bei den anderen Arten in ähnlichem Maße variiert. In diesem Merkmal differieren die Arten besonders in der Lage der Häufigkeitsverteilung. Während *I. squamosa* durch kleinere Anfangskammern ausgezeichnet ist, weisen die Individuen der Arten *I. sulcata* und *I. terquemi* wesentlich größere Proloculi als die neue Art auf.

Ein weiteres wichtiges Merkmal zur Trennung der Arten ist die Kammerform, die hier mit der Variablen 5 (KAMMERFORM) erfaßt wurde. Mit ihr ist der Kammerwinkel (WINKEL) hoch korreliert, der in den Tests zwischen den Arten die gleichen Ergebnisse liefert. In diesem Merkmal bestehen keine Unterschiede zu den Arten *I. sulcata* und *I. terquemi*, hingegen sind die Differenzen zu *I. squamosa* sehr deutlich. Die Kammern der letztgenannten Art sind nämlich deutlich spitzer als die der anderen Formen.

Die Zunahme der Abstände der Kammerzentren vom Ursprung (W. ABSTAND) ist gleichfalls von diagnostischer Bedeutung. Hier bestehen wiederum Differenzen zu *I. sulcata* und *I. terquemi*; *I. squamosa* ist in diesem Merkmal von *I. densicostata* nicht zu unterscheiden. Von den Variablen, die auf das Gehäusewachstum direkten Bezug nehmen (Variable 9–12), sind der Wachstums-koeffizient (WACHS.KOEFFIZIENT) und der Wendepunkt des Wachstums (WENDEPUNKT) von diagnostischem Wert. Die neue Art zeigt in der Zuwachsrate λ_2 nur Unterschiede zu *Ichthyolaria sulcata*, auch im Wendepunkt des Gehäusewachstums sind die Differenzen zu dieser Art am deutlichsten ausgeprägt. Bei letzterem Merkmal bestehen keine Unterschiede zu *I. terquemi*, deren Gehäuse

Variable	<i>Ichthyolaria sulcata</i>			<i>Ichthyolaria terquemi</i>			<i>Ichthyolaria squamosa</i>		
	P (t)	P (z)	Signifikanz	P (t)	P (z)	Signifikanz	P (t)	P (z)	Signifikanz
DICKE	0,999	—	× × ×	0,999	—	× × ×	—	0,006	× × ×
A. PROLOCULUS	0,999	—	× × ×	0,000	—	× × ×	0,981	—	× × ×
BO. PROLOCULUS	0,999	—	× × ×	0,000	—	× × ×	0,717	—	—
BU. PROLOCULUS	0,999	—	× × ×	0,008	—	× × ×	0,958	—	× × ×
KAMMERFORM	0,145	—	—	0,897	—	—	0,000	—	× × ×
WINKEL	0,160	—	—	0,738	—	—	0,999	—	× × ×
W. ABSTAND	0,001	—	× × ×	0,999	—	× × ×	0,697	—	—
U. ABSTAND	0,999	—	× × ×	0,000	—	× × ×	0,497	—	—
WACHS. KOEFFIZIENT	—	0,021	× × ×	—	0,075	—	—	0,068	—
WENDEPUNKT	0,999	—	× × ×	0,899	—	—	—	0,961	× × ×
WACHS. SKALAR	—	0,000	× × ×	—	0,023	× × ×	0,762	—	—
INIT. WACHSTUM	0,424	—	—	0,895	—	—	0,002	—	× × ×
RIPPENDISTANZ	0,999	—	× × ×	—	0,999	× × ×	0,999	—	× × ×
J. RIPPENHOHE	0,999	—	× × ×	0,000	—	× × ×	—	0,278	—
D. RIPPENHOHE	0,606	—	—	0,975	—	× × ×	0,750	—	—
J. RIPPENPOSIT	0,092	—	—	0,000	—	× × ×	0,221	—	—
O. RIPPENPOSIT	0,998	—	× × ×	0,319	—	—	0,622	—	—
RIPPENWEITE	0,000	—	× × ×	0,999	—	× × ×	0,779	—	—
KIEL	0,999	—	× × ×	0,000	—	× × ×	0,064	—	—

Tab. 5. Vergleich der megalosphärischen Generation von *Ichthyolaria densicostata* mit den megalosphärischen Individuen der verwandten Arten mit dem t-Test bzw. dem Mann-Whitney-Wilcoxon-Test. Die Unterschiede sind bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % nicht signifikant, wenn $0,025 \leq P(t) \leq 0,975$ oder $0,025 \leq P(z) \leq 0,975$.

nur wenig größer als die Individuen von *I. densicostata* werden können; *I. squamosa* hingegen unterscheidet sich in dieser Variablen deutlich.

Einen weiteren Merkmalskomplex stellt die Berippung dar, die bisher bei einer Trennung der Arten als wesentliches Merkmal angesehen wurde. Hier zeigt sich in den Ergebnissen der Diskriminanzanalyse, daß von den 6 Parametern des Merkmals nur die Variablen 13 und 18 Wesentliches zur Unterscheidung der Arten beizutragen vermögen. Davon kommt dem Rippenabstand (RIPPEN-DISTANZ) die größte Bedeutung zu. Hier sind die Unterschiede zu allen Arten signifikant. Die Rippenabstände sind bei *I. squamosa* kleiner, bei *I. sulcata* und *I. terquemi* wesentlich größer als bei *I. densicostata*. In der RIPPENWEITE sind die Unterschiede zu den großen und weitberippten Formen deutlich, dagegen bestehen zur Art *I. squamosa* in dieser Variablen keine Differenzen.

Nachdem die einzelnen wesentlichen Variablen für sich betrachtet wurden, sollen die Arten in ihrer Gesamtheit erfaßt werden. *Ichthyolaria sulcata* unterscheidet sich von *I. densicostata* besonders in der Dicke und Größe der Gehäuse, außerdem sind die Rippen kräftiger ausgebildet und deren Abstände wesentlich größer, was den Eindruck einer geringeren Rippenzahl erweckt (vgl. Taf. 2). Auch zu *I. terquemi* bestehen die Unterschiede der neuen Art in der Dicke und im geringeren Ausmaß auch in der Größe der Gehäuse. Die deutlichsten Differenzen liegen aber in der Berippung. Die Häufigkeitsverteilungen differieren in fast allen Parametern dieses Merkmals. Dazu kommt noch, daß *Ichthyolaria terquemi* beginnt, die beiden, eine mittlere Gehäusefurche umrahmenden Rippen hervorzuheben, während die restlichen Rippen nicht so deutlich ausgeprägt sind (vgl. Taf. 2). Darin unterscheidet sich *I. terquemi* am deutlichsten von der vielrippigen Art *I. densicostata*.

Die der neubeschriebenen Art ähnlichste Gruppe ist die der *I. squamosa*. Hier differieren beim Merkmalskomplex Berippung nur die Rippenabstände (Variable 13). Bei der letztgenannten Art bewirken sie eine noch dichtere Berippung. Im Merkmal Kammerform sind jedoch die Unterschiede markant, ebenso in der Dicke der Gehäuse. Besonders im Wendepunkt des Gehäusewachstums sind signifikante Differenzen gegeben; die Art *Ichthyolaria squamosa* weist kleinere Gehäuse auf (vgl. Taf. 2).

Stratigraphie und Evolution: Anschließend soll noch einiges über die zeitliche Verbreitung und die Stellung von *Ichthyolaria densicostata* innerhalb der berippten Ichthyolarien bemerkt werden. Diese Aussagen stützen sich nicht nur auf das hier und in der Arbeit von HOHENEGGER (1980) analysierte Material, sondern beziehen sich auf Untersuchungen zahlreicher Proben aus dem gesamten Lias Mitteleuropas.

Schon zeitlich ist *Ichthyolaria densicostata* als Stammform der später auftretenden Arten *I. sulcata* und *I. squamosa* anzusehen. Der Wechsel von *I. densicostata* zu *I. sulcata* erfolgt an der Basis des Sinemuriums ziemlich abrupt, obwohl einige Nachläufer der erstgenannten Art in jüngeren Gesteinen noch vereinzelt anzutreffen sind. Das gesamte Sinemurium wird fast ausschließlich von *Ichthyolaria sulcata* dominiert, in anderen Regionen wie z. B. der Tethys oder im borealen Bereich könnte sich die ältere Art in kleinen Populationen erhalten haben, wo sie möglicherweise eine Evolution zu den Vorläufern von *I. squamosa* durchmachte. Letztere zeigt auch die engsten Beziehungen zu der neu beschriebenen Art und tritt mit dem Beginn des Pliensbachiums erstmals in Erscheinung. Etwa gleich-

Trennfunktion	Eigenwert	Prozentanteil an der Varianz	Chi-Quadrat	Freiheitsgrade	Signifikanz
1	4,848	49,37	886,08	119	×××
2	2,755	28,06	560,24	96	×××
3	1,019	10,38	316,11	75	×××
4	0,537	5,47	186,45	56	×××
5	0,372	3,79	107,17	39	×××
6	0,222	2,26	48,83	24	×××
7	0,066	0,67	11,80	11	— — —

Tab. 6. Diskriminanzanalyse: Überprüfung der Trennfunktionen auf ihre Signifikanz (Gesamtzahl 8 Gruppen).

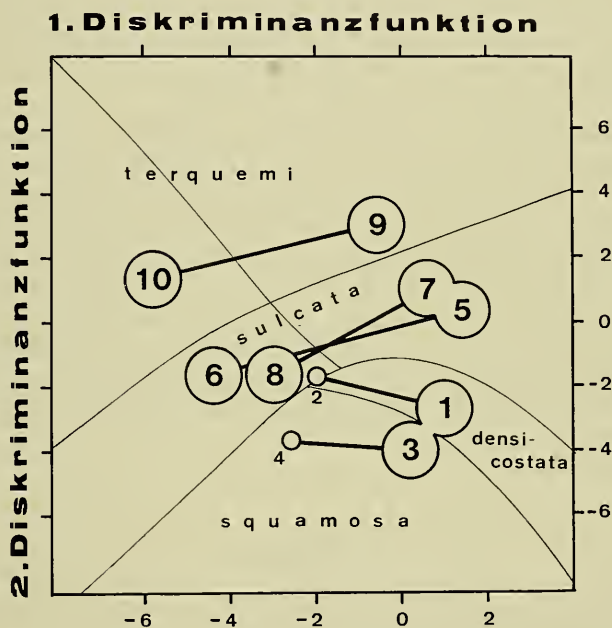


Abb. 8. Diskriminanzanalyse von 8 phänetischen Gruppen der Gattung *Ichthyolaria*. Die Funktionswerte der Klassenzentren sind als kreisförmige Signaturen in dem von den beiden ersten Trennfunktionen aufgespannten Raum dargestellt.

1. *Ichthyolaria densicostata* — Megalosphärische Generation
2. " — Mikrosphärische Generation (1 Exemplar)
3. *Ichthyolaria squamosa* — Megalosphärische Generation
4. " — Mikrosphärische Generation (1 Exemplar)
5. *Ichthyolaria sulcata* — Megalosphärische Generation (Sinemurium)
6. " — Mikrosphärische Generation (Sinemurium)
7. " — Megalosphärische Generation (Pliensbachium)
8. " — Mikrosphärische Generation (Pliensbachium)
9. *Ichthyolaria terquemi* — Megalosphärische Generation
10. " — Mikrosphärische Generation.

Die durch dünne Linien abgegrenzten Bereiche kennzeichnen die Streuungsbereiche für die einzelnen Arten bzw. Generationen.

zeitig beginnt sich, wahrscheinlich in mehreren Evolutionsschritten, aus *Ichthyolaria sulcata* die wenigberippte, dicke *I. terquemi* zu entwickeln. Diese 3 Arten (*I. sulcata*, *I. terquemi* und *I. squamosa*) bestimmen bis zu ihrem Verschwinden an der Basis des Toarciums das Artspektrum der berippten liassischen Ichthyolarien (vgl. Taf. 2).

Die hier angedeuteten evolutiven Zusammenhänge lassen sich auch aus der oben erwähnten Diskriminanzanalyse ablesen. Diese Analyse hat den Zeitfaktor nicht einbezogen. In Abb. 8 können die Zusammenhänge zwischen den Arten durch die beiden ersten, hoch signifikanten Diskriminanzfunktionen (vgl. Tab. 6) ersehen werden. Wenn man hier die Art *Ichthyolaria densicostata* als Ausgangsform nimmt, erkennt man deutlich die beiden Evolutionsrichtungen. Eine Evolutionsrichtung führt zu noch enger berippten und kleineren Exemplaren (*I. squamosa*), eine weitere über große, wenigberippte Formen (*I. sulcata*) zu den fast unskulptierten (*I. terquemi*). In beiden Evolutionsrichtungen ist jedoch klar die Tendenz zum Dickerwerden der Gehäuse festzustellen, die mit der 1. Diskriminanzfunktion erfaßt wird.

Abschließend soll noch festgestellt werden, daß diese zeitliche Abfolge der Formen nicht einmalig war. Es treten auch in Abschnitten des Mittleren Jura große Ichthyolarien auf, die eine sehr enge, *densicostata*-ähnliche Berippung zeigen. Es sind dies aber meist sehr dicke Gehäuse mit einem kleinen Proloculus. Würde man diese Ähnlichkeit biologisch deuten, könnte man hier eine geschlechtlich entstandene Form (Mikrosphäre = Schizont mit diploidem Chromosomensatz) vermuten, wo durch Kombination zweier unterschiedlicher Gensätze plötzlich eine Merkmalsausbildung zustande kommt, wie sie bei ancestralen Vertretern der Gruppe (*I. densicostata*) auftritt. Solche, als Manifestation des epigenetischen Erbgutes bezeichneten Merkmalsausbildungen, sind bei Eukaryonten öfters anzutreffen.

5. Literatur

- BARNARD, T. (1950): Foraminifera from the Lower Lias of the Dorset Coast. — Quart. J. geol. Soc., 105: 347—391, 11 Abb.; London.
- (1957): *Fronidicularia* from the Lower Lias of England. — Micropaleont., 3: 171—181, 2 Abb., 2 Taf.; New York.
- BELLEMO, S. (1974): The compound and intermediate wall structures in Cibicidinae (Foraminifera) with remarks on the radial and granular wall structures. — Bull. geol. Inst. Univ. Uppsala, N. S. 6: 1—11, 6 Abb., 9 Taf.; Uppsala.
- BERTHELIN, G. (1879): Foraminifères du Lias Moyen de la Vendée. — Rev. Mag. Zool. (3), 7: 24—41, 1 Taf.; Paris.
- BORNEMANN, J. G. (1854): Über die Liasformation in der Umgebung von Göttingen und ihre organischen Einschlüsse. 77 S., 4 Taf.; Berlin (Schade).
- BROUWER, J. (1969): Foraminiferal assemblages from the Lias of North-Western Europe. — Verh. Konink. Nederl. Akad. Wetensch., Afd. Naturk., 25: 1—64, 8 Taf.; Amsterdam.
- BURBACH, O. (1886): Beiträge zur Kenntnis der Foraminiferen des mittleren Lias vom grossen Seeberg bei Gotha. I. Die Gattung *Fronidicularia*, DeFr. — Z. Naturwiss., 59: 30—53, 2 Taf.; Halle.

- GRÖNLUND, H. & HANSEN, H. J. (1976): Scanning microscopy of some recent and fossil nodosariid foraminifera. — Bull. geol. Soc. Denmark, 25: 121—134, 38 Abb.; Kopenhagen.
- HOHENEGGER, J. (1980): Morphologische und taxonomische Analyse der liassischen beirippten Ichthyolarien (Foraminiferen). — Beitr. Paläont. Österreich, 7: 17—117, 38 Abb., 6 Taf.; Wien.
- KREYSZIG, E. (1968): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. 422 S., 77 Abb.; Göttingen (Vandenhoeck & Ruprecht).
- LOEBLICH, A. R. & TAPPAN, H. (1964): Protista 2. — In: MOORE, R. C.: Treatise on Invertebrate Paleontology, C, 900 S., 653 Abb.; New York.
- MACFADYEN, W. A. (1941): Foraminifera from the Green Ammonite Beds, Lower Lias, of Dorset. — Phil. Transact. Roy. Soc., Ser. B, 231: 1—73, 6 Abb., 4 Taf.; London.
- MAYR, E. (1979): Evolution und die Vielfalt des Lebens. 275 S., 11 Abb.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).
- NORLING, E. (1966): On the genus *Ichtyolaria* Wedekind 1937. — Sver. geol. Unders., Ser. C, Nr. 613: 1—24, 4 Taf.; Stockholm.
- (1972): Jurassic Stratigraphy and Foraminifera of western Scania, southern Sweden. — Sver. geol. Unders., Ser. Ca, 47, 120 S., 54 Abb.; Stockholm.
- NØRVANG, A. (1957): The Foraminifera of the Lias Series in Jutland, Denmark. — Bull. geol. Soc. Denmark, 13: 279—413, 16 Taf.; Kopenhagen.
- OLSSON, R. K. (1973): What is a kummerform planctonic foraminifer? — J. Paleont., 47: 327—329; Tulsa.
- ORBIGNY, A. D. DE (1849): Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques & rayonnés, 1; Paris.
- RUGET, CH. (1967): Variations morphologiques chez quelques espèces de Frondiculaires costulées du Lias de Lorraine (Lotharingien). — Rev. Micropaléont., 10: 22—36, 4 Taf.; Paris.
- SACHS, L. (1972): Statistische Auswertungsmethoden. 545 S.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).
- SIMPSON, G. G. (1961): Principles of Animal Taxonomy. — XII + 247 S., 30 Abb.; New York (Columbia University).
- TERQUEM, O. (1858): Recherches sur les Foraminifères du Lias du Département de la Moselle. — Mém. Acad. Imp. Metz, 39, 1—93, 4 Taf.; Metz.
- TERQUEM, O. & BERTHELIN, G. (1875): Etude microscopique des marnes du Lias Moyen d'Essay-lès-Nancy. — Mém. Soc. Géol. France, 2. Ser., 10, 1—126, 10 Taf.; Paris.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Doz. Dr. Johann Hohenegger, Institut für Paläontologie, Universität Wien, Universitätsstraße 7, A-1010 Wien, Österreich.

T a f e l 1

Ichthyolaria densicostata n. sp., Darstellung der Variabilität. Vergrößerung 82-fach.

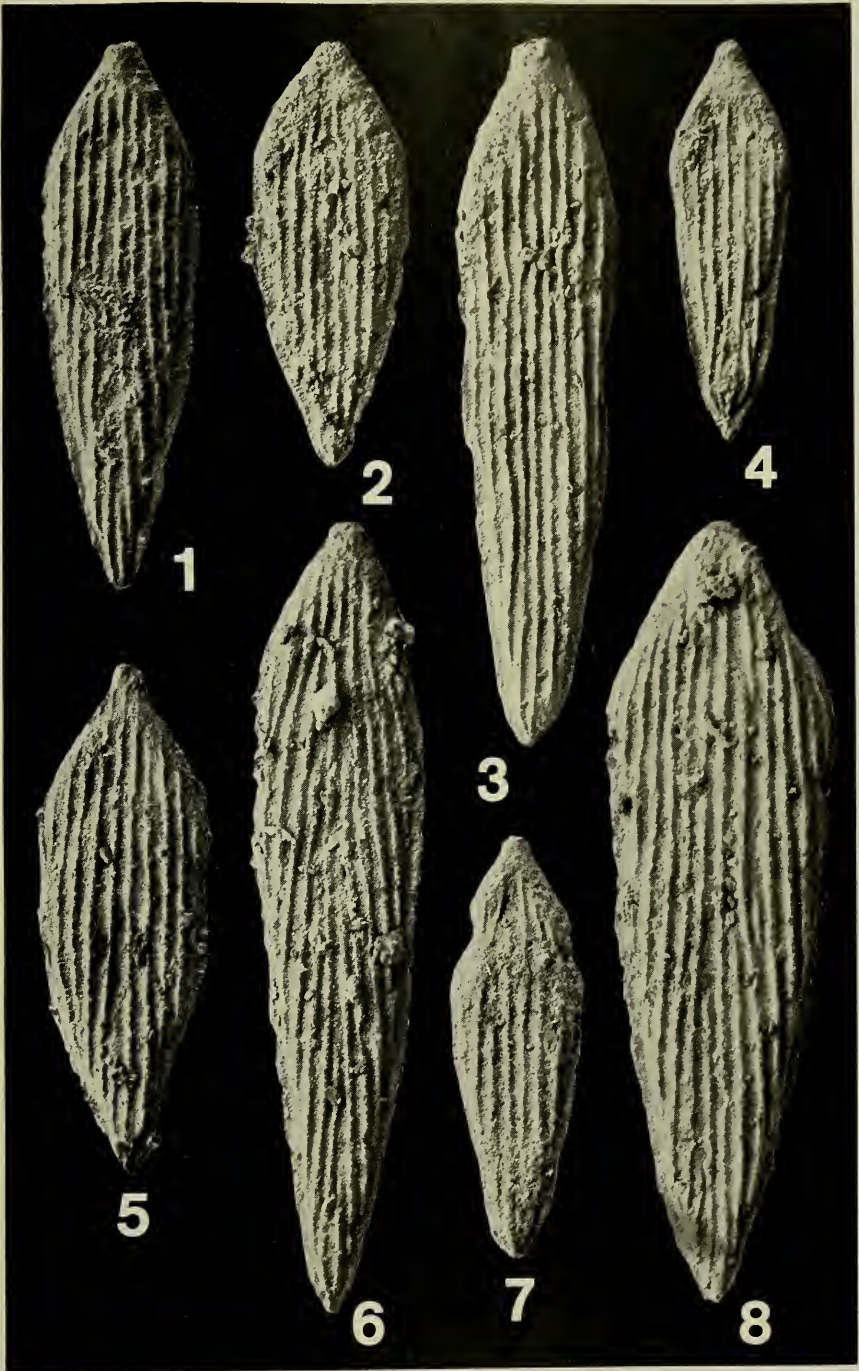
Fig. 1. Mikrosphärische Generation, Ind. 29 (SMNS Inv.-Nr. 26275/2), Xeuilley, höheres Hettangium.

Fig. 2—8. Megalosphärische Generation.

Fundort Eßlingen-Sulzgries, Liasicus-Zone: Fig. 3 (Indiv. 6, SMNS Inv.-Nr. 26276/1), Fig. 7 (Indiv. 4, SMNS Inv.-Nr. 26276/2).

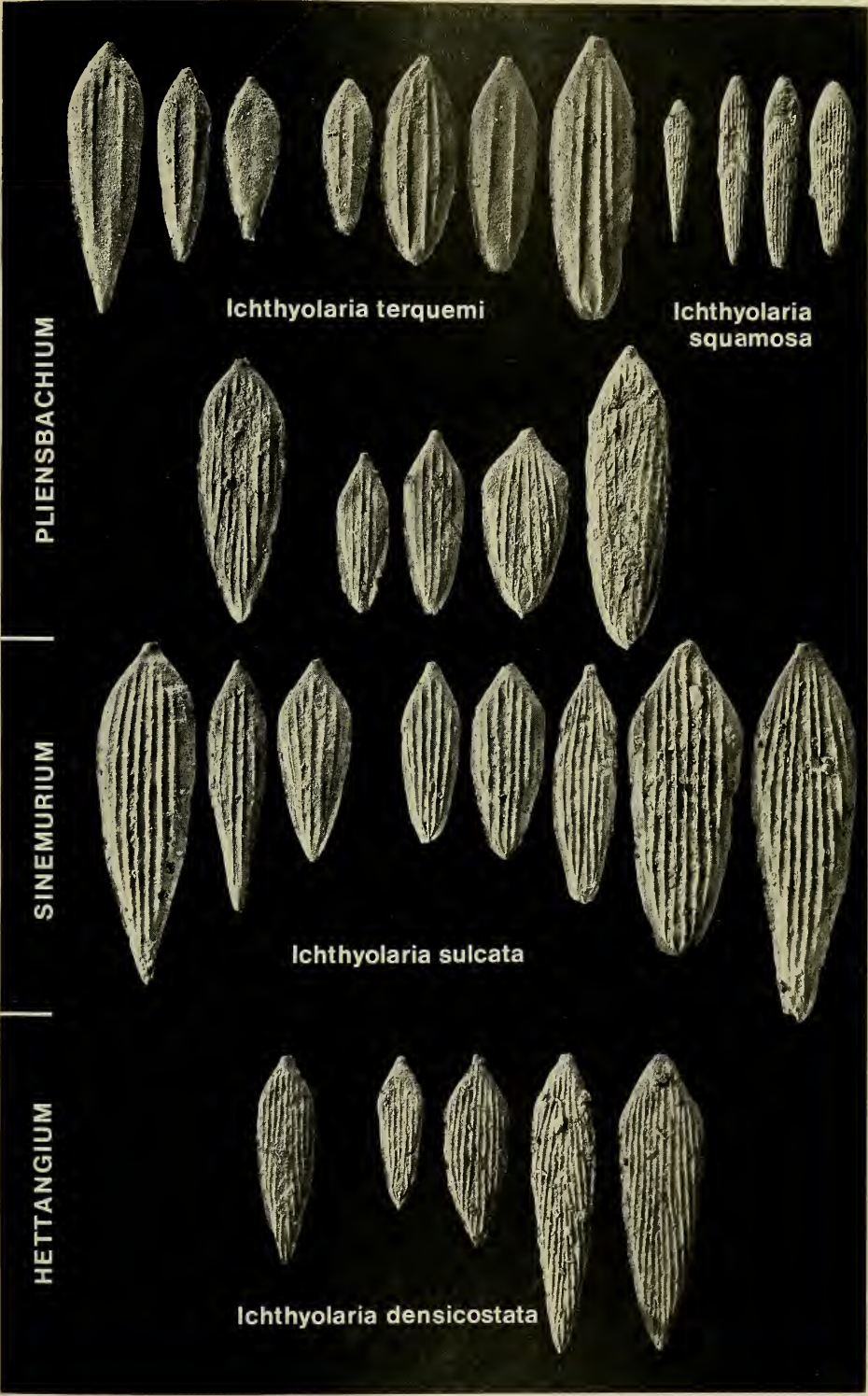
Fundort Stuttgart-Degerloch, Angulata-Zone: Fig. 2 (Indiv. 10, SMNS Inv.-Nr. 26277/1), Fig. 4 (Indiv. 17, SMNS Inv.-Nr. 26277/2), Fig. 5 (Indiv. 9, SMNS Inv.-Nr. 26277/3), Fig. 6 (Indiv. 11, SMNS Inv.-Nr. 26277/4).

Fundort Xeuilley, höheres Hettangium: Fig. 8 (Indiv. 24, SMNS Inv.-Nr. 26275/3).



T a f e l 2

Ichthyolaria densicostata n. sp. im morphologischen und stratigraphischen Vergleich mit den verwandten Arten der Gattung *Ichthyolaria* des Unteren und Mittleren Lias Mitteleuropas. — Vergrößerung 33-fach.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B \[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [74_B](#)

Autor(en)/Author(s): Hohenegger Johann

Artikel/Article: [Ichthyolaria densicostata n. sp., eine charakteristische Foraminifere des Unteren Lias Mitteleuropas 1-33](#)