

Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse, Teil II: Variationsbreite der Skulptur- und Suturbildungen

SIEGFRIED REIN, Erfurt-Rhoda

Zusammenfassung

Die Gehäsemorphologie der Ceratiten der „Isserodaer Population“ wird durch unterschiedlich kräftige Externknoten als neuerworbenes Biozonenmerkmal geprägt.

Nur 57% der Individuen besitzen bilaterale Gehäuse mit korrespondierenden Skulptur-Elementen, ansonsten ist die Skulptur alternierend bis chaotisch alternierend. Ein derartiges „Rechts-Links“-Phänomen ist mit Beispielen aus der Rezentbiologie physiologisch nicht zu belegen. Beim Vergleich mit ursprünglichen Skulptur- und Suturmerkmalen der Immigranten werden evolutionsbiologische Prozesse über mehrere Biozonen sichtbar.

Dazu gehören:

1. Unterschiedliche ursprüngliche laterale faltenförmige Sichelrippen als eigene Skulptur-Sequenz an Stelle fehlender spinoser Skulpturelemente oder integriert in Giebelrippenkörpern.
2. Giebelrippen als ursprüngliche Bildungen gebündelt faltenförmiger Sichelrippen. Vom Lateralknoten löffelartig vertieft aufspaltend, vereinen sie sich im Marginalknoten und gabeln erneut lateral, marginal und/oder ventral auseinander.
3. Externe Skulpturelemente, die kausal eine gemeinsame Ausbildung mit lateralen faltenförmigen Sichelrippen oder/und Giebelrippen als ursprüngliche Merkmalskombination bedingen.

Die enorme Variationsbreite phänotypischer Merkmale und Merkmalskombinationen der spinosen Ceratiten der „Isserodaer Population“ ermöglicht Rückschlüsse auf die Größe ihres Genpools. Obwohl Analysen des Phänotyps der Immigranten (Chronospezies *Ceratites flexuosus*) noch ausstehen, bestätigt der Vergleich gemeinsamer ursprünglicher Merkmale beider Biozonen zusammen mit dem Faktor Zeit die phylogenetische Entwicklung einer Biospezies.

Summary

To the biology of the Ceratites of the *spinosus* -zone – results of a population analysis, Part II: Variation of sculptural and sutural traits

The shell morphology of ceratites of the „Isseroda population“ is characterized by variably strong external nodes as a newly acquired biozonal feature. Not more than 57 % of all individuals possess bilateral shells with corresponding sculptural elements, otherwise the sculpture is alternating or even chaotically alternating. Such a “right-left” phenomenon cannot be documented with physiological examples from modern biology.

A comparison with promordial sculptural and sutural traits of the immigrated population makes evident that evolutionary processes occurred through several biozones.

These features are:

1. Different primordial lateral fold-shaped crescent ribs as a characteristic sculptural sequence instead of missing spinous sculpture elements or integrated in gable rib bodies.
2. Gable ribs as primordial formations of bundled fold-shaped crescent ribs. Spoon-like deepened ribs split up from lateral nodes, unite in the marginal nodes, and subsequently bifurcate again laterally, marginal, and/or ventrally.
3. External sculptural elements which cause a common formation with lateral fold-shaped crescent ribs or /and gable ribs as a primordial trait combination.

The enormous variability of phenotypical traits or trait combinations of the spinose ceratites of the „Isseroda population“ allows conclusions as to the size of their genetic pool. An analysis of the phenotype of the immigrant (chronospecies *Ceratites flexuosus*) is yet to be done though. Nevertheless, a comparison of common primordial features of the two biozones, together with the factor time, validates the phylogenetic development of a biospecies.

Key Words: Trias, Upper Muschelkalk, *Ceratites*, „right-left“ phenomenon, sculptural traits, sutural traits

1. Einleitung

Eine Zielstellung der modernen paläontologischen Evolutionsforschung ist die Suche nach Antwort auf Fragen, die von der Biologie der rezenten Organismen wegen der nahezu fehlenden Zeitdimension nicht oder nur indirekt erfolgen kann. Im Gegensatz zur Neontologie kann der Zeitfaktor von der Paläontologie genutzt werden, um evolutionsbiologische Prozesse sichtbar zu machen. Zu den wichtigsten Evolutionsfaktoren zählen Mutation, Rekombination, Selektion und reproduktive Isolation.

Mutation und Rekombination als Vorgänge auf molekularer Ebene lassen sich fossil nur indirekt an ihrem Resultat der – **Variation des Phänotyps** – nachweisen.

Mit der großen Individuenzahl der Isserodaer Ceratiten-Population ist die Voraussetzung geschaffen, die makrostrukturelle Variation sichtbar zu machen.

So erbringt die jeweils ideale Normalverteilung aller statistisch erfaßbaren klassischen Merkmale in den Diagrammen den Nachweis, daß die unterschiedlichen Varianten durch alle denkbaren Übergänge miteinander verbunden sind und damit innerartliche Variation vorliegt.

Da bislang alle Sichtweisen nur auf taxonomisch verwertbare Merkmale gerichtet waren, blieben anomale Skulpturformen und Varianten der Phragmokon-Bildungen unberücksichtigt. Aus diesem Grund erfolgt auch die Auswertung der statistisch nicht erfaßbaren Merkmale mit einer Variationsanalyse.

Evolutionbiologisch sind die Ergebnisse als „Momentaufnahme“ der Chronospezies *C. spinosus* aus einer Entwicklungsreihe ohne Zeitdimension zu werten. Vergleiche mit weiteren Populationsanalysen anderer Biozonen werden zeigen, wie sich die in den neu entstandenen Lebensraum „Muschelkalkmeer“ migrierten „Spezies“ unter „Laborbedingungen“ in reproduktiver Isolation entwickelten. Mit dem dann zur Verfügung stehenden Zeitfaktor könnten schließlich evolutionsbiologische Prozesse der germanischen Ceratiten sichtbar gemacht werden.

2. Beschreibung des Belegmaterials

Alle Belegstücke sind Individuen der im Teil I beschriebenen „Isserodaer-*spinosus*-Population“. Die

zum Vergleich angeführten flexuosen Ceratiten sind Belege aus Troistedt. Die Inventarnummern beziehen sich auf die Sammlung des Naturkundemuseums Erfurt.

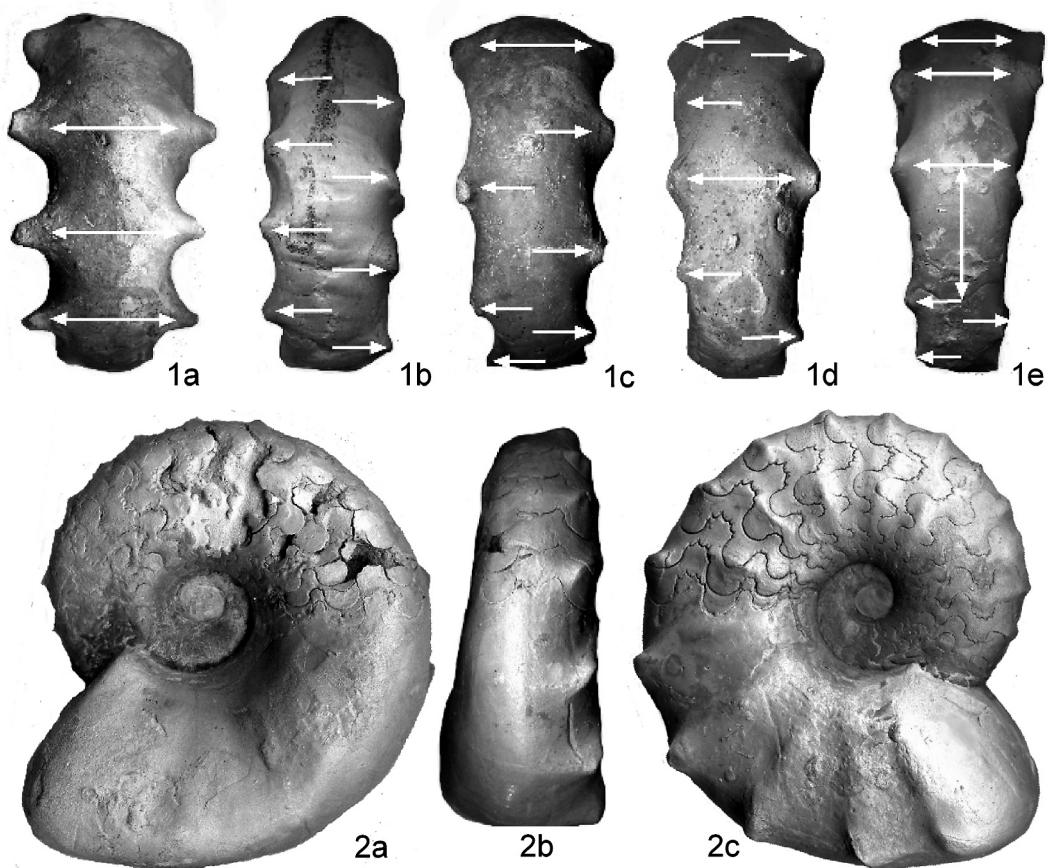
2.1 Allgemeine Bemerkungen zum Schalenbau

Ceratiten-Steinkerne als Ausgußformen dokumentieren auf ihrer Oberfläche Strukturen der Gehäuseinnenwand. Sie erlauben Einblicke in physiologische Vorgänge des Ceratiten-Organismus, die bei Schalenreinhaltung nicht zu beobachten wären. Zu ihrem Verständnis benötigt man jedoch Kenntnisse der einzelnen Prozesse beim Schalenbau. Das ist besonders wichtig für die richtige Deutung der Entstehung von der Norm abweichender Bildungen.

Die äußere Morphologie der Molluskenschale, also die genetisch vorgegebene skulpturale Merkmalskombination, wird an der Gehäusemündung durch das Epithel der Mantelfalte (Periostracum) vorgegeben. Es scheidet danach die formgebende, mineralisierte und nur geringmächtige äußere Prismenschicht (Ostracum) aus.

Die Stabilität erlangt die Schale erst durch die unterlagernde Perlmutterschicht (Hypostracum). In ihr sind Aragonit-Plättchen in Lamellen gestapelt und im Verbund mit proteinartigen Grundmassen (Conchagene) übereinander geschichtet. Bei erhöhtem organischen Anteil entspricht dieses Laminat der conellenbildenden Substanz (s. Abb.3). Trotz Glättung der Gehäuseinnenwand durch die Perlmutterschicht werden feinste zur Skulptur gehörende Strukturen übernommen. Während die Epithelien des Weichkörpers am Mundsaum die äußere Morphologie vorgeben, scheidet auch der zur Schalenbildung befähigte Mantel im hinteren Bereich der Wohnkammer noch eine innere Prismenschicht und die Septen aus.

Nach Auflösung der aragonitischen Schale sind auf einem Steinkern ausschließlich die morphologisch dominierten Strukturen der Perlmutterschicht und die physiologisch zu deutenden Bildungen der inneren Prismenschicht erhalten. **Die Ausformungen beider Lagen sind deshalb getrennt zu interpretieren.** Bestandteile der ohnehin schwach dimensionierten äußeren Prismenschicht sind nach dem Lösen der Schale auf Steinkernen nicht überlieferungsfähig.



Tafel I

2.2 Skulpturbildungen

2.2.1 Korrespondierende, alternierende und asymmetrische Skulpturbildungen

Tafel I; Abb. 1a: *C. spinosus „E“*, $D_E = 8,5$ cm, $D_{Phr} = 6,3$ cm, Inv. Nr. 94701. Skulptur gegenständig (korrespondierend), Rippen vom Lateralknoten bis zum spitzigen Marginaldorn tief löffelartig eingesattelt, darin z.T. bis 3 faltenförmige Sichelrippen-Bildungen. Lateralskulptur durchgängig Giebelrippen mit extern feiner Rippel-Skulptur.

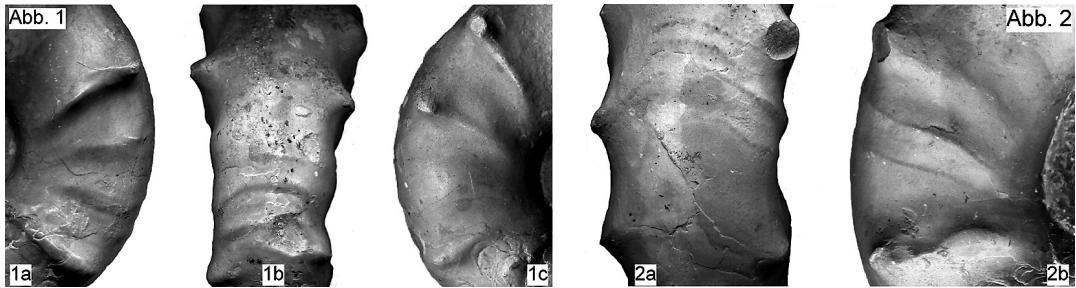
Tafel I; Abb. 1b: *C. spinosus „P“*, $D_E = 11,4$ cm, $D_{Phr} = 7,8$ cm, Inv. Nr. 99112. Lateral gleichmäßig alternierende Skulptur mit durchgehenden kompakten Giebelrippen und kräftiger auch extern alternierender Rippel-Bildung ähnlich einem Waschbrett.

Tafel I; Abb. 1c: *C. spinosus „P“*, $D_E = 9,5$ cm, $D_{Phr} = 7$ cm, Inv. Nr. 96138. Lateral unregelmäßig alter-

nierende Skulptur mit Giebelrippen und extern alternierender feiner Rippel-Skulptur.

Tafel I; Abb. 1d: *C. spinosus „E“*, $D_E = 9,9$ cm, $D_{Phr} = 7,2$ cm, Nr. 94236. Lateral unregelmäßig alternierende asymmetrische Skulptur mit schwachen Giebelrippen und „Skulpturaussetzern“. Extern unregelmäßig faltenähnliche bis wulstige Rippel-Skulptur.

Tafel I; Abb. 1e: *C. spinosus „E“*, $D_E = 6,5$ cm, $D_{Phr} = 8,5$ cm, Inv. Nr. 50004. Alternierende Skulptur auf dem Phragmokon. Am Übergang zur Wohnkammer beidseitig scheinbar skulpturloser Abschnitt mit wulstigen Lateral-Bildungen. Auf der Wohnkammer korrespondierende aber z.T. asymmetrische Giebelrippen, die marginal „ohrförmig“ aufspalten und als Marginal-Rinnen die Dornenspitzen verbinden. Über die Externseite verlaufen faltenähnliche Rippel-Bildungen.



2.2.2 Extreme Asymmetrie

Tafel I; Abb. 2: *C. spinosus* „E“, $D_E = 10,2$ cm, $D_{Phr} = 7,8$ cm, Inv. Nr. 50010. Das Belegstück dokumentiert die extremste Form einer asymmetrischen Gehäuseskulptur-Bildung.

Der Steinkern ist beidseitig sehr gut erhalten und nicht angelöst. Lediglich 3 Septen sind unvollständig verfüllt. Der völlig skulpturlosen Lateralseite 2a (Skulptur des ersten Ontogenie-Stadiums) steht die normal spinos berippte Lateralseite 2c (Skulptur des dritten Ontogenie-Stadiums) gegenüber. Die Externseite ist völlig glatt und sowohl die Stellung der Septen als auch Ausbildung der Sutur ist normal. Lediglich die marginalen Knötchenbildungen sind durchgängig ventral leicht über die Marginalkante verschoben.

2.2.3 „Scheinbarer“ Skulpturausfall

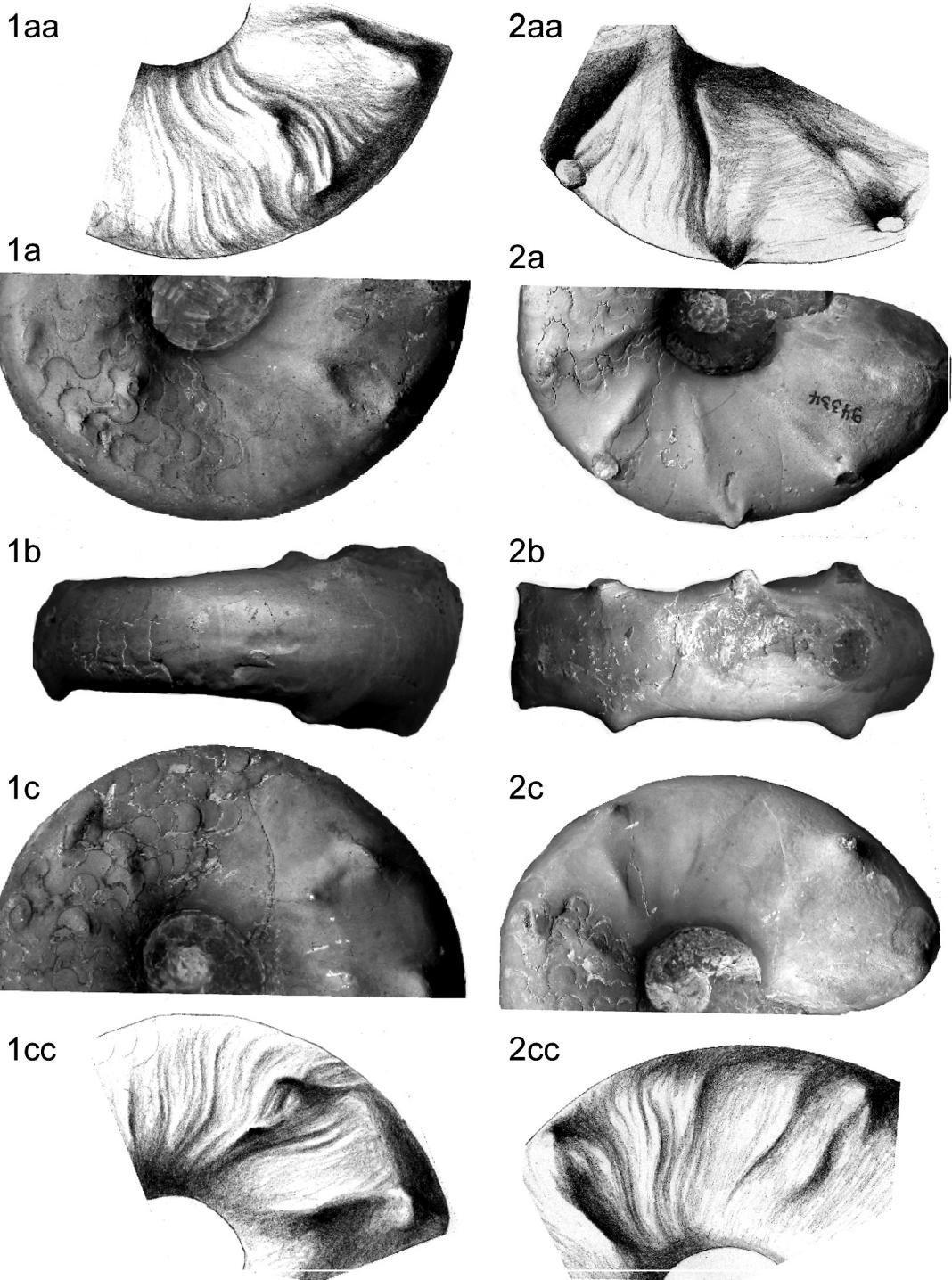
Ein wie auf Tafel I/1e bereits vorgestellter beidseitig „skulpturfreier“ Gehäuseabschnitt beschränkt sich i.d.R. auf den Übergang von der Jugendskulptur (zweites Ontogenie-Stadium) zur einfachrippigen Altersskulptur. Er ist an 6,2% der Individuen zu beobachten, allerdings besteht prozentual ein markanter Unterschied zwischen „E“-Typen mit einem Anteil von 8,3% und „P“-Typen mit lediglich 2,3%. Bei schrägem Lichteinfall werden auf den scheinbar unskulptierten Gehäuseabschnitten variable faltenförmige „Sichelrippen“ und löffelartig vertiefe „Giebelrippen“ sichtbar (T I/1aa und 1cc; 2aa und 2cc). Sie entsprechen den lateralen Skulpturelementen der flexuosen Ceratiten (vgl. Abb. 17 – 20). Die Zeichnungen fertigte Herr Sebastian Brandt (Erfurt).

Tafel II; Abb. 1: Bilateral symmetrisches Gehäuse mit beidseitig scheinbar skulpturlosem Gehäuseabschnitt

C. spinosus „E“, $D_E = 8,8$ cm, $D_{Phr} = 7,4$ cm, Inv. Nr. 95017. Der beidseitig scheinbar skulpturlose Abschnitt erstreckt sich über einen viertel Umlauf vom Phragmokon zur Wohnkammer. Auf der ausgezeichnet erhaltenen Steinkernoberfläche werden sowohl lateral als auch extern (Abb. 1a-c) feinste Sichelrippen-Skulpturbildungen (1aa und 1cc) sichtbar. Die Detailzeichnungen verdeutlichen diese an die Skulptur der immigrierten Morphen (Abb. 17 – 20) erinnernden Strukturen. Besonders auffällig ist die löffelförmige Vertiefung zwischen den Lateral-Knoten und den auf die Flanke gezogenen Marginal-Knoten. Sowohl neben als auch durch diese Absenkung ziehen faltenartige Sichelrippen von der Nabelkante bis über die Externseite. Median werden die Extern-Rippe bis zu einem Gehäusedurchmesser von 8 cm von einem feinen Fadenkiel gekreuzt.

Tafel II; Abb. 2: Scheinbarer Skulpturausfall bei alternierend asymmetrischer Skulptur

C. spinosus „E“, $D_E = 9,1$ cm, $D_{Phr} = 6,7$ cm, Inv. Nr. 94334. Auf der Abbildung nicht erkennbar, sind bereits auf dem Phragmokon lateral zwei Faltenwülste ohne Knoten ausgebildet, die ventral in externe Rippe übergehen. Auf der linken Seite (Abb. 2a) gehen die Marginalknoten in Giebelrippen über (2aa). Erst extern (Abb. 2b) wird die alternierende Asymmetrie mit dem scheinbaren Skulpturausfall der rechten Seite (Abb. 2c) sichtbar. Die Detailzeichnung 2cc zeigt, daß an Stelle der fehlenden Rippe eine Sequenz mit ursprünglichen z.T. ventralwärts aufspaltenden Sichelrippen (ähnlich Abb. 1aa/1cc) eingeschaltet ist. Gleichermaßen gilt für den Abschnitt zwischen den angedeuteten Giebelrippen der linken Lateralseite (Abb. 2aa). Eindrucksvoll die löffelförmig aufspaltende Giebelrippe der rechten Seite die ihre besondere Form dem fehlenden Lateralknoten verdankt.



Tafel II

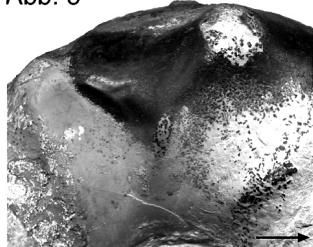
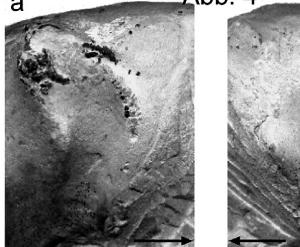
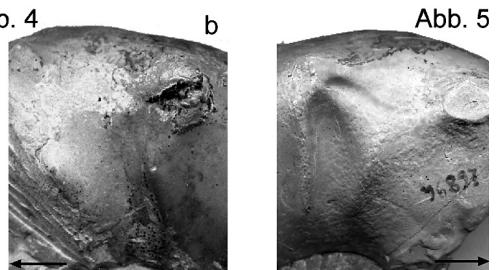
Abb. 3**Abb. 4****b****Abb. 5**

Abb. 1: Chaotisch alternierend asymmetrische Skulptur mit beidseitig scheinbar skulpturlosem Gehäuseabschnitt.

C. spinosus „E“, $D_E = 8,0$ cm, $D_{Phr} = 6,0$ cm, Inv. Nr. 50018. Wie in T II/1 erstreckt sich der beidseitig scheinbar skulpturlose Abschnitt wiederum vom Phragmokon zur Wohnkammer. Hier sind es allerdings morphologisch deutlich hervortretende Sichelrippen und Wülste, die von der linken Lateralseite (1a) marginal mit oder ohne Knoten über die Externseite ziehen. Alternierend und asymmetrisch dazu liegt auf der rechten Seite lediglich ein sich nach oben verbreiternder Gabelwulst. Er erinnert an gebündelte Sichelrippen-Strukturen flexuoser Ceratiten (Abb. 17). Auf der Wohnkammer ist die Giebelrippen-Skulptur ebenso wie die Externrippel-Bildung nur angedeutet. Dafür ist beidseitig eine die Rippenspitzen verbindende Marginalrinne ausgebildet.

Abb. 2: Asymmetrisch einseitig eingeschobene Sichelrippen-Skulptur

C. spinosus „P“, $D_E = 10,5$ cm, $D_{Phr} = 8,2$ cm, Inv. Nr. 93225. Der auf der linken Seite in einen schwachen Dorn auslaufenden Giebelrippe folgt eine mehrfache wulstige externe Rippelbildung (Abb. 2a), die auf der rechten Seite in zwei durchgehende erhabene Sichelrippen ohne Marginal- und Lateralknoten übergeht (Abb. 2b). Die eingeschobene Skulptur-Sequenz liegt zwischen zwei angedeuteten Giebelrippen.

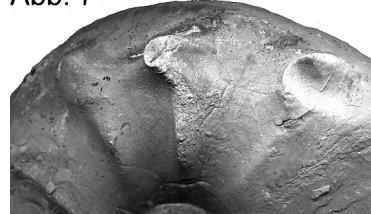
2.2.4 Conellen- und Giebelrippenbildung

Abb. 3: Conellenbildende Substanz als Rest der Originalschale

C. spinosus „E“, $D_E = 9,9$ cm, $D_{Phr} = 7,5$ cm, Inv. Nr. 94465. Im Wechsel mit Aragonit? laminierte Conchagene werden postmortal diagenetisch verändert als conellenbildende Substanz auf dem Steinkern sichtbar (REIN 1993b; REIN & KRAUSE 1994). Sie sind die einzigen erhalten gebliebenen stofflichen Reste der Originalschale. Die zwischen den marginalen Knoten bis 2 mm mächtige schwarzbraune Masse wird zur Mündung immer geringmächtiger und geht schließlich in einzelne dünne Flachconellen (REIN 1993b) über. Die glatte Oberfläche zeigt, daß in diesem Abschnitt das Gehäuse unskulptiert war. Der übergroße Conchagen-Bestandteil im mündungsnahen Schalenabschnitt ist ungewöhnlich.

Abb. 4: Conellen als Reste einstiger „Ohren-Füllung“

C. spinosus „E“, $D_E = 9,1$ cm, $D_{Phr} = 6,6$ cm, Inv. Nr. 94445. Die Abb. 4a und 4b präsentieren das gleiche Gehäuse im interimistischen Mündungsbereich (Pfeil zeigt jeweils in Richtung Mündung) mit asymmetrischer Skulptur- Bildung. Die rechte interimistische Gehäusemündung (Abb. 4a) zeigt die gleichzeitige Entstehung der „Ohrenbildung“ (= marginale Spaltung der Rippenspitze) mit einer „Giebelrippe“

Abb. 6**Abb. 7****Abb. 8**

(= Aufspaltung des lateralen Rippenkörpers von der Rippenspitze). An der linken interimistischen Gehäusemündung erfolgt zeitgleich auch eine „Ohrenbildung“ durch Aufspalten der Rippenspitze jedoch mit folgender asymmetrisch gebildeter Einfachrippe. Auf beiden Gehäuseseiten sind die „ohrenartigen“ Vertiefungen am Marginalknoten noch mit Conellen verfüllt.

Abb. 5: „Ohrenbildung“ und Giebelrippe ohne Conellen

C. spinosus „E“, D_E = 9,6 cm, D_{Phr} = 7,5 cm, Inv. Nr. 96897. Die marginale und laterale Skulptur-Bildung entspricht der Morphologie von Abb. 3 ohne conellenbildende Substanz.

Abb. 6: Einfache Giebelrippen-Bildung

C. spinosus „E“, D_E = 10,2 cm, D_{Phr} = 7,7 cm, Inv. Nr. 96262. Der Begriff „Giebelrippe“ wurde gewählt, weil sich die im Marginalknoten aufspaltende Rippe wie ein Hausgiebel darstellt. Die Tendenz zur marginalen Rippen-Spaltung setzt auf dem Belegstück beidseitig bereits auf dem Phragmokon ein und wird bis zur Mündung beibehalten. Die Bildung zweier durchgehender Rippenkörper, der Idealfall, erfolgt einseitig asymmetrisch. Die Externseite besitzt eine wechselnd starke Rippel-Skulptur. Auf zwei marginalen Knotenspitzen sitzen Conellen als Relikte der Originalschale und die letzten Rippenspitzen vor der Mündung sind durch eine schmale Marginal-Rinne miteinander verbunden.

Abb. 7: „Ohrenbildung“

C. spinosus „E“, D_E = 8,6 cm, D_{Phr} = 6,8 cm, Inv. Nr. 97011. Die Ausbildung von alternierend stehenden Giebelrippen setzt bereits am Phragmokon-Ende ein. Von den Marginalknoten der rechten Seite ziehen sich bis zur Gehäusemündung stetig verstärkende rinnenförmige Vertiefungen leicht ventral gerichtet bis auf die Externseite (= „Ohrenbildung“). Gleiche ohrenartige Strukturen erstrecken sich alternierend auf der linken Flanke leicht nach unten. Die Externseite der Wohnkammer besitzt eine feine Rippel-Skulptur.

Abb. 8: Marginal-Rinne

C. spinosus „E“, D_E = 9,3 cm, D_{Phr} = 7,9 cm, Inv. Nr. 94319. Durch schmale Aufspaltung der Rippenspitze kommt es bei 8,5% der Individuen zu einer der Ohrenbildung ähnlichen, die Skulpturen marginal verbindenden Rinne (REIN 1988). Auffällig ist der prozentuale Unterschied von 6,8% zu 11,6% der „E“ zu „P“-Morphen bei der Ausbildung dieses Merkmals.

Tafel III; Abb. 1: Paarig einfache Giebelrippen mit „Ohrenbildung“, externe Rippel-Skulptur und Fadenkiel

C. spinosus „E“, D_E = 8,7 cm, D_{Phr} = 7,6 cm, Inv. Nr. 96311. Der linken Gehäuseseite (1a) mit einfacher „Giebelrippe“ und „Ohrenbildung“ steht gegenüberst ndig die identische Ausbildung der rechten Seite (1c), hier noch mit Conellen in der ohrenf rmigen Vertiefung, gegenüber. Gleichzeitig mit der Giebelrippenbildung setzt extern eine von den marginalen Rippenspitzen ausgehende feine externe Rippel-Skulptur ein. Diese wird median von einem Fadenkiel (Abb.16) gekreuzt.

Tafel III; Abb. 2: Beidseitig symmetrisch zweifache wulstige Giebelrippen-Ausbildung kombiniert mit kr ftiger externer Rippel-Skulptur.

C. spinosus „E“, D_E = 9,9 cm, D_{Phr} = 7,5 cm, Inv. Nr. 96813. Auf der linken Seite (2a) ist eine zweifach miteinander verbundene wulstige Giebelrippen-Folge zu erkennen. Der mittlere Marginalknoten ist m ig verbreitert. Zeitgleich mit der Giebelrippen-Bildung setzt auf der Externseite eine durchgehend kr ftige Rippel-Skulptur ein (2b). Die korrespondierende rechte Seite (2c) besitzt gleichfalls eine zweifach wulstige Giebelrippen-Folge. Hier ist der mittlere Marginalknoten in typischer Weise verbreitert.

Tafel III; Abb. 3: Beidseitig scharfkantige Giebelrippen-Kombination mit kr ftiger ventral asymmetrischer Rippel-Skulptur und „skulpturfreiem“ Phragmokon – Abschnitt.

C. spinosus „E“, D_E = 9,5 cm, D_{Phr} = 7,2 cm, Inv. Nr. 95330. Linke Seite (3a) mit zweifach unvollst ndig miteinander verbundenen scharfkantigen Giebelrippen. Die Rippen der gegenst ndigen Giebelrippenfolge der rechten Lateralseite (3c) sind gleichfalls scharfkantig aber geschlossen miteinander verwachsen. Die isoliert stehende letzte Rippe ist wiederum gespalten und marginal asymmetrisch versetzt. Ungew hnlich asymmetrisch skulptiert erscheint die Externseite (3b). Sie ist nur rechts bis median mit kr ftigen Rippeln versehen, w hrend die linke H lfte unskulptiert bleibt.

2.2.5 Fastigate Bildungen

Merkmal: Variable Skulptierung der Externseite (Abb. 9 – Abb.13) als urspr ngliche Merkmalskombination (s. Abb. 17). Die Geh use zeigen mit der M ndung



1a



1b



1c



2a



2b



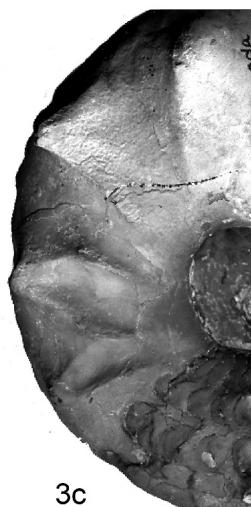
2c



3a

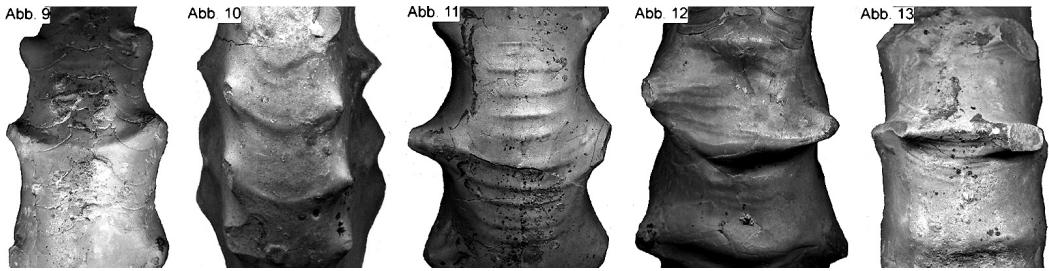


3b



3c

Tafel III



nach unten. Alle aufgeführten Morphen sind Belege genetisch verursachter Bildungen. Auf die Problematik traumatisch bedingter „Ringrippigkeit“ wird im dritten Teil der Arbeit ausführlich eingegangen.

Abb.9: Solitäre externe Rippelbildung

C. spinosus „E“, $D_E = 9,6$ cm, $D_{Phr} = 7,5$ cm, Inv. Nr. 96897. Symmetrisch kräftig von giebelrippigen Marginalknoten bogenförmig ausgehend median abgeschwächt ausgebildete Einfachrippel-Skulptur.

Abb.10: Marginalknoten verbindende Einfachrippel
C. spinosus „P“, $D_E = 6,8$ cm, $D_{Phr} = 4,7$ cm, Inv. Nr. 95292. Lateral faltenförmige Sichelrippen enden z.T. punktuell marginal in Giebelrippen-Spitzen. Externe Einfach-Rippel verbinden leicht bogenförmig die Marginaldornen. Diese Skulptierung ist typisch für juvenile Morphen.

Abb. 11: Externe Rippel-Sequenzen

C. spinosus „P“, $D_E = 13,2$ cm, $D_{Phr} = 9,8$ cm, Inv. Nr. 50021. Die kräftige externe Rippel-Skulptur ist in gleichbleibender Folge auf dem ganzen sichtbaren Umlauf ausgebildet. Die Rippel verbinden gleichermaßen die korrespondierend stehenden marginalen Rippenspitzen oder stehen isoliert zwischen den lateral unskulptierten Gehäuseflanken. Sowohl die schwach ausgebildeten Giebelrippen der Lateralskulptur als auch die Extern-Rippel lassen zum Wachstumsende eine deutliche Skulpturabschwächung zu erkennen.

Abb. 12: Kräftige fastigate „Ringrippen“ bei leicht alternierend stehender Lateralskulptur und externen Wülsten über skulpturfreien Gehäuseflanken

C. spinosus „E“, $D_E = 11,5$ cm, $D_{Phr} = 8,9$ cm, Inv. Nr. 50007. Alle Marginalknoten stehen sich über einen Umlauf leicht alternierend gegenüber. Sie werden extern jeweils median gegeneinander versetzt durch unterschiedlich starke Wülste miteinander verbunden. Auch zwischen den lateral unskulptierten Gehäuseflanken werden auf der Externseite unregelmäßig Rippel oder kräftige Wülste ausgebildet. Die durchgehenden

faltenartigen Sichelrippen auf den externen Skulpturbildungen belegen ihre genetisch bedingte Entstehung.

Abb. 13: „Fastigatus“-Skulptur

C. spinosus „E“, $D_E = 9,5$ cm, $D_{Phr} = 7,3$ cm, Inv. Nr. 50008. Die externe Skulptur verbindet jeweils in Rippenform die ventral hochgezogenen Marginalknoten der flachen lateralen Rippchen. Sie stehen durchgängig leicht alternierend gegenüber. Der hohe externe Verbindungssteg zwischen den paarigen Marginalknoten besteht durchgängig wiederum aus feinen faltenähnlichen Sichelrippen. Sie sind z.T. diesen auch bogenförmig vorgelagert und belegen damit eindeutig, daß es keine Narbenbildung gibt.

2.3 Suturbildungen

2.3.1 Der Einbau der Septen

Tafel IV; Abb. 1a: Ascendente Ausrichtung der Septen (ventral von der Mündung wegweisende Lage des Weichkörpers) im Gehäuse. Die Position des Weichkörpers wird während der Ontogenie beibehalten. Die Abweichung von der Senkrechten ist gering.

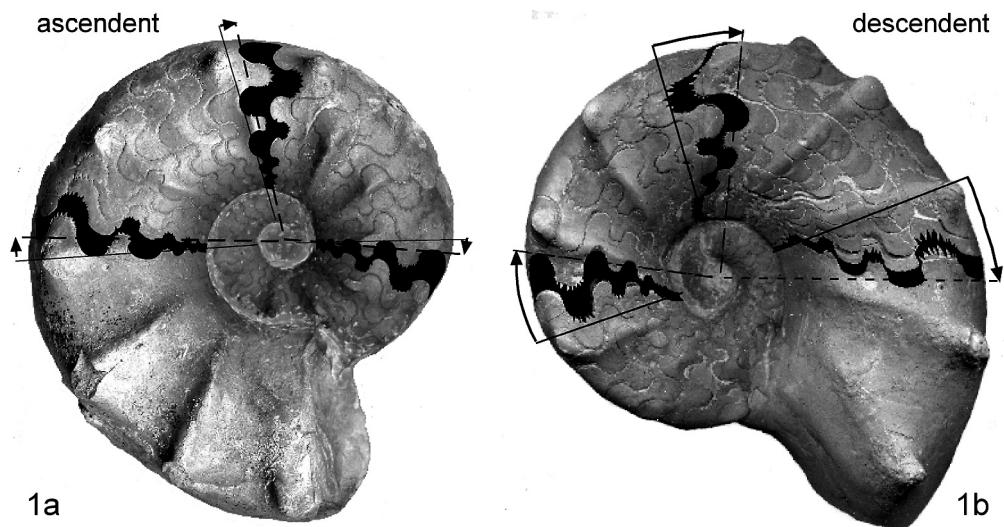
Modellbeispiel: *C. spinosus* „P“, $D_E = 11,3$ cm, $D_{Phr} = 9,7$ cm, Inv. Nr. 95148.

Tafel IV; Abb. 1b: Descendente Ausrichtung der Septen (ventral zur Mündung neigende Lage des Weichkörpers) im Gehäuse. Auch hier wird die Position des Weichkörpers während der Ontogenie nicht verändert. Die Abweichung von der Senkrechten kann jedoch extrem werden.

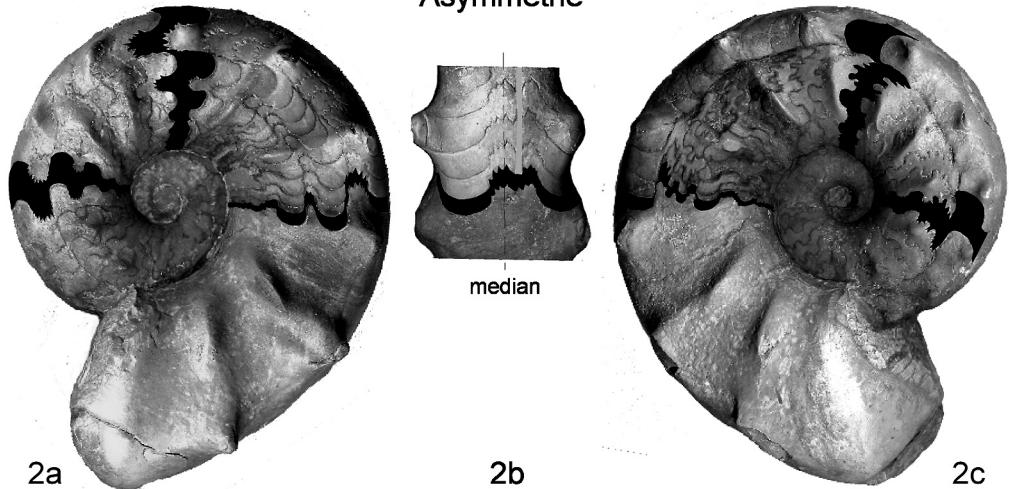
Modellbeispiel: *C. spinosus* „E“, $D_E = 11,6$ cm, $D_{Phr} = 10,3$ cm, Inv. Nr. 95378.

In 66% der Gehäuse stehen die Septen senkrecht zum Nabel, bei 26% der untersuchten Individuen sind die Septen descendant und lediglich bei 8% ascendent eingebaut.

Lage des Weichkörpers

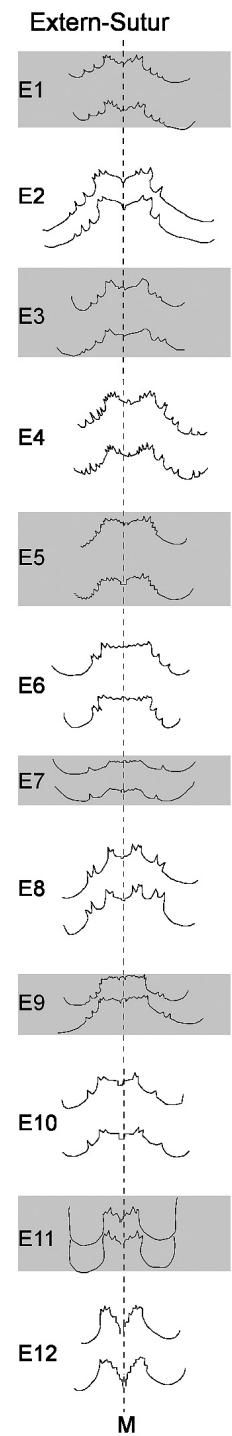
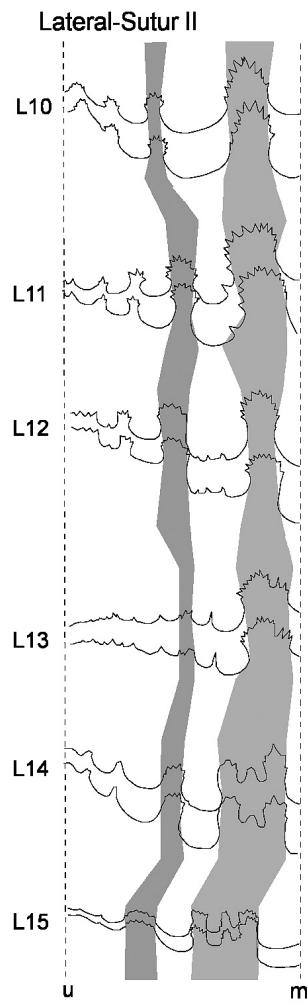
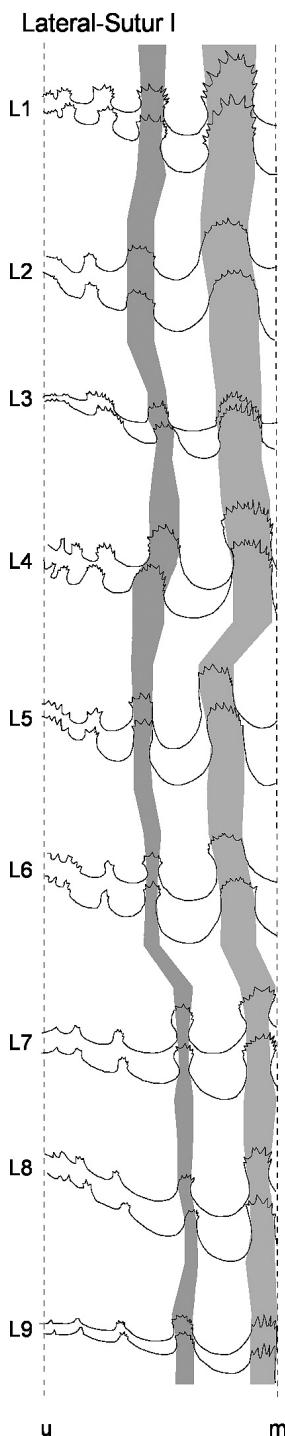


Asymmetrie



Wechsel der Weichkörperlage





2.3.2 Asymmetrische Lage des hinteren Weichkörpers

Tafel IV; Abb. 2: *C. spinosus „E“*, $D_E = 11,1$ cm, $D_{Phr} = 8,9$ cm, Inv. Nr. 99113.

Gehäusemorphologie und Skulptur mit korrespondierend gegenüber stehenden Rippen ist normal. Die Epithelen des Mundsaums bauten fehlerfrei.

Tafel IV; Abb. 2a: linke Seite mit normaler Sutur und Alterslobendrängung. Lediglich der Ventralsattel ist etwas hochgezogen.

Tafel IV; Abb. 2b: Extern entsteht durch den seitlich nach rechts von median verlagerten Siphon eine asymmetrische Sutur.

Tafel IV; Abb. 2c: Die rechte Flanke hinterlässt mit der asymmetrisch verlagerten und ungewöhnlichen Sutur einen chaotischen Eindruck. Die Anomalie vermittelt das Bild einer extrem einseitig veränderten Weichkörpermorphologie. Trotz dieser ungewöhnlichen Position des apikalen Mantelsackes war die Ontogenie des Individuums offensichtlich in keiner Weise beeinträchtigt.

Tafel IV; Abb. 3: Mehrfacher Wechsel der Weichkörperlage während der Ontogenie (*forma septadiformata*)

C. spinosus „E“, $D_E = 9,5$ cm, $D_{Phr} = 7,2$ cm, Inv. Nr. 96399. In seltenen Ausnahmefällen (0,003% der Population) kann es während der Ontogenie zu einem mehrfachen Wechsel der Weichkörperlage kommen. Beim Belegstück befand er sich bis Zeitpunkt a in normaler (senkrechter) Position. Danach erfolgte ein plötzlicher Wechsel [b-c] in eine descendente Lage ($<90^\circ$) die einen viertel Umlauf beibehalten wurde. Erst ab d kehrt der Weichkörper wieder in seine normale Position (90°) zurück. Das Individuum überlebte die verschiedenen Positionswechsel des Weichkörpers scheinbar problemlos.

Tafel IV; Abb. 4: Plötzlicher Wechsel von descendenter zu extrem ascenderter Weichkörperlage

C. spinosus „P“, $D_E = 12,9$ cm, $D_{Phr} = 9,9$ cm, Inv. Nr. 94201. Der dorsale Bereich vom apikalen Weichkörper des Individuums wurde aus seiner ursprünglich descendenter Lage ($<90^\circ$) unvermittelt in eine ascenderter Lage ($>90^\circ$) vorgezogen. Nach dem Einbau eines anomalen Septums erfolgte der Exitus.

2.3.3 Die Variation der Lobenlinie (Tafel V)

Zum besseren Vergleich wurden alle Belege lateral

mit der rechten Seite und gleicher Größenrelation dargestellt. „u“ steht für „umbilikal“, „m“ für „marginal“ und „M“ für „Median“.

Lateral-Sutur I: Variation der normalen Lateral-Sutur
Lateral-Sutur II: Variation durch ursprünglich ammonitisch geprägte Merkmale

Extern-Sutur: Variation der externen Sutur durch normale und ursprünglich ammonitisch geprägte Merkmale

3. Diskussion der Ergebnisse

3.1 Die Gehäuse-Morphologie der spinosen Ceratiten

WENGER (1957) charakterisiert die Skulptur der spinosen Ceratiten folgendermaßen:

„Die Rippen sind gerade, nach vorn geneigt oder leicht gebogen. Kennzeichnend sind kräftige Externknoten, die sich gelegentlich zu langen Dornen entwickeln können.“ Gemeint ist der einfachrippig skulptierte Abschnitt des Gehäuses, i. d. R. die Skulptur der Wohnkammer. Sie bezieht sich bei WENGER auf Individuen der gesamten *spinosus*-Zone.

Kräftige Externknoten oder lange Dornen kennzeichnen das neu erworbene Biozonen-Merkmal. Es ist im stratigraphischen Niveau der untersuchten *spinosus*-Population bereits dominant, scheint aber noch nicht stabilisiert. So kann sich beim gleichen Individuum die Rippen-Morphologie beträchtlich verändern. Auch die Anzahl der Wohnkammer-Skulpturen variiert von 2 bis 8 Rippen, wobei der mittlere Wert bei 4-5 liegen dürfte. Die Wohnkammer adulter Individuen ist ca. 180° lang und nur selten vollständig verfüllt. Auf die Skulpturabschwächung zur Mündung wurde bereits im Teil I verwiesen.

Die Externseite der germanischen Ceratiten wird in der Diagnose der Gattung *Ceratites* de Haan als glatt bezeichnet. Vom Verfasser (REIN 1987) konnte der erstmals von v. BÜLOW (1917) beobachtete millimeterbreite Fadenkiel als skulpturelle Bildung der Ceratiten-Schale nachgewiesen werden. Diese als ursprüngliches Merkmal gedeutete mediane Kielbildung wurde auch auf 5,4% („E“ = 5,7% und „P“ = 9,3%) der Ceratiten der *spinosus*-Population registriert. Da es sich hauptsächlich um Bildungen im Jugendstadium handelt, diese Gehäusebereiche jedoch bei adul-



Abb. 14



Abb. 15

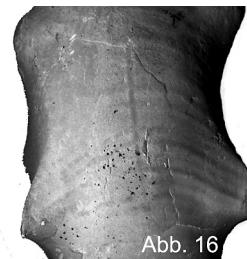


Abb. 16

ten Individuen kaum noch sichtbar sind, dürfte der Prozentsatz um ein Vielfaches höher liegen. Auffällig dabei ist der durchgängig unterschiedliche prozentuale Anteil der Dimorphen bis zur GK III ($D_E = 8-11$ cm), denn hier liegt er zwischen 11% der „E“ und 25% der „P“-Typen.

Der millimeterbreite Fadenkiel ist bei guter Erhaltung auf den meisten juvenilen Steinkernen zu erkennen (Abb. 14: *C. spinosus* „P“, $D_E = 7,7$ cm, $D_{Phr} = 5,5$ cm, Inv. Nr. 94060). Im Extremfall kann er eine Breite von 4 mm erreichen (Abb. 15: *C. spinosus* „E“, $D_E = 8,5$ cm, $D_{Phr} = 6,5$ cm, Inv. Nr. 96852). Bei einigen spinosen Morphen ist der Fadenkiel auch gemeinsam in den Abschnitten mit externen Rippelstrukturen (Abb. 16: *C. spinosus* „E“, $D_E = 8,7$ cm, $D_{Phr} = 7,6$ cm, Inv. Nr. 96311) ausgebildet.

Fazit: Der mediane Fadenkiel ist ein ursprüngliches Skulptur-Merkmal. Er erscheint auf „P“-Morphen dominanter als auf „E“-Morphen.

3.1.1 Symmetrie/Asymmetrie – das „Rechts-Links“-Phänomen

Der mediane Fadenkiel kann als Indiz für das Bestreben des Ceratiten-Organismus gedeutet werden, bilateral symmetrische Gehäuse zu bauen. Diese Zielstel-

lung wird jedoch lediglich von 57% der Population erreicht, wobei sich die „E“-Morphen mit 54% noch deutlicher von den mit 60% Anteil stabileren „P“-Morphen unterscheiden (T I/1a).

Schwer nachvollziehbar für die Vorstellung eines ausgewogenen Gehäusebaues sind die unterschiedlichen Intervalle bei der Skulpturanlage zwischen der rechten und linken Lateralseite. Allein 37% („E“ und „P“ mit gleichen Anteilen) der Gesamtpopulation bilden auf dem sichtbaren Gehäuseabschnitt unterschiedlichste alternierende oder asymmetrische Skulpturfolgen aus, wobei chaotisches Alternieren überwiegt (T I/1b-1d).

Bei der bilateral korrespondierenden Skulpturierung kommt es beim Gehäusewachstum an der Mündung zu beachtlichen Querschnittsveränderungen. Sie bewirken in Bezug auf das Archimedische Gesetz einen ständigen Wechsel der Auftriebskraft. Die fortlaufend wechselnde und z.T. extreme Asymmetrie der alternierenden Skulpturbildung hatte an der Mündung zusätzlich zur Folge, daß sich beim Gehäusewachstum der rhythmisch bzw. arhythmisch verändernde Gehäuse-Querschnitt als ständig unkontrollierbare Gewichtsverlagerung auf den Ceratiten-Körper auswirken mußte.



Abb. 17

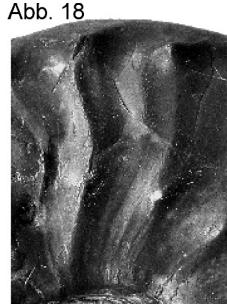


Abb. 18

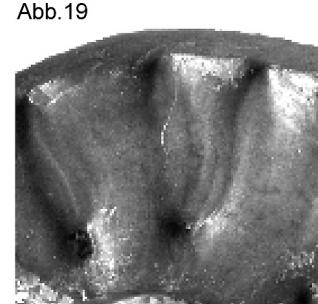


Abb. 19

Abb. 17-19: Wohnkammer-Skulptur der Ceratiten der unteren *flexuosus*-Zone (3-5 m über *Tetraclinella trigonella*) von Troistedt. Abb. 17: *C. flexuosus*, „E“, $D_E = 9,6$ cm, $D_{Phr} = 6,5$ cm, Inv. Nr. 93018, Abb. 18: *C. flexuosus*, „E“, $D_E = 7,2$ cm, $D_{Phr} = 4,9$ cm, Inv. Nr. 93584, Abb. 19: Juveniler *C. flexuosus*, „P“, $D_E = 4,2$ cm, $D_{Phr} = 3,0$ cm, Inv. Nr. 92044, Troistedt.

Die extremste Form einer asymmetrischen Gehäuseskulptur-Bildung dokumentiert der *Ceratites spinosus* auf Tafel I/2. Das Unikat ist beidseitig sehr gut erhalten. Lediglich 3 Septen sind unvollständig verfüllt. Der auf dem ersten Ontogeniestadium verbliebenen skulpturlosen Lateralseite 2a steht die normal skulptierte Seite 2c gegenüber. Lediglich die marginalen Knötchenbildungen sind durchgängig ventral leicht auf die glatte Externseite verschoben. Die Ausbildung der Sutur ist allseitig normal.

Eine schlüssige Erklärung für den Ablauf aller genetischen Steuerungsprozesse dieses „Rechts-Links“-Phänomens dürfte mit Beispielen aus der Rezentbiologie nicht zu finden sein. Sie geben vielmehr einen Hinweis darauf, daß die komplexe Biologie der Ceratiten mit Vergleichen rezenter Mollusken nur unter Vorbehalt zu erklären ist.

Darüber hinaus wird erneut verständlich, daß von einem Organismus, der wie *Nautilus* ständig ein empfindliches Schweb-Gleichgewicht auszutarieren gehabt hätte, die funktionelle Kompensation derartig komplexer hydrostatischer und biomechanischer Wechsel-Bedingungen, nicht zu realisieren war (REIN 2000). Somit werden mit dem „Rechts-Links“-Verhalten wiederum die zahlreichen Argumente bestätigt, die für eine vagil-benthische Lebensweise der Ceratiten sprechen.

Bei den restlichen 6% der Individuen mit anomaler Skulpturbildung fehlt z.T. auf einem Viertel Umlauf scheinbar jegliche Skulptur (TI/1e). Diese auffällige Konstellation ergibt sich beim Wechsel des dichotomen Jugendstadiums zur nodosen Skulpturierung. Auch hier ist ein deutlich unterschiedliches Verhalten der Dimorphen „E“ mit 8,3% zu „P“ mit 2,3% zu erkennen.

Fazit: Nur 57% der spinosen Ceratiten besitzen ein bilateral aufgebautes Gehäuse mit korrespondierenden Skulpturelementen. 43% der Individuen bauen Gehäuse mit alternierender bis chaotisch alternierender Skulptur. Ein derartiges „Rechts-Links“-Phänomen ist mit Beispielen aus der Rezentbiologie physiologisch nicht zu belegen. Die Möglichkeit einer Kompensation der beim Gehäusewachstum entstehenden hydrostatischen und biomechanischen Wechselbedingungen etwa zum Austarieren eines Schweb-Gleichgewichts ist unrealistisch. Das „Rechts-Links“-Verhalten ist mit

einer nektonischen Lebensweise unvereinbar.

3.1.2 Ursprüngliche Skulptur-Merkmale

Abhängig von der Oberflächenbeschaffenheit des Stein-Kerns können zumindest auf dem suturfreien Bereich der Wohnkammer sowohl lateral als auch extern feine faltenartige Sichelrippen-Bildungen auftreten. Derartige morphologische Strukturen sind von den in das Muschelkalkmeer immigrierten Ceratiten bekannt. Sie werden im folgenden wie u. a. auch der Fadenkiel und die Giebelrippen als ursprüngliche Merkmale gedeutet und beschrieben (T I; T II; T III; Abb. 1-16).

3.1.2.1 Skulptur-Merkmale der Immigranten

Der Phänotypus der immigrierten flexuosen Ceratiten wird durch variable zonenspezifische Skulpturmerkmale geprägt. Der Nachweis dieser ursprünglichen Skulpturelemente in weiteren Biozonen ermöglicht über den Zeitfaktor Rückschlüsse auf evolutionsbiologische Prozesse.

Merkmale:

Abb. 17: faltenförmige Sichelrippen lateral und extern, ohne Lateral- und Marginal-Knoten
Bündelung der faltenförmigen Sichelrippen die extern in Ringrippe übergehen, zur Mündung bilden dreifach gebündelte Sichelrippen eine Sichelrippen-Wulst. Bei der Bündelung entstehen flache Wulstripfen mit angedeuteten schwachen Lateralknoten. Fadenkiel nur auf dem Phragmokon. Alle Skulpturen reichen von der Nabelkante über die Externseite.

Abb. 18: faltenförmige Sichelrippen - meist ange deutet - die gebündelt in scharfkantige Sichelrippen mit und ohne spitzige Lateral- und Marginal-Knoten übergehen. Angedeutete Giebelrippung mit mäßiger Externskulptur und Fadenkiel. Die Skulpturen beginnen an der Nabelkante.

Abb. 19: faltenförmige Sichelrippen, die von den Lateral- zu den Marginal-Knoten gebündelt verlaufen, Giebelrippen sind in ihren Anfängen bereits deutlich ausgeprägt. Fadenkiel mit schwacher extern-Skulptur, Lateralknoten stehen tief im unteren Drittel der Flanke, die Wohnkammer-Skulptur dieses juvenilen Individuums entspricht der Phragmokon-Skulptur adulter Morphen

Fazit: Die Skulpturmerkmale der Immigranten sind bereits sehr variabel. Dazu gehören falten-

förmige Sichelrippen, Sichelrippen-Wülste ohne oder mit Lateral- und Marginalknoten sowie löffelartige Einsattelungen zwischen Lateral- und Marginal-Knoten. Die Externseite hat einen Fadenkiel und häufig eine unterschiedlich starke Rippelskulptur.

3.1.2.2 ursprüngliche Skulptur-Merkmale bei *Ceratites spinosus*

Der Zeitraum zwischen den in das Muschelkalkmeer immigrierten Morphen mit den zonentypischen ursprünglichen Skulpturmerkmalen (Abb. 16 a-c) und den Individuen der Isserodaer *spinosus*-Population ist groß. Dazwischen liegen in einer ca. 25 m mächtigen Tonplattenfolge vier weitere Ceratiten-Biozonen mit unterschiedlicher phänotypischer Merkmalsstruktur. Umso bemerkenswerter ist die Feststellung, daß mehr als 40% der adulten spinosen Morphen unterschiedlichste ursprüngliche skulpturelle Merkmalskombinationen aufweisen.

3.1.2.3 faltenförmige Sichelrippen bei *Ceratites spinosus*

Merkmal: lateral faltenförmige Sichelrippen einfach oder gebündelt

An beidseitig „skulpturfreien“ Gehäuseabschnitten wie in Tafel I/1e; T II/1; oder Abb.1 stehen faltenförmige Sichelrippen an Stelle spinoser Skulpturelemente oder als einseitiger Ersatz für scheinbar fehlende korrespondierende oder alternierende spinose Skulptur (T II/2 und Abb.2).

Merkmal: faltenförmige Sichelrippen mit Lateral- und Marginalknoten

Faltenförmige Sichelrippen können auf eine Flanke beschränkt sein, überqueren jedoch in der Regel die Externseite. Spinose Einzelrippen entwickeln sich darüber hinaus aus gebündelten faltenförmigen Sichelrippen. Sie entstehen i.d.R. durch Ausbreiten und Zusammenführen der feingliedrigen Skulpturelemente (T II/1; 2) zwischen Lateral- und Marginalknoten. Die Dimensionierung der Sichelrippen ist variabel und reicht von faltenförmig über scharfkantig (Abb. 2) bis wulstförmig (T II/2; Abb. 1). Ihr Ursprung ist an der Nabelkante und kann median auch einseitig enden.

Fazit: Variable laterale faltenförmige Sichelrippen können als ursprüngliche Skulptursequenz an Stelle fehlender spinoser Skulpturelemente ste-

hen oder in Giebelrippenkörpern integriert sein. Die Ausbildung dieser ursprünglichen Merkmale bestätigt die genetische Verwandtschaft mit den flexuosen Morphen.

3.1.2.4 Extern-Skulptur bei *Ceratites spinosus*

Eine unterschiedlich dimensionierte Skulpturierung der Externseite konnte bei 29,8% aller Individuen der Population nachgewiesen werden. In Ausnahmefällen bei adulten Individuen auch in Kombination mit dem medianen Fadenkiel (Abb. 16).

Merkmal: Faltenförmige Sichelrippen ohne Knotenbildung von einer Nabelkante über die Externseite zur anderen Nabelkante reichend (T I/1e; T II/1; Abb.1).

Merkmal: Faltenförmige Sichelrippen von Marginalknoten korrespondierend oder alternierend über die Externseite reichend (T I/1e; T II/2; Abb.2).

Merkmal: Wulstförmige Externskulptur ohne (T I/1b; T III/2b;3b Abb. 9/10/11) und mit integrierten faltenförmigen Sichelrippen (Abb.12) oder als extremste Form mit fastigaten Ringrippen über die Externseite (Abb. 13). Auch hier geht der Ursprung auf Bündelung faltenförmiger Sichelrippen zurück. Alle externen Skulpturbildungen sind kombiniert mit lateralen Sichelrippen, Giebelrippen und/oder „Ohrenbildung“ der Marginal-Knoten.

Fazit: Externe Skulpturelemente bedingen kausal eine gemeinsame Ausbildung mit lateralen faltenförmigen Sichelrippen oder/und Giebelrippen als ursprüngliche Merkmalskombination. Auch sie bezeugen die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den flexuosen Morphen.

3.1.2.5 Giebelrippen

Das giebelförmige Aufspalten der Marginalknoten ist ein ursprüngliches Merkmal der flexuosen Ceratiten (Abb. 18/19). Es wird auch von mehr als 35% der spinosen Morphen in variabler Form ausgebildet (T III; Abb. 6). Giebelrippen bedingen in der Regel externe Skulptur-Bildungen. Dabei kann der Marginalknoten häufig sehr breit gezogen werden (T III/1b/2b/3b).

Ihre auffälligste Form ist die serielle Ausbildung von Giebelrippen (T III). Sie kann sowohl korrespondierend, alternierend oder asymmetrisch belegt werden. Häufig entsteht vom Marginalknoten ausgehend neben der lateral abwärts und ventral aufwärts gerichteten Skulptierung noch eine dritte parallel zur Mar-

ginalkante. Die dabei entstandene gerundete Einsenkung hat entweder die „Ohrenbildung“ oder eine Marginal-Rinne zur Folge (Abb. 7/8).

Fazit: Giebelrippen sind ursprüngliche Bildungen gebündelt faltenförmiger Sichelrippen im Marginalknoten. Sie spalten löffelartig vertieft vom Lateralknoten auf, vereinen sich im Marginalknoten und gabeln erneut lateral, marginal und/oder ventral auseinander. Dieser ursprüngliche Bauplan ist sehr variabel angelegt und bereits von den Immigranten bekannt. Genetische Gemeinsamkeiten werden damit belegt.

3.1.2.6 Conellenbildende Substanz – „Ohrenbildungen“

An 23% der Steinkerne der Isserodaer *spinosus*-Population konnten Conellen oder flächig erhaltene conellenbildende Substanz als Reste der Originalschale nachgewiesen werden. Sie sind, was ihre Konservierung betrifft, eine Besonderheit der Thüringer Ceratiten (REIN 1993b; REIN & KRAUSE 1994). In der Regel handelt es sich um Reparaturbildungen der Epithelien des mittleren und hinteren Mantels (s. Teil III der Arbeit).

Der übergroße Conchagen-Bestandteil der Schale von Abb. 3 ist nicht normal. Die zwischen den marginalen Knoten bis 2 mm mächtige, schwarzbraune Masse wird zur Mündung (also spätere Bildung) immer geringmächtiger und geht schließlich in einzelne dünne „Flachconellen“ (REIN 1993b) über. Da die auf dem Steinkern aufliegende Substanz die Skulptur wieder gibt, muß sie eine Bildung des mündungsnahen Hypostracums unter das Ostracum sein. Die Reste der im Wechsel mit Aragonit? laminierten Conchagene werden postmortale diagenetisch verändert als Conellen überliefert wie in Abb. 4a und 4b dargestellt oder ganz aufgelöst (Abb. 5/7/8). Ohne vorherige Kenntnis dieser Vorgänge wäre die ursächliche Entstehung der rinnenförmigen Hohlformen ohne conellenbildende Substanz nicht zu rekonstruieren. Da Conellen-Reste auch in weiteren Belegstücken erhalten sind (s.a. T III/1c), könnte vermutet werden, daß „Ohrenbildungen“ durch Conchagen-Füllungen der Marginalknoten entstehen und nur „Nebenprodukte“ der spinosen Skulpturbildung sind. Inwieweit die Ausbildung der Marginal-Rinne (Abb. 8) ein Sonderfall der „Ohrenbildung“ ist, kann mit dem vorliegenden Material nicht eindeutig bestätigt werden.

Fazit: Conellenbildende Substanzen und Conellen ermöglichen als Reste der Originalschale die Rekonstruktion physiologischer Vorgänge. Die Entstehung der auf einem Steinkern gebildeten Strukturen ist nach dem Lösen der einstigen organischen Reste ohne vorherige Kenntnis der Conellen-Bildungen nicht oder nur schwer zu deuten. Die Conchagen-Lagen der „Ohrenbildungen“ sind Produkte des Mundsaum-nahen Hypostracums.

3.2. Zum Septenbau der spinosen Ceratiten

Der Sutur der Ceratiten wird allgemein, da man sie auf ihren taxonomischen Wert reduziert, keine Bedeutung beigemessen. Das ist nomenklatorisch verständlich.

Der Einbau des Septums durch die Epithelien des hinteren Mantels ist jedoch ein Spiegelbild der Ansatzfläche des einstigen Weichkörpers. Er vermittelt deshalb Rückschlüsse zur Ontogenie des Individuums und ermöglicht mit seiner variablen phänotypischen Suturausbildung Einblicke in genetische Strukturen der Population.

3.2.1 Die Positionierung des Weichkörpers in der Wohnkammer

WENGER (1957) verwies als erster auf gewisse wechselnde Tendenzen beim Einbau der Septen in das Gehäuse. So stellte er einen Wechsel von bevorzugter ascendenter Ausrichtung in frühen Ceratiten-Biozonen zu descendenter Ausrichtung der *spinosus*-Zone fest. Exakte Werte fehlen.

In 66% der untersuchten Steinkerne stehen die Septen senkrecht zum Nabel. Diese Stellung entspricht somit der normalen Position des Weichkörpers in diesem stratigraphischen Niveau.

Bei 26% der Individuen sind die Septen descendenter eingebaut (T IV/1b). Der Weichkörper kann dabei ventral bis auf eine Lage von 65° nach vorn gezogen werden. Für die Individuen der Isserodaer Population ist eine kausal phylogenetisch bedingte prokline Weichkörper-Verlagerung in der Wohnkammer anzunehmen.

Lediglich bei 8% der Individuen liegt der ventrale Weichkörper von der Gehäusemündung leicht zurückgezogen. Der Winkel dieser ascendent eingebauten Septen ist allgemein nur geringfügig größer als 90° (T IV/1a).

Die Analyse macht deutlich, daß sich die einmal vorgegebene Position während der Ontogenie nicht mehr ändert (TIII/1). Sie ist genetisch fixiert.

Lediglich nach pathologisch/traumatisch verursachten Ereignissen (T IV/3; 4) reagiert der Weichkörper kurzzeitig abrupt durch Verlagerung. Ein Positionswechsel von einer descendanten (oder normalen) in eine ascendenten Lage (T IV/4) endet in allen vorliegenden Fällen tödlich.

Einen plötzlichen Wechsel in eine descendanten Lage (T IV/3) kompensiert der Weichkörper nach gewisser Zeit und nimmt danach seine ursprüngliche Lage wieder ein. Dieser allein physiologisch determinierte mehrfache Positionswechsel des apikalen Weichkörpers bekam die Bezeichnung *forma septadeformata* (REIN 1990). ZEEH & HAGDORN (2002) lehnen eine biologisch verursachte Entstehung ab. Ohne eigenes Belegmaterial deuten sie derartige Bildungen taphonomisch mit Septenlösung an Gehäusen mit descendanter Septenstellung. Ihre Argumentation macht deutlich, daß die Dynamik, die sich in der mehrfach extremen Weichkörper-Verlagerung des Belegmaterials darstellt (REIN 1990; 1993a; 2000), nicht wahrgenommen wird. Die Kausalität eines Wechsels der Septenstellung kann aber verständlicherweise nur biologisch und nicht taphonomisch begründet werden. Weitere Details zu dieser Problematik sind einer in Vorbereitung befindlichen Publikation zu entnehmen.

Fazit: Der Einbau der Septen widerspiegelt die Lage des Weichkörpers in der Gehäuseröhre. Zwei Drittel der Individuen bauen senkrechte Septen, phylogenetisch scheint jedoch der Trend zu einer proklinen Weichkörperlage zu gehen. Die eingenommene Position wird während der Ontogenie beibehalten. Lediglich seltene physiologisch bedingte Einflüsse können kurzzeitige Änderungen bewirken.

3.2.2 Sutur-Merkmale der Immigranten

Etwa 25% der flexuosen Ceratiten haben sowohl ventral als auch lateral unterschiedlich stark gekerbte Sättel. Das besondere daran ist, daß dieses prozentuale Merkmalsgefüge bereits von den Immigranten mitgebracht wurde und nicht selektiv in Anpassung an den neuen Lebensraum entstand. Die Ausbildung einer ammonitischen Sutur ist somit ein rezessives Merkmal.

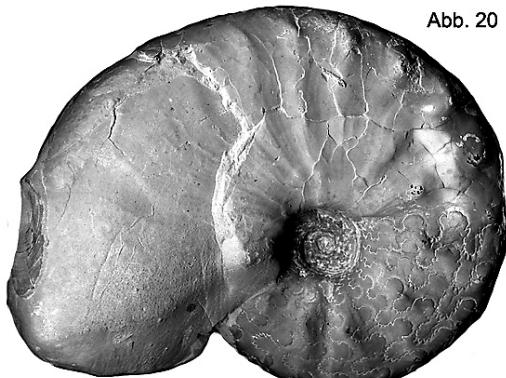


Abb. 20

Abb. 20: *C. flexuosus* „E“, DE = 8,4 cm, DPhr = 5 cm. Die Sutur des Belegstückes hat sowohl ventral als auch lateral gekerbte Sättel. Sehr schön sind auf der Wohnkammer alle Merkmale der Sichelrippenskulptur ausgebildet.

3.2.3 Sutur-Merkmale der spinosen Ceratiten

Tafel V vermittelt ein Bild vom vielfältigen Habitus der Sutur spinoser Ceratiten. Diese Verwachungsline des Septums und die kalkige Scheidewand selbst sind ein fossil überliefertes Spiegelbild der Morphologie des apikalen Weichkörpers.

Die aufgeführten „normalen“ Suturbildungen (L1-L9; E11-E12) verkörpern lediglich phänotypische Merkmale einzelner Individuen. Zwischen ihnen gibt es alle erdenklichen Übergangsformen als Beleg für Rekombinationsvorgänge in der Population.

Für genetische Interpretationen überaus interessant ist der mit >6% hohe Anteil von Individuen mit ursprünglichen ammonitischen Merkmalen (L10-L15; E1-E10). Auch kleinste Schlitze in Sätteln sind ontogenetisch fixiert. Am häufigsten vertreten ist die variable Kerbung des Ventral-Sattels (E1-E10).

Fazit: Die phänotypische Variation der Lobenlinie vermittelt eine Vorstellung von der genetischen Vielfalt in der Population. Die Sutur offenbart mit ihren rezessiven Merkmalen direkt verwandtschaftliche Beziehungen bis zu den flexuosen Morphen.

3.2.4 Schlußfolgerungen

Die enorme Variationsbreite der Skulptur- und Sutur-Merkmale der Ceratiten der „Isserodaer spinosus Population“ ermöglicht Rückschlüsse auf die Größe ihres Genpools. Beim Vergleich ursprünglicher Merkmale mit denen der Immigranten werden die verwandtschaftlichen Beziehungen offengelegt.

Einzelne spinose Individuen mit ursprünglichen Merkmalen verschiedener Immigranten-Morphen sind ein Beleg dafür, daß die flexuosen Ceratiten gemeinsam reproduktionsfähig und damit Glieder einer Art waren. Mit dem Faktor Zeit wird auf diese Weise bis zur Biozonen-Ebene des *Ceratites spinosus* die phylogenetische Entwicklung einer Biospezies bestätigt.

Die künftige Auswertung der Vergleiche mit weiteren Biozonen wäre ein interessantes Arbeitsthema für Paläogenetiker.

Dank

Bei Herrn Sebastian Brandt (Erfurt) möchte ich mich für Präparation, Diskussion und Anfertigung der Detailzeichnungen (s. T II) ebenso herzlich bedanken wie bei den Biologen Mathias Hartmann und Ulrich Scheidt vom Naturkundemuseum Erfurt für fachliche Diskussionen und wertvolle Hinweise. Herrn Klaus Ebel (Markdorf) danke ich für die Summary und Herrn Mathias Hartmann zusätzlich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- REIN, S. (1987): Der mediane Fadenkiel der Ceratiten. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **6**: 71-74, 2 Abb..
- REIN, S. (1988): Rinnen-, Rillen- und Furchenbildungen auf Ceratitensteinernen. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **7**: 66-79, 5 Taf..
- REIN, S. (1990): Über Ceratiten (Cephalopoda, Ammonoidea) mit „fehlenden“ Septen. - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **5**, 22-25, 5 Abb..
- REIN, S. (1993a): Zur Biologie und Lebensweise der germanischen Ceratiten. - in: Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991, S. 279-284, 7 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- REIN, S. (1993b): Conellenbildungen auf Ceratitensteinernen. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **12**: 44-55, 9 Abb..
- REIN, S. & T. KRAUSE (1994): Aufbau und Diagenese der Conellen der Muschelkalkceratiten. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **13**: 79-90, 5 Taf., 4 Abb..
- REIN, S. (2000): Zur Lebensweise von Ceratites und Germanonautius im Muschelkalkmeer. - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **15**: 25-40, 16 Abb..
- WENGER, R. (1957) : Die germanischen Ceratiten. - Palaeontographica, A, **108**, 57-129, Taf. 8-20, 44 Abb..
- ZEEH, S. & H. HAGDORN (2002): Aspekte der Taphonomie von Muschelkalk-Cephalopoden., Teil 2: Diagenese (Zementation und Kompaktion). - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **233**; 3, 351-376, 8 Abb..

Anschrift des Verfassers

Dipl. Lehrer Siegfried Rein
Hubertusstr. 69
99094 Erfurt-Rhoda
eMail: SRein@t-online.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt \(in Folge VERNATE\)](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Rein Siegfried

Artikel/Article: [Zur Biologie der Ceratiten der spinosus -Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse, Teil II: Variationsbreite der Skulptur- und Suturbildungen 33-50](#)