

Morphologische und taxonomische Analyse der liassischen berippten Ichthyolarien (Foraminifera)*

Morphological and taxonomical analysis of Liassic ribbed Ichthyolarians (Foraminifera)

von

Johann HOHENEGGER, Wien*

HOHENEGGER, J., 1980: Morphologische und taxonomische Analyse der liassischen berippten Ichthyolarien (Foraminifera). – Beitr. Paläont. Österr., 7: 17–117, Wien

Inhaltsverzeichnis

| | |
|---|-----|
| Zusammenfassung | 17 |
| Summary | 18 |
| Einleitung | 18 |
| Fundpunkte und Stratigraphie | 21 |
| Methodik | 22 |
| Morphologie | 23 |
| Wandstruktur, Kammeröffnung und Mündung | 24 |
| Kammerbau und Wachstum | 25 |
| Skulptur | 44 |
| Taxonomie | 64 |
| Klassifikation | 69 |
| Systematik | 89 |
| Evolution | 101 |
| Dank | 102 |
| Literatur | 102 |

Zusammenfassung: In dieser Arbeit wird der Versuch unternommen, mit automatischen Klassifikationsmethoden eine möglichst natürliche Gruppierung von Organismen zu erreichen. Das Problem einer natürlichen und objektiven Gruppierung stellt sich besonders beim Erfassen einer Art. Das genetische Material mit seinen Auswirkungen auf den Organismus bildet die Basis des biologischen Artbegriffes. Darum wurde ein Weg gesucht, einen indirekten Zugang zu den Erbanlagen zu erlangen, die die Morphologie eines Individuums bestimmen. Eine quantitative Annäherung an den genetischen Komplex, der die Ausbildung eines oder mehrerer Merkmale bewirkt, läßt sich dadurch erreichen, daß man versucht, den Merkmalskomplex vollkommen zu erklären. Im vorliegenden Fall wurde dies bei Gehäusen von Foraminiferen versucht, deren Morphologie sich in ihrer Gesamtheit geometrisch vollständig definieren läßt. Anschließend müssen mathematische Funktionen ermittelt werden, die ihrerseits die geometrische Konstruktion auf wenige grundlegende Parameter zurückführen. Meist können diese Funktionen mit Wachstumsprozessen parallelisiert werden. Da diese Funktionen mit ihren Parametern die vollständige geometrische Rekonstruktion der Gehäuse ermöglichen, dürfen diese Parameter in ihrer Gesamtheit mit jenen Erbanlagen gleichgesetzt werden, die die Konstruktion der Gehäuse in einem natürlichen Wachstumsprozeß bewirken. Damit ist die Möglichkeit gegeben, anhand der Parameter objektive Klassifikationen durchzuführen.

Es wurde ein neues Gruppierungsverfahren entwickelt, das auf die Häufigkeitsverteilung der einzelnen Merkmale (in diesem Fall die Parameter der Funktionen) eingeht und gleichzeitig die interne Gewichtung durch Korrelationen verhindert. Am Beispiel von Gehäusen liassischer Foraminiferen (Gattung *Ichthyolaria*) wurden die beiden Methoden angewendet. Das Ergebnis brachte, neben einer paläobiologischen Interpretationsmöglichkeit, eine radikale Reduktion der bisher beschriebenen Arten.

* Dr. Johann Hohenegger, Institut für Paläontologie der Universität Wien, A-1010 Wien, Universitätsstraße 7/II.

★ Der Druck dieser Arbeit wurde aus Mitteln des „Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung“ Projekt D 713 finanziert.

Es konnten von 9 Arten nur 3 Gruppen erhalten bleiben: *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN), *I. terquemi* (d'ORBIGNY) und *I. squamosa* (TERQUEM & BERTHELIN).

S u m m a r y : This research paper attempts to achieve a grouping of organisms according to automatic methods of classification that simulates natural grouping. The problem of a natural and objective grouping presents itself particularly with the classification of species. The effect of the genes on the organism forms the basis of the biological species concept, and an indirect access to the hereditary factors determining the morphology of an individual had to be sought. A quantitative approximation to the genetic complex accounting for the development of one or various characters is achieved through approximating and explaining the morphological complex. In our investigation this method is being applied to the tests of Foraminifera, whose morphology can be defined geometrically. Mathematical functions will reduce the geometrical construction to a few basis parameters. For the most part these functions can be paralleled with growth processes. As these functions and their parameters make the complete reconstruction of the tests possible, the parameters may be completely identified with those hereditary factors determining the features of the test in natural growth. Thus objective classification is rendered possible on the strength of parameters.

A new method of classification was discovered which takes the frequency distribution of the various characters (in this case the parameter of functions) into consideration and prevents internal weighting on account of correlations. Both methods were employed with shells of Liassic foraminifera (genus *Ichthyolaria*). Our investigation resulted in a paleobiological interpretation and a radical reduction of species hitherto described. Only three groups were to be retained: *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN), *I. terquemi* (d'ORBIGNY) and *I. squamosa* (TERQUEM & BERTHELIN).

EINLEITUNG

In der Paläontologie geht der Trend, abgesehen von der Biostratigraphie, in Richtung einer biologischen Deutung der vorzeitlichen Organismen, wobei besonders der paläoökologische Aspekt in den Vordergrund gestellt wird (vgl. SEILACHER & WESTPHAL 1978). Dabei wird jedoch auf Probleme der Systematik weniger Rücksicht genommen. Aber gerade die Art als größte biologisch faßbare und kleinste systematische Einheit sollte die Basis für paläobiologische Analysen sein (vgl. dazu MAYR 1975, S. 17 ff). Außerdem ist sie die kleinste postulierte Einheit, mit der in der Biostratigraphie gearbeitet wird. Darum ist das Erfassen der Art bzw. der Artbegriff in der Paläontologie von grundlegender Bedeutung (vgl. SYLVESTER-BRADLEY 1956). Da jedoch der biologische Artbegriff, der auf sich fruchtbar kreuzenden Fortpflanzungsgemeinschaften beruht (vgl. MAYR 1975), in der Paläontologie nicht anwendbar ist, kann nur auf das Konzept der Morphospezies (vgl. GEORGE 1956) zurückgegriffen werden. Dabei faßt man Individuen auf Grund ihrer morphologischen Ähnlichkeit zusammen und bezeichnet sie als Arten. Neben der Schwierigkeit, daß damit nur phänotypisch gleiche oder ähnliche Individuen zusammengefaßt werden, manche Arten sich aber in verschiedenen Phäna manifestieren, bleibt es stets dem Bearbeiter überlassen, Gruppen nach seinem Gutdünken zu definieren und Artgrenzen zu ziehen. Da jedoch die von den Objekten gelieferte Information vom jeweiligen Informationsempfänger (in unserem Fall dem Taxonomen) unterschiedlich aufgenommen und verarbeitet wird, sind, da die Verarbeitung nicht kontrolliert werden kann, der Subjektivität Tür und Tor geöffnet. Dadurch läßt sich auch der Analyseweg nicht nachvollziehen.

Eine grundlegende Verbesserung brachte die Verlagerung des Bearbeitungsprozesses in den maschinellen Bereich. Mathematische Klassifikationen, die in der Biologie unter verschiedenen Namen laufen (Numerische Taxonomie, Mathematische Taxonomie, Multivariate Morphometrie etc.), sind durch einen festgelegten Analyseweg gekennzeichnet, der die Reproduzierbarkeit von Deduktionen erleichtert. Damit wurde eine Basis geschaffen, auf der weiter aufgebaut werden kann. Das grundlegende Problem bleibt jedoch bestehen, und zwar die Frage, in welchem Grad die Individuen einander ähnlich sind. Wenn auch dieser Vorgang zu quantifizieren wäre, könnte ein weiterer Schritt in Richtung einer objektiven Festlegung von Arten durchgeführt werden. Versuche zur Quantifizierung wurden bereits im vorigen Jahrhundert unternommen, nur bleibt bis heute der Nachteil bestehen, daß

subjektiv Merkmale ausgewählt werden, mit denen dann eine objektive Artentrennung erreicht werden soll.

Die einfachsten Methoden der objektiven Trennung sind Häufigkeits- (1 Merkmal) und Streudiagramme (2 Merkmale). Auch bei mehreren Variablen unter Anwendung multivariater Verfahren bleibt noch immer eine subjektive Auswahl der Merkmale erhalten, womit eine Gewichtung derselben verbunden ist. Dieser Vorgang entspräche zwar den Forderungen der Taxonomen, die den phylogenetischen Aspekt in den Vordergrund stellen, nach einer Gewichtung der Merkmale, doch unterliegen diese, sind sie einmal in eine mathematische Gruppierung eingegangen, einer gleichen Gewichtung, was wiederum der Rangordnung bzw. Bedeutung der Merkmale widerspricht (über das Problem der Merkmals-hierarchie vgl. RIEDL 1975). Somit ist auch dieses Vorgehen nicht befriedigend. Einerseits wird von dem phyletisch orientierten Taxonomen die Gleichwertigkeit der Merkmale im Analysengang angeprangert, andererseits können auch die phänetischen Taxonomen nicht voll zufrieden sein, da, wie schon oben erwähnt, durch die ungleichwertige Auswahl der Merkmale eine willkürliche Gewichtung herbeigeführt wird (vgl. zum Gewichtungsproblem JARDINE & SIBSON 1971, SNEATH & SOKAL 1973).

In der folgenden Arbeit soll ein Ansatz zur Lösung dieses Problems erfolgen. Es wird an einem einfachen Beispiel versucht, die Morphologie quantitativ dermaßen zu erfassen, daß eine möglichst vollständige Reproduktion des Gehäuses anhand der quantitativen Daten erfolgen kann. Ist nun eine vollständige Reproduzierbarkeit gewährleistet, läßt sich auch die Ähnlichkeit zwischen den Gehäusen mathematisch in ihrer Gesamtheit erfassen. Außerdem können anhand der quantitativen Daten exakt die Faktoren bestimmt werden, welche die individuelle Morphologie der Gehäuse bewirken. Somit ist auch der Weg in Richtung Konstruktionsmorphologie (vgl. SEILACHER 1970) geöffnet. Die folgende Arbeit gliedert sich nun in einen morphologischen Teil, der die quantitative Erfassung der gesamten Gehäusmorphologie beschreibt und eine konstruktionsmorphologische Interpretation beinhaltet, und in einen taxonomischen Teil, in dem der Versuch unternommen wird, mathematische Ähnlichkeitsanalysen und Gruppierungen durchzuführen, um sie mit der „konventionellen“ Klassifikation vergleichen zu können.

Der Modellversuch wurde an einer Gruppe von Organismen durchgeführt, die sich durch ihre einfache Morphologie auszeichnen. Die berippten Ichthyolarien des Lias sind durch zahlreiche Arbeiten gut belegt, sie treten in Sedimentgesteinen des jurassischen Epikontinentalmeeres häufig auf. Da sich die Definition der Arten bei dieser Gruppe fast nur auf die Berippung stützt, diese jedoch sehr variabel ist, wechselten die Umfänge der einzelnen Arten von Bearbeiter zu Bearbeiter. Deutlich können, im taxonomischen Sinn, „Splitterer“ von „Sammlern“ getrennt werden.

Somit ist diese Formengruppe geradezu prädestiniert, die tatsächlichen Zusammenhänge und Ähnlichkeiten der Einzelindividuen zu demonstrieren. Außerdem unterlagen die Vertreter dieser Gruppe im Laufe des Lias einem evolutiven Wandel und sind daher für eine Stratifizierung der Sedimentgesteine gut geeignet. Im Gegensatz zu Foraminiferen aus diesen Bereichen, die durch ihr stratigraphisch beschränktes Auftreten als gute Leitfossilien angesehen werden, wobei als Evolutionsmodell möglicherweise der „Punktualismus“ (vgl. GOULD & ELDREDGE 1977) zu vertreten wäre, dürfte für die vorliegenden Formen als Evolutionsmodell der „Gradualismus“ (GOULD & ELDREDGE 1977) zutreffen. Somit könnte auch hier die objektive Ähnlichkeitsanalyse und Gruppierung Klärung in die Frage der Artabgrenzung bei einer graduellen zeitlichen Änderung bringen.

Berippte Ichthyolarien wurden aus dem Lias erstmals von d'ORBIGNY (1849) mit einer kurzen Diagnose ihrer Gehäuseform erwähnt, jedoch nicht abgebildet. Es handelt sich dabei um die Arten *Frondicularia terquemi* und *Frondicularia bicostata*. TERQUEM (1858) lieferte zu diesen Arten die ersten Abbildungen und erweiterte die Beschreibung des Materials von d'ORBIGNY. Außerdem führte er als neue Art *Frondicularia pulchra* ein. Doch schon 1854 hatte BORNEMANN ähnliche Formen beschrieben und abgebildet (*Frondicularia sulcata*, *F. dubia*). Eine Bereicherung der Artenzahl führte BURBACH 1886 herbei, der zu den bislang bekannten Formen drei weitere hinzufügte, von denen die Art *Frondicularia baueri* auch heute noch in verschiedenen Arbeiten und Artenlisten aufscheint. Erste für Vergleichszwecke brauchbare Abbildungen lieferte ISSLER 1908, der mit Durchlichtauf-

nahmen einen Großteil der Gruppe vorstellte.

Von den modernen mikropaläontologischen Arbeiten, die sich mit liassischem Material auseinandersetzen und in denen berippte Ichthyolarien angeführt werden, ist an erster Stelle die Revision des Originalmaterials zur Arbeit d'ORBIGNYs von MACFADYEN (1936) zu erwähnen. Im selben Jahr hat FRANKE ein umfangreiches Bestimmungswerk liassischer Foraminiferen herausgebracht, in denen er folgende Arten aufrecht erhält: *Frondicularia terquemi*, *F. bicostata*, *F. baueri*, *F. pulchra*, *F. sulcata*, *F. dubia*. Diese Arbeit ist aus dem Grund wesentlich, weil von den folgenden Bearbeitern, die auf einer Trennung der Arten beharren, sich die meisten auf die von FRANKE vorgeschlagene Gliederung beziehen.

Doch schon 1941 wurde von MACFADYEN ein anderer Weg eingeschlagen. Erstmals versuchte er, die Fundangaben TERQUEMs in die moderne Lias-Stratigraphie einzugliedern. Außerdem erkannte er die große Variationsbreite dieser Foraminiferen in der Berippung und faßte alle Formen in 2 Arten zusammen. Bei der Benennung der einen Gruppe gibt er wegen der Seitenpriorität *Frondicularia terquemi* vor *F. bicostata* den Vorzug, behält die letztgenannte Form jedoch als Varietät bei. Die von BARTENSTEIN & BRAND 1937 neu aufgestellte Art *F. mesoliassica*, eine sehr markante, kleinwüchsige Form, stellt er als Varietät zu *F. sulcata*. In seiner Fassung beinhaltet diese Art alle Formen mit zahlreichen und gleichmäßigen Rippen. Weiters erkannte MACFADYEN die verwandtschaftlichen Beziehungen und postulierte eine Entwicklungslinie von *F. sulcata* über *F. terquemi bicostata* zu *F. terquemi terquemi*, wobei er darauf hinweist, daß bereits BERTHELIN 1879 die Verwandtschaft erkannt hatte. Aufbauend auf die Arbeit MACFADYENs und auf eigene Arbeiten ging BARNARD 1957 einen Schritt weiter. Er hob die Evolutionstendenzen der Gruppe hervor und unterstrich die stratigraphische Verwertbarkeit. Um nicht mit der Artfassung in Schwierigkeit zu kommen, beschloß er, keine Namen zu geben, sondern nur Formen bzw. Formenkreise anzuführen. Nach BARNARD treten im unteren Lias (Hettangien-Unteres Sinemurien) große Formen mit zahlreichen (8–12) Längsrippen auf, die im Oberen Sinemurien durch Individuen mit 6–8 Rippen ersetzt werden. Dann erfolgt eine Degeneration der randlichen Rippen, die langsam auf die inneren Costae übergreift. Ihre Zahl wird dabei von 4 auf 2 reduziert (*F. bicostata*). Am Ende der Evolutionsreihe (Pliensbachien) können Formen auftreten, die ein glattes Gehäuse ohne Rippen aufweisen (*F. terquemi*). In einer späteren Arbeit bezeichnet BARNARD (1963) den gesamten Komplex als „*Frondicularia sulcata* BORNEMANN species group“.

Im selben Jahr wie BARNARD veröffentlichte NØRVANG (1957) eine umfangreiche Arbeit über Foraminiferen Dänemarks. Anhand der Wandstrukturen stellt er die Arten zur paläozoischen Gattung *Spandolina* in der Meinung, die Gehäuse hätten keine Poren und besäßen eine runde Mündung (vgl. BROTZEN 1963). Daß diese Merkmalskomplexe nicht richtig charakterisiert sind, bewiesen Untersuchungen von NORLING (1966), der feststellte, daß Poren und strahlige Mündung vorhanden sind, so daß diese umstrittene Zuordnung nicht gerechtfertigt ist. In den Evolutionstendenzen stimmen jedoch die dänischen Formen mit den englischen überein. Auch bei ihnen ist die Tendenz zu Verringerung der Rippenzahl bzw. ein Dominieren der mittleren Rippen und Rippenabbau festzustellen. Im Gegensatz zu BARNARD stellte NØRVANG alle Formen zu einer Art, hält jedoch – mit Ausnahme von *F. pulchra* an den von FRANKE aufgezeigten Arten fest, wobei er sie als Unterarten von *Spandolina bicostata* definiert. Bei einer Revision des BORNEMANNschen Materials verwendet auch RABITZ (1963) diese Einteilung, führt jedoch als zusätzliches Element *F. bicostata pulchra* wieder ein.

Aufbauend auf den Arbeiten von GERKE (1957) und SELIER DE CIVRIEUX & DESSAUVAGIE (1965) emendierte NORLING 1966 die Gattung *Ichthyolaria* WEDEKIND 1937, deren hauptsächliche Vertreter die hier vorgeführten berippten „Frondicularien“ sind. Hauptmerkmale zur Unterscheidung von *Frondicularia* sind das Fehlen einer sekundären Lamellation (non-lamellar bei NORLING 1968, atelo-monolamellar bei GRØNLUND & HANSEN 1976) im Gegensatz zu den lamellaten Frondicularien (ortho-monolamellar bei GRØNLUND & HANSEN). Auch phylogenetisch dürften die beiden Gattungen verschiedenen Ursprungs sein (GRIGELIS 1977). Während *Ichthyolaria* möglicherweise von uniserialen Vorfahren abstammt (vgl. SELIER de CIVRIEUX 1969), dürfte *Frondi-*

cularia von aufgerollten Formen herzuleiten sein. Die neueren Arbeiten aus dieser Gruppe behandeln einerseits Material aus dem Oberen Sinemurien (RUGET 1967), andererseits aus dem Oberen Pliensbachien (WELZEL 1967, RUGET & SIGAL 1970). Während RUGET trotz Untersuchung der Variabilität anhand der Berippung eine weitere Aufspaltung in Arten vollzieht, hält WELZEL am Unterartenkonzept NØRVANGs fest, nennt die Art jedoch in Anlehnung an MACFADYEN (1941) *Frondicularia terquemi*. Bei einer ökologischen Analyse liassischer Foraminiferen verwendet BROUWER 1968 gleichfalls das Konzept NØRVANGs, betont jedoch, daß in den stratigraphischen Reichweiten die Formen von BARNARD und NØRVANGs Unterarten nicht völlig übereinstimmen. Dies dürfte jedoch daran gelegen sein, daß *Frondicularia bicostata*-Formen oft schon aus älteren Schichten als Pliensbachien gemeldet werden, wobei jedoch das typische Merkmal dieser Gruppe, das Hervortreten zweier Medianrippen, nicht ausgeprägt ist.

FUNDPUNKTE UND STRATIGRAPHIE

Als Anforderung an das Untersuchungsmaterial mußte beste und vollständige Erhaltung gestellt werden. Obwohl die berippten Ichthyolarien in nahezu allen fossilführenden Proben des Unteren und Mittleren Lias des Epikontinentalbereichs anzutreffen sind (vgl. BROUWER 1969) und aus diesem Grund als Faziesbrecher fungieren, ist ihr Prozentanteil an der gesamten Foraminiferenfauna meist gering. Besonders gute Erhaltung zeigen sie in tonigen Gesteinen mit leichtem Mergelgehalt. Aber auch in diesen für die Erhaltung günstigen Bereichen sind rund 75 % der Stücke, trotz sorgfältigster Aufbereitung, unvollständig erhalten. So bleiben zur Untersuchung nur wenige Exemplare übrig. Aus diesen Gründen konnten nur Proben herangezogen werden, in denen der Anteil der Ichthyolarien überdurchschnittlich hoch ist. Da die letzten Bearbeitungen liassische Foraminiferen aus dem Lotharingien (= Oberes Sinemurien, RUGET 1967) und dem Domerien (Oberes Pliensbachien; WELZEL 1967, RUGET & SIGAL 1970) behandeln, wurde versucht, aus zeitlich und faziell ähnlichen Schichten Vergleichsfaunen zu gewinnen.

Das Material aus dem Lotharingien stammt aus der Umgebung von Nancy (Frankreich) in der Nähe des von MOUETTERDE & LAUGIER 1967 aufgestellten Stratotyps, dessen Mikrofauna RUGET & SIGAL und DONZE in der selben Arbeit, in der der Stratotyp aufgestellt wurde, beschrieben haben. Besonders die Ichthyolarien dieses Schichtkomplexes wurden einer speziellen Analyse unterzogen (RUGET 1967). Der Fundort des hier vorgeführten Vergleichsmaterials liegt an der Umfahrungsstraße von Nancy. Die dort aufgeschlossenen Schichten umfassen Kalke mit Gryphaeen (Zone des *Arnioceras semicostatum*, Unteres Sinemurien) und tonige Sedimente des Lotharingien (*Caenisites turneri* und *Asteroceras obtusum*-Zone), die von einer Kalkbank abgeschlossen werden (Calcaire ocreux, Unteres Pliensbachien). Darüber folgen Mergel des Domerien.

Dieser Aufschluß wurde zuerst als Stratotyp des Lotharingien vorgeschlagen (GUERIN, LAUGIER & MOUETTERDE 1961); da er jedoch als künstlicher Straßenaufriß nur temporär zugänglich und außerdem nicht als vollständiges Profil vorhanden war, ging man dazu über, einen neuen Stratotyp zu etablieren (MOUETTERDE & LAUGIER 1967). Die hier bearbeiteten Proben stammen aus den blauen, mergeligen Tönen ca. 2 m unter dem Calcaire ocreux des Aufschlusses bei der Chapelle St. Hilaire (vgl. GUERIN, LAUGIER & MOUETTERDE 1961, S. 310 ff). Da sie der Obtusum-Zone angehören, sind sie mit den von RUGET bearbeiteten Frondicularien ungefähr zeitgleich, auch faziell dürfte Übereinstimmung gegeben sein. Aus dieser Probe konnten 99 Exemplare zur Untersuchung herangezogen werden.

Die zweite Probe stammt aus dem Lias delta (Oberes Pliensbach) Südwestdeutschlands. Der Fundpunkt ist das Aubächle bei Aselfingen. Schon von FRENTZEN (1934) wurde das Profil des Lias delta genau aufgenommen. Eine auf den modernen stratigraphischen Stand gebrachte Abbildung findet sich bei URLICHS (1977, S. 11). Im Profil des Aubächle, das fast den gesamten Lias umfaßt, ist das Obere Pliensbachien lithologisch dreigeteilt. Auf eine basale Mergel-Kalk-Wechselagerung (Stokesi-Subzone) folgen die Amaltheentone (größtenteils Gibbosus-Subzone). Der obere Abschnitt dieser mergeligen Tone fällt bereits in die *Pleuroceras spinatum*-Zone, die wiederum ihrerseits in den obersten Teilen (Hawkerense-Subzone) durch eine Wechselagerung von Kalken und Mergeln ausgezeich-

net ist. Die Probe für die vorliegende Arbeit wurde aus den unteren Partien der Amaltheentone entnommen und ist somit in die Gibbosus-Subzone zu stellen.

Von der reichen Foraminiferenfauna dieser Probe konnten 75 Exemplare von Ichthyolarien der Analyse zugeführt werden. Sie entsprechen in ihrer Ausprägung den zeitgleichen Formen aus dem Domerien der Fränkischen Alb (WELZEL 1967) und Portugals (RUGET & SIGAL 1970).

Zum Vergleich wurden 2 weitere Proben aus der Umgebung von St. Julien bei Metz herangezogen. Die ersten Beschreibungen von Foraminiferen aus dem Französischen Lias durch d'ORBIGNY (1849) und TERQUEM (1858 ff.) beziehen sich auf Material aus dieser Gegend. Das hier untersuchte Vergleichsmaterial wurde aus temporären Aufschlüssen geborgen, die während der Erneuerung der Straße am rechten Moselufer geschaffen wurden. Die dort aufgeschlossenen dunklen Mergel sind in das Obere Pliensbachien zu stellen (Margaritatus-Zone). Da die stratigraphische Position der TERQUEM'schen Originale noch nicht vollständig geklärt scheint (vgl. MACFADYEN 1941, S. 9, er stellt sie anhand der TERQUEM'schen Angaben in die Davoei-Zone), könnte die vorliegende Probe als die dem Originalmaterial ähnlichste angesehen werden. Dies wird durch die morphologische Übereinstimmung der Ichthyolarien dieses Fundpunktes mit dem Originalmaterial d'ORBIGNYs bestärkt (vgl. MACFADYEN 1936, Taf. 1, Fig. 255, 256 mit vorliegender Arbeit Taf. 5, Fig. 1, 2).

Zur stratigraphischen Analyse wurden als Vergleichsmaterial noch Proben folgender Fundpunkte herangezogen (Gliederung der Stufen vgl. URLICHS 1977, Tab. 1):

Unteres Hettangium: Steinbruch Hägnach bei Tübingen (WALLISER 1956)

Oberes Hettangium: Steinbruch bei Xeulley (Lothringen)

Oberes Sinemurien: Aubächle bei Aselfingen, Wutachgebiet, SW-Deutschland
Straßenaufschluß bei Peltre (Lothringen)

Unteres Pliensbachien: Aubächle bei Aselfingen, Wutachgebiet, SW-Deutschland

Als zusätzliches Material dienten Proben verschiedener Aufschlüsse Nord- und Süddeutschlands, die der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart angehören. Sie umfassen stratigraphisch den gesamten Unteren und Mittleren Lias.

METHODIK

Nach der herkömmlichen Aufbereitung der Schlämmp Proben mit Perhydrol und nachträglicher Reinigung mit Bradophen (Firma CIBA-GEIGY) wurden sie gesiebt und ausgelesen. Jedes vollständig erhaltene Individuum der Gattung *Ichthyolaria* konnte daraufhin einzeln der morphometrischen Untersuchung zugeführt werden. Da jedoch auch die inneren Strukturen aufzuklären waren, der Kammerbau sich jedoch nicht durch gerichtetes Schleifen feststellen ließ, mußte ein anderer Weg eingeschlagen werden: Wenn man die Gehäuse im Durchlichtmikroskop vermißt, bleiben sie erhalten. Als Aufhellungsmittel ist Tetrachlorkohlenstoff besonders gut geeignet, da er neben dem Vorteil eines hohen Brechungsindex auch den besitzt, rasch zu verdampfen. Der große Nachteil besteht darin, daß diese Substanz giftig ist. Daher erschien es ratsam, die Objekte nicht direkt unter dem Mikroskop zu vermessen, sondern zu fotografieren. An den Fotoabzügen konnten dann ungefährdet und in Ruhe die Vermessungen durchgeführt werden. Bei den Aufnahmen war natürlich größtmögliche Präzision vonnöten.

Der Arbeitsgang war folgender: Zuerst wurden die Objekte einzeln auf eingeschliffene Objektträger gelegt und mit Tetrachlorkohlenstoff beträufelt. Um eine starke und schnelle Verdunstung zu verhindern, deckte man die Ausnehmung mit einem Deckglas ab. Bei den Durchlichtaufnahmen wurde ein Fotomikroskop der Firma Zeiss verwendet. Um allzu starke Verzerrungen zu vermeiden, fanden die Objektive ZEISS PLANCHROMATE 10/0,22 und 2,5/0,08 Verwendung.

Im Anschluß an die Durchlichtaufnahmen konnten die Objekte bedampft und im Rasterelektronenmikroskop (CAMBRIDGE STEREOSCAN 600) untersucht und fotografiert werden. Auch in diesem Fall war es günstiger, die Vermessungen an den Aufnahmen durchzuführen (vgl. REYMENT 1978, SCOTT 1978).

Bei den Aufnahmen mußte darauf geachtet werden, daß durch eine schiefe Lage der Objekte keine Verzerrungen entstanden. Daher war es günstig, daß die Ichthyolarien des Lias einen Kiel besitzen,

der mit einer scharfen Kante versehen, die in einer Ebene liegt, fast das ganze Gehäuse umfaßt. Es mußte daher nur durch Drehen und Kippen des Objektisches eine Lage erreicht werden, in der jeder Punkt des Kielrandes scharf eingestellt war. Weiters mußte auch die Gehäusedicke gemessen werden. Dazu orientierte man die Stücke derart, daß die Mündung in Richtung zum Beobachter zentral im Mündungsfeld zu liegen kam. Dadurch war wiederum eine möglichst hohe Entzerrung gewährleistet.

Die Höhe der Rippen, ein möglicherweise systematisch wichtiges Merkmal, konnte jedoch nicht gemessen werden. Im Rasterelektronenmikroskop war die Höhe nicht zu messen, da in der Mündungsansicht durch den ungleichmäßigen Verlauf der Rippen keine Querschnitte zu erfassen waren. Deshalb wurde der Versuch unternommen, die Höhen optisch in einem Mikroskop mit Auflichtobjektiven zu messen. Doch auch hier konnten die Rippen, oft bedingt durch die Wölbung des Gehäuses, nicht vermessen werden.

An den fotografischen Abzügen, die alle die selbe Vergrößerung hatten, wurden die Vermessungen durchgeführt. Beim Vermessen der Kammerform war es nötig, wie im späteren Kapitel über die Morphologie noch ausgeführt wird, Tangenten an die Kammerenden zu legen. Dazu wurde eine durchsichtige Folie über die Aufnahmen gelegt. Nach der Bestimmung der Symmetrieachse des einzelnen Individuums konnten die Fixpunkte und Tangenten direkt auf der Folie eingetragen werden. Dann erfolgte die Abmessung auf den Folien. Auf ähnliche Weise wurden auch die Rippen und der Kiel vermessen. Dazu brauchte jedoch nur eine Folie mit Rastereinteilung angefertigt werden, die auf die Stereoscanfotos zu legen war. In bestimmten Abständen (in unserem Fall 5 mm) konnten die Meßwerte für jede Rippe und für den Kiel erfaßt werden.

Insgesamt gingen 21 568 Meßdaten in die folgenden Analysen ein, das entspricht einem Schnitt von rund 124 Einzelmessungen pro Individuum.

Die Berechnungen wurden an 2 Geräten durchgeführt. Einfache Analysen konnten mit einem programmierbaren Taschenrechner Marke TI 59 (Texas Instruments) erstellt werden. Neben den bereits angebotenen Software-Programmen, die einfachere statistische Methoden beinhalten (Texas Instruments. Programmsammlung Statistik), mußten vom Autor Programme für neu entwickelte Algorithmen geschrieben werden. Größere Rechenoperationen wurden am CYBER CDC 73 des Interfakultären Rechenzentrums der Universität Wien durchgeführt. Auch hier konnte man neben den neu zu schreibenden Programmen (Programmierung R. WYTEK) auf fertig installierte Programmpakete zurückgreifen. Im speziellen Fall waren dies CLUSTAN 1C (Autor WISHART 1978), NT-SYS (Autoren ROHLF, KISHPAUGH & KIRK 1977) und SPSS (NIE, HULL, JENKINS, STEINBRENNER & BENT 1975).

Das Originalmaterial zu dieser Arbeit befindet sich unter der Inventarnummer 4101 in der Sammlung des Institutes für Paläontologie der Universität Wien.

MORPHOLOGIE

Der Vorteil in der Bearbeitung und biologischen Deutung der Ichthyolarien liegt in der Vergleichbarkeit mit rezenten Formen. Wenn auch diese Gattung mit ihren Arten heute nicht mehr anzutreffen ist, treten doch morphologisch ähnliche Formen auf. Somit lassen sich unter Anwendung des Aktualitätsprinzips biologische Vorgänge im fossilen Material interpretieren.

Bei einer morphologischen Analyse ergeben sich folgende Probleme:

Die Morphologie eines Organismus wird von exo- und endogenen Faktoren beeinflusst. Die inneren Faktoren oder Gene bewirken das Erbbild (Genotypus), in Zusammenhang mit äußeren Einflüssen wird das Erscheinungsbild (Phänotypus) geprägt (vgl. GÜNTHER 1978). Die Einflüsse der Umwelt wirken sich auf den Genotyp dermaßen aus, daß phänotypisch große Variabilität auftreten kann. Solche Einflüsse sind nicht vererbbar und werden als Modifikationen bezeichnet. Jeder Modifikation sind jedoch im Rahmen der Reaktionsnorm Grenzen gesetzt. Die Reaktionsnorm ihrerseits läßt sich bei meßbaren Merkmalen in Verteilungskurven ermitteln. Wenn man nun eine genaue Untersuchung der Variabilität durchführt, lassen sich Modifikationen von vererbaren Eigenschaften trennen. Die Modifikationen ermöglichen wiederum Rückschlüsse auf die Umwelt, d. h. ob und in welchem Grad

äußere Einflüsse auf den Organismus eingewirkt haben. Es wäre natürlich verfehlt, würde man nun von einem Merkmal unter Ausschluß der Modifikation auf das einzelne Gen schließen, da die „Ein Gen-Ein Merkmal-Beziehung“ kaum anzutreffen ist. Vielmehr herrschen Polygenie und Pleiotropie vor, d. h. daß die Ausbildung eines Merkmals von mehreren Genen abhängt, und umgekehrt ein Gen die Ausbildung mehrerer Merkmale beeinflusst. Bei quantitativen Merkmalen ist es jedoch nicht so leicht, den Anteil der Variationen an der Modifikation zu bestimmen, und zwar aus dem Grund, daß durch additive Polygenie (vgl. GÜNTHER 1978, S. 128) der optimale Merkmalerfolg vom gleichzeitigen Zusammenwirken mehrerer Erbfaktoren abhängt. Somit kann wiederum Variabilität, diesmal jedoch genetisch bedingt, erreicht werden. Eine Unterscheidung zwischen Polymerie, wie sich diese Art der Polygenie nennt, und Modifikationen, die als Dauermodifikationen auch mehrere Generationen umfassen können, ist am fossilen Material nur schwer zu treffen. Trotzdem wurde im vorliegenden Fall der Versuch unternommen, die Ursachen der Variation zu erfassen und daraus Schlüsse in Richtung Taxonomie zu ziehen. Als Hilfsmittel dienen Methoden der Morphometrie. Im Kapitel über das Gehäusewachstum soll dann dargelegt werden, wie und in welchem Maße Modifikationen von Polymerie zu trennen sind.

Innerhalb der Foraminiferen wurden bereits zahlreiche Arten und Gattungen morphometrisch untersucht, wobei unterschiedliche Methoden Anwendung fanden. Einen guten Überblick über diese Arbeiten gewinnt man bei SCOTT (1974). Eine umfassende morphometrische Analyse, die eine Rekonstruktion des Gehäuses samt Struktur ermöglicht, wurde bislang noch nicht unternommen. Unter dem Aspekt einer möglichst umfassenden geometrischen Reproduzierbarkeit des Gehäuses betritt die Arbeit den Boden der theoretischen Morphologie (vgl. RAUP 1966), die als tragendes Element im bautechnischen Aspekt der Konstruktionsmorphologie (vgl. SEILACHER 1970, REIFF 1976) integriert ist.

Wandstruktur, Kammeröffnung und Mündung

Diese Merkmale sind bei allen Individuen gleich, womit die verwandtschaftliche Nähe zusätzlich dokumentiert ist. Zahlreiche Untersuchungen über Wandstrukturen an Foraminiferengehäusen führten in den letzten Jahren zu einer Bereicherung des Wissens über morphologische und systematische Zusammenhänge dieser Einzellergruppe. Auch die Gruppe der Nodosariacea wurde bereits teilweise bearbeitet. Speziell für die liassischen Ichthyolarien hat NORLING (1966) die Strukturen aufgeklärt. Die Wände bestehen aus radiärförmig angeordneten Kalzitkristallen, eine primäre Lamellierung (vgl. GERKE 1967) ließ sich nicht feststellen. Die Poren sind fein und nur in diagenetisch unverändertem Material zu erkennen. Nach NORLING (1966) sollen die Rippen aus granulären Kalzitkristallen aufgebaut sein, doch haben GRØNLUND & HANSEN (1976) an liassischen Nodosarien bewiesen, daß im Bereich der Rippen nur die Poren fehlen, radiärstrahlige Kalzitkristalle jedoch vorhanden sind. Das Ansetzen der jüngeren Kammern erfolgt bei den Ichthyolarien ohne Überziehen der älteren Gehäuseteile (nonlamellar bei NORLING 1968, atelomonolamellar bei GRØNLUND & HANSEN 1976). Die Wandstärke konnte im Untersuchungsmaterial nur an wenigen, besonders gut erhaltenen Stücken durchgehend, das heißt bei jeder Kammer, gemessen werden. Dabei stellte sich heraus, daß der Prozentanteil der Wand an der halben Kammerbreite (7–10 %) im Laufe der Ontologie nur geringfügig abnimmt und auch zwischen den Individuen keine größeren Schwankungen aufweist.

Die Mündungen der Ichthyolarien wurden gleichfalls von NORLING (1972) beschrieben, der feststellte, daß verschiedene Typen in dieser Gruppe je nach dem ontogenetischen Stadium auftreten können. Außerdem impliziert er, daß die Ontogenie der Mündung die Phylogenie widerspiegelt, womit ein echtes palingenetisches Merkmal gegeben wäre. Bei den hier untersuchten Exemplaren ist die Mündung deutlich über das Kammerende erhaben („chamberlet“ bei BARNARD 1950) und weist immer seitliche radiäre Schlitze auf. Die Öffnungen zwischen den einzelnen Kammern, in der Literatur im Gegensatz zur Apertur (= Mündung) als Foramina bezeichnet (vgl. SELLIER DE CIVRIEUX & DESSAUVAGIE 1965), zeigen nicht die strahlige Form, sondern runde Löcher. BARNARD (1950, S. 355 f.) deutet sie im Gegensatz zu NORLING als Resorptionsreste der strahligen Mündung. Während des Baues einer neuen Kammer oder beim Generationenwechsel, wenn also das Protoplasma gezwungen war, aus dem Gehäuse hervorzuströmen, wäre die enge Öffnung ein Hindernis gewesen. Sie

wurde daher, um breiteren Raum zu schaffen, resorbiert. Dagegen konnte die strahlige Mündungsform in der vegetativen Phase Vorteile bringen. Der biologische Wert dieses Mündungstyps ist noch nicht geklärt, könnte jedoch in Anlehnung an ARNOLD (nach BOLTOVSKOY & WRIGHT 1976) folgendermaßen gedeutet werden: Möglicherweise war die Mündung eine Schutz Einrichtung vor Räubern, sie könnte jedoch auf alle Fälle beim Ausspreizen der Pseudopodien eine Erleichterung bewirkt haben. Bei der Nahrungsaufnahme teilt ein solcher Mündungstyp den Plasmastrom und verringert dessen Geschwindigkeit. Diese Funktionen sind erklärbar, wenn sich die Individuen während der Nahrungsaufnahme mit der Mündung zur Strömungsrichtung des Wassers hin orientierten. Diese Position war für die Weichböden, in denen diese Organismen gelebt haben, wie man aus dem umgebenden Sedimentgestein schließen kann, sicherlich geeigneter als die umgekehrte Orientierung mit der Mündung zum oder im Substrat.

Kamm er bau und Wachst um

Betrachtet man die Gehäuse der liassischen Ichthyolarien, so handelt es sich dabei um bilateral symmetrische, flach gedrückte Formen mit verkehrt V-förmigen Kammern. Hervorstechend ist ihr gleichmäßiger Bau, was dazu führt, sie geometrisch zu interpretieren (vgl. Taf. 2 und 4).

Der Proloculus als erste, nach dem Generationswechsel gebildete Kammer, zeigt die Gestalt eines zusammengesetzten Ellipsoides. Eine Vereinfachung der mathematischen Interpretation bringt die Darstellung im zweidimensionalen Raum. Schon bei der Gewinnung der Meßdaten aus den fotografischen Abbildungen wurde auf die 3. Dimension verzichtet. Dieser Vorgang scheint gerechtfertigt, da die Gehäuse flach sind und somit bei der Betrachtung im zweidimensionalen Raum kein allzu großer Informationsverlust hinzunehmen ist. Hier zeigt sich nun der Proloculus als eine aus 2 Ellipsenhälften zusammengesetzte Einheit. Stellt man den Proloculus in ein Achsenkreuz und nimmt sein Zentrum als Ursprung des Koordinatensystems, so lassen sich die beiden Ellipsen anhand folgender Formeln erklären (vgl. Abb. 1).

$$x = \frac{a}{b_o} \sqrt{(b_o^2 - y^2)} \quad y \geq 0 \quad (1a)$$

$$x = \frac{a}{b_u} \sqrt{(b_u^2 - y^2)} \quad y \leq 0 \quad (1b)$$

Dies bedeutet, daß für positive y-Werte der Ellipsenfunktion ein anderer Halbachsenwert (b_o) als für die negativen y-Werte (in diesem Fall b_u) gültig ist. Der Wert der zweiten Halbachse (a) bleibt für beide Funktionen gleich. Meßtechnisch entstanden beim genauen Erfassen des oberen Halbachsenwertes kleine Schwierigkeiten, da sich am Ellipsenende das Foramen des Proloculus befindet.

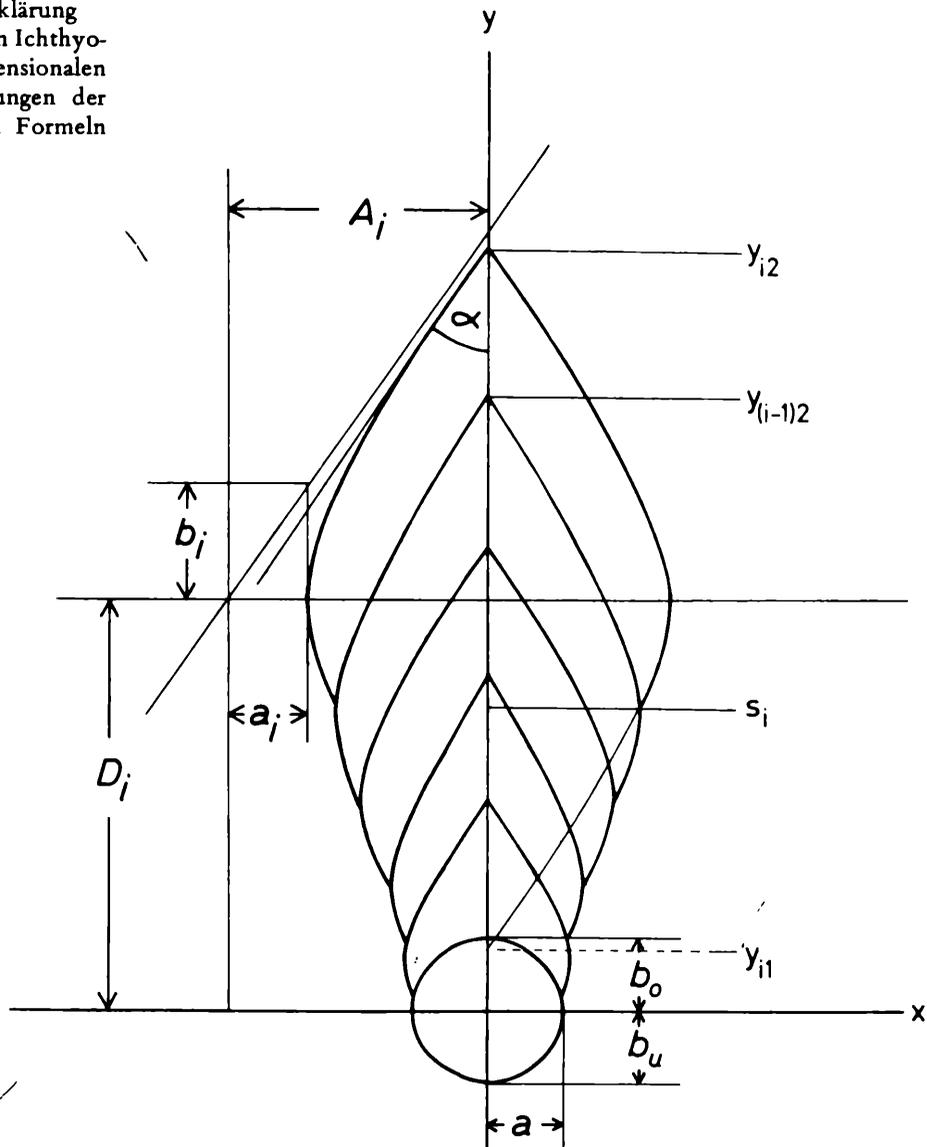
Somit ist, mit Ausnahme des Foramens, der Wandstärke und der Dicke, der Proloculus durch die drei Parameter a, b_o und b_u vollständig definiert und läßt sich zeichnerisch rekonstruieren. In seiner Form weicht der Proloculus von den späteren Kammern völlig ab. Er ist auch dicker als die folgenden, wesentlich abgeflachteren Kammern. Dies gilt für alle Anfangskammern der makro- und mikrosphärischen Generation.

Die Gestalt eines zusammengesetzten Ellipsoides ist bei Kammern paläozoischer Nodosariacea häufig anzutreffen, bei denen sie das gesamte Gehäuse aufbauen. Auch bei den mit den Ichthyolarien zeitgleich auftretenden Nodosarien und Prodentalinen sind ähnliche Kammern ausgebildet und charakteristisch. Die Form des Proloculus der Ichthyolarien könnte somit als plesiomorphes Merkmal gedeutet werden und Hinweise auf die Verwandtschaft zu den Nodosarien s. str. bringen. Im Gegensatz dazu stehen die Frondicularien des jüngeren Mesozoikums und des Tertiärs, bei deren mikrosphärischer Generation oft eine planspirale Aufrollung des Initialteiles festzustellen ist.

Als plesiomorphes Merkmal könnte dies ein Hinweis auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zur Gattung *Lenticulina* sein. Somit wären bei den Ichthyolarien und Frondicularien mit ihren Initialteilen bzw. dem Proloculus echte Palingenesen festzustellen, die stammesgeschichtliche Rückschlüsse ermöglichen.

Die zweite und alle weiteren Kammern der berippten Ichthyolarien sind in ihrer geometrischen Form

Abb. 1: Geometrische Erklärung des Gehäuses von Ichthyolarien im 2-dimensionalen Raum. Erläuterungen der Symbole in den Formeln 1, 2 und 9.



einheitlich, Veränderungen treten während des Gehäusewachstums nur in der Größe auf. Betrachtet man die Kammerformen in Taf. 2 und 4, so läßt sich deren Morphologie im zweidimensionalen Raum ebenfalls geometrisch erklären. Als passende Funktionen bieten sich Hyperbelgleichungen an, deren Zentren jedoch achsenparallel verschoben sind (vgl. Abb. 1). Die Abweichung des Zentrums in Richtung x-Achse soll mit A (für Abstand), jene in Richtung y-Achse mit D (für Distanz) bezeichnet werden. Da eine Hyperbel 2 Äste besitzt, wird nur der in Betracht gezogen, der die Ordinate schneidet. Um ein bilateral symmetrisches Gebilde zu erhalten, müssen die Verschiebungen auf der Abszisse sowohl in negativer als auch in positiver Richtung erfolgen. Aus diesem Grund sind, ähnlich wie beim Proloculus, 2 Funktionen aufzustellen, die einander jedoch in der Ordinate schneiden (vgl. Abb. 1).

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

Davon muß auch der Teil der Funktionen abgezogen werden, der zwischen den Schnittpunkten mit Funktionen früherer Kammern und der Ordinate liegt. Da die Kammern bilateral symmetrisch sind, unterscheiden sich die beiden Hyperbelfunktionen nur in einem Vorzeichen, die Werte der einzelnen Parameter sind für beide Funktionen ident. Dies bedeutet jedoch, daß sich die einzelnen Kammern durch die vier oben angeführten Parameter a, b, A und D definieren lassen.

Um diese Parameter aus den fotografischen Durchlichtaufnahmen zu gewinnen, müssen 4 Messungen durchgeführt werden. Die Abstände D zur x -Achse lassen sich verhältnismäßig leicht ermitteln, indem man die am weitesten entfernten Punkte der Kammer in der x -Richtung durch eine Gerade verbindet und deren Distanz auf der Symmetrieachse zum Zentrum des Proloculus mißt (vgl. Abb. 1). Auf dieser Geraden läßt sich auch durch Messen des Abstandes zwischen Symmetrieachse und Kammerbegrenzung der Parameter $p = (A - a)$ bestimmen, weiters kann durch Messen der Distanz zwischen dieser Geraden und der Kammer Spitze der Parameter $q = (y - D)$ ermittelt werden. Die Kammer Spitze selbst ist wegen der Foramina bzw. Apertur oft nur schwer zu schätzen. Durch Anlegen einer Tangente an die Kammerwand in der Kammer Spitze erhält man den Winkel α , dessen Winkelfunktion durch ein weiteres Symbol ausgedrückt werden soll ($m = \cot \alpha$). Der Kammerwinkel galt schon in früheren Arbeiten als wichtiges taxonomisches Merkmal dieser Foraminiferen. Anhand dieser 3 Formvariablen lassen sich die restlichen 3 Parameter der Hyperbelfunktionen folgendermaßen bestimmen:

$$k = \frac{p}{q} \quad A = p + a \quad a = p(k - m) / (2m - k) \quad b = aq / p(p + 2a)$$

Bei der Messung ergaben sich wiederum Schwierigkeiten. Die beiden Hyperbeläste sind nicht immer gleichmäßig ausgebildet, so daß nur die besser erhaltene Hälfte gemessen wurde. Dabei ging ein, wenn auch geringer, Fehler in die folgenden Analysen ein. Bei der Rekonstruktion der Gehäuse anhand der Hyperbeldaten ergeben sich daher manchmal geringe Abweichungen, besonders dann, wenn die Hyperbelhälften der Kammern allzu stark voneinander abweichen. Im Großen und Ganzen ist dieser Fehler jedoch so gering, daß er zu vernachlässigen ist (vgl. Taf. 6).

Anhand der 4 Parameter, deren Werte für jede Kammer bestimmt werden müssen, sind diese Kammern, sieht man von der Wandstärke, den Foramina bzw. der Apertur ab, geometrisch vollständig definiert. Es läßt sich nun das gesamte Gehäuse rekonstruieren (vgl. Taf. 6, Fig. 3).

Die Funktion dieser Kammerform ist vielleicht dadurch zu erklären, daß durch die Abplattung und Rautenform eine bessere Anpassung an Widerstände gegeben war. In der Aufeinanderfolge der Kammern und durch das spezielle Wachstum wird, wie später ausführlicher dargelegt, eine lanzenförmige Gestalt erreicht, die geeignet erscheint, in weichere Böden einzudringen oder den Wasserströmungen besser standzuhalten.

Wendet man sich nun der Form des gesamten Gehäuses zu, so überrascht dessen Gesetzmäßigkeit. Die Individuen besaßen nicht die Freiheit, die Größe ihrer Gehäusekammern willkürlich zu ändern. Sie folgen vielmehr einer bestimmten Ordnung. Wie dieser Vorgang ablief und warum dies in dieser Form und nicht anders geschehen konnte, sollen die folgenden Ausführungen zeigen. Da mit den einzelnen Parametern der Hyperbelfunktionen die Kammerform geklärt ist, muß nunmehr die Änderung dieser Formvariablen im Laufe der Ontogenie aufgeschlüsselt werden.

Als erster und zugleich wesentlicher Parameter soll der Abstand der Hyperbelachsen zum Koordinatenursprung (Parameter D) in der Ontogenie verfolgt werden. Dabei wurden jedoch nicht die Abstände zum Ursprung direkt herangezogen, sondern die Abstände zueinander in aufsteigender Reihenfolge in Beziehung zur Kammerzahl gesetzt: $d_i = D_i - D_{i-1}$ $i = \text{Kammerzahl}$ (3)

Für jedes Individuum konnte, um die Funktion eindeutig festzulegen, ein Regressionsdiagramm gezeichnet werden (vgl. Abb. 2–6). Durch den Vergleich aller Diagramme stellte sich heraus, daß bei diesem Merkmalszusammenhang eine Funktion der Form

$$d_i = u e^{i \ln w} \quad i \in \mathbb{N} \quad (4)$$

vorliegt. Die Exponentialfunktion ist die einfachste Form, in der sich Wachstum manifestiert. Der Parameter w stellt dabei den Wachstumskoeffizienten dar. Da keinerlei Einschränkung aufscheint, ist das Wachstum dieser Funktion unbegrenzt. Mit steigender Kammerzahl werden die Abstände in einem bestimmten Prozentsatz größer. Besonders bei den Formen mit kleinem Proloculus, in der mikrosphärischen Generation, ist durch die hohe Kammerzahl die Exponentialfunktion eindeutig zu beweisen (vgl. Abb. 2–6). Bei den makrosphärischen Exemplaren, die in der Überzahl sind, fällt auf, daß die unmittelbar auf den Proloculus folgende 1. Kammer von der statistisch den Originaldaten angepaßten Exponentialkurve stärker als die übrigen Kammern abweicht. Dies könnte dadurch bedingt sein, daß die 1. Kammer einen Übergang vom Proloculus, der in seiner Gestalt völlig abweicht, zu den

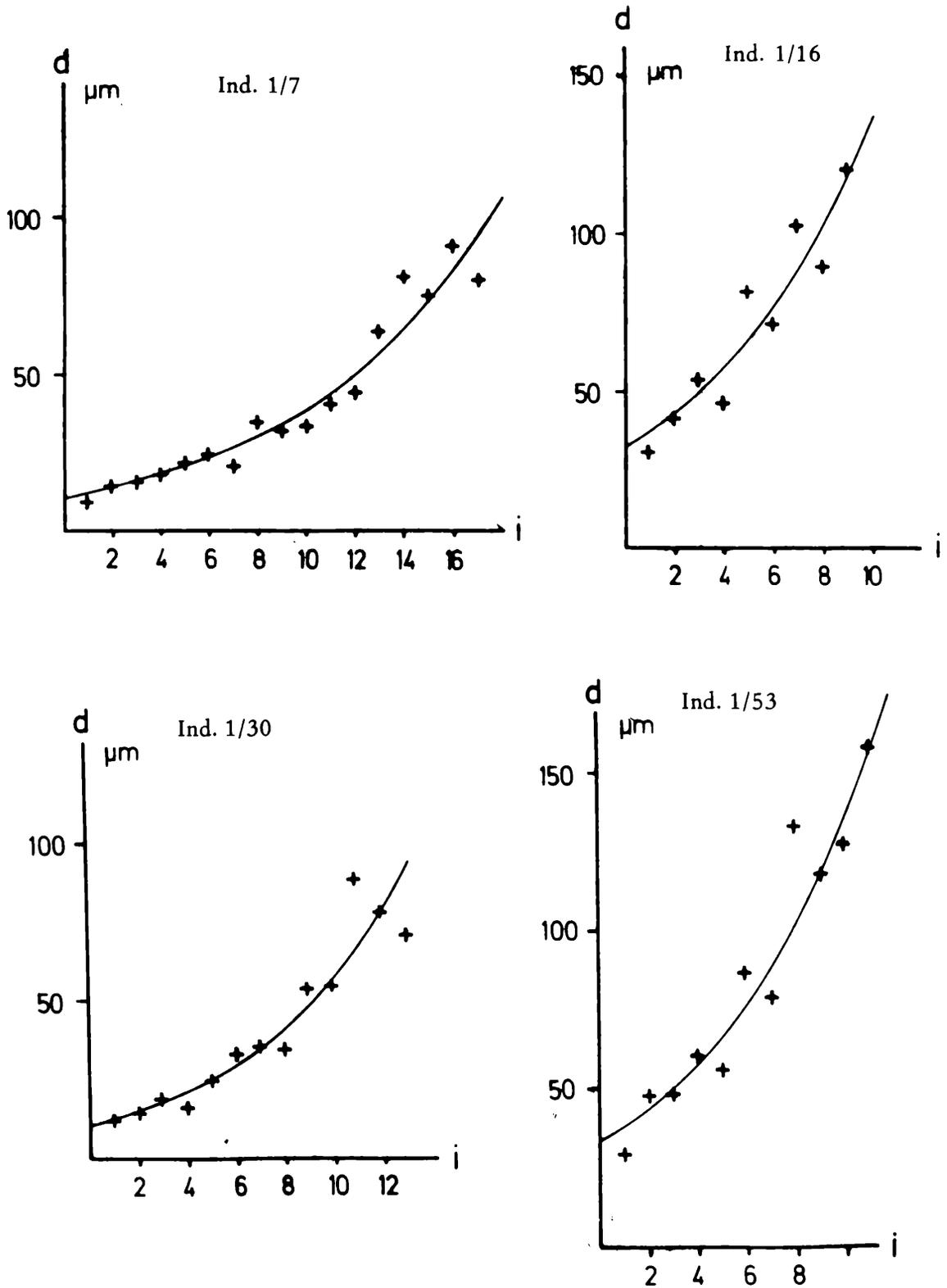


Abb. 2: Darstellung der funktionellen Abhängigkeit der Kammerachsen-Abstände d_i (vgl. Formel 3) von der Kammerzahl i (vgl. Formel 4) am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

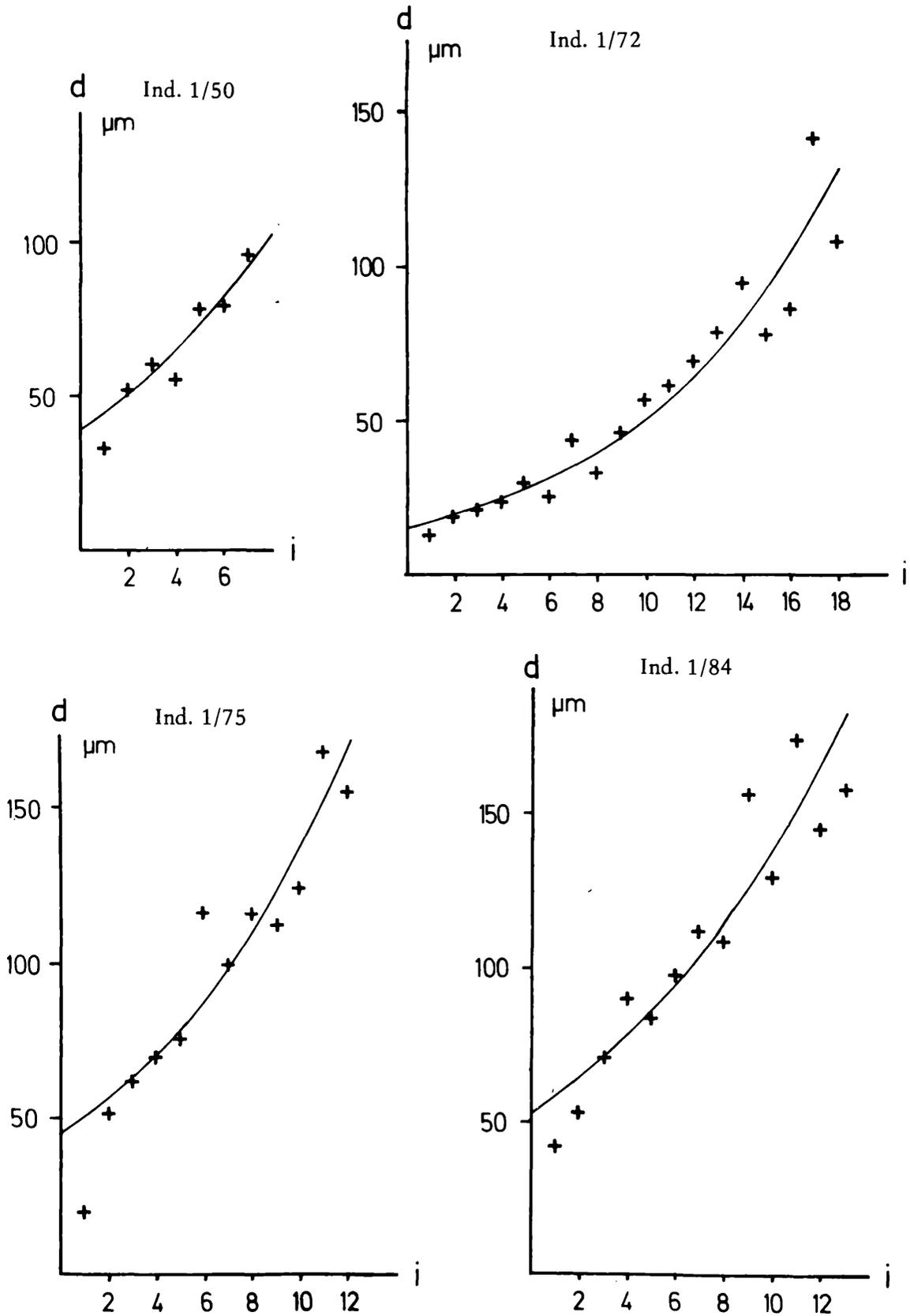


Abb. 3: Darstellung der funktionellen Abhängigkeit der Kammerachsen-Abstände d_i (vgl. Formel 3) von der Kammerzahl i (vgl. Formel 4) am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

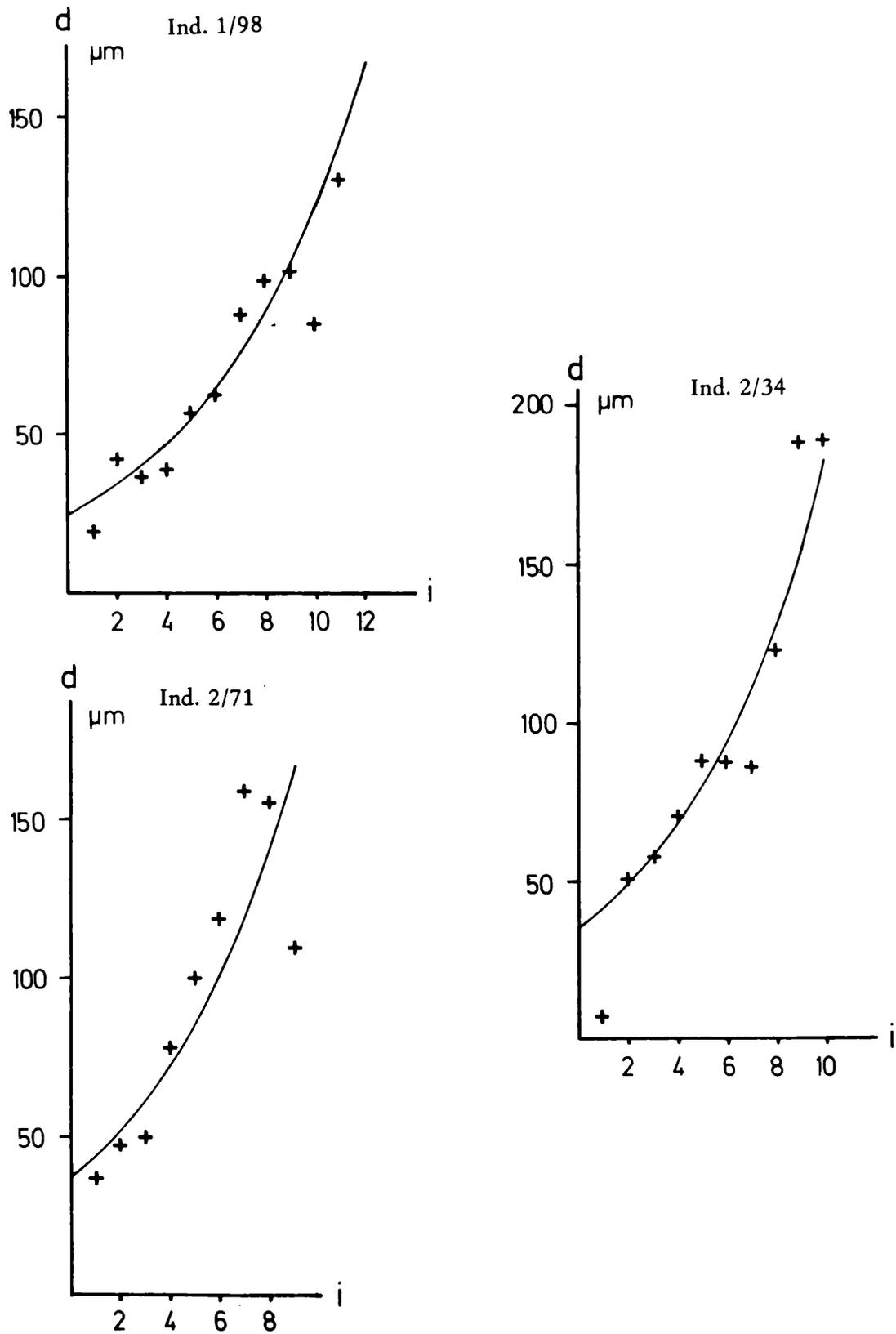


Abb. 4: Darstellung der funktionellen Abhängigkeit der Kammerachsen-Abstände d_i (vgl. Formel 3) von der Kammerzahl i (vgl. Formel 4) am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

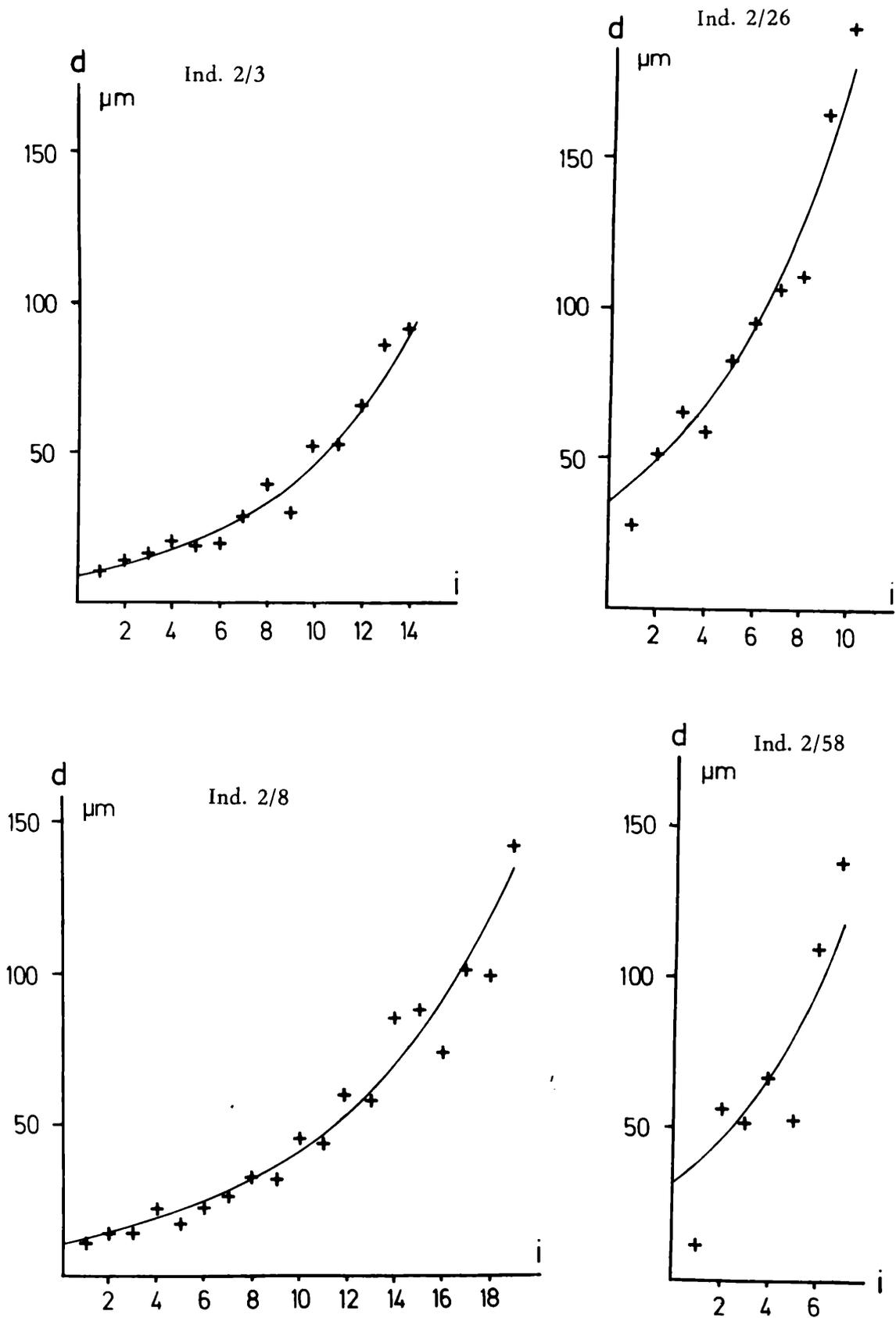


Abb. 5: Darstellung der funktionellen Abhängigkeit der Kammerachsen-Abstände d_i (vgl. Formel 3) von der Kammerzahl i (vgl. Formel 4) am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

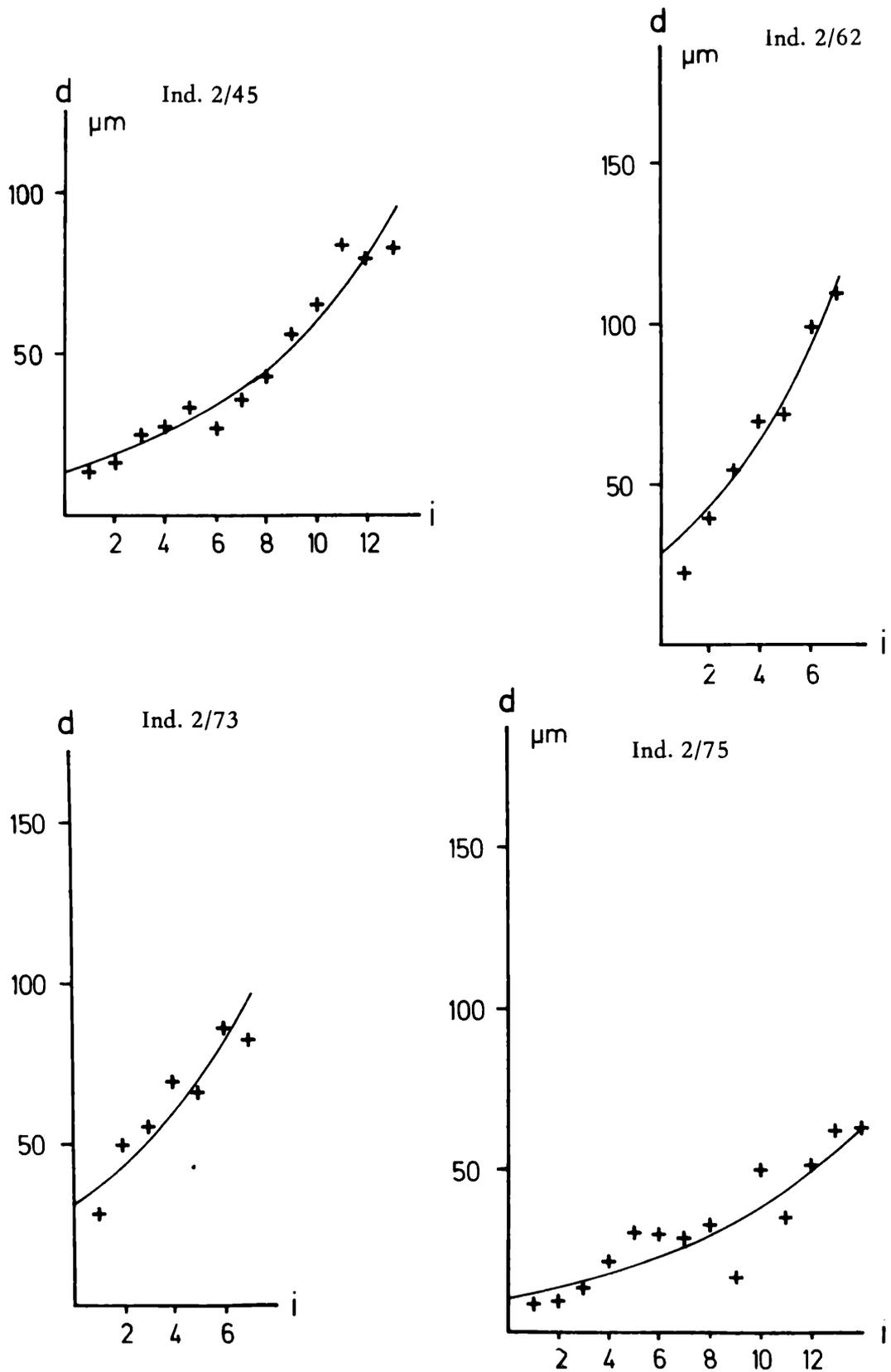


Abb. 6: Darstellung der funktionellen Abhängigkeit der Kammerachsen-Abstände d_i (vgl. Formel 3) von der Kammerzahl i (vgl. Formel 4) am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

anderen Kammern darstellt. Mit der 2. Kammer wird jedoch der geregelte Wachstumsprozeß aufgenommen und beibehalten. Will man nun den hier dargestellten Prozeß mathematisch und biologisch interpretieren, so kann er, als mathematisch einfache Funktion, auch biologisch als „primitiver“ als andere, in der Folge zu erläuternde Wachstumsprozesse, angesehen werden. Als Einzeller sind jedoch Foraminiferen geradezu prädestiniert, Programme für solche einfachen Prozesse über längere geologische Zeiträume im genetischen Erbgut aufzubewahren.

Wäre auch bei den anderen Parametern ein ähnlich uneingeschränktes Wachstum vorgelegen, hätten die Gehäuse stetig und mit einer individuell festgelegten Wachstumsrate ins Unendliche wachsen müssen. Daß dies nicht der Fall war, beweisen Gehäuseformen, bei denen die letzten Kammern von den vorhergegangenen stärker abgesetzt sind (vgl. Taf. 1, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3, 6; Taf. 5, Fig. 2, 4). Oft treten Formen auf, die wesentlich kleinere Endkammern besitzen. Bei planktonischen Foraminiferen ist dies ein weitverbreitetes Phänomen, und Exemplare mit kleineren Endkammern wurden von BERGER 1969 als „Kümmerformen“ bezeichnet. Die Deutungen dieser Größenreduktion gehen auseinander. Ein Großteil der Bearbeiter schließt sich, auch nach morphometrischer Untersuchung (vgl. MALMGREN 1974), der Meinung BERGERs an, daß dies durch äußere Faktoren bewirkt werde, von OLSSON 1973 wird jedoch die Meinung vertreten, daß diese eigenartige Ausbildung durch Wachstumsprogramme hervorgerufen werde.

Will man eine biologische Erklärung der Wuchsformen erreichen, ist es notwendig, auf ein Merkmal zurückzugreifen, das auch biologisch und nicht nur mathematisch interpretierbar ist. In unserem Fall wäre dies das Gehäusevolumen, das natürlich in direkter Beziehung zum Volumen des Protoplasmas gestanden ist. Im vorliegenden Fall konnte das Volumen nicht direkt bestimmt werden, da die 3. Dimension der Kammern außer Betracht gelassen wurde. Wie bereits oben erwähnt, handelt es sich aber bei den vorliegenden Gehäusen um flache Individuen, so daß die 3. Dimension zu vernachlässigen ist. Eine Flächenbestimmung der Gehäuse in der 2-dimensionalen Projektion gewährleistet somit ideale Näherungen an die tatsächlichen Volumsgrößen (vgl. BATSCHELET 1971, S. 239 ff.). Für die Bestimmung der Fläche des Proloculus konnte folgende Formel Anwendung finden:

$$F_0 = \frac{a(b_o + b_u)\pi}{2} \quad (5)$$

Die Fläche einer Kammer läßt sich durch Integration der inversen Hyperbelfunktionen (Formel 2) bestimmen, wobei der Einfachheit halber nur über die links von der Ordinate gelegene Hyperbelfunktion integriert und dann der Flächenwert verdoppelt wurde. Das unbestimmte Integral der Hyperbelfunktion lautet:

$$\begin{aligned} \int f(y) dy &= \int \left(\frac{a}{b} \sqrt{[(y-D)^2 + b^2]} - A \right) dy = \\ &= \frac{a}{b} \left(\frac{b^2}{2} \operatorname{arsinh} \frac{y-D}{b} + \frac{y-D}{2} \sqrt{[(y-D)^2 + b^2]} \right) - A(y-D) + C \end{aligned} \quad (6)$$

Da aber die Kammern aufeinander sitzen, die Hyperbelfunktionen einander schneiden, mußten vorerst die Schnittpunkte s_i der Hyperbel mit der vorangegangenen bestimmt werden:

$$\frac{b_i}{a_i} \sqrt{[(x+A_i)^2 - a_i^2]} + D_i = \frac{b_{i-1}}{a_{i-1}} \sqrt{[(x+A_{i-1})^2 - a_{i-1}^2]} + D_{i-1} \quad (7)$$

Die Auflösung dieser Formel nach x führt zu einer biquadratischen Gleichung, die einzelnen Schnittpunkte konnten nur mehr mit Hilfe eines Computers (Programmierung R. WYTEK) ermittelt werden. Nachdem diese s_i berechnet waren, ließ sich die Fläche des Gehäuses bestimmen (vgl. Abb. 1):

$$(8) \quad F = F_0 + 2 \sum_{i=1}^n F_i \quad F_i = \int_{s_i}^{y_{i2}} f(y_i) dy_i - \int_{s_i}^{y_{(i-1)2}} f(y_{i-1}) dy_{i-1} \quad (9)$$

Die oben aufgezeigte Formel 9 besitzt nur Gültigkeit, wenn die Kammern auf den jeweils vorigen Kammern aufsitzen, d. h. wenn die Hyperbeln die um eine Kammer ältere Hyperbel schneiden. Wür-

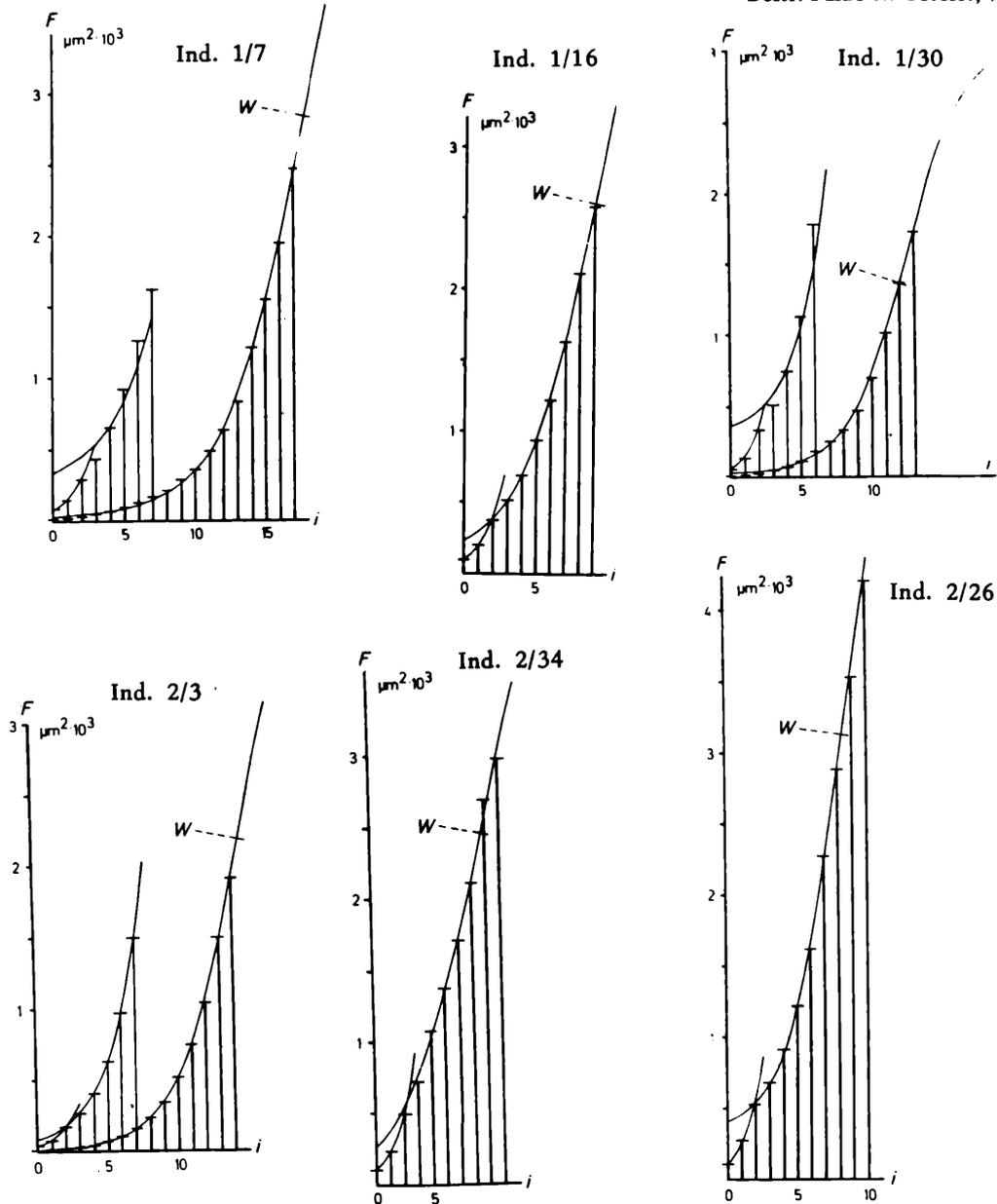


Abb. 7: Darstellung des Flächenwachstums F der Gehäuse in Abhängigkeit von der Kammerzahl i (vgl. Formeln 11 und 12) am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen. Die statistisch angeglichenen Funktionen sind den empirisch gewonnenen Daten optimal angepaßt. Bei den mikrosphärischen Exemplaren erfolgte zur besseren Verdeutlichung eine 10-fache Überhöhung des Initialteiles.

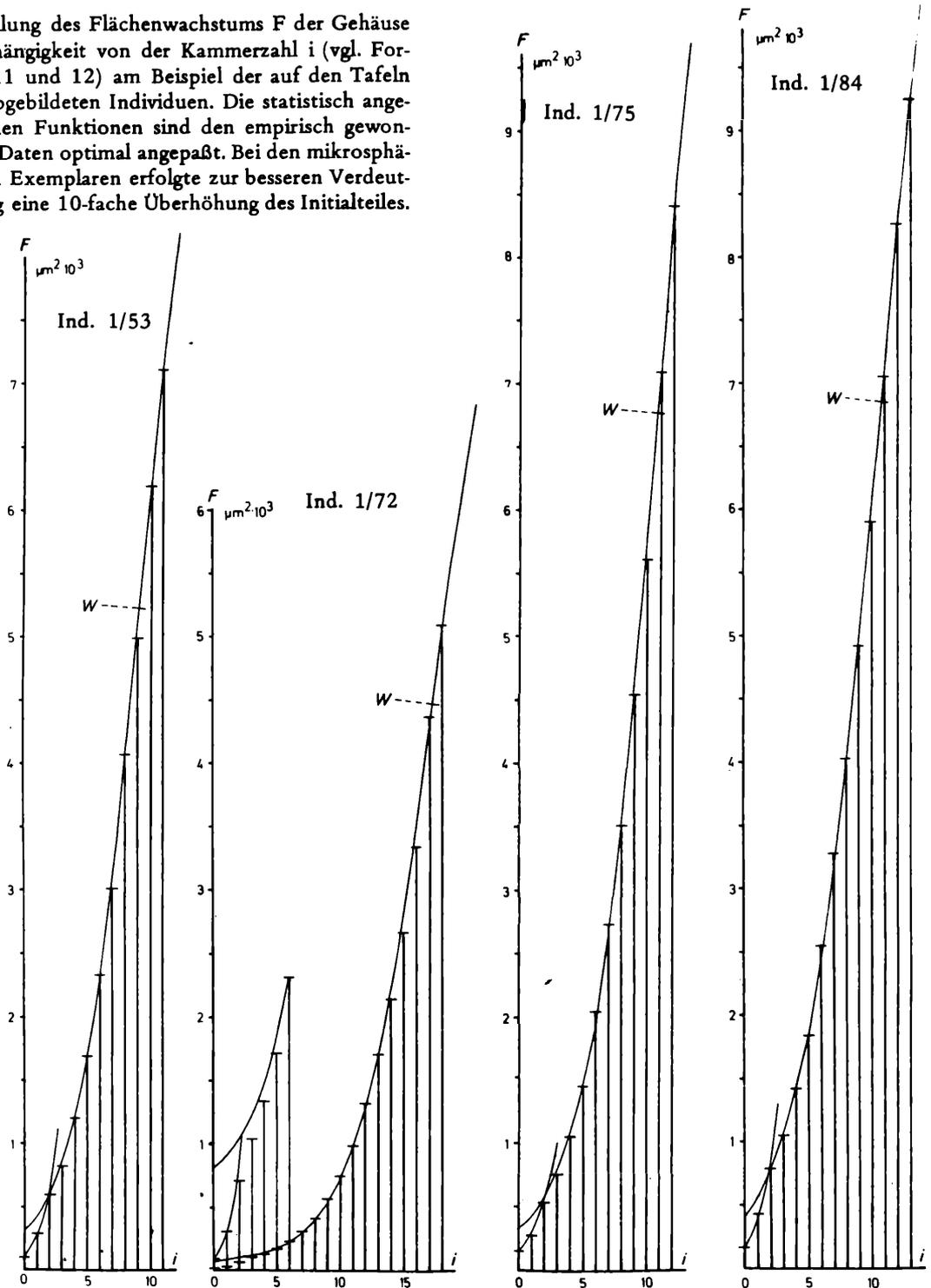
de sie auf der vorletzten oder noch älteren Kammer aufsitzen, müßte dies zu einer Komplizierung der Formel 9 führen. Dieser Fall trat bei den Individuen in nur geringen Prozentsätzen ein und war daher zu vernachlässigen.

Um eine Bestimmung der Fläche anhand der Formeln 8 und 9 ab dem Proloculus durchführen zu können, müßte dieser bei Integration der Fläche für die 1. Kammer in die Formel 9 als zweites Glied eingehen. Darum kann auch nicht Formel 5 Verwendung finden, sondern es muß auf das unbestimmte Integral der Ellipsenfunktion

$$\int f(y) dy = \int \left[\frac{a}{b} \sqrt{(b^2 - y^2)} \right] dy = \frac{a}{b} \left[\frac{b^2}{2} \arcsin \frac{y}{b} + \frac{y}{2} \sqrt{(b^2 - y^2)} \right] + C \quad (10)$$

zurückgegriffen werden.

Abb. 8: Darstellung des Flächenwachstums F der Gehäuse in Abhängigkeit von der Kammerzahl i (vgl. Formeln 11 und 12) am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen. Die statistisch angeglichenen Funktionen sind den empirisch gewonnenen Daten optimal angepaßt. Bei den mikrosphärischen Exemplaren erfolgte zur besseren Verdeutlichung eine 10-fache Überhöhung des Initialteiles.



Als weiterer Schritt konnte die Bestimmung des Flächenwachstums erfolgen. Dazu wurden die Fläche als abhängige und die Kammerzahl als unabhängige Variable definiert.

$$\bar{F} = f(i)$$

Es erfolgte erneut eine Darstellung der empirisch gewonnenen Werte in Diagrammen (vgl. Abb. 7–9). Dann wurden geeignete Funktionen gesucht, die den Daten am besten anzupassen waren. Dabei stellte sich heraus, daß eine S-förmige Funktion dafür am besten geeignet schien. Vergleichbare Untersu-

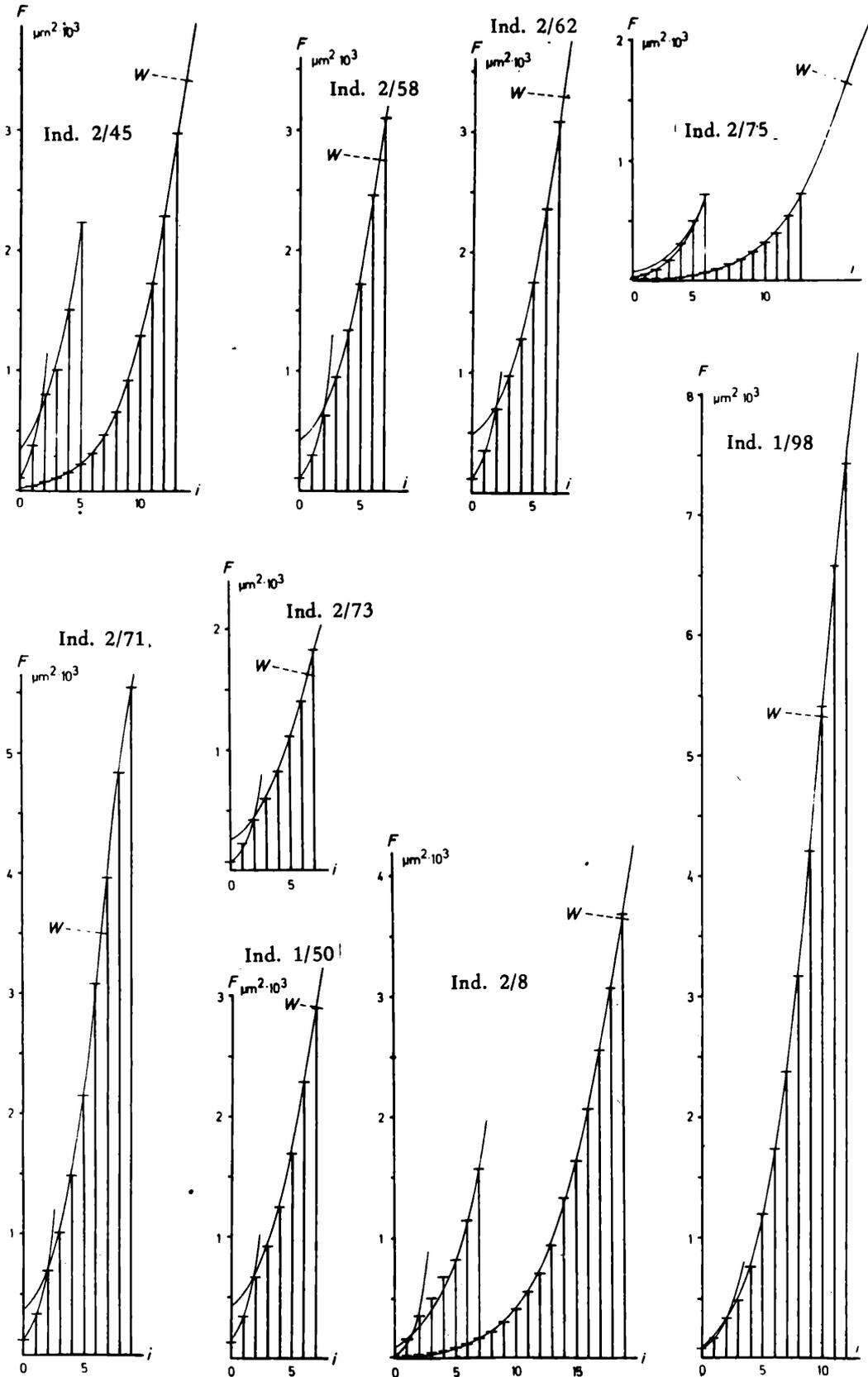


Abb. 9: Darstellung des Flächenwachstums F der Gehäuse in Abhängigkeit von der Kammerzahl i (vgl. Formeln 11 und 12) am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen. Die statistisch angeglichenen Funktionen sind den empirisch gewonnenen Daten optimal angepaßt. Bei den mikrosphärischen Exemplaren erfolgte zur besseren Verdeutlichung eine 10-fache Überhöhung des Initialteiles.

chungen an Foraminiferen haben schon CHANG, KAESLER & MERILL 1974 durchgeführt, die feststellten, daß eine Bertalanffy-Funktion das Gehäusewachstum von *Ammonia becarii* am besten erklärte. Die Bertalanffy-Funktion ist jedoch dadurch gekennzeichnet, daß der Anstieg im ersten Wachstumsabschnitt sehr stark ist, der Endteil jedoch wesentlich flacher ausläuft. Von RICKER (1975) werden Methoden vorgeführt, die diese Kurve in 2 Teile zerlegen, wobei der Anfangsteil durch eine Exponentialfunktion angenähert wird. Da bei den Ichthyolarien fast nur der Teil bis zum Wendepunkt vorliegt, wurde gleichfalls versucht, eine Exponentialfunktion anzupassen. Dieses Vorgehen brachte aber keine befriedigenden Resultate, die Abweichungen der empirischen Werte von der Kurve waren zu groß. Zur Anpassung schien eine Verallgemeinerung der logistischen Funktion wesentlich besser geeignet. Daraufhin wurde versucht, ein Verfahren zu entwickeln, das eine Kurvenanpassung der Funktion

$$\frac{dF}{di} = \lambda F^2 + \gamma F + \delta$$

ermöglichte. (Das vom Autor entwickelte Verfahren wurde für einen Tischrechner programmiert und kann jederzeit eingesehen werden).

In integrierter Form hat die oben erwähnte Funktion folgendes Aussehen: (vgl. BATSCHELET, 1971, S. 300).

$$F = L + \frac{U - L}{1 + h \exp[\lambda(U - L)i]} \quad i \in \mathbb{N}_0 \quad (11)$$

Sie ist durch 4 Parameter charakterisiert. Dabei bezeichnet die Formvariable L die Unter- und die Formvariable U die Obergrenze dieser Funktion. Der Parameter λ kann als Wachstumskoeffizient bezeichnet werden, der durch die beiden vorher beschriebenen Formvariablen in seiner Funktion eingeschränkt ist. Hingegen bezeichnet der Parameter h eine skalare Größe, die eine Verzerrung der Kurve bewirkt. Wenn die Untergrenze den Wert 0 hätte, wäre die logistische Funktion gegeben (vgl. THOMPSON 1959, S. 142 ff.).

Wie man aus den Abbildungen 7–9 deutlich ersehen kann, weicht wieder der Flächenwert des Gehäuses beim Proloculus und bei der ersten Kammer deutlich von den statistisch angepaßten Funktionen ab, während die anderen Flächenwerte auf der Kurve optimal zu liegen kommen. Die Abweichungen sind negativ, d. h. daß die Werte der Fläche für den Proloculus zu klein sind. Die Ursache dafür liegt sicher zu einem Teil in der Vernachlässigung der Dicke. Die Abweichungen sind jedoch dermaßen konstant und besonders in den makrosphärischen Exemplaren deutlich ausgeprägt, daß noch andere Ursachen für diese Abweichungen vorliegen müssen. Wenn man die ersten beiden Kammern und den Proloculus in ihrem Flächenwachstum betrachtet, ist wiederum eine Gesetzmäßigkeit festzustellen. Sie läßt sich gleichfalls in einer Funktion ausdrücken und stellt wieder einen einfachen Wachstumsprozeß dar, der sich durch eine Exponentialfunktion erklären läßt:

$$F = o\lambda^i \quad i \in \mathbb{N}_0 \quad (12)$$

Um eine Unterscheidung der beiden Koeffizienten λ für das Flächenwachstum zu ermöglichen, sollen sie mit den Zahlen 1 (Formel 12) und 2 (Formel 11) indiziert werden.

Somit läßt sich das Wachstum des Gehäuses durch 6 Parameter und 2 Funktionen charakterisieren. Betrachtet man die Diagramme mit ihren Wachstumskurven, erkennt man, daß der Wendepunkt der 2. Funktion kaum überschritten wird. Da die hier vorgeführten Gehäusevolumina eine Summation der einzelnen Kammervolumina darstellen, bedeutet dies, daß nach Überschreiten des Wendepunktes die Kammern an Größe abnehmen müssen. Gerade dies führt zu den sogenannten „Kümmerformen“. Wie man sieht, läßt sich bei den Ichthyolarien die Kammerreduktion durch Wachstumsgradienten erklären.

Es besteht eine Gesetzmäßigkeit, wann dieses Umspringen der Wachstumsfunktionen stattfindet. Mit einer einzigen Ausnahme konnte festgestellt werden, daß ab der 2. Kammer das allgemeine logi-

stische Wachstum (Formel 11) auftritt. Dies bedeutet, daß einer der oben angeführten Parameter zur vollständigen Bestimmung des Wachstums überflüssig ist. Darum kann in den folgenden Analysen auf die Formvariable L der logistischen Wachstumsfunktion, die Untergrenze, verzichtet werden. Da beim Wachstum auch die Obergrenze (Parameter U) nicht erreicht wird, schien es ratsam, anstelle dieser Formvariablen bei den weitergehenden taxonomischen Analysen den Wendepunkt (Parameter M) einzuführen, der das eigentliche Ende des Gehäusewachstums besser charakterisiert.

Durch die Flächenfunktionen ist zwar das Wachstum der Gehäuse bestimmt, es lassen sich aber noch keinerlei Rückschlüsse auf die Gestalt ziehen. Es müssen daher aus diesen Wachstumsfunktionen die 4 Parameter abgeleitet werden, die die Form einer Kammer charakterisieren. Bei der Formvariablen D wurde bereits oben festgestellt, daß sie in keinem ursächlichen Zusammenhang zum Flächenwachstum steht und durch eine eigene Wachstumsfunktion bestimmt wird. Es verbleiben somit von den Hyperbelfunktionen die Formvariablen a , b und A . Um nicht direkt auf diese Parameter zurückgreifen zu müssen, wurde versucht, die ursprünglichen Meßdaten, von denen sich die Formvariablen ableiten lassen, zu verwenden. Davon wurden die Variablen p und q in Beziehung gesetzt, um zu sehen, ob und in welcher Form sie korreliert sind. Wiederum mußte für jedes Individuum ein Korrelationsdiagramm angefertigt werden (vgl. Abb. 10–12). Als unerwartetes Ergebnis stellte sich heraus, daß die funktionellen Zusammenhänge linear sind und daß die angepaßte Korrelationsgerade (vgl. IMBRIE 1956) durch den Ursprung des Koordinatensystems läuft. Damit ist aber das isometrische Wachstum der beiden Parameter gewährleistet und der Zusammenhang läßt sich für das gesamte Individuum in einer einzigen Formvariablen, dem Quotienten der beiden Meßwerte, ausdrücken. Diese Verhältniszahl soll hier mit dem Symbol k belegt werden. Bei den mikrosphärischen Exemplaren treten Komplikationen auf. Wie aus Abb. 10–12 sichtbar, weichen die Werte p und q in den älteren Abschnitten deutlich von Werten der jüngeren Gehäuseteile ab. Trotzdem ist deren Linearität des Zusammenhanges gewährleistet. Die angepaßte Korrelationsgerade läuft gleichfalls durch den Ursprung, ebenso wie die Gerade, die durch die Maßzahlen der jüngeren Gehäuseabschnitte bestimmt wird. Im Übergangsbereich zwischen den beiden Abschnitten treten Kammern auf, deren Verhältniszahl k von den beiden Korrelationslinien abweicht und eine Mittelstellung einnimmt. Sie stellen somit echte Übergänge zwischen den beiden Funktionen dar. Bei den mikrosphärischen Generationen muß also im Laufe der Ontogenie eine mehr oder minder abrupte Änderung im Wachstum stattgefunden haben. Als direkt gemessener Wert kann auch der Winkel an den Kammerspitzen einer Analyse unterzogen werden. Bei jedem Individuum wurde eine Regressionsgerade bestimmt und geprüft, ob Beziehungen zwischen Winkel und Kammerzähl bestehen. Nach einer Überprüfung der Signifikanz der Korrelationskoeffizienten (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit; vgl. SOKAL & ROHLF 1973, S. 273 ff.) ergab es sich, daß nur 58 von 174 Individuen signifikante Werte aufzuweisen hatten. Damit wurde eindeutig dokumentiert, daß in der gesamten Population kein linearer Zusammenhang von Winkel und Kammerzähl besteht. Dies wird um so mehr durch das willkürliche Wechseln der Vorzeichen des Korrelationskoeffizienten bestätigt. Somit war der Standpunkt zu vertreten, daß die Winkel in einem Individuum um einen mittleren Wert schwanken. Dieser wurde nun als arithmetisches Mittel (Variable α) für die einzelnen Individuen bestimmt. Wiederum zeigte es sich, daß bei mikrosphärischen Individuen die älteren Gehäuseteile von den jüngeren abweichen. Aus diesem Grund wurden bei diesen Individuen 2 Mittelwerte, einer für den älteren und einer für den jüngeren Gehäuseabschnitt, ermittelt. Auch bei den älteren Gehäuseteilen wurden lineare Regressionen berechnet und die Korrelationskoeffizienten bestimmt. Von 29 Individuen zeigten auch hier mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % nur 9 Exemplare signifikante Werte. Somit ist auch hier die Annahme zu treffen, daß die einzelnen Werte nur Schwankungen eines unterliegenden Grundwertes sind, der sich durch arithmetische Mittel schätzen läßt.

Die oben angeführten funktionellen Beziehungen lassen sich nun bei den Hyperbelfunktionen folgendermaßen ausdrücken:

$$y_i - D_i = k(A_i - a_i)$$

Daraus ersieht man, daß die Parameter A , a und b in unmittelbarem Zusammenhang stehen und durch eine Formvariable erklärbar sind.

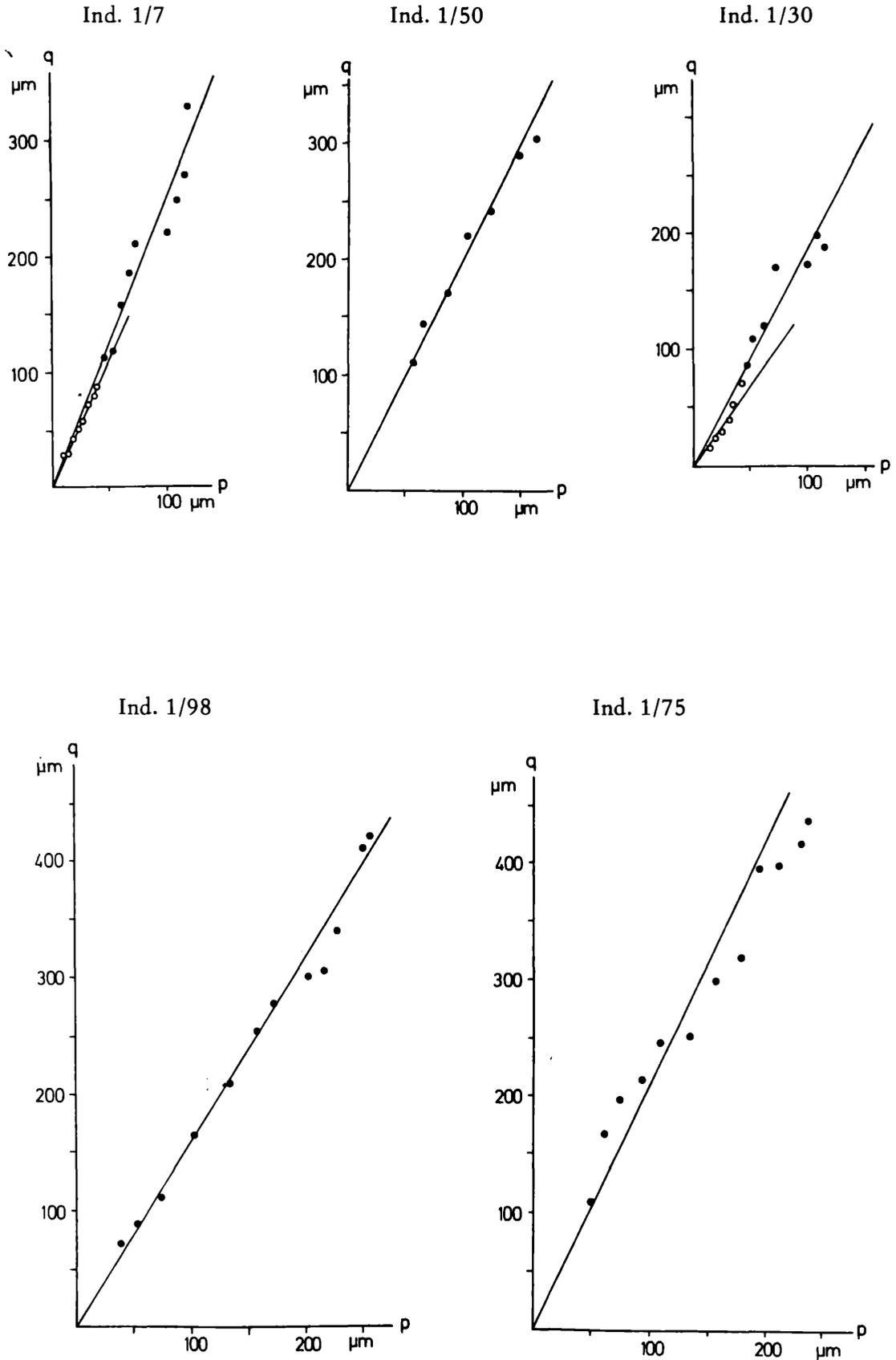


Abb. 10: Darstellung des linearen, isometrischen Zusammenhanges der Maßzahlen $p = A-a$ und $q = y-D$ (vgl. Abb. 1) bei den auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

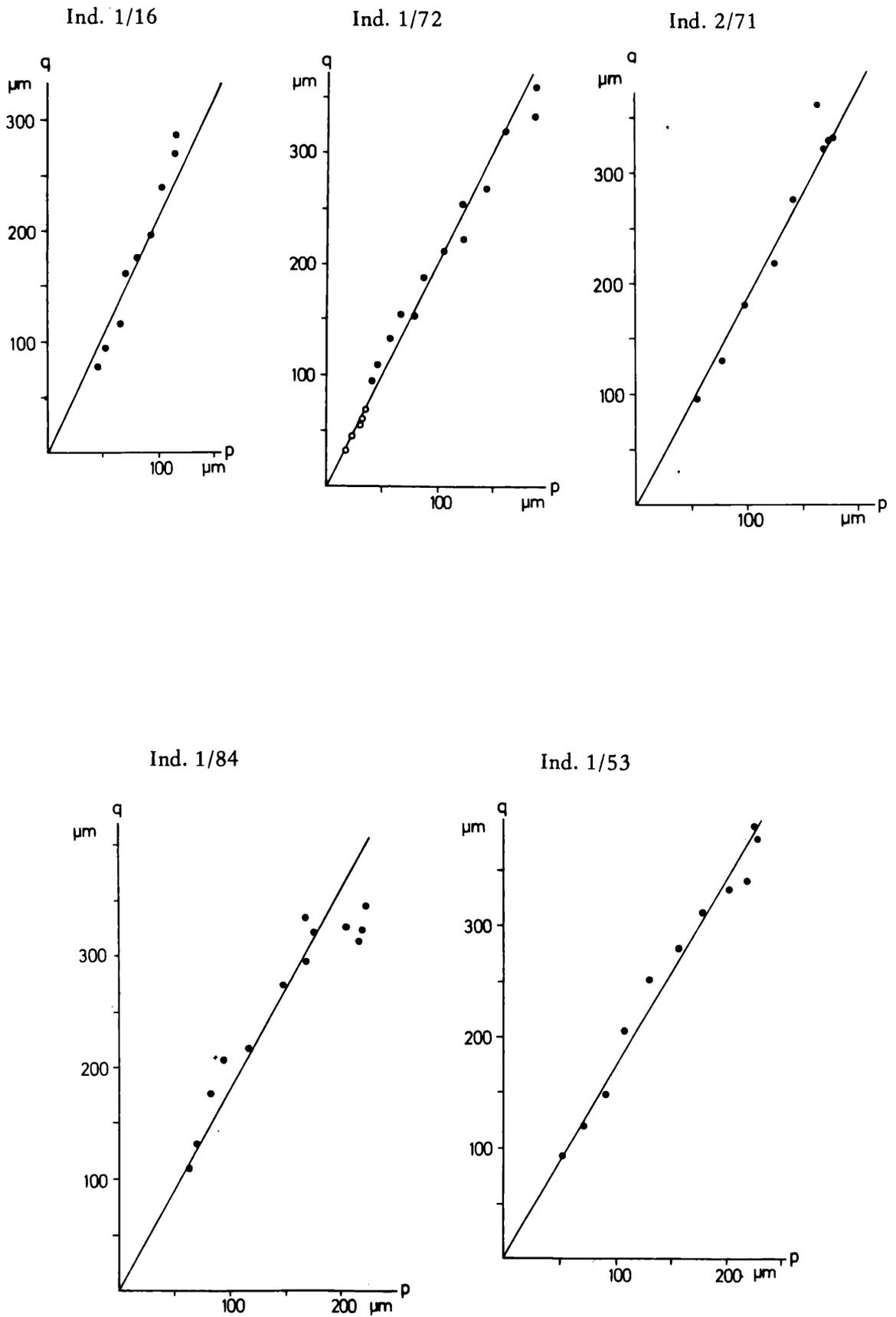


Abb. 11: Darstellung des linearen, isometrischen Zusammenhangs der Maßzahlen $p = A-a$ und $q = y-D$ (vgl. Abb. 1) bei den auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

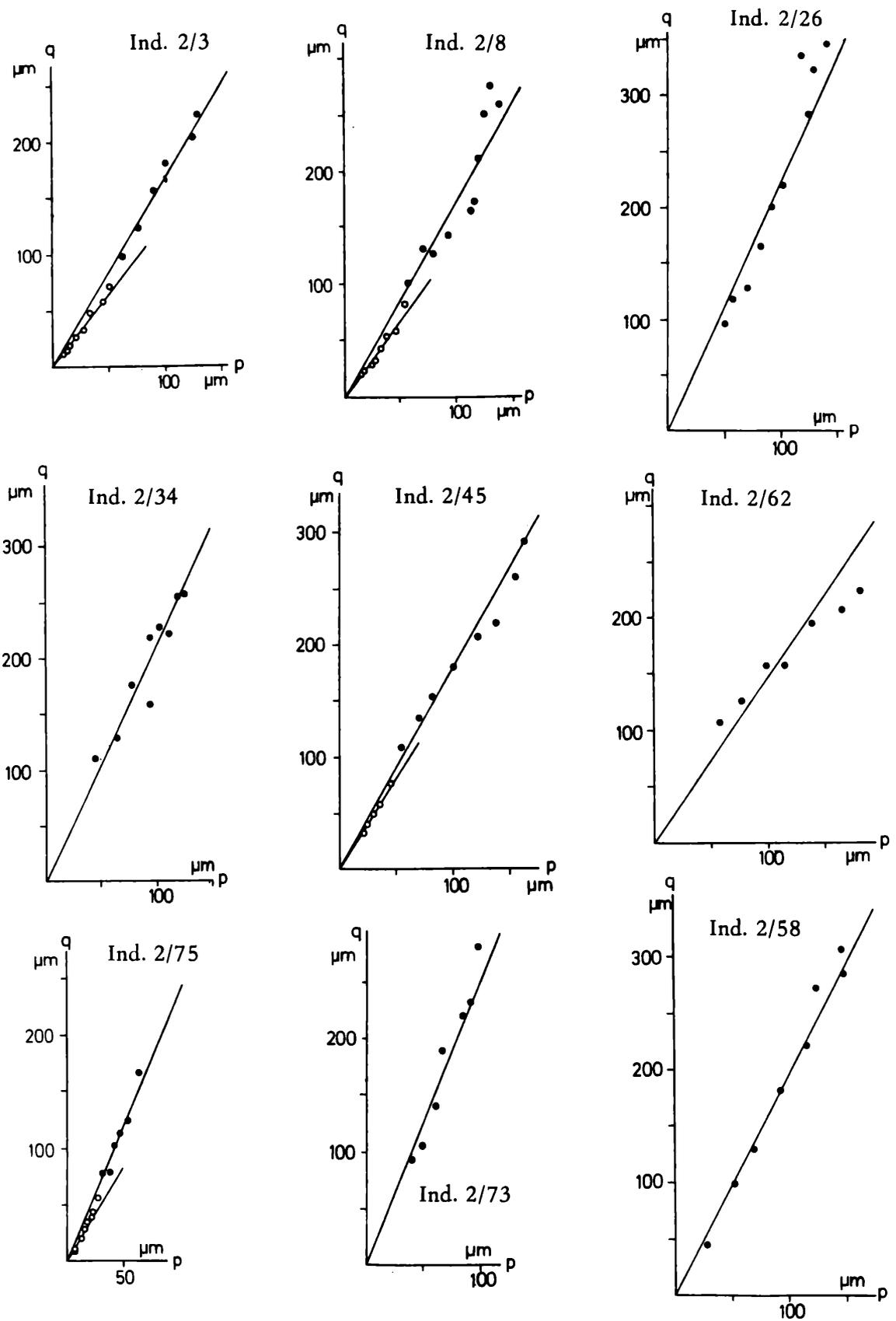


Abb. 12: Darstellung des linearen, isometrischen Zusammenhanges der Maßzahlen $p = A-a$ und $q = y-D$ (vgl. Abb. 1) bei den auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

$$A = a\bar{m}/(\bar{k} - \bar{m}) \quad (13)$$

$$b = a\sqrt{[\bar{k}(2\bar{m} - \bar{k})]} \quad (14)$$

Da in der Flächenformel 6 nur mehr ein Parameter unbestimmt, die Fläche jedoch bekannt ist, läßt sich diese Formvariable für jede Kammer bestimmen.

Das Verfahren ist sehr kompliziert und mußte wiederum mit Hilfe des Computers (Programmierung R. WYTEK) durchgeführt werden (vgl. Taf. 6, Fig. 4). Damit ist die Möglichkeit gegeben, die Form des Gehäuses der Ichthyolarien auf Grund weniger Parameter, die das Wachstum und die Kammer bestimmen, geometrisch im zweidimensionalen Raum zu rekonstruieren. Darüber hinaus ist auch eine biologische Interpretation des Gehäusebaues gewährleistet.

Biologische Interpretation:

Zuerst soll eine Rekapitulation der Ergebnisse erfolgen. Der Proloculus ist in seiner Form von den späteren Gehäusekammern unterschieden, er kann als plesiomorphes Merkmal dazu verwendet werden, stammesgeschichtliche Rückschlüsse zu ziehen. Nach seiner Größe lassen sich 2 Gruppen unterscheiden, die biologisch als mikro- und makrosphärische Generationen zu deuten sind. An den Proloculus schließen weitere Kammern an, die in ihrer Gestalt homöomorph sind. Die ersten beiden Folgekammern unterliegen in der Volumszunahme einem unbegrenzten Wachstum. Ab der 2. Kammer erfolgt ein Wachstumswechsel; das spätere Wachstum ist begrenzt. Knapp nach dem größten Wachstum (Wendepunkt der logistischen Kurve) scheint es auch beendet gewesen zu sein. Im Gegensatz zu diesem eingeschränkten Wachstum stehen die Abstände der Kammern. Sie unterliegen einem uneingeschränkten Wachstum (Exponentialfunktion).

In neuerer Zeit wurde versucht, biologische Vorgänge anhand technischer Modelle zu deuten. Das breite Spektrum der Regelungstechnik ermöglicht diese Vorgangsweise, eine eigene Wissenschaft, die Kybernetik, erforscht die Grundlagen biologischer Steuerungs- und Regelungsprozesse. Bei den bisherigen metrischen Untersuchungen an meist eingerollten Gehäusen war es schwer, den statischen Aspekt der geometrischen Modelle vom dynamischen des Wachstums zu trennen. In beiden Ansätzen wurde nämlich die gleiche geometrische Form, eine logarithmische Spirale beschrieben (vgl. BAYER 1977). Im vorliegenden Fall sind jedoch die beiden Aspekte deutlich zu trennen und auch biologisch zu begründen. Die Kammerform als das geometrische Modell kann tatsächlich als statisch angesehen werden, da ihr Bau in einem einzigen, kurzen Arbeitsprozeß erfolgt (vgl. LE CALVEZ 1938, RÖTTGER 1973, SLITER 1970 usw.). Im Kontrast dazu steht die Aufeinanderfolge der Kammern, das Gehäusewachstum, ein echter dynamischer Prozeß. Die Kammerform allein ist nur ein Element der Gehäuseform. Durch Gesetzmäßigkeiten im Wachstum sind auch die Gesetzmäßigkeiten in den Gehäusen zu erklären. Darauf ist, will man die Gehäuse beschreiben und anhand der Merkmale Taxonomie betreiben, immer Bedacht zu nehmen. Echte und natürliche Klassifikationen können nur erreicht werden, wenn man auch den dynamischen Aspekt beachtet, der, wie man im vorliegenden Fall sieht, einen Großteil der Morphologie bewirken kann.

Der dynamische Prozeß des Gehäusewachstums, wie er nun für die liassischen Ichthyolarien aufgeschlossen wurde, läßt sich mit Hilfe der Kybernetik und Genetik erklären. Wie bereits öfters festgestellt, gibt es zwei Formen des Wachstums, die das Gehäuse der Ichthyolarien determinieren. Dies bedeutet, daß auch 2 verschiedene Programme zur Steuerung dieser Prozesse im Erbgut vorliegen mußten. Das eine Programm dürfte jedoch mit einfacheren Regelungsvorgängen verbunden gewesen sein als das Programm für das eingeschränkte Wachstum. Ein eingeschränktes Wachstum wird, wie BAYER 1978 ausführt, durch eine Kontrollsubstanz bewirkt. Je größer deren Konzentration ist, desto geringer wird die Wachstumsrate. Wo in der Zelle die Kontrollsubstanz zu lokalisieren und wie ihre Funktion ist, konnte bei Foraminiferen noch nicht festgestellt werden. Aber ähnlich wie bei Pflanzen könnten sie gleichfalls wachstumsfördernde und wachstumshemmende Enzyme darstellen, deren Produktion genetisch kontrolliert wird. Ob und wann solche Substanzen im Plasma erzeugt werden, hängt wiederum von Regulationsprozessen ab, die direkt auf die Gene einwirken (vgl. HARTMAN & SUSKIND 1972). Damit wären beide Formen des bei den Ichthyolarien festgestellten Wachstums genetisch und nicht durch äußere Einflüsse bedingt.

Regelungstechnisch lassen sich beide Vorgänge mit einer Folgeregelung erklären (vgl. RÖHLER 1974), wobei Störungen durch einen Fühler registriert werden und sofort einer Regelung unterliegen. Wäre dies nicht der Fall, würden äußere Einflüsse als Störgrößen ein wesentlich unregelmäßigeres Wachstum bewirkt haben. Da der Regler in einem solchen System natürlich nur zeitverzögert arbeiten kann, ist eine vollständige Korrektur der Störgrößen nicht möglich. Dies läßt sich beweisen, indem die Gehäuse nicht vollends dem „morphologischen Idealtypus“ entsprechen. Bei einem absolut störungsfreien System hätte die Konstruktion in Idealform stattfinden müssen. Die Einflüsse der äußeren Faktoren bewirkten die mehr oder minder starken Schwankungen in der Abweichung von dieser Idealform. Die Schwankungen lassen sich, da nicht erbbedingt, eindeutig als Modifikationen determinieren. Die Parameter der Wachstumsfunktionen wiederum bestimmen das Gehäuse in einem ähnlichen Grad, wie es Gene tun würden. Es wäre natürlich vermessen, diese Parameter und ihre Zahl mit Erbanlagen gleichzusetzen, aber man erhält doch die Möglichkeit eines indirekten Zugriffes auf das genetische Material. Mit Hilfe dieser Formvariablen läßt sich zumindest das genetische System, das diesen Merkmalskomplex bestimmt, in seiner Gesamtheit quantitativ erfassen.

Weitere Belege für die Meinung, daß die Wachstumsfunktionen genetisch bedingt waren, lassen sich beim Vergleich mit dem Wachstum rezenter Foraminiferen finden. In Laborversuchen konnte beobachtet werden, daß alle Foraminiferen, ganz gleich welche Position sie im System einnehmen, ähnlichen Wachstumsprozessen unterliegen (vgl. BRADSHAW 1957, SLITER 1970, SCHNITKER 1974, RÖTTGER 1972, etc.). Bei diesen Untersuchungen wurde jedoch die Kammerzählung in Beziehung zur Zeit gesetzt. Dabei stellte sich heraus, daß das Wachstum im Laufe der Zeit eine Verzögerung erfährt, so daß wiederum bei einer Darstellung in Diagrammen S-förmige Kurven aufscheinen. Sind die Bedingungen für den Organismus günstig – in den meisten Fällen wurden Temperatur oder Salzgehalt geändert – ist die Wachstumsrate wesentlich höher, die Reproduktion findet aber zu einem frühen Zeitpunkt statt und die Gehäuse bleiben klein. Bei ungünstigen Bedingungen, wenn Wachstum, aber keine Reproduktion stattfindet, wachsen die Gehäuse zwar langsamer, werden dafür aber wesentlich größer. Auf die Form des Gehäuses haben diese exogenen Faktoren keinen Einfluß. Anders könnte es sich mit dem Faktor Ernährung verhalten, da bei einigen Formen festgestellt wurde, daß mangelndes Nahrungsangebot zu anderen Gehäuseformen führte (vgl. BOLTOVSKOY & WRIGHT 1976, S. 245 ff.). Inwieweit sich dieser Faktor innerhalb der Foraminiferen tatsächlich in dieser Form auswirkt, ist beim jetzigen Stand der Kenntnisse nicht zu beurteilen. Sind also bei der 2. Wachstumsfunktion der Gehäuse (allgemeine logistische Funktion) möglicherweise noch Freiheiten für den Eingriff äußerer Faktoren gegeben, so scheint dies bei der ersten Wachstumsfunktion nicht der Fall zu sein. Die hier vorliegende skalare Größe, der Parameter σ (vgl. Formel 12) steht in direktem Zusammenhang mit dem Proloculus (Korrelation $R = 0,98$); der Wachstumskoeffizient hingegen ist, wie bereits oben erwähnt, sicherlich genetisch determiniert. Somit ist überhaupt keine Möglichkeit für äußere Faktoren gegeben, in die Morphologie der 3 ersten Kammern (Proloculus und 1. + 2. Kammer) einzugreifen. Dies führt natürlich zur Frage, ob überhaupt die Möglichkeit einer äußeren Beeinflussung bestanden hat. Zieht man als Vergleich wiederum die rezenten Foraminiferen heran, so zeigt sich, daß nach einer Reproduktion die jungen Individuen, sobald sie das elterliche Gehäuse verlassen, bereits mehrkammerig sind (vgl. BRADSHAW 1957, SLITER 1970, ROETTGER 1972 etc.). Der erste Teil des Wachstumsprozesses findet somit in der Reproduktionszyste des elterlichen Gehäuses statt. Es bleiben daher die jungen Individuen beim Wachstum und in der Anlage der ersten Kammern von äußeren Einflüssen verschont. Dies könnte auch der Grund sein, warum bei den Ichthyolarien die ersten beiden auf den Proloculus folgenden Kammern anderen Wachstumsgesetzen als die späteren Gehäuseteile unterlagen. Diese Gesetzmäßigkeit ist überraschend, umso mehr, da bei „primitiveren“ Vertretern rezenter Foraminiferen (Gattung *Trochammina* SALAMI 1976, *Bolivina* SLITER 1970) die aus der Reproduktionszyste ausbrechenden Individuen ebenfalls dreikammerig sind. Somit kann der Schluß gezogen werden, daß auch die Ichthyolarien erst nach dem Bau dreier Kammern die elterliche Zyste verlassen haben. Aber nicht nur im Volumswachstum ist dieser Wechsel dokumentiert, auch die Kammerabstände zeigen bei der ersten Kammer die starke Abweichung von der Exponentialfunktion. Dies bedeutet, daß dieser Wachstumssprung tatsächlich genetisch bedingt ist und nicht, wie man

bei der Wachstumsfunktion des Volumens annehmen könnte, durch das Mißachten der Dicke des Proloculus.

Somit bleibt nur mehr die Frage offen, warum das Volumswachstum nicht bis zur Obergrenze der logistischen Funktion durchgeführt wurde, sondern deren Wendepunkt im besten Fall mit 2 Kammern überschritten hat. Die einfachste Erklärung dafür liefert Taf. 6, Fig. 4. Der Grund liegt in der Diskordanz zwischen den Wachstumsfunktionen für die Kammerabstände und dem Volumen. Während die Abstände stetig größer werden, beginnen die Kammern nach dem Wendepunkt ihre Größe zu verringern. Dies führt jedoch zu einer Ablösung der Kammern vom Gehäuse. In diesem Stadium war der ökologische Anspruch der Widerstandsfähigkeit nicht mehr gewährleistet. Die Funktion überflügelt die Bautechnik, Gehäuse in dieser Form waren nicht mehr zweckmäßig.

S k u l p t u r

Bei den hier beschriebenen Ichthyolarien treten als Skulpturelemente Rippen und ein Kiel auf. Beide Elemente sind in den Stichproben, mit Ausnahme eines Individuums, bei allen Gehäusen anzutreffen. Sie können somit als charakteristische Eigenschaften der Gehäuse angesprochen werden. Besonders die charakteristische Ausbildung der Rippen führte dazu, sie als taxonomisches Merkmal zu verwenden. Da sie in ihrer Form jedoch sehr variabel sind, ergaben sich bei der Zuordnung einzelner Individuen zu den aufgestellten Arten beträchtliche Schwierigkeiten. Morphologisch wurden manchmal Extremformen als Typen für Arten herangezogen. Der Großteil der Individuen liegt, wie so oft bei einem typologischen Konzept, zwischen den Extremformen.

Hier soll eine kurze Beschreibung der heute verwendeten Arten mit ihrer Charakterisierung erfolgen (vgl. NORLING 1966, RUGET 1967, WELZEL 1967):

Ichthyolaria sulcata: Sie zeichnet sich durch zahlreiche, parallele Rippen aus, die das gesamte Gehäuse überziehen (vgl. Taf. 1, Fig. 5, 6; Taf. 3, Fig. 4, 5).

Ichthyolaria dubia: Die Rippen konvergieren in Richtung zur Mündung, sie sind gleichfalls in größerer Zahl vorhanden (vgl. Taf. 3, Fig. 9; Taf. 6, Fig. 1).

Ichthyolaria bicostata: Zwei Medianrippen begrenzen eine Medianfurche, Nebenrippen können auftreten (vgl. Taf. 1, Fig. 1, 2; Taf. 3, Fig. 2, 3; Taf. 5, Fig. 2).

Ichthyolaria terquemi: Alle Rippen sind reduziert, eine Mittelfurche bleibt erhalten (vgl. Taf. 3, Fig. 1, Taf. 5, Fig. 1).

Ichthyolaria baueri: Sie stellt einen Übergang von *I. bicostata* zu *I. sulcata* dar. Die beiden Medianrippen sind bereits ausgeprägt, daneben treten noch weitere Rippen auf (vgl. Taf. 1, Fig. 4; Taf. 3, Fig. 6).

Ichthyolaria pulchra: Diese Form besitzt zahlreiche und feinere Rippen als *I. sulcata* (vgl. Taf. 3, Fig. 10).

Ichthyolaria rugosa: Sie hat ebenfalls zahlreiche Rippen, die jedoch unregelmäßig verlaufen (vgl. Taf. 1, Fig. 3).

Ichthyolaria squamosa: Die Rippen sind an den Nähten unterbrochen.

Ichthyolaria muelensis: In den zahlreichen, parallel verlaufenden Rippen ähnelt sie *I. pulchra*, unterscheidet sich von dieser jedoch durch das Fehlen eines Kieles (vgl. Taf. 3, Fig. 7, 8; Taf. 5, Fig. 3).

Es wurde bisher noch kein Versuch unternommen, die Form der Rippen quantitativ zu erfassen. Besonders im Rasterelektronenmikroskop zeigt sich ihre unregelmäßige Ausbildung. Nicht nur, daß die Rippen achsensymmetrisch unterschiedlich sind, auch auf den beiden Breitseiten des Gehäuses stimmen sie nicht überein. Ihr Einsetzen ist öfters sehr unregelmäßig. Trotzdem konnte festgestellt werden, daß die Rippen in ihrer Zahl und Form bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterliegen. Zur geometrischen Interpretation wurde wiederum auf die 3. Dimension verzichtet, ein Vorgang, der sich besonders an den Gehäuserändern auswirkt. Auf die dort auftretenden Abweichungen wird später eingegangen.

Als einfachste funktionelle Beziehung bietet sich ein Zusammenhang zwischen Lage der Rippen und Länge des Gehäuses an. Daß diese Beziehung nicht durchwegs linear sein muß, beweist Taf. 6, Fig. 1. Es ist vielmehr deutlich zu erkennen, daß nur Funktionen höherer Ordnung die Form der Rippen er-

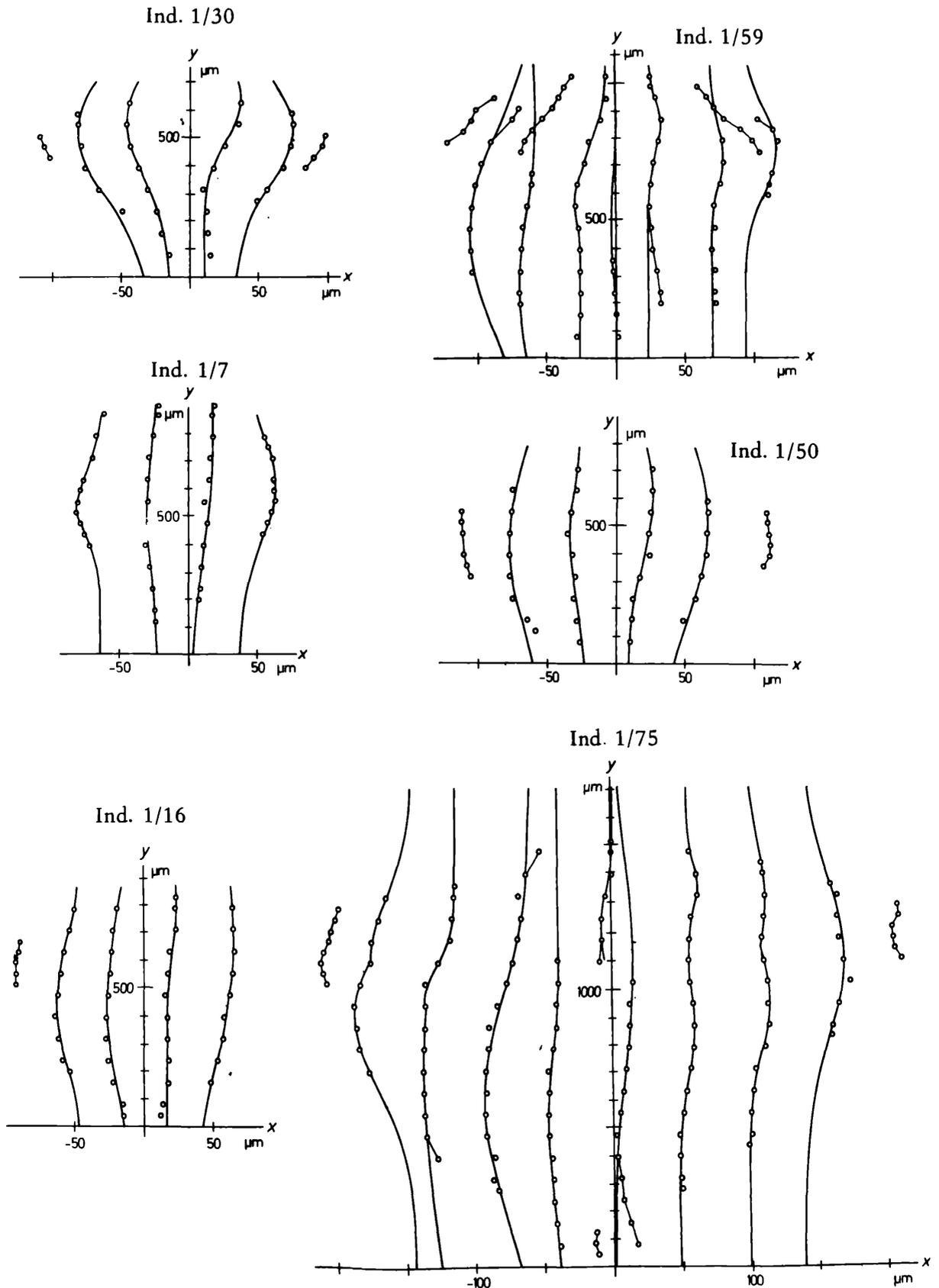
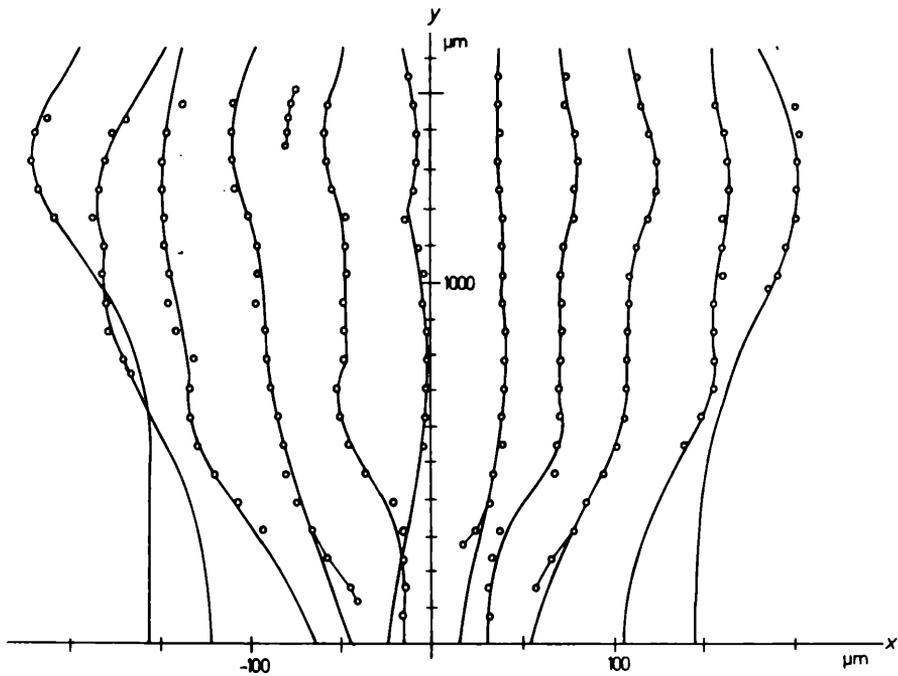


Abb. 13: Darstellung der Rippenformen der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen im Koordinatensystem x , y (vgl. Abb. 1). Die glockenförmigen Kurven (Formel 15) sind den gemessenen Einzeldaten (Punkte) statistisch angepaßt.

Ind. 1/84



Ind. 1/98

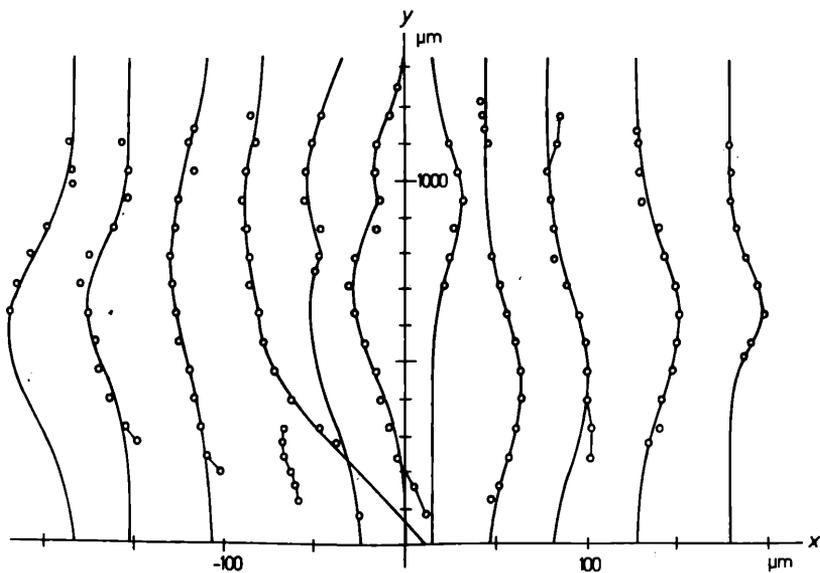


Abb. 14: Darstellung der Rippenformen der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen im Koordinatensystem x , y (vgl. Abb. 1). Die glockenförmigen Kurven (Formel 15) sind den gemessenen Einzeldaten (Punkte) statistisch angepaßt.

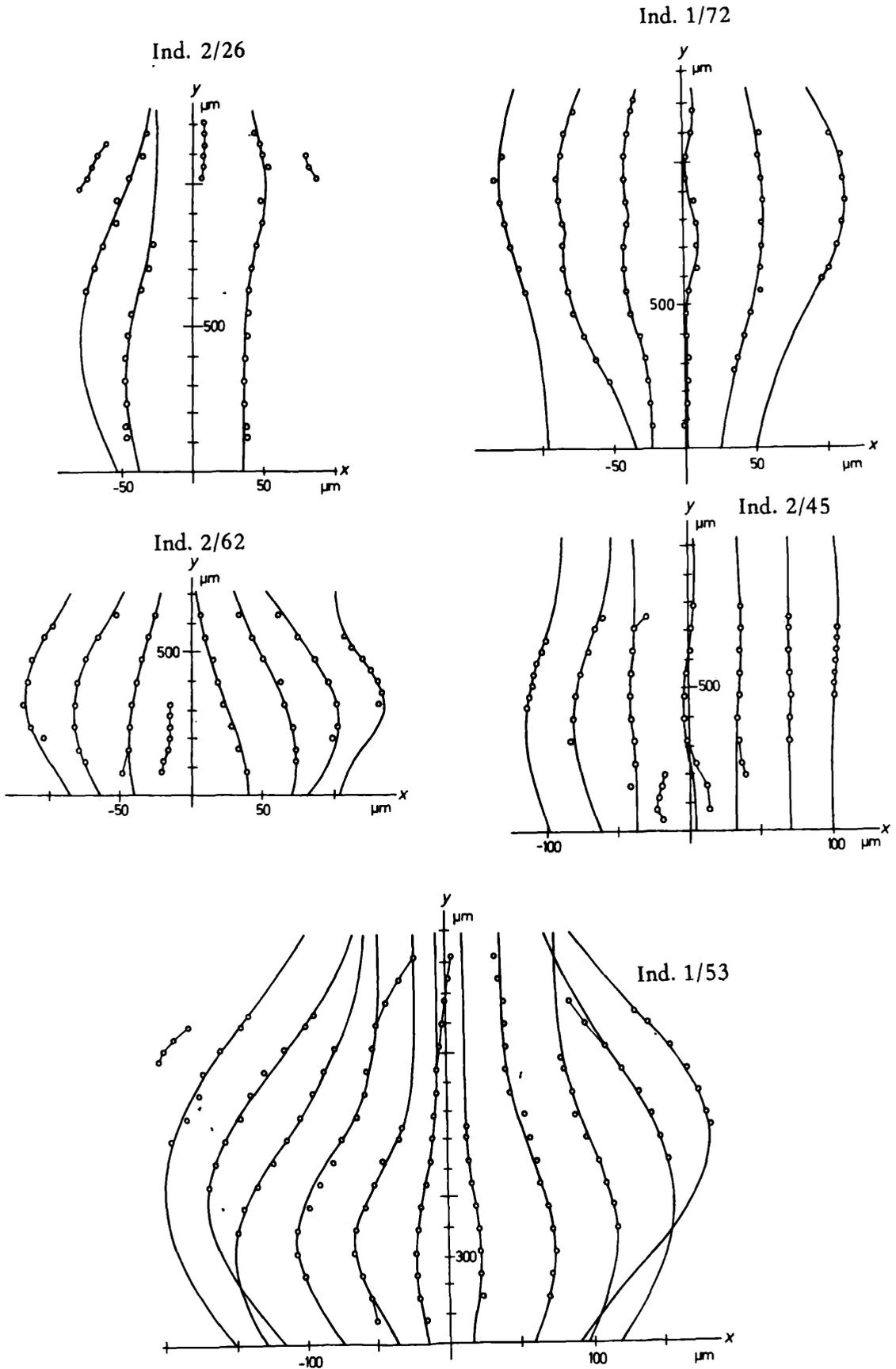


Abb. 15: Darstellung der Rippenformen der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen im Koordinatensystem x , y (vgl. Abb. 1). Die glockenförmigen Kurven (Formel 15) sind den gemessenen Einzeldaten (Punkte) statistisch angepaßt.

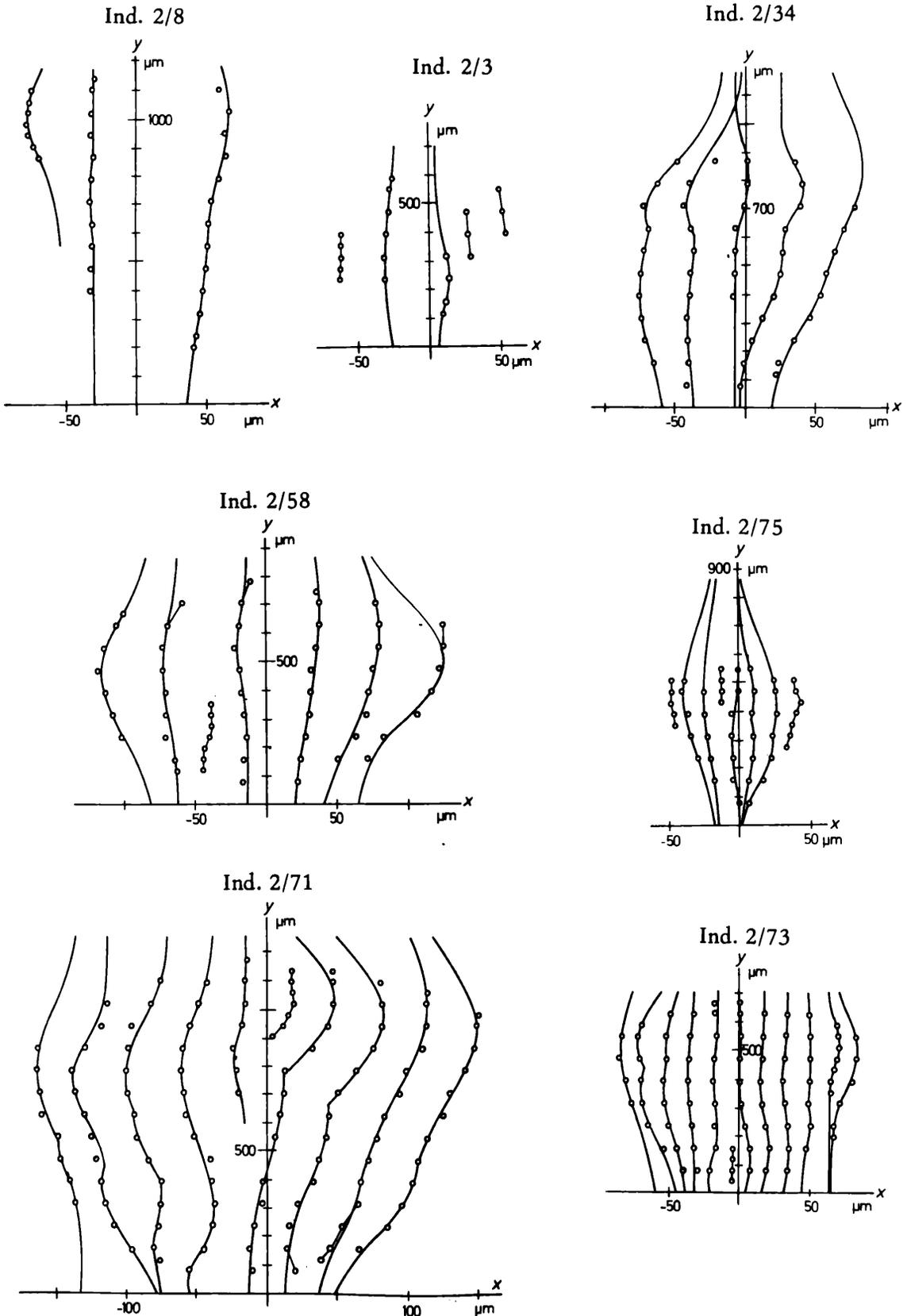


Abb. 16: Darstellung der Rippenformen der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen im Koordinatensystem x , y (vgl. Abb. 1). Die glockenförmigen Kurven (Formel 15) sind den gemessenen Einzeldaten (Punkte) statistisch angepaßt.

klären können. Um diese Funktionen festzulegen, wurden für jedes Individuum Diagramme angefertigt, in denen die Lage der Rippen in Beziehung zur Gehäuselänge gesetzt wurde (vgl. Abb. 13–16). Zur genaueren Erfassung der Kurvenform erfolgte eine 4fache Überhöhung in Richtung x-Achse. Durch eine genaue Analyse der einzelnen Rippen ließ sich der Kurvenverlauf eindeutig festlegen. Bei allen Rippen handelt es sich dabei um mehr oder minder glockenförmige Funktionen. Da aber infolge des Fehlens wichtiger Kurvenabschnitte durch die Gehäusebegrenzung nur bei wenigen Rippen die volle Kurve ausgebildet ist, konnte eine etwaige Schiefe, die möglicherweise vorliegt, nicht in Betracht gezogen werden. Vielmehr wurde versucht, symmetrische Kurven anzupassen. Bestärkt wurde dieses Vorgehen durch die Tatsache, daß besonders in den mittleren Rippen, bei denen die Funktion voll ausgebildet ist, die Anpassung der symmetrischen Glockenfunktion voll befriedigt. Mathematisch läßt sich die oben erwähnte Funktion folgendermaßen definieren:

$$x = H e^{-w^2(y-s)^2} + Z \quad (15a)$$

Stellt man diese Funktion in das vom Gehäuse bestimmte Achsenkreuz, ergibt sich folgende Form:

$$y = s \pm \sqrt{[-\ln \frac{x-Z}{H}] / w^2} \quad (15b)$$

Jede Rippe wird somit, abgesehen von ihrer Höhe, durch die 4 Parameter Z, H, s und W bestimmt. Davon beschreibt der Parameter Z die Distanz der Rippe zur Symmetrieachse (die Kurve verläuft parallel zur y-Achse). Die Formvariable H bestimmt die Höhe, der Parameter W die Weite der Glocke. Weiters besitzt die Kurve einen Scheitelpunkt, dessen Position durch die Formvariable s determiniert wird.

Wie man aus Abb. 13–16 ersehen kann, gibt es bei den einzelnen Rippen an deren Anfang und Ende mehr oder minder starke Abweichungen von der statistisch angepaßten Kurve. Dies läßt sich in den Anfangsteilen der Rippe durch folgende Umstände erklären: Die Medianrippen müssen den Proloculus überziehen, der jedoch in seiner Dicke von den nachfolgenden Kammern abweicht. Daraus resultiert eine Ausbuchtung der Rippen in der 2 dimensionalen Projektion. Dies ließe sich zwar wiederum durch eine Glockenfunktion beschreiben, der Proloculus ist jedoch so unterschiedlich ausgebildet, daß sie zu vernachlässigen ist. Außerdem fehlt diese Ausbuchtung bei den Rippen, die nicht den Proloculus überziehen. Bei ihnen tritt jedoch ein anderes Phänomen zutage. Da die Kammern an den Rändern in einer Rundung abbiegen, die Rippen oft schon in dieser Wölbung einsetzen, erfolgt gleichfalls ein Abweichen von der Glockenform. Auf diese Tatsache wurde bei der Bestimmung der Rippenfunktionen Rücksicht genommen. Ähnliches gilt für das Gehäuseende. Auch hier können die Wölbungen des Mündungsbereiches stärkere Abweichungen in der Rippenform bewirken. Weiters ist zu bemerken, daß von der Glockenkurve stets nur der Teil als Rippe ausgebildet wird, der von Z abweicht; das bedeutet, daß lineare Teile der Funktion kaum ausgebildet werden. Dies führt jedoch bei größeren Gehäusen zu einigen Problemen. Bei ihnen sind nun 2 Möglichkeiten verwirklicht, die Ausbildung gerader Teile zu verhindern. Zum ersten läßt sich der Parameter W dermaßen ändern, daß die Weite der Glockenkurve zunimmt. Wenn dies nicht der Fall ist, erfolgt ein Umspringen des Wachstums der Rippen auf ein anderes Programm. Dies bedeutet im einfachsten Fall ein Ansetzen einer zweiten Glockenfunktion. Bei einigen Individuen geht dies so weit, daß für eine Rippe 3–4 Glockenfunktionen deren Gestalt determinieren. Aber auch beim Umspringen auf ein anderes Programm gibt es verschiedene Möglichkeiten und Abstufungen. Im einfachsten Falle wird, um ein Verlegen des Scheitelpunktes herbeizuführen, der Parameter s geändert (vgl. Abb. 15, Ind. 1/72). In aufsteigender Reihe folgen dann die Formvariablen W und H. Als letztes und höchst entwickeltes Stadium ist ein solches anzusehen, wo durch Änderung des Parameters Z die gesamte Glockenfunktion eine andere Lage erhält (vgl. Abb. 16, Ind. 2/71). Eine solche Änderung der Rippenform durch Umspringen auf andere Wachstumsprogramme tritt in einem Gehäuse zuerst bei den mittleren Rippen auf. Nur bei extrem großen Gehäusen greift diese Änderung auch auf die peripheren Rippen über (vgl. Abb. 14, Ind. 1/84). Dies ist sicher im Kammerwachstum begründet, bei dem nach Erreichen der größten Wachstumsrate eine Reduktion der Kammergrößen einsetzt. Damit ist auch eine Abnahme der Gehäusebreite verbunden, die peripheren Rippen sind somit nur auf kleine Gehäuseabschnitte beschränkt und errei-

chen keine größeren Längen.

Eine weitere Form der Unterdrückung der linearen Teile dieser Funktionen wird dadurch hervorgerufen, daß die Rippenabstände einen Schwellenwert nicht unterschreiten dürfen. (Diese Rippenabstände sind nicht mit dem Parameter Z ident). Tritt dieser Fall ein, wird die innere Rippe von der außen liegenden unterdrückt. Diese Repression folgt somit wiederum Gesetzmäßigkeiten, indem jede 2. Rippe erhalten bleibt. Dabei ist es gleichgültig, welche Rippe zuerst unterdrückt wird; tritt eine Unterdrückung auf, wird bei den folgenden Rippen alternierend die eine unterdrückt, während die andere ihr Wachstum unbehindert fortsetzt (vgl. Abb. 15, Ind. 1/53; Taf. 6, Fig. 1–4). Im Gegensatz dazu kann auch der Fall eintreten, daß neue Rippen gebaut werden. Dies ist dann der Fall, wenn Schwellenwerte überschritten werden und die Abstände zwischen zwei Rippen zu groß sind. Zuerst muß man unterscheiden, ob nicht vielleicht eine ältere Rippe von der benachbarten unterdrückt wurde, um dann nach längerer Repression, wenn die Abstände groß genug sind, neuerlich aufzutreten (vgl. Abb. 13, Ind. 1/75). Eine solche Form der Unterdrückung findet in jedem Fall bei der Mittelrippe statt. Sie ist immer angelegt und im genetischen Erbgut fixiert, wird aber häufig von den beiden Medianrippen unterdrückt. Ihr primäres Vorhandensein läßt sich oft daran erkennen, daß sie am Proloculus ausgebildet ist, im späteren Gehäuse jedoch nicht mehr aufscheint (vgl. Taf. 5, Fig. 5). Desgleichen tritt sie manchmal beim Auseinanderweichen der beiden Medianrippen in Erscheinung, dann also, wenn der Schwellenwert des Rippenabstandes überschritten wurde und Platz zu ihrer Ausbildung gegeben ist. In einigen Proben des Lias gamma Norddeutschlands (Bohrung Hambühren, vgl. BARTENSTEIN & BRAND 1937) tritt bei einigen Exemplaren der besondere Fall ein, daß alle Rippen bis auf diese Mittelrippe reduziert wurden. Dies veranlaßte BRAND, die Form mit einem Artnamen (*Frondicularia frankei*) zu belegen.

Unabhängig vom Unterdrücken einer Rippe kann auch eine völlig neue Analge von Rippen erfolgen. Dies tritt meist dann auf, wenn der Wendepunkt des Gehäusewachstums überschritten wurde. Die vom Gehäuse etwas abgesetzten Kammern zeigen eine Berippung, die von der bisherigen Form abweicht. Meist werden zwischen den Hauptrippen, deren mathematische Funktion bereits in den linearen Teil übergeht, zu ihrer Repression neue Rippen angelegt. Durch ihre von den Hauptrippen abweichende Weite der Glockenfunktion konvergieren sie stärker als diese zur Mündung hin (Abb. 13, Ind. 1/59; Taf. 3, Fig. 3; Taf. 5, Fig. 4).

Mit dem Festlegen der oben angeführten 4 Parameter ist jede Rippe eines Individuums determiniert und kann geometrisch im 2-dimensionalen Raum dargestellt werden. Ähnlich wie bei der Kammerform und dem Gehäusebau stellt sich die Frage, ob Beziehungen der einzelnen Rippen zueinander bestehen und ob sie bestimmten Gesetzmäßigkeiten gehorchen. Beim Betrachten der Diagramme läßt sich bereits erkennen, daß gegen die Gehäuseseite hin der Parameter H , das ist die Höhe der Glockenfunktion, zunimmt. Doch soll hier zuerst der Parameter Z einer genaueren Analyse unterzogen werden. Unter den oben angeführten Gesichtspunkten des Unterdrückens und Neuauftretens von Rippen lassen sich Haupt- von Nebenrippen unterscheiden. Die Hauptrippen kann man ab der Symmetrieachse in aufsteigender Reihenfolge numerieren. Nun wurden die Z -Werte der einzelnen Rippen als abhängige Variable in Beziehung zur Rippenzahl gebracht und in einem Diagramm eingetragen (vgl. Abb. 17, 18).

Durch Vergleich der Diagramme, die für jedes Individuum erstellt wurden, zeigte sich ein linearer Zusammenhang der beiden Variablen. Daß die mittels einer Berechnung der linearen Regression angepaßte Gerade nicht durch den Ursprung verläuft, wird durch die Asymmetrie der Berippung hervorgerufen. Als wesentliches Ergebnis ist jedoch die Linearität des Zusammenhanges zu werten:

$$Z = f(j) \quad Z = rj + t \quad j \in \mathbb{N}, j = \text{Rippenzahl} \quad (16)$$

Dies bedeutet weiterhin, daß die Abstände der Rippen zueinander,

$$z_j = Z_j - Z_{j-1}$$

bei jedem Individuum konstant sind.

Wie schon oben erwähnt, scheinen die Höhen der Glockenfunktionen bei den peripheren Rippen größer als bei den inneren Rippen zu sein. Dies wäre ein Hinweis dafür, daß dieser Parameter H nicht nur

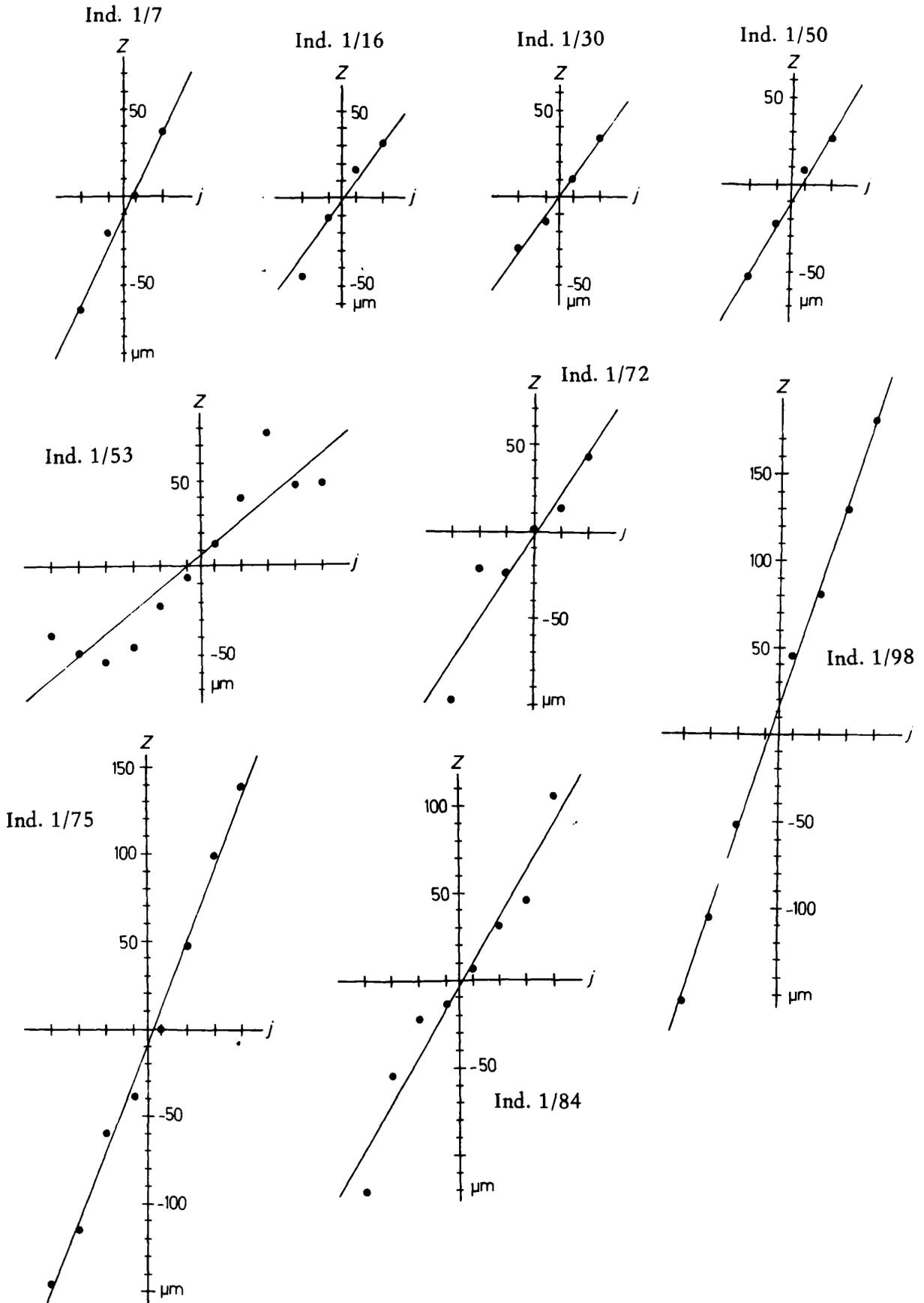


Abb. 17: Linear funktioneller Zusammenhang zwischen den Abständen Z der Rippenfunktionen und der Rippenzahl j, am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

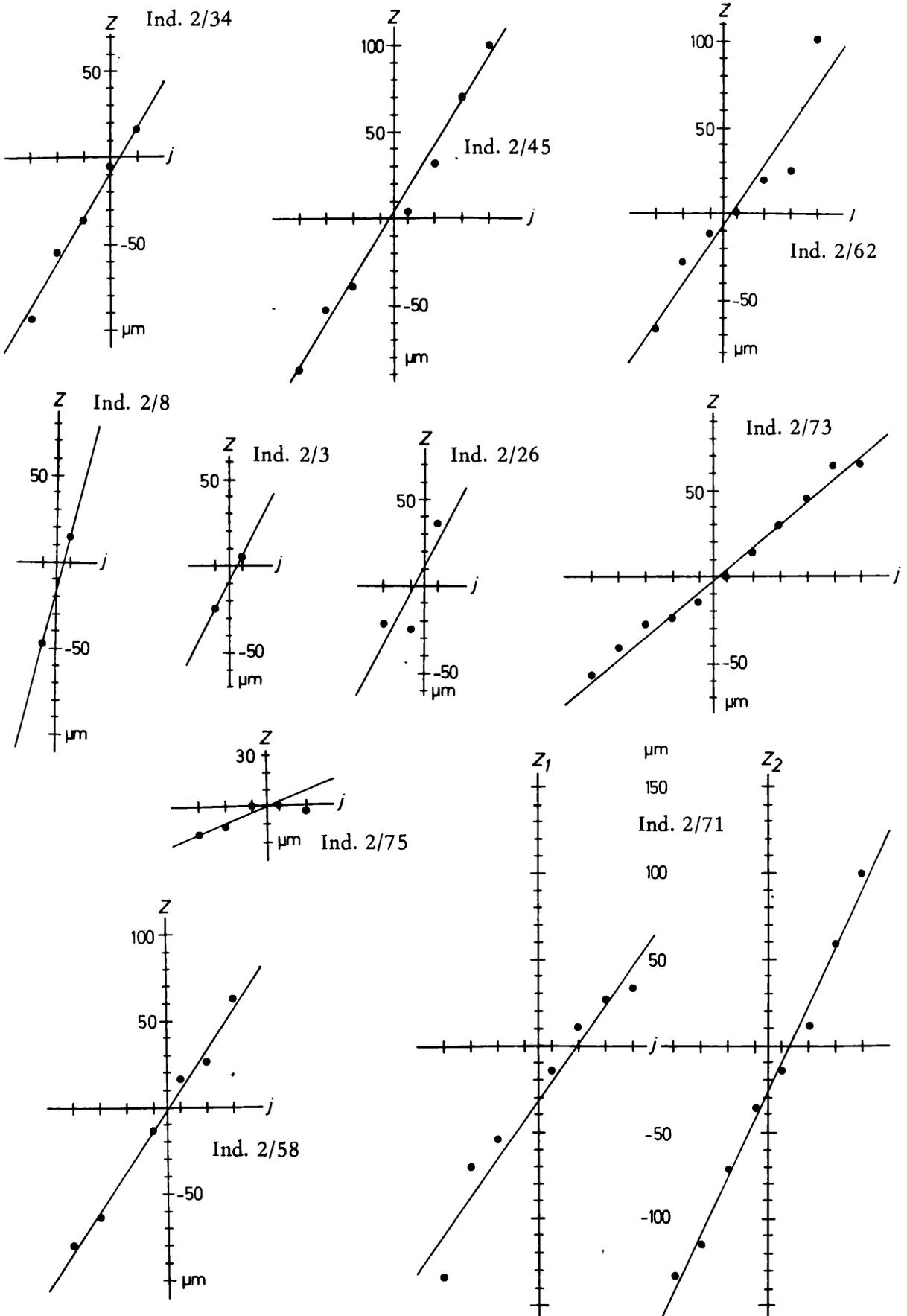


Abb. 18: Linear funktioneller Zusammenhang zwischen den Abständen Z der Rippenfunktionen und der Rippenzahl j, am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen.

von der Rippenzahl, sondern auch von der Distanz zur Symmetrieachse abhängig ist. Ein linearer Zusammenhang ließe sich durch folgende Funktion erklären:

$$H = a_1 + a_2 j + a_3 Z \quad j \in \mathbb{N} \quad (17)$$

Daß dieser Zusammenhang wirklich gegeben ist, zeigen die Berechnungen der mehrfachen Regression mit Bestimmung des multiplen Korrelationskoeffizienten (R^2 vgl. GAENSSLEN & SCHUBÖ 1973). Nur in wenigen Fällen betrug dieser Wert weniger als 0,9 (15 von 174 Individuen), in den meisten Fällen war er größer als 0,98. Dies bezeugt einen echten und intensiven Zusammenhang der 3 Parameter H , Z und j . Da in dieser Gleichung die Koeffizienten bei fast jedem Individuum gegensätzliche Vorzeichen aufweisen, ist es nur von ihrem Betrag abhängig, ob die Rippen mit zunehmender Anzahl gegen die Kammerbegrenzung höher werden, oder ob eine gegenläufige Tendenz eingeschlagen wird. Der Parameter a_1 beinhaltet die Asymmetrie der Berippung und steht im direkten Zusammenhang mit dem Parameter t der Gleichung 16.

Bei der Untersuchung des Zusammenhanges aller Wachstumsparameter des Gehäuses stellte sich heraus, daß die Formvariablen a_2 und a_3 der Gleichung 17 hoch korreliert sind. Der Korrelationskoeffizient erreicht bei Gehäusen aus dem Lotharingien den Wert $-0,9015$ (99 Individuen), bei den Formen aus dem Domerien beträgt er $-0,8645$ (75 Individuen). Für beide Proben ist er somit signifikant. Dies bedeutet, daß bei steigendem Wert des Parameters a_2 der Wert für a_3 abnimmt. Der Parameter H scheint somit für diese Gehäuse einen hohen Grad an Fixierung besessen zu haben.

Anders verhält es sich mit dem Parameter s , der Lage des Scheitelpunktes der Glockenfunktion. Hier läßt sich bereits durch Beobachtung feststellen, daß diese Formvariable innerhalb eines Individuums starken Schwankungen unterworfen ist. Trotzdem wurde versucht, funktionelle Zusammenhänge festzustellen, indem man ihn in Beziehung zu Rippenzahl brachte (vgl. Abb. 19):

$$s = f(j) \quad s > 0, j \in \mathbb{N}$$

Es war nicht leicht, die funktionellen Zusammenhänge zu erkennen, trotzdem konnte folgende Funktion ermittelt werden:

$$s = b_1 j + b_2 \quad s > 0, j \in \mathbb{N} \quad (18)$$

Bei Betrachtung aller Diagramme sticht sofort der Zusammenhang von b_1 und b_2 ins Auge. Dies läßt sich statistisch durch Ermittlung der Korrelationskoeffizienten beweisen. Für die Individuen aus dem Lotharingien hat der Koeffizient den Wert $-0,8008$, für die Gehäuse aus dem Domerien den Wert $-0,4877$. Bei einer Überprüfung der Signifikanz ($n = 75$, Irrtumswahrscheinlichkeit 5 %, $t = 0,232$) wird sie auch für die Gehäuse aus dem Oberen Pliensbachien bestätigt.

Die Zusammenhänge lassen sich folgendermaßen darstellen:

Wenn die durch die Gleichung 18 bestimmte Gerade die Symmetrieachse im unteren Gehäuseabschnitt nahe dem Proloculus schneidet, ist ihr Anstieg positiv (vgl. Abb. 19, Ind. 2/62), schneidet sie die Ordinate jedoch in der Mitte oder im oberen Abschnitt, ist mit einem negativen Anstieg zu rechnen (vgl. Abb. 19, Ind. 2/58). Wenn also der Schnittpunkt dieser Geraden mit der Symmetrieachse nahe dem Proloculus zu liegen kommt, wandert der Scheitelpunkt bei den äußeren Rippen in Richtung zur Mündung. Ist er jedoch bei den inneren Rippen in der Nähe der Mündung gelegen, rückt er mit steigender Rippenzahl in Richtung zum Proloculus. Durch beide Vorgänge wird jedoch bewirkt, daß sich die Rippen in Richtung zur Mündung orientieren. Wenn nun die Scheitelpunkte der Glockenkurve für die inneren Rippen in der Nähe des Proloculus zu liegen kommen, die Mündungen aber durch das lange Gehäuse so weit entfernt sind, daß hervorgerufen durch eine geringe Glockenweite, die Gefahr einer Linearität der Rippen gegeben ist, erfolgt ein Umspringen des Wachstumsprogrammes für alle Rippen. Die Scheitelpunkte der neuen Funktion liegen bei den inneren Rippen nun nahe der Mündung, der funktionelle Zusammenhang der beiden Parameter b_1 und b_2 gilt noch immer. Als Folge rücken die Scheitelpunkte mit steigender Rippenzahl gegen die Gehäusemitte. Dadurch erfolgt eine Annäherung der beiden Glockenfunktionen der Rippen in den peripheren Bereichen so weit, daß sie in den äußersten Abschnitten verschmelzen und nur durch eine Glockenfunktion ausgedrückt werden können (vgl. Abb. 19, Ind. 1/84).

Der letzte Parameter der Rippenfunktion, die Formvariable W wurde gleichfalls in Beziehung zu den anderen Parametern gesetzt. Daraufhin erfolgte von jedem Individuum eine Berechnung der mehrfa-

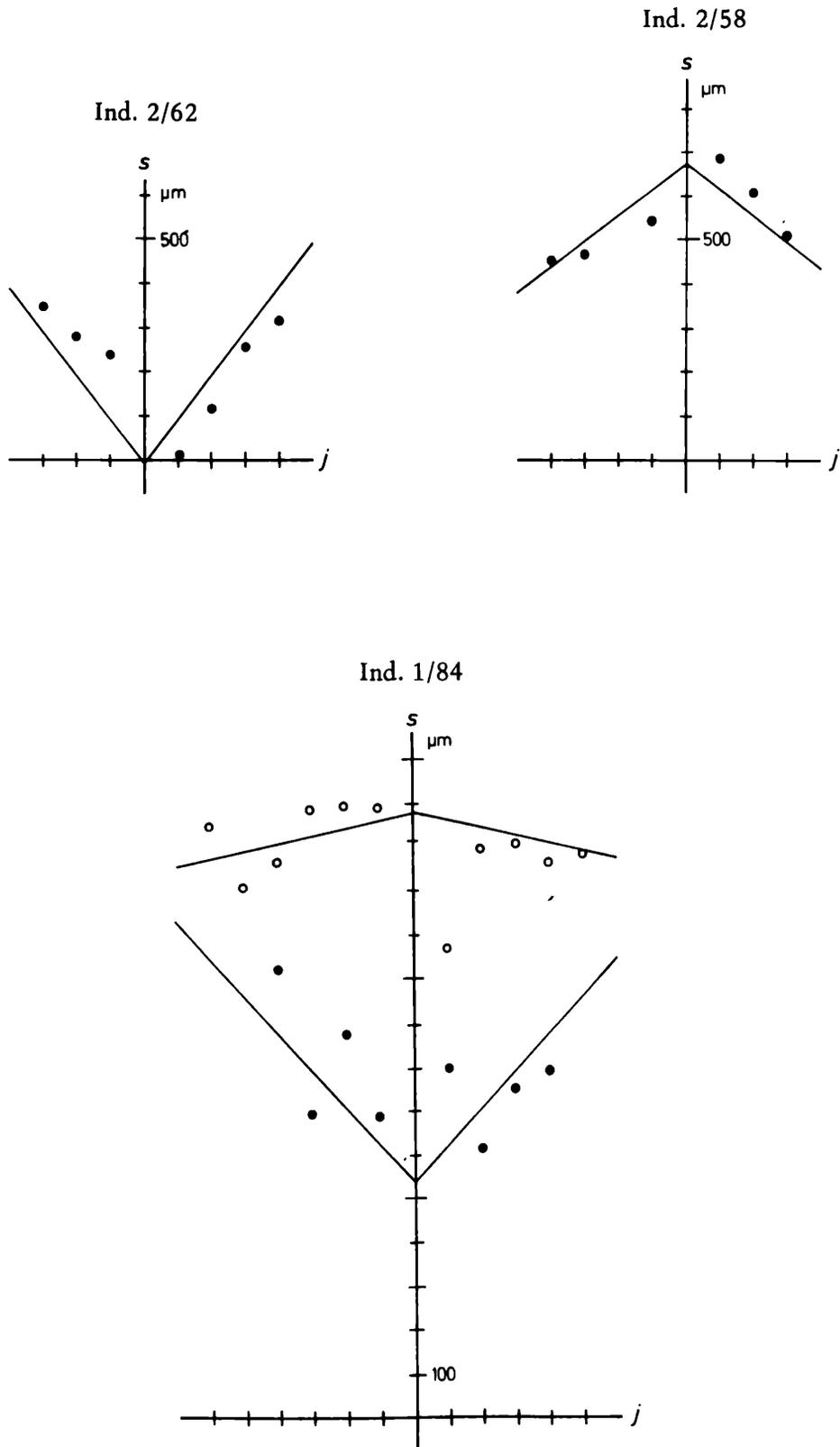


Abb. 19: Darstellung der Abhängigkeit der Lage des Scheitelpunktes s der Rippenfunktion von der Rippenzahl j .

chen Regression, wobei die Variable W zu den anderen 3 Formvariablen in Beziehung gesetzt wurde. Dabei stellte sich heraus, daß der multiple Korrelationskoeffizient bei einem Großteil der Individuen (60 %) nicht signifikant war (Irrtumswahrscheinlichkeit 5 %). Somit kann auch dieser Parameter als äußerst variabel angesehen werden, da er um einen für jedes Individuum festgelegten Grundwert schwankt. Aus diesem Grund wurde auch bei jedem Individuum das arithmetische Mittel dieses Wertes bestimmt.

Zusammenfassend können die Ergebnisse so dargestellt werden: Die Form einer Rippe läßt sich durch die 4 Parameter der Funktion 15 erklären. Im gesamten Berippungssystem eines Gehäuses stehen diese Parameter in einem Zusammenhang. Mit steigender bzw. abnehmender Rippenzahl (von der Symmetrieachse gerechnet) ändert sich jede dieser Formvariablen. Auch diese Änderung läßt sich durch Gleichungen ausdrücken. Insgesamt sind, um die gesamte Berippung eines Gehäuses summarisch charakterisieren zu können, 6 Parameter nötig (Parameter r aus Gleichung 16, Parameter a_2 und a_3 aus Gleichung 17, Parameter b_1 und b_2 aus Gleichung 18 und W). In der Gesamtpopulation treten zwischen je zwei Formvariablen hohe Korrelationen auf, somit lassen sich die 6 Parameter auf nur 4 Formvariable zurückführen.

Als Beispiel für eine Konstruktionsmöglichkeit der Rippen dienten Individuen aus dem Lias beta. Dazu konnten unter Vernachlässigung der Abweichungen von der Symmetrieebene (Parameter t der Gleichung 16, Parameter a_1 der Gleichung 17) von jedem Parameter die Mittelwerte mit ihren Standardabweichungen bestimmt werden. Bei gleichbleibenden mittleren Werten für r (Gleichung 16 bestimmt den Parameter Z) und a_2 (Gleichung 17 bestimmt Parameter H, a_3 läßt sich aus der funktionalen Beziehung

$$a_3 = 0,490 - 0,309 a_2$$

ermitteln) wurden die Abweichungen der Formvariablen b_2 (Gleichung 18 bestimmt Parameter s; b_1 läßt sich aus der Beziehung

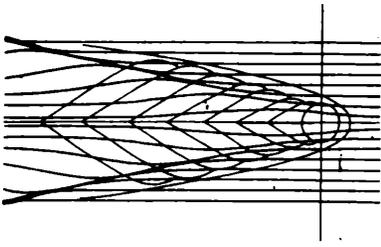
$$b_1 = 19,925 - 0,285 b_2$$

ermitteln) und des Parameters W mit je einer bzw. zwei Standardabweichungen angenommen. Daraufhin ließen sich alle Permutationen konstruieren (vgl. Abb. 20). Welche Änderungen bei einem Wechsel der Parameter r (für Z) und a_2 (für W) entstehen, soll Abb. 21 vor Augen führen. Aus diesen Abbildungen läßt sich erkennen, daß durch den Wechsel eines einzigen Parameters die gesamte Berippung des Gehäuses oft ein wesentlich anderes Aussehen als die Ausgangsform erlangen kann (vgl. Abb. 20, Nr. 4 und 5). Wenn sich aber mehrere Parameter gleichzeitig ändern, können Berippungsformen erreicht werden, die den Ausgangsformen äußerst ähnlich sind (vgl. Abb. 20, Nr. 4 und Abb. 21, Nr. 2). Damit läßt sich aber beweisen, daß man bei einer subjektiven Ähnlichkeitsanalyse Irrtümern unterliegen kann. In diesem Fall würde man die Formen, bei denen sich nur ein Parameter geändert hat, als von der Ausgangsform wesentlich unterschiedener deuten als jenen Berippungstyp, der durch den synchronen Wechsel aller Formvariablen entstanden ist. Würde man diesen Vorgang mit genetischen Prozessen vergleichen, ließe er sich mit Supressormutationen parallelisieren. Bei diesen wird durch mehrere heteroallele Mutationen die ursprüngliche Genwirkung des Wildtypes erreicht (vgl. GÜNTHER 1978, S. 216). In den Erbanlagen differieren jedoch beide Typen. Genauso läßt sich in der Berippung die Ähnlichkeit feststellen, obwohl alle Parameter differieren. Dies bedeutet wiederum, daß sich mit den vorliegenden Parametern die Rippenform auch genetisch definieren läßt.

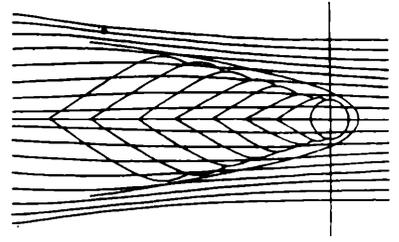
Da eine biologische Deutung später erfolgt, soll zuerst das 2. Skulpturelement, der Kiel betrachtet werden. Dieses morphologische Element ist bei allen Gehäusen anzutreffen, obwohl in früheren Arbeiten bei einigen Arten seine Existenz des öfteren geleugnet wurde. Solche Aussagen beruhten jedoch meist auf schlecht erhaltenen Exemplaren.

Der Kiel selbst ist dadurch gekennzeichnet, daß er zwar scharf, dafür aber auch dünn ist. In der Dicke scheint er mit den Rippenstärken übereinzustimmen, in der Höhe übertrifft er die Rippen jedoch bei weitem. Dadurch ist auch seine leichte Beschädigung bei allen Individuen zu erklären. Betrachtet man seine Form nun unter dem geometrischen Gesichtspunkt und setzt seinen Umriß in Beziehung zum Gehäuse, läßt sich folgende Funktion definieren:

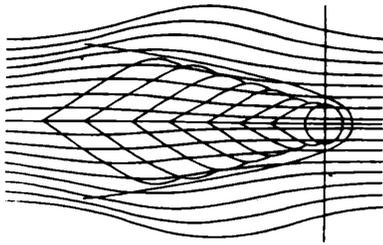
$$y = f(x)$$



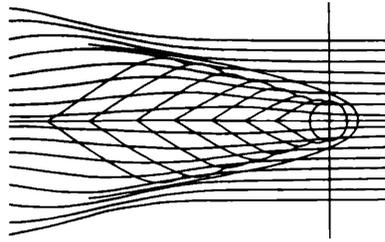
8



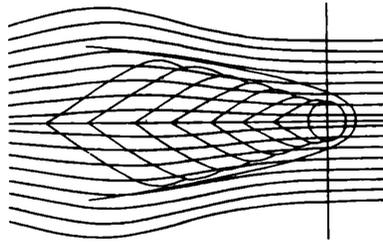
9



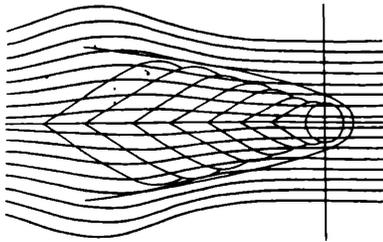
4



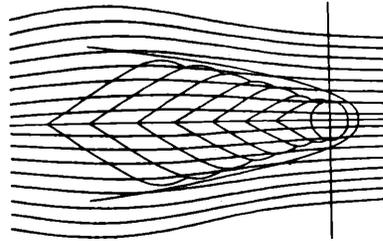
5



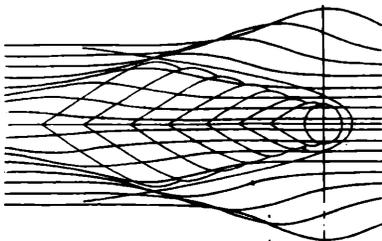
1



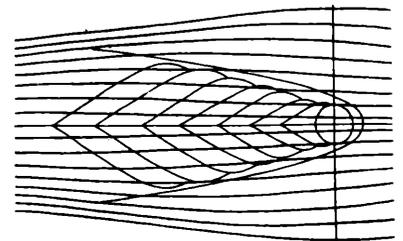
2



3



6



7

Stellt man den Kiel in das durch das Gehäuse vorgegebene Achsenkreuz, kann der Anfangsteil des Kieles durch folgende Funktion erklärt werden:

$$y = gx^c + v \quad (19)$$

Die Anpassung dieser Funktion an den äußeren Umriß des Kieles erfolgte für jedes Individuum in einem Diagramm und war für alle Gehäuse optimal (vgl. Abb. 22–24). Bei der geometrischen Konstruktion des Kieles (vgl. Abb. 22, Ind. 2/8) läßt sich erkennen, daß sein Umriß mit der oben erwähnten Potenzfunktion nur so lange parallel läuft, wie er in der Nähe der Kammern bleibt. Wenn der geringste Abstand erreicht wird, endet diese Übereinstimmung, d. h., daß sich mit zunehmender Gehäusegröße die Kurve immer mehr vom Gehäuse entfernt. Die Potenzkurve stimmt mit dem Umriß des Kieles nur solange überein, bis sie der Kammergrenze möglichst nahe kommt. Dieser Abstand zur Kammer bleibt sodann als Kielstärke für die Endkammern des Gehäuses erhalten. In der Mitte der letzten Kammer endet der Kiel.

Bei den Gehäusen aus dem Lotharingien ist in der mikrosphärischen Generation wiederum ein morphologischer Wechsel festzustellen. Der Kiel des mikrosphärischen Anfangsteils unterscheidet sich vom Kiel des späteren Gehäusesteiles. Es müssen daher zu seiner Definition 2 Potenzfunktionen aufgestellt werden, die die Wachstumsänderung erfassen und den Kiel in seinem Anfangsteil vollständig erklären (vgl. Abb. 22, Ind. 1/30). Es ist interessant, daß bei den mikrosphärischen Gehäusen aus dem Domerien dieser Wechsel nicht festzustellen ist (vgl. Abb. 24, Ind. 2/3). Ob dies für alle mittelliassischen mikrosphärischen Gehäuse Gültigkeit besitzt, bleibe dahingestellt. Beim Kammerwinkel α und beim Parameter k (vgl. Gleichung 13) zeigte sich, daß der mikrosphärische Abschnitt bei den Formen aus dem Domerien sehr wohl von den späteren Gehäuseteilen abweicht.

Biologische Interpretation:

Wie bereits im Abschnitt über den Gehäusebau vorgeführt wurde, besaßen die Ichthyolarien ein abgeflachtes Gehäuse. Durch die erwähnten Wachstumsprozesse gewannen sie ein lanzenförmiges Aussehen. Die Spitze dieser Lanze war beim Proloculus gelegen. Da durch das direkte Aufsetzen der Kammern auf die früheren Gehäuseteile die seitlichen Ansatzstellen eine gewisse Instabilität hervorriefen, – es können dort leicht Brüche in Richtung der x-Achse auftreten – mußte ein Element gefunden werden, das ein Auseinanderbrechen verhindern konnte.

Der Kiel scheint im Laufe der Evolution, bei der die Abflachung der Gehäuse stattfand, aus einer

Abb. 20: Theoretische Konstruktion von Rippen:

Die vollständige Berippung der Gehäuse wird grundsätzlich von 6 Parametern bestimmt, von denen je 2 hoch korreliert sind. Zu einer Konstruktion sind somit nur folgende 4 Formvariable vonnöten:

- 1) Parameter r der Gleichung 16 bestimmt die Abstände Z der Rippenfunktionen.
- 2) Parameter a_2 der Gleichung 17 bestimmt gemeinsam mit dem hoch korrelierten Parameter a_3 die Glockenhöhe der Rippenfunktionen.
- 3) Parameter b_2 der Gleichung 18 bestimmt gemeinsam mit dem hoch korrelierten Parameter b_1 die Lage s des Scheitelpunktes der Rippenfunktionen.
- 4) Parameter W ist der mittlere Wert der Glockenweite der Rippenfunktionen.

Für die Individuen aus dem Lotharingien wurden die Mittelwerte und Standardabweichungen dieser Parameter berechnet. Nur die Parameter b_2 und W wurden im Laufe der Konstruktion verändert:

| | | | | |
|----|-----------|-------------|--------------------|------------------|
| 1. | \bar{r} | \bar{a}_2 | \bar{b}_2 | \bar{W} |
| 2. | " | " | \bar{b}_2 | $\bar{W} + 2s_w$ |
| 3. | " | " | \bar{b}_2 | $\bar{W} - 2s_w$ |
| 4. | " | " | $\bar{b}_2 + 1s_b$ | \bar{W} |
| 5. | " | " | $\bar{b}_2 - 1s_b$ | \bar{W} |
| 6. | " | " | $\bar{b}_2 + 2s_b$ | $\bar{W} + 2s_w$ |
| 7. | " | " | $\bar{b}_2 + 2s_b$ | $\bar{W} - 2s_w$ |
| 8. | " | " | $\bar{b}_2 - 2s_b$ | $\bar{W} + 1s_w$ |
| 9. | " | " | $\bar{b}_2 - 2s_b$ | $\bar{W} - 1s_w$ |

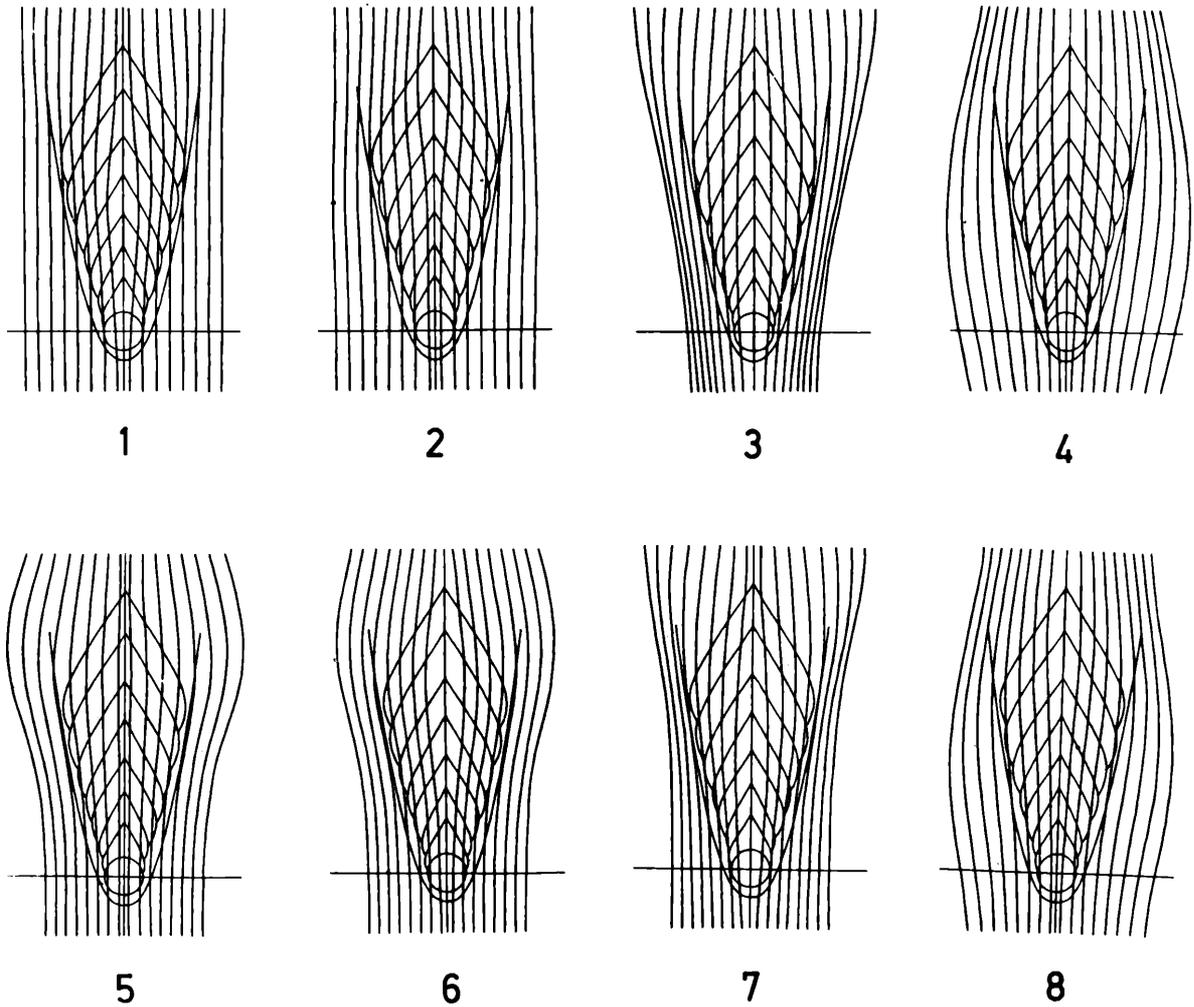


Abb. 21: Theoretische Konstruktion von Rippen: Darstellung einiger Berippungsformen bei willkürlich veränderten Parameterwerten:

| | | | | |
|----|------------------|--------------------|--------------------|------------------|
| 1. | $\bar{r} + 1s_r$ | $\bar{a}_2 + 1s_a$ | $\bar{b}_2 - 1s_b$ | $\bar{w} + 1s_w$ |
| 2. | $\bar{r} + 1s_r$ | $\bar{a}_2 + 1s_a$ | $\bar{b}_2 + 1s_b$ | $\bar{w} + 1s_w$ |
| 3. | $\bar{r} - 1s_r$ | $\bar{a}_2 + 1s_a$ | $\bar{b}_2 - 1s_b$ | $\bar{w} - 2s_w$ |
| 4. | $\bar{r} - 1s_r$ | $\bar{a}_2 + 1s_a$ | $\bar{b}_2 + 1s_b$ | $\bar{w} - 2s_w$ |
| 5. | \bar{r} | $\bar{a}_2 - 2s_a$ | \bar{b}_2 | \bar{w} |
| 6. | \bar{r} | $\bar{a}_2 + 2s_a$ | \bar{b}_2 | \bar{w} |
| 7. | \bar{r} | $\bar{a}_2 + 1s_a$ | $\bar{b}_2 - 1s_b$ | $\bar{w} - 1s_w$ |
| 8. | \bar{r} | $\bar{a}_2 + 1s_a$ | $\bar{b}_2 + 1s_b$ | $\bar{w} - 1s_w$ |

Rippe hervorgegangen zu sein. In seiner Form entspricht er nun vollkommen einem solchen Schutzorgan. Mit ihm gewannen die Gehäuse ihr vollkommen lanzenförmiges Aussehen. Weiters diente der Kiel sicher dazu, ein sich dem Gehäuse entgegenstellendes Material, sei es Wasser oder Sediment, zu teilen und den Reibungswiderstand zu vermindern.

Die Rippen dürften ihrerseits ähnlich funktionsgebunden gewesen sein. Wie bereits erwähnt, lassen sie sich durch 4 Parameter determinieren, von denen 2 eine größere Stabilität aufweisen. Die beiden anderen Formvariablen besaßen in ihrer Ausbildung eine größere Freiheit. Die größere Freiheit weist jedoch auf die für den Organismus geringere Bedeutung hin. Wie dies zu deuten ist, soll später erläutert werden. Die Rippen waren durch ihre Form sicher auch strömungsbezogen, darauf weist ihre Konvergenz in Richtung zur Mündung hin. Wenn sie also im Verein mit dem Kiel dazu dienten, das sich dem Gehäuse widersetzen Material zu teilen und den Reibungswiderstand zu verringern, so dürfte dies nicht ihre Hauptaufgabe gewesen sein. Vielmehr scheint ihre Bedeutung in einer stützenden Funktion gelegen zu haben. Die Gehäuse sind flach und die Wände dünn. Dadurch bestand die Gefahr, daß die Gehäuse bei stärkerem Widerstand in Richtung z-Achse brechen würden. Eine stützende Funktion der Rippen konnte dies verhindern. Besonders die Endkammern mußten, da sie durch das Gehäusewachstum bedingt, nicht so fest den älteren Gehäuseteilen aufsaßen, gestärkt werden. Dies erfolgte einerseits durch das Konvergieren der Hauptrippen in Richtung zur Mündung, andererseits durch den zusätzlichen Einbau von Nebenrippen, besonders dann, wenn der Wendepunkt im Gehäusewachstum überschritten war und die Kammern begannen, sich vom Gehäuse abzusetzen. Eine zusätzliche Verstärkung durch die neuen Rippen gewährleistete und erhöhte die Stabilität des Gehäuses. Auch bei den Individuen mit reduzierten Rippen treten die zusätzlichen Rippen auf, wenn sich die Kammern vom Gehäuse abzusetzen beginnen (vgl. Taf. 3, Fig. 3).

Im Laufe der Evolution wurden die Gehäuse bei einer Gruppe dicker. Dadurch war die Gefahr eines Brechens in der z-Richtung vermindert. Dazu kam noch ein weiteres bautechnisches Element, die Medianfurche. Unter dem oben angeführten Aspekt des dickeren Gehäuses erfüllt die Medianfurche ähnliche Funktionen wie die Rippen. Wenn man diese Gehäuse im Querschnitt betrachtet, erkennt man deutlich die eingebuchteten Furchen. Ein solcher Querschnitt ähnelt einem Wellblechmuster und gewährt dadurch eine höhere Stabilität. Damit war aber die Möglichkeit gegeben, auf die Rippen als Stützorgane zu verzichten. Dies wurde tatsächlich durchgeführt. Betrachtet man nun den gesamten evolutiven Wandel dieser Foraminiferengruppe im Laufe des unteren und mittleren Lias, so lassen sich folgende Tendenzen deutlich erkennen, die bereits von BARNARD (1957) erkannt wurden: Im tieferen Lias (Hettangien—U.Sinemurien) besitzen die Rippen eine gleichmäßige Form. Die Abstände z sind geringer als bei den späteren Formen, auch scheinen die Parameter s und W der Glockenkurve nicht die große Freiheit in der Variation besessen zu haben. Mit dem Oberen Sinemurien treten die hier untersuchten Formen mit kräftigen, aber weniger Rippen als im Hettangien auf. Die Parameter s und W besitzen die oben erwähnten Freiheitsgrade. Im späteren Lias (Pliensbachien) begannen sich 3 Gruppen herauszukristallisieren. Die Formen aus dem Oberen Sinemurien blieben erhalten, nur wurden die Rippen in ihrer Höhe reduziert. Eine Tendenz zur Rippenreduktion setzte bei einer anderen Gruppe ein. Dies führte bei diesen Formen zu einem dickeren Gehäuse mit einer Medianfurche. Daneben entstand eine Gruppe kleiner und flacher Individuen, die scheinbar in ihrem epigenetischen Erbe die Berippung der unterliassischen Ahnen bewahrt hatten. Sie besaßen zahlreiche, kleine und regelmäßig angeordnete Rippen (vgl. Taf. 3, Fig. 7, 8; Taf. 5, Fig. 3). Durch diese Form blieb auch ihre Stabilität gewahrt.

Wie läßt sich nun der Bau und die Form der Rippen genetisch erklären? Bei den älteren Individuen aus dem Hettangien sind die Rippen sehr gleichmäßig ausgebildet. Dort besaßen die Parameter, die die Glockenfunktion beschreiben, keine größeren Freiheitsgrade; sie waren in der Variabilität eingeschränkt. Der Zusammenhang zwischen ihnen und dem Gehäuse war sicherlich funktionell bedingt. Mit zunehmendem Breitenwachstum wurden die peripheren Rippen dermaßen angelegt, daß sie mit ihrem Scheitelpunkt an der jeweils breitesten Stelle des Kammerwachstums zu liegen kamen. Dadurch entstand auch das Bild des Abweichens der Lage des Scheitelpunktes vom Proloculus mit stei-

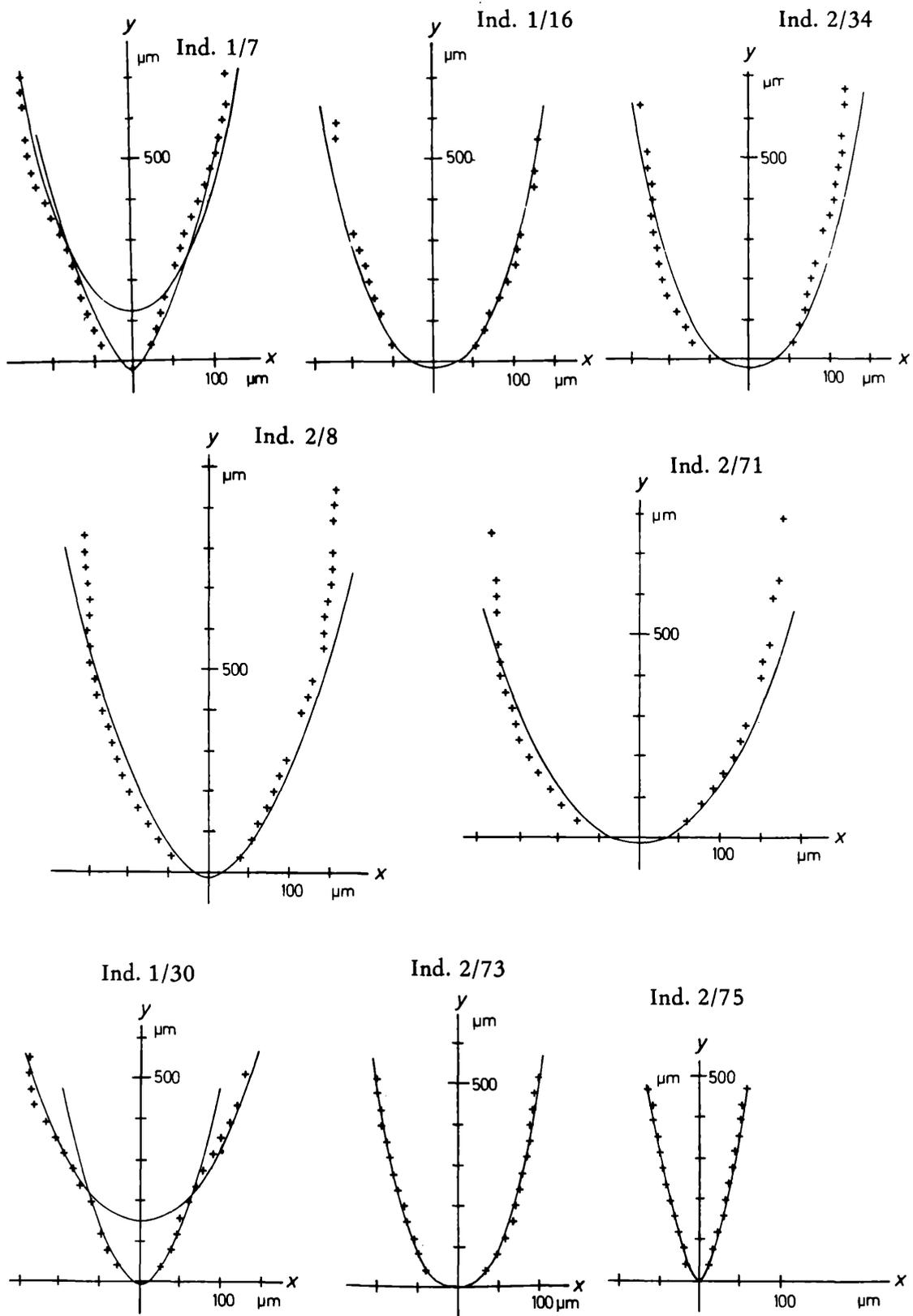


Abb. 22: Darstellung des Kiels als Potenzfunktion im Koordinatensystem x' , y am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen. Die x' -Achsen dieser Abbildung sind nicht mit der x -Achse der Abb. 1 ident, sie lassen sich aber durch Verlagerung in positive y -Richtung um den Betrag b_U in die Ausgangslage zurückführen.

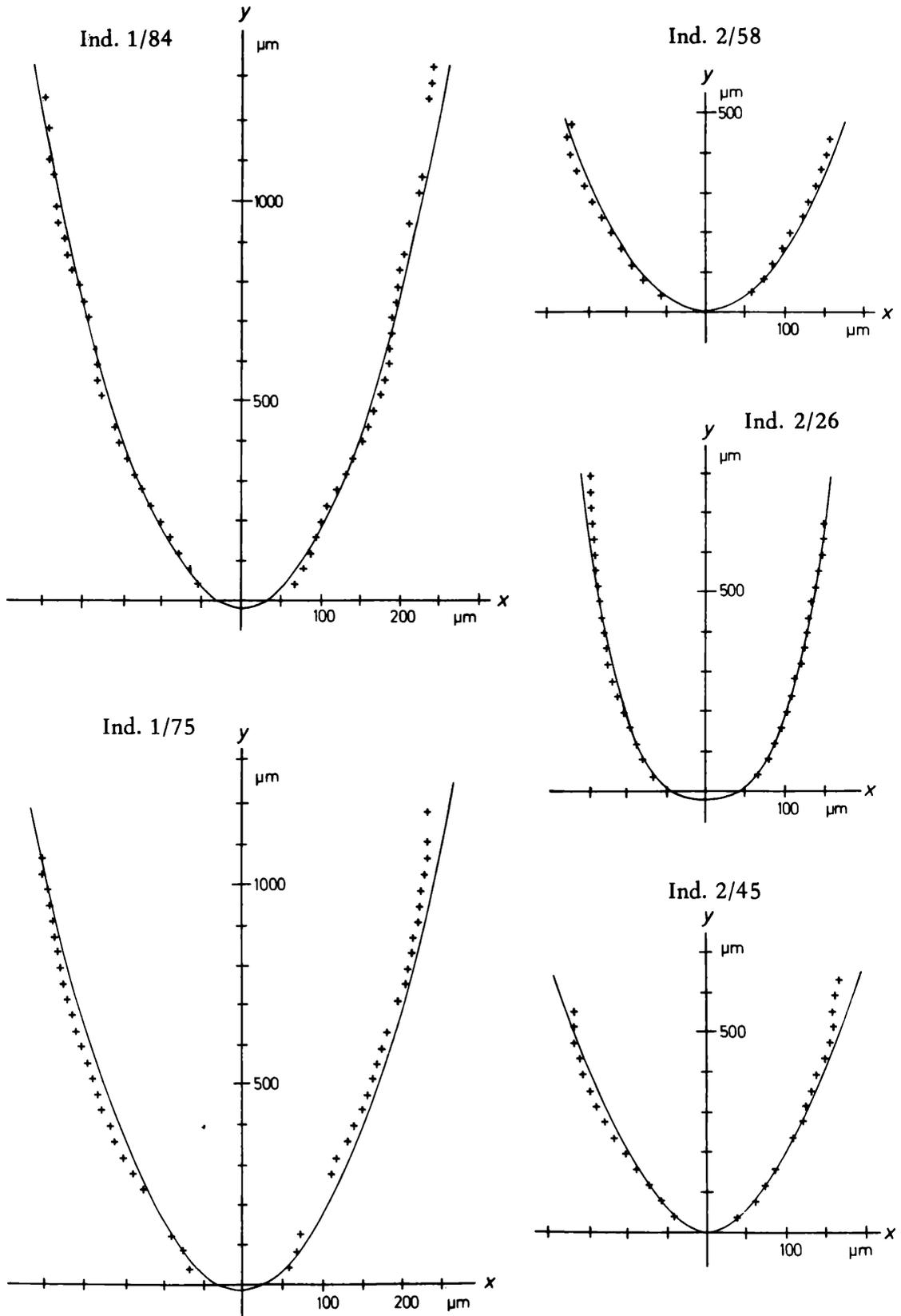


Abb. 23: Darstellung des Kiels als Potenzfunktion im Koordinatensystem x', y am Beispiel der auf den Tafeln 1–4 abgebildeten Individuen. Die x' -Achsen dieser Abbildung sind nicht mit der x -Achse der Abb. 1 ident, sie lassen sich aber durch Verlagerung in positive y -Richtung um den Betrag b_U in die Ausgangslage zurückföhren.

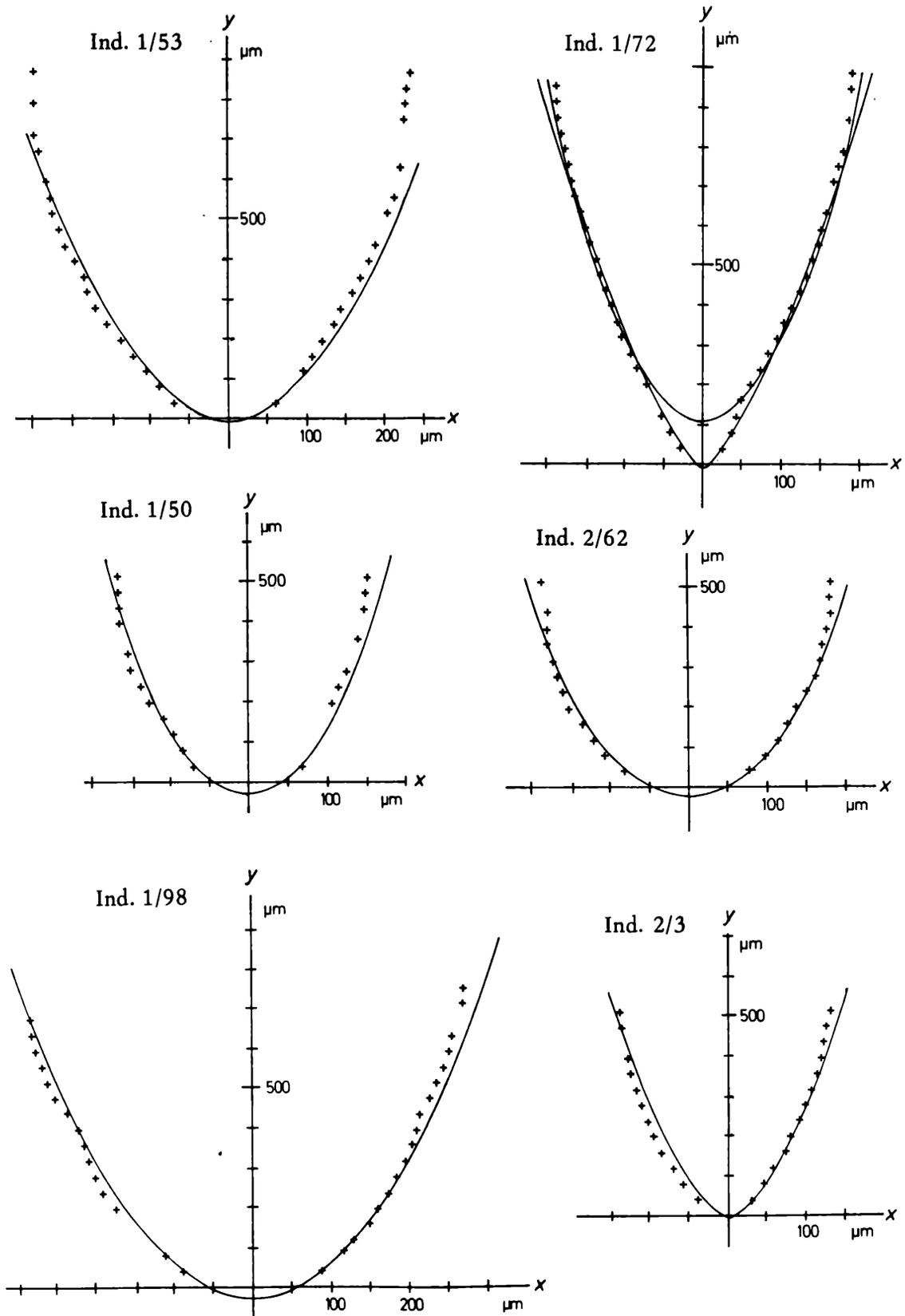


Abb. 24: Darstellung des Kiels als Potenzfunktion im Koordinatensystem x' , y am Beispiel der auf den Tafeln 1—4 abgebildeten Individuen. Die x' -Achsen dieser Abbildung sind nicht mit der x -Achse der Abb. 1 ident, sie lassen sich aber durch Verlagerung in positive y -Richtung um den Betrag b_u in die Ausgangslage zurückführen.

gender Rippenzahl. War der Wendepunkt im Gehäusewachstum überschritten, erfolgte bei den inneren Rippen ein Umspringen auf ein anderes Wachstumsprogramm. Dabei wurden weitere Glockenfunktionen angesetzt.

Zu diesem Zeitpunkt, im älteren Lias, war der Zusammenhang zwischen dem Genkomplex, der das Gehäusewachstum bestimmt, und dem Genkomplex, der den Rippenbau bewirkt, voll gewährleistet. Im Oberen Sinemurien begannen jedoch die Erbfaktoren, die die Rippen determinieren, sich von dieser Abhängigkeit zu lösen. Dies mag auch sicher darin gelegen sein, daß eine neue Möglichkeit gegeben war, durch Verstärkung der Rippen die Stabilität zu gewährleisten. Die Unabhängigkeit wirkte sich besonders in den Parametern s und W aus, während die restlichen Formvariablen Z und H noch die strenge Fixierung zeigten. Eine Erklärung dafür könnte in der Polygenie der Erbfaktoren liegen. Im Eingangskapitel wurde bereits aufgezeigt, daß ein Gen mehrere Merkmale beeinflussen kann. In vorliegendem Fall könnte dies bedeuten, daß die beiden Genkomplexe in den Genen nicht völlig getrennt waren, sondern daß einzelne Erbfaktoren sowohl dem einen, als auch dem anderen Komplex angehörten. Diese Gene könnten nun die Fixierung der Parameter H und Z bewirkt haben. Daß diese Fixierung nicht zu umgehen war, beweist die jüngere Probe aus dem Pliensbachien, wo gleichfalls, auch bei den Formen mit Rippenreduktion, der hohe Stetigkeitsgrad in diesen beiden Parametern zu beobachten ist. Daneben wurde jedoch ein neues Merkmal, die Medianfurche, entwickelt, die es nun gestattete, den funktionell bedeutungslos gewordenen Komplex völlig zu unterdrücken.

Aus den obigen Ausführungen zeigt sich, daß ähnlich wie beim Gehäusebau, ein Genkomplex in seiner Gesamtheit numerisch erfaßbar ist. Als Modifikationen mögen wiederum die Abweichungen von der Idealform angesehen werden, dabei ist jedoch auf die Freiheit der oben angeführten Parameter s und W größere Rücksicht zu nehmen. Durch das Rückführen auf Grundparameter werden die Modifikationen ausgeschlossen, ein Umstand, der besonders für die Beurteilung der Merkmale in der Taxonomie wesentlich ist.

TAXONOMIE

In der Definition MAYRs (1975, S. 114) ist ein „taxonomisches Merkmal“ jede Eigenschaft eines Vertreters eines Taxons, durch welche er sich von einem Vertreter eines anderen Taxons unterscheidet oder unterscheiden kann“. Diese Definition beinhaltet jedoch die Tatsache, daß zuerst die Taxa bekannt sein müssen, um dann die taxonomischen Merkmale festlegen zu können. Dies wäre somit eine a posteriori Gewichtung der Merkmale. In einer taxonomischen Bearbeitung ist jedoch gerade der umgekehrte Weg zu gehen. Anhand einer Gruppe von Merkmalen muß eine Gruppierung durchgeführt werden. Dabei kann keinem der Merkmale a priori ein größeres Gewicht beigemessen werden. Bei den höheren Taxa ist insofern eine Erleichterung gegeben, als sie auf die Art als Basiselement des Systems Bezug nehmen. Sind die Arten festgelegt, kann man auch ihre taxonomischen Merkmale bestimmen. Darauf aufbauend lassen sich für die höheren Taxa alle Forderungen stellen, die von den phylogenetisch denkenden Taxonomen, sei es kladistisch oder evolutionistisch, an ein taxonomisches Merkmal gestellt werden. Der von MAYR (1975, S. 201 ff.) aufgestellte Katalog für eine Merkmalswertigkeit läßt sich durch die theoretischen Untersuchungen RIEDLs (1975) begründen, der die Merkmalszusammenhänge durch 4 Formen der Ordnung, nämlich Norm, Hierarchie, Interdependenz und Tradierung, erklärt.

Anders verhält es sich jedoch beim Aufstellen von Arten. Hier bleibt das Problem bestehen, daß auch sie anhand taxonomischer Merkmale zu trennen sind, ein Bezug zu den Merkmalskomplexen niedrigerer taxonomischer Kategorien jedoch nicht mehr herzustellen ist. Außerdem ist die Art biologisch definiert und ihre Abgrenzung läßt sich experimentell überprüfen. Die biologische Artfassung jedoch, die auf sich fruchtbar kreuzenden Fortpflanzungsgemeinschaften beruht, ist nur beschränkt anwendbar. Einerseits lassen sich nicht alle Populationen in Hinblick auf die Fortpflanzungsfähigkeit der Individuen untersuchen, andererseits kommen auch von der Seite der Genetik starke Einwände gegen eine übertriebene Bewertung der genetischen Faktoren bei der Artabgrenzung (vgl. SCHWANITZ 1974, S. 146 ff.). Der Artbegriff läßt sich nicht in ein starres System pressen, sondern muß unter dem dynamischen Aspekt betrachtet werden.

Womit lassen sich also Arten definieren? Auch die das biologische Artkonzept vertretenden Taxonomen erklären, daß beim Vorliegen morphologischer Diskontinuitäten genetische Differenzen gegeben seien, die die Möglichkeit einer Artabgrenzung gestatten (vgl. MAYR 1975, S. 33). Damit kommt man zu dem oben erwähnten Problem, auf welche Weise morphologische Diskontinuitäten zu fassen sind. Auch die Biologen müssen dazu den Begriff der Ähnlichkeit verwenden. Unter diesem Begriff ist nicht die Ähnlichkeit im Sinne von MAYR (1975), sondern die phänetische Ähnlichkeit zu verstehen. Unter Anwendung dieses Konzeptes werden morphologisch ähnliche Formen in Gruppen zusammengefaßt und als Phäna bezeichnet. Wie diese Phäna innerhalb der Art stehen, läßt sich biologisch durch ontogenetische oder ökologische Untersuchungen ermitteln, in der Paläontologie müssen aktualistische Vergleiche mit der Biologie zur Klärung der Beziehungen angestellt werden.

Der von MAYR aufgestellte Wertungskatalog der Merkmale hat natürlich auch für die Art vollste Bedeutung; doch wie läßt sich beispielsweise die Konstanz eines Merkmales feststellen, wenn im Untersuchungsmaterial eine Mischung zahlreicher verwandter oder ähnlicher Arten vorliegt? Eine Lösung dieses Problems können nur mathematisch-statistische Methoden bringen. Für jedes quantitative Merkmal – in den folgenden Ausführungen sollen nur diese betrachtet werden – lassen sich die Diskontinuitäten durch Häufigkeitsanalysen ermitteln. Liegen mehrgipfelige Verteilungen vor, können sie in die einzelnen Verteilungsfunktionen aufgegliedert werden. Bei einer taxonomischen Bearbeitung werden meist zwei Merkmale zur Definition der Arten herangezogen und in einem Diagramm zueinander in Beziehung gesetzt. Durch Untersuchung des Punkteschwarmes läßt sich feststellen, ob Bereiche vorliegen, wo sich Punkte konzentrieren, oder ob ein einheitlicher Punkteschwarm zu beobachten ist. Bei diesem Vorgang ist jedoch zu bedenken, daß vom Taxonomen mehr oder minder willkürlich 2 Merkmale aus dem gesamten Merkmalskomplex ausgewählt wurden, die nun a priori als taxonomische Merkmale gelten. Durch diese Vorgangsweise können aber Merkmale nicht berücksichtigt werden, die gegebenenfalls eine ähnliche, wenn nicht sogar bessere Trennung in verschiedene Phäna

ermöglichen. Es müßte daher gefordert werden, daß in eine solche Analyse alle Merkmale, die den Organismus bestimmen, eingehen. Erst nach einem solchen Vorgehen lassen sich a posteriori die Eigenschaften ermitteln, welche eine Trennung in verschiedene phänetische Gruppen ermöglichen. Dies bedeutet aber auch, daß alle Merkmale gleichwertig in die Analyse einbezogen werden. Eine solche Vorgangsweise wird besonders von den Phänetikern (vgl. JARDINE & SIBSON 1971, SNEATH & SOKAL 1973) gefordert. Überträgt man den ein- bis zweidimensionalen Vorgang in mehrere Dimensionen, zieht man zu einer taxonomischen Analyse mehrere Merkmale heran, müssen multivariate Gruppierungsverfahren angewendet werden. Diese Verfahren sind ein Teilgebiet der beschreibenden Statistik und stellen eine Verallgemeinerung der uni- und bivariaten Verfahren dar (vgl. HARTIGAN 1975). Der Gruppierungsprozeß hat viele Bezeichnungen (z. B. Numerische Taxonomie SOKAL & SNEATH 1963, Mathematische Taxonomie JARDINE & SIBSON 1971, Clustering HARTIGAN 1975 etc.), er soll hier mit dem neutralen Namen „Numerische Klassifikation“ belegt werden (vgl. CLIFFORD & STEPHENSON 1975). Unter dem Begriff Klassifikation ist die Aufgliederung einer ungeordneten Gesamtheit oder Stichprobe in eine Anzahl möglichst homogener und untereinander möglichst ungleicher Klassen zu verstehen (vgl. VOGEL 1975). Daß dieses Gebiet, von der Biologie initiiert, noch keineswegs erschöpfend behandelt wurde, beweisen die zahlreichen Algorithmen, die für einen Klassifikationsprozeß entwickelt wurden (zur Problematik vgl. RAO 1972, EVERITT 1979). In der Biologie finden Rechenprozesse Anwendung, die einen hierarchischen Aufbau der Klassen bewirken. Dies ist besonders für die biologische Taxonomie von Bedeutung, da im Natürlichen System überlappende Taxa ausgeschlossen sind; die Klassen müssen klar definiert und abgegrenzt sein. Bei den meisten Verfahren geht dem Gruppierungsprozeß eine Feststellung der Ähnlichkeit voraus. Aber gerade bei der Ermittlung der Ähnlichkeit ergeben sich Schwierigkeiten, die folgendes Beispiel zeigen soll. Bei einem Streudiagramm, wenn also nur zwei Merkmale analysiert werden, können durch die ungleichen Skalen in den Punkteschwärmen Verzerrungen auftreten. Dieser Effekt könnte durch eine Standardisierung mit Mittelwert und Standardabweichung umgangen werden. Die Standardisierung hat jedoch ebenfalls Nachteile, da die Verteilungsellipse bei einer Normalverteilung eine kreisförmige Gestalt erhält. Tritt ein einheitlicher Punkteschwarm auf, ist dieser Vorgang gerechtfertigt. Bei mehreren Punkteschwärmen in einem Diagramm kann jedoch nicht mehr die Normalverteilung der beiden Merkmale angenommen werden. Eine Standardisierung mit Mittelwert und Standardabweichung führt in diesem Fall zu groben Verzerrungen, die möglicherweise taxonomisch nicht mehr verwertbar sind. Auch in den multidimensionalen Analysen erhalten manche Merkmale durch die Ungleichwertigkeit der Skalen eine wesentlich stärkere Gewichtung. Eine Standardisierung der Merkmale durch Mittelwert und Standardabweichung setzt eine unterliegende Normalverteilung voraus, die jedoch aus den oben angeführten Gründen nicht erwünscht ist. Dieses Problem läßt sich möglicherweise dadurch umgehen, daß man eine Standardisierung mit der Variationsbreite durchführt (vgl. SNEATH & SOKAL 1973, S. 153).

In die Ähnlichkeitsanalyse gehen die Merkmale mit gleichem Gewicht ein. Sie stellen aber nur eine Manifestation nicht sichtbarer Faktoren dar. Bei vielen Merkmalen treten Korrelationen auf, das heißt, sie stehen untereinander in einem mathematischen oder auch funktionellen Zusammenhang. Ein unterliegender Faktor bewirkt mehrere Merkmale, deren Ausprägungen durch allein einen Faktor bestimmt werden. In die Ähnlichkeitsanalyse geht er nun mit einem weitaus höheren Gewicht ein, als ein Faktor, der sich nur in einem Merkmal manifestiert. Gerade er könnte zwar der taxonomisch wichtigere sein, wird aber durch das Übergewicht des anderen Faktors unterdrückt. Andererseits läßt sich die Ansicht vertreten, daß diese interne Gewichtung (im Gegensatz zu einer von außen herangeführten Gewichtung; vgl. VOGEL 1975, S. 50 ff.), die im Hintergrund stehenden Ähnlichkeitserzeugenden Faktoren stärker betont. Eine Möglichkeit, die allzu starken Korrelationen aus der Analyse zu nehmen, besteht darin, daß alle mit einer anderen Eigenschaft hoch korrelierten Merkmale ab einer gewissen – willkürlich gesetzten – Grenze vernachlässigt werden. Um diese Subjektivität in der Grenzziehung zu umgehen, wurde von einigen Autoren ein anderer Weg vorgeschlagen: sie stellen dem eigentlichen Klassifikationsprozeß eine Hauptkomponentenanalyse (vgl. SEAL 1964, S. 68 ff.) voran (vgl. GOWER 1966, ROHLF 1967, BOYCE 1969, PARKS 1969 etc.). Durch diese Methode

werden Komponenten ermittelt, die den Datensatz vollkommen erklären, voneinander jedoch unabhängig, d. h. nicht korreliert sind. Sie besitzen in absteigender Reihenfolge einen bestimmten Anteil an der Gesamtvarianz. Die Zahl der Hauptkomponenten ist ident mit der Zahl der Merkmale. Bestimmt man nun für jedes Individuum die Komponentenwerte, so können anhand dieser fiktiven Merkmale gleichfalls Klassifikationen durchgeführt werden. Diese Merkmale besitzen den Vorteil, unkorreliert in die Analyse einzugehen. Werden die Hauptkomponenten nicht normiert, haben sie unterschiedliche Anteile an der Gesamtvarianz. Es können beispielsweise die beiden ersten Komponenten bereits 90 % der Varianz erklären. Dies bedeutet jedoch, daß der Großteil der Merkmale korreliert ist. Klassifikationen mit unnormierten Komponentenwerten bringen ähnliche Ergebnisse wie solche mit den Rohdaten. Versucht man die Hauptkomponenten zu normieren, entstehen ähnliche Probleme wie bei der Standardisierung mit Mittelwert und Standardabweichung. Dabei werden die im multidimensionalen Raum festgelegten Hyperellipsoide zu Hyperkugeln umgeformt; die Struktur ändert sich grundlegend, so daß keine natürliche Klassenbildung gewährleistet ist (vgl. VOGEL 1975). Beim Ansetzen einer Hauptkomponentenanalyse vor dem Klassifikationsprozeß ist in jedem Fall zu bedenken, daß oft Korrelationen von Merkmalen berechnet werden, die in den Klassen jedoch nicht vorhanden sein müssen, oder in völlig anderer Richtung verlaufen (vgl. GAENSSLEN & SCHUBÖ 1973, Abb. 9/1).

Bei der Beschreibung von Ähnlichkeitsmaßen geht HARTIGAN (1975) auf ein ähnliches Problem ein. Er erklärt, daß in vielen Fällen ein Zirkelschluß vorliegt und führt dies am Beispiel der Euklidischen Distanz vor. Will man objektive Klassifikationen erreichen, berechnet man die Distanz als Ähnlichkeitsmaß zwischen den Objektiven. Will man die Distanzen definieren, muß man die Variablen gewichten. Will man jedoch die Variablen gewichten, muß man die Varianz innerhalb der Klassen kennen. Eine Lösung dieses Problems sieht HARTIGAN in der verallgemeinerten Euklidischen Distanz (= Mahalanobis-Distanz), die auf der Kovarianz-Matrix der Variablen beruht. Aber auch bei diesem Ähnlichkeitsmaß sind große Voraussetzungen an die Verteilungsform der einzelnen Variablen gestellt. Die Mahalanobis-Distanz gleicht vollkommen einer Euklidischen Distanz, die aus den standardisierten Hauptkomponentenwerten gewonnen wird (VOGEL 1975). Daß diese Hauptkomponenten Verzerrungen der Hyperellipsoide bewirken, wurde bereits oben erklärt. Wie aus den hier angeführten Gründen ersichtlich ist, gibt es noch keine echte Lösung dieses Problems. Daher wurde ein eigenes Verfahren entwickelt, das hier in einem Rohentwurf dargestellt werden soll. Eine genauere Definition soll in einer späteren Arbeit erfolgen.

Eine Lösung der oben angeführten Probleme einer Merkmalsbewertung könnte durch folgenden Weg erreicht werden: Da in einem Klassifikationsprozeß die Annahme getroffen werden muß, daß einzelne eng umgrenzte Gruppen die Grundgesamtheit aufbauen, dürften auch die Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Merkmale keiner Normalverteilung entsprechen. Tritt dennoch eine Normalverteilung in einer heterogen zusammengesetzten Grundgesamtheit auf, so resultiert sie aus einer Summe der Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Klassen. Bei einer Analyse der Einzelmerkmale müssen mehrgipfelige Verteilungen aufscheinen.

Die Mehrgipfeligkeit der Merkmalsverteilungen stellt eine wertvolle zusätzliche Information dar, auf die in einem Klassifikationsprozeß Rücksicht zu nehmen ist. Es werden nämlich die unterliegenden Klassen durch diese Mehrgipfeligkeit bereits angedeutet. Ein solches Merkmal vermag sicher mehr zur Klassifikation beizutragen, als ein Merkmal mit einer eingipfeligen Häufigkeitsverteilung. Dadurch ist wiederum die Möglichkeit einer objektiven Gewichtung gegeben. In ein Ähnlichkeitsmaß braucht das Merkmal nicht mehr in seiner Gesamtheit einzugehen, sondern es kann auf die unterliegenden Komponenten zurückgegriffen werden. Setzt sich also z.B. eine Häufigkeitsfunktion eines Merkmales aus 3 Komponenten zusammen, so wird dieses Merkmal implizit mit dem Faktor 3 gewichtet, da jede Komponente als eigenständiges Merkmal in einen Klassifikationsprozeß eingeht. Wird für jedes Individuum sein Wert in der Komponente bestimmt, braucht im einfachsten Fall nur sein Abstand zum Parameter, der die Verteilung charakterisiert, bestimmt werden. Diese Abstände können als Merkmal in die weiteren Analysen eingehen:

$$x_{ikr} = x_{ik} - \xi_{kr} \quad i = \text{Individuum} \quad k = \text{Merkmal} \quad r = \text{Komponente} \quad (20a)$$

Da jedoch durch die ungleichwertigen Merkmalskalen Differenzen zwischen den Merkmalen entstehen können, sollte eine Standardisierung vorgenommen werden.

$$x_{ikr}^* = \frac{x_{ikr}}{D_{kr}} \quad D_{kr} = \text{Dispersionsmaß} \quad (20b)$$

Im folgenden wird die Hypothese angenommen, daß sich jede Häufigkeitsverteilung auf Komponenten zurückführen läßt, die ihrerseits normalverteilt sind. In den obigen Gleichungen brauchen nur der Parameter ξ_{kr} durch das arithmetische Mittel \bar{x}_{kr} und das Dispersionsmaß D_{kr} durch die Standardabweichung s_{kr} ersetzt werden. Wenn nun die Komponenten anstelle der Merkmale in die Klassifikation eingehen, wäre die Forderung der numerischen Klassifikation nach einer Normalverteilung der Variablen erfüllt. Dies liegt jedoch nicht vor, da alle Individuen und nicht nur die Elemente der Komponente in eine automatische Klassifikation eingehen. Eine Lösung dieses Problems wäre das Aufstellen einer Diskriminanzfunktion, mit der sich die Zuteilung der Individuen zu den einzelnen Komponenten durchführen läßt. Sind sie aber zuteilt, scheiden sie als Element anderer Komponenten des Merkmals aus. Es lassen sich daher in einem Klassifikationsprozeß nicht alle Komponenten als Variable heranziehen, da in ihnen nur jeweils ein Teil der Individuen erfaßt ist. Somit können keine Klassifikationsverfahren, die alle Komponenten simultan erfassen, angewendet werden. Ein Weg zu einer anderen Form der Klassifikation ließe sich dadurch beschreiten, daß man eine Rangordnung der Merkmale erstellt. Daß diese Rangordnung auf einer Dispersion der Merkmale beruhen soll, kann gefordert werden. Dann ließe sich in aufsteigender Merkmalsreihenfolge eine Trennung der Individuen anhand der Diskriminanzfunktionen durchführen. In diesem Rahmen soll jedoch nur auf die Möglichkeit dieser Vorgangsweise hingewiesen werden.

Im folgenden wurde, um alle Individuen mit allen Komponenten gleichwertig einer Klassifikation unterziehen zu können, ein anderer Weg eingeschlagen. Da die Normalverteilung der Komponenten gegeben ist, wurden für die einzelnen Individuen nicht ihre Komponentenwerte, sondern deren Verteilungsfunktion herangezogen. Da die Verteilungsfunktion

$$F(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x \exp\left[-\frac{1}{2}\left(\frac{v-\mu}{\sigma}\right)^2\right] dv \quad (\text{vgl. KREYSZIG 1968, S. 126}) \quad (21a)$$

nicht mehr elementar auswertbar ist, wird sie normalerweise durch das Integral

$$\Phi(x) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^x \exp(v^2/2) dv \quad (\text{vgl. KREYSZIG 1968, S. 127}) \quad (21b)$$

ausgedrückt. Wenn man die Merkmalswerte der Individuen mit den Verteilungsparametern der Komponenten standardisiert, kann man deren Verteilungsfunktion durch die Gleichung 21 b direkt ermitteln. Innerhalb einer Komponente läßt sich nun die Ähnlichkeit zweier Individuen (i, j) dadurch feststellen, daß man die beiden Verteilungsfunktionen substrahiert, wobei die absoluten Beträge verwendet werden.

$$W_{ijr} = |\Phi(x_{ir}) - \Phi(x_{jr})| \quad (22)$$

Sind nun 2 Individuen echte Elemente der Komponenten, schwankt der Wert zwischen $0 < W < 1$. Liegen die beiden Individuen außerhalb der Komponente, aber auf einer Seite, ergibt sich der Wert 0 für W_{ijr} , liegen beide in entgegengesetzter Richtung außerhalb der Komponente, so erreicht die Differenz den Wert 1. Dieses Ähnlichkeitsmaß kann über alle Komponenten und Merkmale summiert werden:

$$W_{ij}^k = \frac{1}{n_k} \sum_{r=1}^{n_k} |\Phi(x_{ir}) - \Phi(x_{jr})| \quad n_k = \text{Anzahl der Komponenten im Merkmal } k \quad (23)$$

$$W_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^m \sum_{r=1}^{n_k} |\Phi(x_{ir}) - \Phi(x_{jr})| \quad \text{bei } n = \sum_{k=1}^m n_k \quad (24)$$

W_{ij} ist ein echtes Maß für die Unähnlichkeit (Dissimilarity, vgl. JARDINE & SIBSON 1971), da bei vollständiger Übereinstimmung der Individuen dieses Maß den Wert 0, bei absoluter Differenz in allen Merkmalskomponenten den Wert 1 erreicht. Auf eine genaue Ableitung und die speziellen Eigenschaften dieses Ähnlichkeitsmaßes soll in einer späteren Arbeit eingegangen werden.

Anhand dieses Ähnlichkeitsmaßes lassen sich nun Klassifikationen durchführen. Doch zuerst soll kurz darauf eingegangen werden, wie aus den mehrgipfeligen Häufigkeitsverteilungen die einzelnen Komponenten zu gewinnen sind. Für zweigipfelige Kurven wurden zahlreiche graphische (vgl. PFANZAGL 1968, S. 37) und rechnerische (vgl. RAO 1952) Methoden entwickelt. Eine Erweiterung auf mehrgipfelige Kurven führt jedoch zu Komplikationen in den Algorithmen (vgl. MEDGYESY 1977). Im vorliegenden Fall wurde auf ein graphisches Verfahren, das von BHATTACHARYA 1967 entwickelt wurde, zurückgegriffen. Die graphische Methode besitzt den Vorteil, daß der Bearbeiter die Möglichkeit besitzt, den Aufteilungsprozeß zu kontrollieren. So kann er bestimmen, wann eine Aufgliederung nötig ist und welche Komponenten als wesentlich anzusehen sind. Besonders bei dem geringen Stichprobenumfang des vorliegenden Materials war diese Vorgangsweise von Vorteil. Vor dem Aufteilungsprozeß wurde mit statistischen Methoden überprüft, ob eine Normalverteilung der Merkmale vorliegt. Wenn diese gegeben war, wurde nicht der Versuch unternommen, sie aufzugliedern. Waren die Abweichungen von der Normalverteilung jedoch signifikant, konnte eine Gliederung in Komponenten vorgenommen werden. Als statistische Tests wurden einerseits der Kolmogoroff-Smirnov Test (vgl. KREYSZIG 1968), andererseits die Kullback'sche Informationsstatistik (vgl. SACHS 1972, S. 377 ff.) verwendet. Der Kolmogoroff-Smirnov Test spricht, da er die kumulative Verteilung verwendet, auf etwaige schiefe Verteilungen deutlicher als andere Tests an. Dagegen werden die Abweichungen der empirischen Werte von den theoretischen Werten in den Klassen nicht so stark berücksichtigt. Auf diese Abweichungen reagiert der Chi-quadrat Test besser, er konnte jedoch durch die oft geringe Besetzung der Klassen nicht angewendet werden. Darum wurde die Informationsstatistik verwendet.

Läßt man nun alle Komponenten in einen numerischen Klassifikationsprozeß eingehen, können die vorhandenen Merkmalskorrelationen zu einer Übergewichtung führen. Dies bedeutet, daß korrelierte Merkmale, die vielleicht außerdem noch eine starke Gliederung in Komponenten zeigen, mit einer wesentlich stärkeren Gewichtung in die Klassifikationsanalyse eingehen. Es bestehen nun mehrere Möglichkeiten, diese Übergewichtung zu umgehen. Hier sollen zwei Wege aufgezeigt werden. Das Ähnlichkeitsmaß W_{ij} der Formel 24 läßt sich dermaßen modifizieren, daß zuerst über die Komponenten jedes einzelnen Merkmals und dann über die Merkmale gemittelt wird:

$$W_{ij} = \frac{1}{m} \sum_{k=1}^m W_{ij}^k \quad (25a)$$

$$W_{ij} = \frac{1}{m} \sum_{k=1}^m \frac{1}{n_k} \sum_{r=1}^{n_k} |\Phi(x_{ir}) - \Phi(x_{jr})| \quad (25b)$$

Will man jedoch die Formel 24 anwenden, müssen die Merkmalskorrelationen ausgeschaltet oder reduziert werden. Da eine Hauptkomponentenanalyse, wie schon oben erwähnt, zum Ausschalten der Korrelationen nicht geeignet erscheint, wurde im vorliegenden Fall auf eine Methode zurückgegriffen, die von ORLOCI 1973 (vgl. auch ORLOCI & MUKKATTU 1973) entwickelt wurde. Darin wird versucht, eine Rangfolge der einzelnen Variablen auf der Basis ihres Varianzanteiles an der Gesamtdispersion zu erstellen. Dazu wird aus einer Dispersionsmatrix die Variable mit dem größten Dispersionsanteil ermittelt und als ranghöchstes Glied eingestuft. Durch die Eliminierung dieser Variablen wird eine Residualmatrix erreicht, aus der sich die weiteren Merkmale mit hoher Dispersion in ähnlicher Form eliminieren lassen. Die spezifische Merkmalsdispersion läßt sich feststellen und mit der gesamten Dispersion in Beziehung setzen. Nun kann ein numerischer Wert (z. B. 80 % der Gesamtdispersion) festgelegt werden, der die Zahl der wesentlichen Merkmale begrenzt. Diese Merkmale besitzen nun im Gegensatz zur Hauptkomponentenanalyse den Vorteil, daß sie die echten

Merkmalswerte beinhalten und die Korrelationen weitgehend reduziert sind. Würde man mit ihnen in eine numerische Klassifikation eingehen, müßten sie jedoch als Gewichtungsfaktor ihre spezifische Merkmalsdispersion erhalten. Im vorliegenden Falle wurde aber diese Methode nur durchgeführt, um die Zahl der Merkmale bei geringstem Informationsverlust zu verringern und die stärksten Korrelationen auszuschalten. In der Folge konnten von den in ihrer Zahl reduzierten Merkmalen die Komponenten und anhand derer die Ähnlichkeiten der Individuen mit Hilfe von Formel 24 bestimmt werden. Dann wurde eine Klassifikationsanalyse angesetzt. Im vorliegenden Fall war es die von SOKAL & MICHENER entwickelte UPGMA (unweighted pair group method using arithmetic averages) (vgl. SNEATH & SOKAL 1973), an die ein Relocation-Prozeß angeschlossen wurde (vgl. WISHART 1978).

Vor einer Durchführung an einem konkreten Beispiel soll noch einmal betont werden, warum auf die mathematischen Klassifikationsprozesse zurückgegriffen wurde.

In der anfangs ausgeführten Ableitung wurde gezeigt, daß bei einer Bestimmung von Arten oder Phäna die taxonomisch wichtigen Merkmale sich erst a posteriori, d. h. nach den festgelegten Arten erfassen lassen. Welche Merkmale taxonomisch wichtig sind, kann erst nach einem Klassifikationsprozeß ermittelt werden. Daher müssen in den Prozeß alle faßbaren Merkmale eingehen. Im Abschnitt über die Morphologie wurde sowohl an den Gehäusen als auch bei den Strukturelementen gezeigt, daß sie sich auf wenige Parameter zurückführen lassen. Diese Parameter bewirken geometrisch genau das selbe wie die Genkomplexe biologisch, nämlich den Gehäusebau samt Skulptur. Somit können sie nicht quantitativ, aber in ihrer Gesamtheit mit der Erbmasse gleichgesetzt werden. Die einzelnen Parameter können nun als Merkmale in die folgenden Analysen eingehen.

Klassifikation:

Die Ichthyolarien wurden anhand der Parameter klassifiziert, die das Gehäuse bestimmen. Diese Formvariablen sollen im folgenden noch einmal zusammengestellt und mit einer Variablenzahl belegt werden:

| | | | |
|--------------|--|-----------------|---|
| Variable 1: | determiniert die Dicke und ist der Quotient aus Durchmesser und Breite | | |
| Variable 2: | Parameter a | } der Formel 1 | bestimmen den Proloculus |
| Variable 3: | Parameter b_o | | |
| Variable 4: | Parameter b_u | | |
| Variable 5: | Parameter u | der Formel 4 | bestimmen das Wachstum der Kammerabstände |
| Variable 6: | Parameter w | } der Formel 13 | im Anfangsteil der Mikrosphären |
| Variable 7: | Parameter \bar{k} | | |
| Variable 8: | Parameter \bar{k} | | |
| Variable 9: | Parameter $\bar{\alpha}$ | | in der Makrosphäre und im jüngeren Gehäuseabschnitt der Mikrosphäre |
| Variable 10: | Parameter $\bar{\alpha}$. | | Winkel an der Kammerspitze im Anfangsteil der Mikrosphäre |
| Variable 11: | Parameter g | } der Formel 19 | bestimmen den Kiel im Anfangsteil der Mikrosphäre |
| Variable 12: | Parameter c | | |
| Variable 13: | Parameter v | | |
| Variable 14: | Parameter g | } der Formel 19 | bestimmen den Kiel der Makrosphäre und den der jüngeren Gehäuseabschnitte der Mikrosphäre |
| Variable 15: | Parameter c | | |
| Variable 16: | Parameter v | | |
| Variable 17: | Parameter r | der Formel 16 | Abstände der Rippenfunktionen zur Symmetrieachse |
| Variable 18: | Parameter a_2 | } der Formel 17 | definieren die Höhen der Glocken der Rippenfunktionen |
| Variable 19: | Parameter a_3 | | |

| | | | |
|------------------------------------|---|---------------|---|
| Variable 20: Parameter b_1 | } | der Formel 18 | definieren die Lage der Scheitelpunkte der Rippenfunktionen |
| Variable 21: Parameter b_2 | | | |
| Variable 22: Parameter \bar{W} | | | |
| Variable 23: Parameter λ_2 | } | der Formel 11 | Wachstumskoeffizient des Gehäusevolumens |
| Variable 24: Parameter L | | | Untergrenze des Wachstums des Gehäusevolumens |
| Variable 25: Parameter M | | | Wendepunkt des Wachstums des Gehäusevolumens |
| Variable 26: Parameter h | | | Skalare Größe des Wachstums |
| Variable 27: Parameter λ_1 | | | der Formel 12 |

Mit diesen Variablen wurde an beiden Stichproben eine numerische Klassifikation durchgeführt. Zu Vergleichszwecken konnten mehrere Methoden herangezogen werden (vgl. WISHART 1978). Als bestes Verfahren erwies sich eine Kombination zweier unterschiedlicher Klassifikationsmethoden. Zuerst wurde eine hierarchische Analyse durchgeführt, dabei fand die Ward'sche Methode Anwendung. Das Verfahren ist agglomerativ, d. h. die Analyse baut von den einzelnen Individuen ausgehend eine hierarchische Konfiguration auf, welche die Ähnlichkeiten zwischen den Individuen und Klassen darstellen. Die Analyse selbst ist ein direktes Verfahren, wobei die Klassen jeweils nach dem Kriterium des geringsten Varianzzuwachses vereinigt werden (vgl. WARD 1963, ORLOCI 1967). Der einzige Nachteil des Verfahrens besteht darin, daß mit einer einzigen Ausnahme kein Ähnlichkeitsmaß in die Analyse eingehen kann. Die Varianz läßt sich in diesem Verfahren stets auf der Basis des quadrierten Euklidischen Abstandes ermitteln, der somit als einziges Ähnlichkeitsmaß in die Analyse eingeht. Der Vorteil dieser Methode liegt in der Konstruktion klarer und abgegrenzter Klassen, Kettenbildungen sind ausgeschlossen (vgl. VOGEL 1975).

Anschließend an diesen Algorithmus wurde ein iteratives Verfahren angesetzt (vgl. VOGEL 1975, S. 218 ff.). Bei dieser nicht hierarchischen Methode wird von einer festgestellten Gruppierung ausgegangen. Im Iterationsprozeß wird jedes Individuum mit seinem Klassenzentrum und mit den Zentren der anderen Klassen in Beziehung gesetzt und anhand eines Allokationskriteriums (dies kann irgend ein Ähnlichkeitsmaß sein) dem best geeigneten Cluster zugeordnet. Dadurch ändern sich aber die Klassen und alle Objekte müssen neuerlich verglichen werden. Wenn ein globales Gütekriterium annähernd erreicht ist, stoppt der Iterationsprozeß. Danach kann eine Fusion der beiden ähnlichsten Klassen stattfinden. Im Anschluß daran beginnt ein neuerlicher Iterationsprozeß. Dies währt so lange, bis eine vom Bearbeiter festgelegte Klassenzahl erreicht wird. Im vorliegenden Fall wurde die Initialfiguration durch ein Zurückgreifen auf die Ward'sche Methode erreicht, wobei eine Zahl von 15 Klassen als Startkonfiguration diente. Die Ergebnisse der Gruppierungen mit dem Ward'schen Verfahren können anschaulich vorgeführt werden. Sie sollen mit den Ergebnissen verglichen werden, die der hier neu vorgeschlagene Analyseweg bringt.

Um Korrelationen auszuschließen, wurden zuerst die Merkmale reduziert (vgl. Abb. 25). Dabei ist bemerkenswert, daß die Korrelationsmatrizen der Proben aus dem Lotharingien und dem Oberen Pliensbachien äußerst ähnlich sind (vgl. Tab. 1, 2) was wiederum bedeutet, daß sich die Merkmalszusammenhänge im Laufe der Evolution dieser Gruppe kaum geändert haben. Daher wurde nur bei der Probe aus dem Domerien ergab die Eliminierung des ersten Merkmals eine Residualmatrix, die in ihrem Gehalt mit der Matrix der unterliassischen Ichthyolarien nahezu übereinstimmte. Somit konnte der Schluß gezogen werden, daß auch in der Wertigkeit der Merkmale und ihrer Rangordnung zwischen den beiden Proben keine größeren Unterschiede vorlagen.

Folgende Merkmale stellten sich als unabhängig heraus:

Variable 2, 23, 18, 10, 20, 22, 1, 15, 17 und 5.

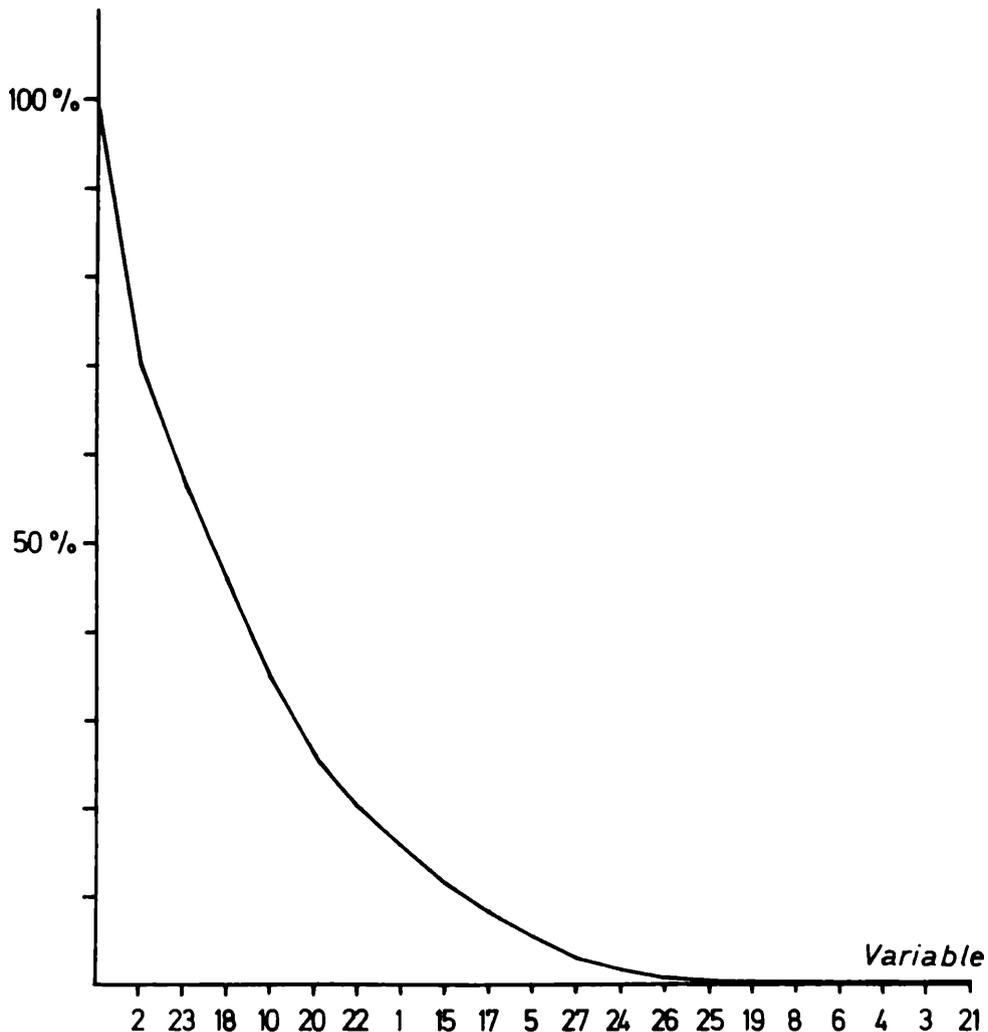
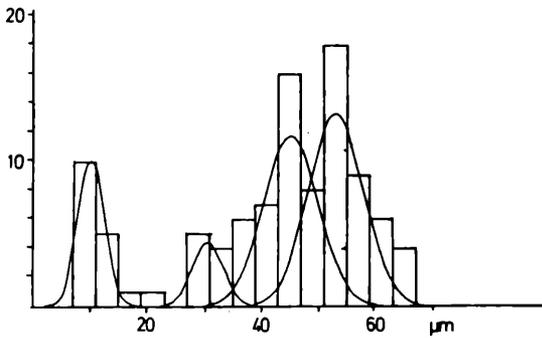


Abb. 25: Stress-Profil zur Bestimmung der wesentlichen, auf der Basis ihres Varianzanteiles gereihten Variablen (vgl. ORLOCI & MUKATTU 1973). Der Streß ist durch die Gleichung $\sigma_{Nn} = 1 - \rho_{Nn}^2$ definiert, wobei ρ_{Nn}^2 eine Ähnlichkeitsfunktion – in diesem Fall der Korrelationskoeffizient – zwischen den Elementen der Originalmatrix D_N und dem korrespondierenden Element einer Ähnlichkeitsmatrix D_n ist, die auf den n wesentlichen Variablen basiert. Beim Abflachen der Kurve (hier bei Variable 27) endet der Extraktionsprozeß.

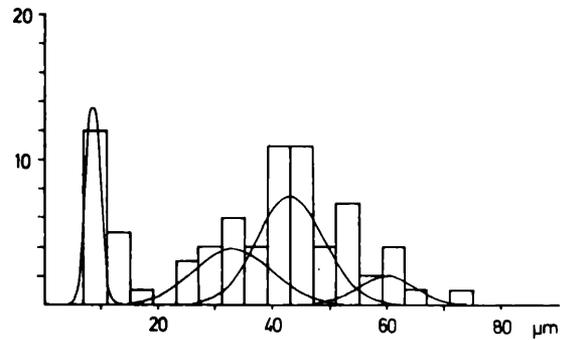
Ihre Zerlegung in Komponenten brachte Ergebnisse, die hier kurz ausgeführt werden sollen (vgl. Abb. 26–29):

Bei der Variablen 2, dem Parameter a des Proloculus, sticht bei einer Betrachtung der Korrelationsmatrizen (vgl. Tab. 1, 2) ins Auge, daß sie mit den Variablen 3, 4 und 6 hoch korreliert ist. Auch der Skalar h des Volumswachstums (Variable 26) steht mit ihr in einem größeren Zusammenhang. Bei einer numerischen Klassifikation, die auf den herkömmlichen Verfahren beruht, geht dieser Merkmalskomplex mit einer hohen internen Gewichtung ein. Hier ist zu bemerken, daß diese Korrelationen bewirkende Faktor leicht zu erklären ist. Es handelt sich dabei um den Wechsel zwischen makro- und mikrosphärischer Generation. Untersucht man nun die Häufigkeitsverteilung der 2. Variablen in beiden Stichproben, so läßt sich erkennen, daß keine Normalverteilung vorliegt. Dies mußte nicht erst durch einen Test nachgewiesen werden. Es treten nämlich 2 Verteilungen auf, die sich kaum überschneiden. Betrachtet man aber die Verteilung mit der größeren Individuenzahl, so läßt sich optisch nicht mehr so leicht bestimmen, ob nicht eine Mischverteilung vorliegen könnte. Dies wurde nun mit statistischen Tests überprüft. Da die Abweichungen von der Normalverteilung statistisch gesichert

Variable 2

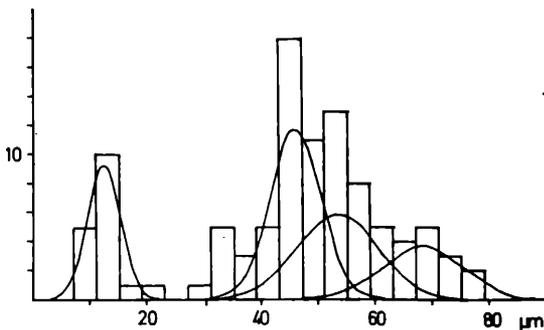


Lotharingien

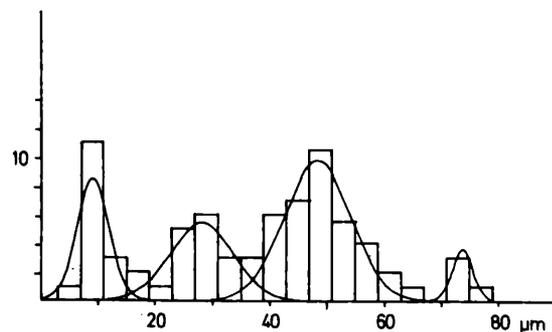


Domerien -

Variable 4



Variable 3



wurden (vgl. Abb. 26), konnte eine Zerlegung in Komponenten stattfinden, wobei weitere 3 Komponenten ausgeschieden wurden. Nimmt man die Häufigkeitsverteilung der Komponente mit den kleinsten Merkmalswerten, so zeigt es sich, daß sie in beiden Proben eine signifikante Schiefe aufweist, die jedoch in dem Ähnlichkeitsmaß (Formel 24) vernachlässigt wurde. Überhaupt ist die Übereinstimmung der anderen korrelierten Variablen mit der 2. Variablen überraschend, sie lassen sich wie diese in 4 Komponenten zerlegen. Im Umfang der einzelnen Komponenten stimmen die Variablen jedoch nicht überein. Dies mag einerseits daran gelegen sein, daß die einzelnen Streubereiche sehr heterogen sind, andererseits mag auch der geringe Stichprobenumfang diese Differenzen bewirken.

Ähnliches gilt für die Individuen aus dem Oberen Pliensbachien. Hier wäre die Gliederung der 2. Variablen in mehr als 2 Komponenten nicht mehr so eindeutig durchzuführen. Eine statistische Überprüfung der Häufigkeitsverteilung mit dem größeren Umfang bewegte sich ebenfalls in Grenzwerten (vgl. Abb. 26). Durch die Berücksichtigung der korrelierten Parameter (Variable 3) konnte jedoch bestätigt werden, daß eine Zerlegung in mehrere Komponenten möglich ist. Betrachtet man nun den Parameter b_0 (Variable 3), so lassen sich am rechten Ende der Verteilung Ausreißer aus der Gesamtverteilung erkennen, die hier als eigene Komponente angesehen wurden. Als Regel galt bei diesen Zerlegungen, daß, wenn mehr als 5% von der Gesamtzahl der Individuen außerhalb einer Komponenten-

Abb. 26: Aufgliederung der empirischen Häufigkeitsverteilungen in normalverteilte Komponenten. Darstellung der Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Komponenten:

Variable 2 = Parameter a der Formel 1

LOTHARINGIEN:

1. Komponente: $\bar{x} = 10,96$ $s = 2,93$ $\gamma = 2,044$ $N = 17$ 2. Komponente: $\bar{x} = 47,90$ $s = 9,64$ $\gamma = -0,38$ $N = 83$ Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,148$ $c = 0,145$ $a > c$ H_0 verworfen, daher Aufgliederung in folgende Komponenten:2' . Komponente: $\bar{x} = 30,64$ $s = 2,93$ $N = 7,58$ 3' . Komponente: $\bar{x} = 45,18$ $s = 4,79$ $N = 35,36$ 4' . Komponente: $\bar{x} = 53,16$ $s = 4,81$ $N = 40,06$

DOMERIEN:

1. Komponente: $\bar{x} = 10,24$ $s = 2,94$ $N = 18$ 2. Komponente: $\bar{x} = 43,46$ $s = 9,84$ $N = 57$ Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,117$ $c = 0,180$ $a < c$ H_0 angenommen.Informationsstatistik: $2I = 5,878$ $df = 12$ $\chi_{95\%}^2 = 5,23$ H_0 verworfen

daher Aufgliederung in Komponenten:

2' . Komponente: $\bar{x} = 33,00$ $s = 6,64$ $N = 18,49$ 3' . Komponente: $\bar{x} = 43,00$ $s = 5,93$ $N = 31,61$ 4' . Komponente: $\bar{x} = 60,08$ $s = 4,81$ $N = 6,91$ Variable 4 = Parameter b_u der Formel 1

LOTHARINGIEN

1. Komponente: $\bar{x} = 12,45$ $s = 2,92$ $N = 16$ 2. Komponente: $\bar{x} = 51,42$ $s = 11,60$ $\gamma = 0,136$ $N = 84$ Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,124$ $c = 0,145$ $a < c$ H_0 angenommen, trotzdem Gliederung in Komponenten durch die hohe Korrelation mit der Variablen 2:2' . Komponente: $\bar{x} = 45,89$ $s = 4,41$ $N = 36,65$ 3' . Komponente: $\bar{x} = 53,18$ $s = 7,14$ $N = 29,21$ 4' . Komponente: $\bar{x} = 68,22$ $s = 6,99$ $N = 18,14$ Variable 3 = Parameter b_0 der Formel 1

DOMERIEN

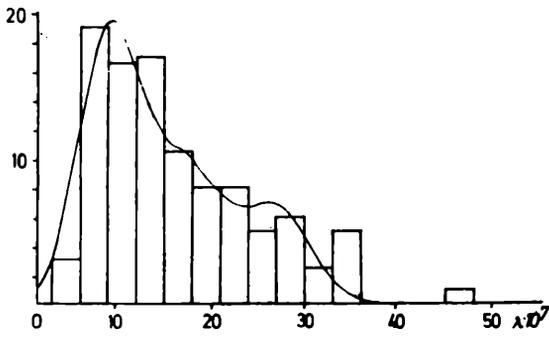
1. Komponente: $\bar{x} = 9,29$ $s = 2,85$ $N = 18$ 2. Komponente: $\bar{x} = 43,29$ $s = 10,73$ $\gamma = -0,06$ $N = 53$ Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,187$ $c = 0,180$ $a > c$ H_0 verworfen, daher Aufteilung in 2 Komponenten:2' . Komponente: $\bar{x} = 28,27$ $s = 5,54$ $N = 18,32$ 3' . Komponente: $\bar{x} = 48,54$ $s = 5,80$ $N = 34,68$ 4. Komponente: $\bar{x} = 73,93$ $s = 1,74$ $N = 4$

te zu liegen kommen, eine Verteilung zu errechnen ist. Lag dieser Prozentanteil jedoch unter diesem, in der statistischen Analyse oft verwendeten Wert, galten die Exemplare als Ausreißer und wurden nicht mit einer eigenen Verteilung berücksichtigt.

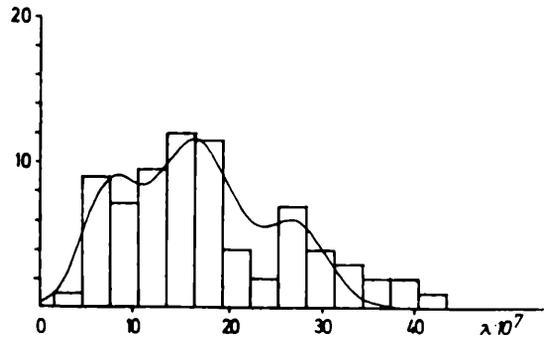
Der Wachstumskoeffizient des Gehäusevolumens (Variable 23) ist in beiden Stichproben mit dem Wendepunkt der Wachstumsfunktion M (Variable 25) hoch korreliert. Auch die Gliederung dieses Merkmals in 3 Komponenten ist in jeder der beiden altersunterschiedlichen Gruppen gegeben. Daß die Variablen 18 und 19, die die Änderung der Glockenhöhe der Rippenfunktion im Breitenwachstum des Gehäuses charakterisieren, miteinander korreliert sind, wurde schon bei der geometrischen Rekonstruktion der Rippen festgestellt. Beim Vergleich der Gehäuse aus den beiden Stichproben stellt sich heraus, daß beide in der Position und Form der Verteilung weitgehend übereinstimmen. Die Variable 10, der Winkel an den Kammerspitzen, ist mit dem Parameter k (Variable 8) in beiden Proben hoch korreliert. Somit kann auf die letztgenannte Variable verzichtet werden.

Nur die Variable 1 zeigt keine Abweichung von der Normalverteilung. Bei diesem Merkmal, das die Gehäusedicke charakterisiert, sind jedoch die Unterschiede der beiden Stichproben markant. Wie schon im Kapitel über die Konstruktionsmorphologie erwähnt wurde, waren die Gehäuse im Mittleren Lias wesentlich dicker als die Individuen des Unteren Lias. Dies läßt sich nun durch die Lagedif-

Variable 23

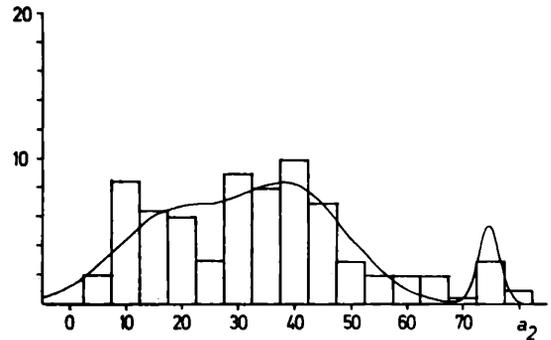
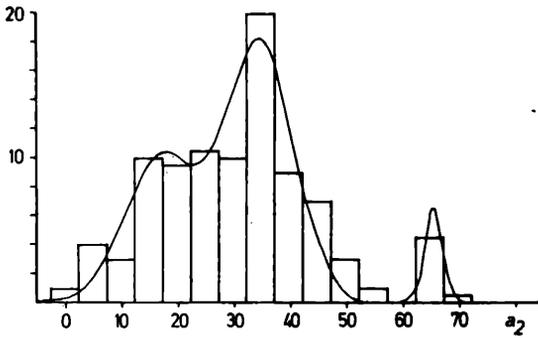


Lotharingien



Domerien

Variable 18



Variable 10

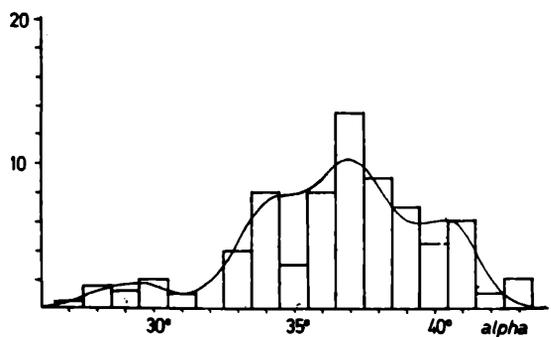
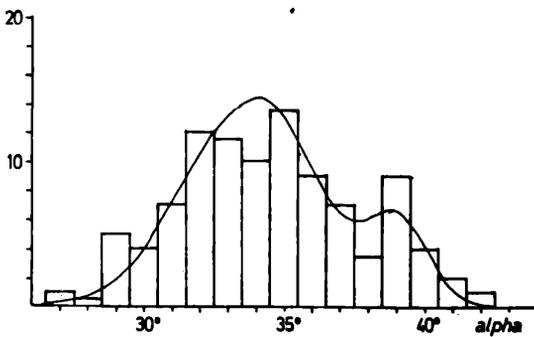


Abb. 27: Aufgliederung der empirischen Häufigkeitsverteilungen der Variablen in normalverteilte Komponenten. Summation der Häufigkeitsverteilungen der Komponenten im Vergleich mit den empirischen Verteilungen.

Variable 23 = Parameter λ_2 der Formel 11

LOTHARINGIEN

$$\bar{x} = 1,46 \times 10^{-6} \quad s = 0,86 \times 10^{-6} \quad \gamma = 1,019 \quad N = 100$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,173 \quad c = 0,134 \quad a > c H_0$ verworfen, daher Gliederung in Komponenten:

| | | |
|--|--|--|
| 1. Komponente: $\bar{x} = 0,73 \times 10^{-6}$ $s = 0,31 \times 10^{-6}$ N = 42,70 | 2. Komponente: $\bar{x} = 1,50 \times 10^{-6}$ $s = 0,48 \times 10^{-6}$ N = 39,71 | 3. Komponente: $\bar{x} = 2,58 \times 10^{-6}$ $s = 0,35 \times 10^{-6}$ N = 17,59 |
|--|--|--|

DOMERIEN

$$\bar{x} = 1,79 \times 10^{-6} \quad s = 0,91 \times 10^{-6} \quad \gamma = 0,66 \quad N = 75$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,166 \quad c = 0,154 \quad a > c H_0$ verworfen, daher Gliederung in Komponenten:

| | | |
|--|--|--|
| 1. Komponente: $\bar{x} = 0,72 \times 10^{-6}$ $s = 0,28 \times 10^{-6}$ N = 17,39 | 2. Komponente: $\bar{x} = 1,64 \times 10^{-6}$ $s = 0,44 \times 10^{-6}$ N = 42,73 | 3. Komponente: $\bar{x} = 2,76 \times 10^{-6}$ $s = 0,33 \times 10^{-6}$ N = 14,88 |
|--|--|--|

Variable 18 = Parameter a_2 der Formel 17

LOTHARINGIEN

$$\bar{x} = 29,24 \quad s = 18,11 \quad N = 97$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,182 \quad c = 0,134 \quad a > c H_0$ verworfen, daher Gliederung in Komponenten:

| | | |
|---|---|---|
| 1. Komponente: $\bar{x} = 17,30$ $s = 6,62$ N = 33,51 | 2. Komponente: $\bar{x} = 34,82$ $s = 6,04$ N = 54,49 | 3. Komponente: $\bar{x} = 65,82$ $s = 1,53$ N = 5 |
|---|---|---|

DOMERIEN

$$\bar{x} = 34,26 \quad s = 18,37 \quad N = 74$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,136 \quad c = 0,154 \quad a < c H_0$ angenommen

Informationsstatistik: $2I = 10,553 \quad df = 7 \quad \chi_{95}^2 \% = 2,17 H_0$ verworfen
daher Gliederung in Komponenten:

| | | |
|---|--|---|
| 1. Komponente: $\bar{x} = 16,84$ $s = 9,58$ N = 27,74 | 2. Komponente: $\bar{x} = 39,45$ $s = 10,27$ N = 41,25 | 3. Komponente: $\bar{x} = 74,64$ $s = 1,82$ N = 5 |
|---|--|---|

Variable 10 = Parameter α

LOTHARINGIEN

$$\bar{x} = 34,54 \quad s = 3,20 \quad \gamma = 0,14 \quad N = 100$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,125 \quad c = 0,134 \quad a < c H_0$ angenommen

Informationsstatistik: $2I = 7,60 \quad df = 15 \quad \chi_{95}^2 \% = 7,26 H_0$ verworfen
daher Gliederung in Komponenten:

| | | |
|---|---|---|
| 1. Komponente: $\bar{x} = 32,42$ $s = 1,97$ N = 40,89 | 2. Komponente: $\bar{x} = 34,92$ $s = 1,78$ N = 42,82 | 3. Komponente: $\bar{x} = 39,04$ $s = 1,09$ N = 16,29 |
|---|---|---|

DOMERIEN

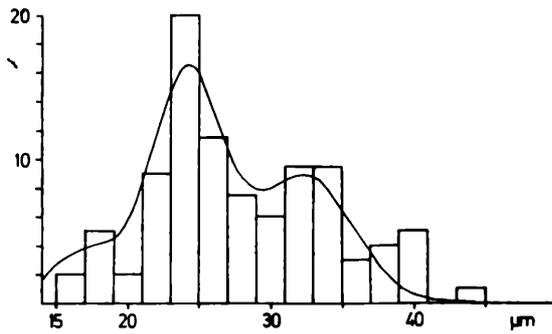
$$\bar{x} = 37,03 \quad s = 3,61 \quad N = 75$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,110 \quad c = 0,154 \quad a < c H_0$ angenommen

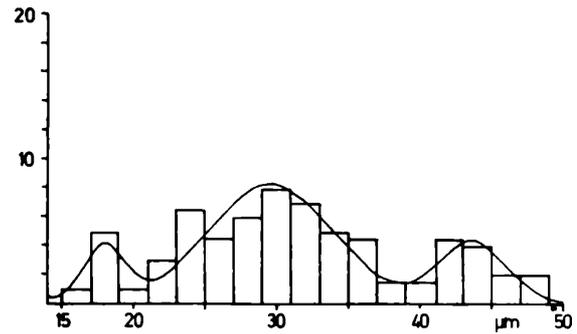
Informationsstatistik: $2I = 15,34 \quad df = 18 \quad \chi_{95}^2 \% = 9,39 H_0$ verworfen
daher Gliederung in Komponenten:

| | | | |
|--|--|--|--|
| 1. Komp.: $\bar{x} = 29,32$ $s = 1,40$ N = 6 | 2. Komp.: $\bar{x} = 33,91$ $s = 1,14$ N = 16,73 | 3. Komp.: $\bar{x} = 37,06$ $s = 1,55$ N = 38,91 | 4. Komp.: $\bar{x} = 40,64$ $s = 1,01$ N = 13,36 |
|--|--|--|--|

Variable 17

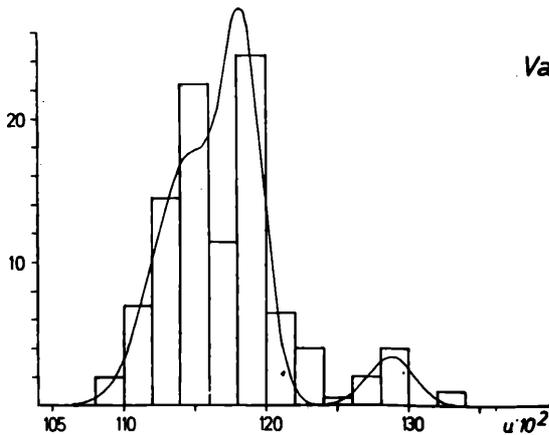
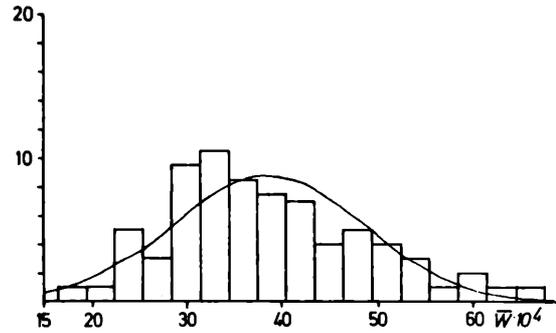
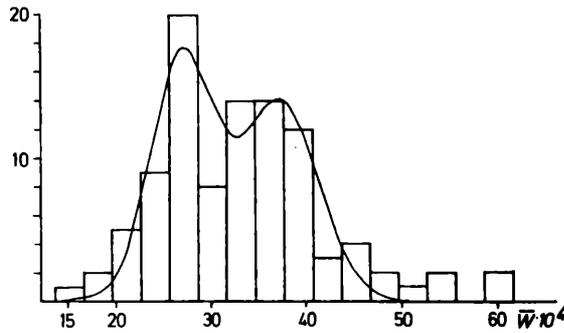


Lotharingien

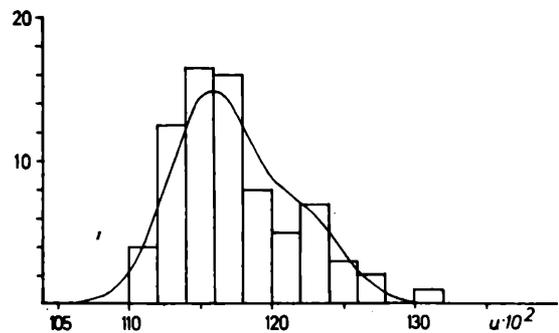


Domerien

Variable 22



Variable 5



ferenzen der Häufigkeitsverteilung beweisen.

Zuletzt soll noch auf den Abstand der Rippenfunktionen zur Symmetrieachse (Variable 17) eingegangen werden. Auch ihre Häufigkeitsfunktionen zeigen in beiden Proben starke Abweichungen von der Normalverteilung, darüber hinaus sind jedoch die unterschiedlichen Variationsbreiten zu beachten (vgl. Abb. 28). Bei den Individuen aus dem Domerien ist die Variationsbreite gegenüber den Gehäusen aus dem Lotharingien wesentlich erhöht. Dieser Effekt ist sicher auf die Möglichkeit der Rippenreduktion bei gleichzeitigem Dickerwerden der Gehäuse zurückzuführen.

Abb. 28: Aufgliederung der empirischen Häufigkeitsverteilungen der Variablen in normalverteilte Komponenten. Summation der Häufigkeitsverteilungen der Komponenten im Vergleich mit den empirischen Verteilungen.

Variable 17 = Parameter r der Formel 16

LOTHARINGIEN

$$\bar{x} = 28,15 \quad s = 7,11 \quad N = 95$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,140 \quad c = 0,137 \quad a > c \quad H_0$ verworfen, daher Gliederung in Komponenten:

| | | | | | |
|----------------|-------------------|----------------|-------------------|----------------|-------------------|
| 1. Komponente: | $\bar{x} = 17,82$ | 2. Komponente: | $\bar{x} = 24,18$ | 3. Komponente: | $\bar{x} = 32,43$ |
| | $s = 2,51$ | | $s = 2,55$ | | $s = 3,33$ |
| | $N = 11$ | | $N = 51,34$ | | $N = 36,65$ |

DOMERIEN

1. Komponente: $\bar{x} = 9,22 \quad s = 3,31 \quad \gamma = -0,371 \quad N = 5$

2. Komponente: $\bar{x} = 31,11 \quad s = 8,14 \quad N = 66$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,138 \quad c = 0,166 \quad a < c \quad H_0$ angenommen

Informationsstatistik: $2I = 10,998 \quad df = 16 \quad \chi_{95\%}^2 = 7,96 \quad H_0$ verworfen

daher Gliederung in Komponenten:

| | | | | | |
|-----------------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|-------------------|
| 2'. Komponente: | $\bar{x} = 17,96$ | 3'. Komponente: | $\bar{x} = 29,56$ | 4'. Komponente: | $\bar{x} = 43,65$ |
| | $s = 1,41$ | | $s = 4,39$ | | $s = 2,35$ |
| | $N = 7$ | | $N = 46$ | | $N = 13$ |

Variable 22 = Parameter W der Formel 15

LOTHARINGIEN

$$\bar{x} = 3,31 \times 10^{-3} \quad s = 0,87 \times 10^{-3} \quad N = 99$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,130 \quad c = 0,134 \quad a < c \quad H_0$ angenommen

Informationsstatistik: $2I = 5,867 \quad df = 11 \quad \chi_{95\%}^2 = 4,57 \quad H_0$ verworfen

daher Gliederung in Komponenten:

| | | | |
|----------------|---------------------------------|----------------|---------------------------------|
| 1. Komponente: | $\bar{x} = 2,69 \times 10^{-3}$ | 2. Komponente: | $\bar{x} = 3,71 \times 10^{-3}$ |
| | $s = 0,34 \times 10^{-3}$ | | $s = 0,40 \times 10^{-3}$ |
| | $N = 48,21$ | | $N = 46,69$ |

DOMERIEN

$$\bar{x} = 3,87 \times 10^{-3} \quad s = 1,01 \times 10^{-3} \quad N = 75$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,124 \quad c = 0,154 \quad a < c \quad H_0$ angenommen

Informationsstatistik: $2I = 6,443 \quad df = 16 \quad \chi_{95\%}^2 = 7,96 \quad H_0$ angenommen

Variable 5 = Parameter u der Formel 4

LOTHARINGIEN

$$\bar{x} = 1,173 \quad s = 0,045 \quad \gamma = 0,97 \quad N = 100$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,199 \quad c = 0,141 \quad a > c \quad H_0$ verworfen, daher Gliederung in Komponenten:

| | | | | | |
|----------------|-------------------|----------------|-------------------|----------------|-------------------|
| 1. Komponente: | $\bar{x} = 1,146$ | 2. Komponente: | $\bar{x} = 1,185$ | 3. Komponente: | $\bar{x} = 1,287$ |
| | $s = 0,025$ | | $s = 0,014$ | | $s = 0,016$ |
| | $N = 53,99$ | | $N = 39,01$ | | $N = 7$ |

DOMERIEN

$$\bar{x} = 1,175 \quad s = 0,042 \quad N = 75$$

Kolmogoroff-Smirnov-Test (5 % Irrtumswahrscheinlichkeit): $a = 0,201 \quad c = 0,154 \quad a > c \quad H_0$ verworfen, daher Gliederung in Komponenten:

| | | | |
|----------------|-------------------|----------------|-------------------|
| 1. Komponente: | $\bar{x} = 1,158$ | 2. Komponente: | $\bar{x} = 1,225$ |
| | $s = 0,030$ | | $s = 0,027$ |
| | $N = 54,95$ | | $N = 19,05$ |

Nach der Bestimmung der einzelnen Komponenten konnte das oben erwähnte Ähnlichkeitsmaß zu einer Bestimmung der Ähnlichkeiten zwischen den Individuen herangezogen werden. Dann wurden sie einem Klassifikationsprozeß unterworfen, der in diesem Fall eine UPGMA (vgl. SNEATH & SOKAL 1973) mit anschließendem Relocate-Verfahren darstellte. Die Ergebnisse der hierarchischen Analyse sind in Abb. 30–33 dargestellt. Wesentlich interessanter sind jedoch die Resultate der Itera-

tionsanalyse. Vorerst soll jedoch eine genauere Aufstellung der Analysen erfolgen, mit denen die Klassifizierung der Ichthyolarien durchgeführt wurde.

Folgende hierarchische Analysen wurden an beiden Proben durchgeführt, an die immer ein iteratives Zuteilungsverfahren angeschlossen wurde:

- a) Zuerst erfolgte die Klassifizierung auf der Basis aller Merkmale mit dem Ward'schen Verfahren.
- b) Dann wurden die Merkmale reduziert und gereiht und wiederum eine Ward'sche Methode angesetzt.
- c) Zuletzt erfolgte eine Klassifikation der Komponenten dieser reduzierten Merkmale mit dem neuen Ähnlichkeitsmaß und einer Unweighted Pair Group Method (UPGMA).

Bei den Individuen aus dem Oberen Sinemurien ändern sich die Gruppierungen von Analyse zu Analyse. Es ließen sich, außer einer Unterscheidung in mikro- und makrosphärische Generationen, keine weiteren Gruppen erfassen, die interpretierbar sind. Wenn nur die reduzierten Daten allein in die Analyse eingehen, ist durch die gleiche Gewichtung der Merkmale nicht einmal mehr die Unterscheidung dieser beiden Phäna gewährleistet. Anders verhält es sich mit der Probe aus dem Domerien. Hier bringt die Analyse mit allen Merkmalen bereits über den Generationswechsel hinausgehende Ergebnisse, indem eine weitere Klasse abgetrennt wird, die auch in den iterativen Prozessen stabil bleibt. Es ist dies die Gruppe der kleinwüchsigen, eng berippten Formen, die sich auch subjektiv deutlich von den anderen Gehäusen trennen lassen. Der Rest der Probe läßt sich jedoch nicht mehr aufgliedern. Anders verhält es sich mit dem hier neu entwickelten Ähnlichkeitsmaß. Hier tritt beim Iterationsprozeß eine Konfiguration auf, deren Ergebnis auch subjektiv befriedigend ist. Es erfolgt eine zusätzliche Teilung der verbleibenden Gruppe in 2 Klassen, die sich nun klar definieren lassen. In der einen Gruppe sind alle Formen vereinigt, die eine Reduktion der Rippen aufweisen, während bei der anderen Gruppe Formen mit einer gleichförmigen Berippung aufscheinen.

Somit läßt sich folgender Schluß ziehen: Die Individuen aus dem Oberen Sinemurien erlauben keine Trennung in Untereinheiten. Die numerischen Klassifikationsmethoden ergeben keine übereinstimmenden oder subjektiv interpretierbaren Lösungen. Das ist sicher auf den Klassifikationszwang der Analysen bei einer gleichförmigen Verteilung zurückzuführen. Eine Überprüfung dieser Ansichten könnten weitere Analysen erbringen, die nicht dem strengen Klassifikationszwang unterliegen. Solche Methoden versuchen, den multidimensionalen Hyperraum auf geringere und anschaulichere Dimensionen zu reduzieren (vgl. Hauptkoordinatenanalyse GOWER 1966, nichtmetrische multidimensionale Skalierung SHEPARD 1962, Polarkoordinaten BRAY & CURTIS 1957 usw.). Mit diesen Methoden ist immer ein Informationsverlust verbunden, der jedoch, im Gegensatz zu einer Klassifikationsmethode, abschätzbar ist.

Ein den oben angeführten Analysen verwandtes Verfahren fand wegen seiner Ähnlichkeit zu den in der Taxonomie oft gebrauchten Streudiagrammen hier Verwendung. Die Merkmale eines Individuums werden durch nicht direkt beobachtbare Faktoren bewirkt. Diese können mittels mathematischer Analysen bestimmt werden (vgl. ÜBERLA 1971). In den meisten Fällen läßt sich eine große Zahl von Merkmalen oder Variablen durch wenige Faktoren interpretieren. Bestimmt man nun die Faktorenwerte der einzelnen Individuen und trägt sie in einem von den Faktoren aufgespannten Raum ein, so lassen sich optisch gleichfalls Ähnlichkeitsbeziehungen feststellen. Der Vorteil gegenüber den Analysen, die direkt auf einen Ähnlichkeitsindex Bezug nehmen (z. B. Q-mode Faktorenanalyse oder Hauptkoordinatenanalyse) besteht in einer Interpretierbarkeit der Faktoren. Ein der Faktorenanalyse ähnliches Verfahren ist die schon erwähnte Hauptkomponentenanalyse (vgl. HOTTELLING 1933), die jedoch den Nachteil besitzt, daß ihre „Faktoren“ eher willkürlich nach dem größten Varianzanteil extrahiert werden und somit nicht immer erklärbar sind. Aber auch bei der Faktorenanalyse treten große Probleme auf. Als Beispiel mögen die Kommunalitäten dienen. Es erscheint richtig, daß jede Variable außer ihrem, durch die Faktoren bewirkten Varianzanteil (Kommunalitäten) noch einen Rest an spezifischer Varianz besitzt. Deren Anteil ist mathematisch nicht eindeutig zu lösen. Aber auch die Faktorenwerte für die einzelnen Individuen können nach einer Rotation der Faktoren zur Einfachstruktur nur mehr mittels einer multiplen Regression geschätzt werden.

SUBJEKTIVE KLASSIFIKATION:

| | |
|------------|---------------------|
| Ind. 1-10 | 1 1 1 1 1 1 1 1 2 2 |
| Ind. 11-20 | 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 |
| Ind. 21-30 | 2 2 2 2 2 2 2 2 2 3 |
| Ind. 31-40 | 3 3 3 3 4 4 4 4 4 4 |
| Ind. 41-50 | 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 |
| Ind. 51-60 | 7 7 7 7 7 6 6 6 6 6 |
| Ind. 61-70 | 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 |
| Ind. 71-80 | 6 5 5 6 6 6 6 6 6 6 |
| Ind. 81-90 | 6 6 6 6 6 6 6 6 8 8 |
| Ind. 91-99 | 8 8 8 8 8 8 8 8 8 8 |

- 1 = *Ichthyolaria bicostata* Mikrosphäre
- 2 = " " Makrosphäre
- 3 = " *laneuvevillensis* Mikrosph.
- 4 = " " Makrosph.
- 5 = " *sulcata* Mikrosphäre
- 6 = " *sulcata* Makrosphäre
- 7 = " *dubia* Makrosphäre
- 8 = " *rugosa* Makrosphäre

NUMERISCHE KLASSIFIKATION:

Alle Variablen, 8 Klassen (1-8 : Klassennummern)

Ward'sches Verfahren

| |
|---------------------|
| 1 2 3 3 3 3 3 3 1 4 |
| 1 1 5 1 4 1 1 4 1 1 |
| 4 5 4 5 6 5 5 1 5 3 |
| 3 2 3 1 5 1 7 5 5 5 |
| 5 5 5 1 5 5 1 1 5 1 |
| 4 4 6 4 1 3 3 4 5 1 |
| 1 4 1 1 4 1 1 1 1 1 |
| 1 3 3 5 7 7 7 7 6 7 |
| 7 1 7 6 6 1 7 6 6 6 |
| 5 6 5 6 6 7 7 6 8 |

Reloc-Verfahren

| |
|---------------------|
| 1 2 3 3 3 3 3 3 1 4 |
| 1 1 5 1 4 1 1 4 1 1 |
| 4 7 7 5 6 5 5 1 5 3 |
| 3 2 3 1 7 6 5 5 5 7 |
| 7 5 5 1 5 7 1 1 5 1 |
| 5 5 6 7 1 3 3 5 5 7 |
| 1 4 1 5 1 4 1 1 1 4 |
| 6 3 3 5 6 6 5 6 6 5 |
| 6 1 7 6 6 6 4 6 6 6 |
| 5 6 5 6 6 6 6 6 8 |

Komponenten der reduzierten Variablen, 8 Klassen

UPMGA

| |
|---------------------|
| 1 2 3 3 3 3 3 3 1 1 |
| 1 4 1 1 4 1 1 5 1 1 |
| 1 1 1 1 1 1 1 1 1 3 |
| 3 6 3 1 1 1 1 1 1 1 |
| 1 1 1 1 7 1 1 1 8 1 |
| 5 1 1 1 1 3 1 5 5 1 |
| 4 5 1 1 1 1 2 1 1 1 |
| 1 3 6 1 1 1 1 1 1 1 |
| 1 1 1 1 1 1 1 1 8 1 |
| 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 |

Reloc-Verfahren

| |
|---------------------|
| 2 2 2 2 2 2 2 2 1 3 |
| 1 1 7 1 5 1 1 5 1 1 |
| 4 3 3 7 6 7 7 6 7 2 |
| 2 2 2 6 3 6 4 4 7 4 |
| 7 7 7 1 7 3 1 1 8 4 |
| 5 4 6 3 1 2 1 5 5 3 |
| 1 5 1 7 6 4 8 1 1 4 |
| 4 2 2 6 4 4 4 4 6 4 |
| 4 1 6 6 6 6 4 6 8 6 |
| 7 6 7 6 6 4 4 6 6 |

Abb. 30: Vergleich der subjektiv klassifizierten Individuen mit numerischen Klassifikationen. Individuen aus dem Lotharingen.

NUMERISCHE KLASSIFIKATION:

Alle Variablen, 4 Klassen (1-4 : Klassennummern)

Ward'sches Verfahren

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 3 | 1 | 3 | 4 | 3 | 3 | 1 | 3 | 2 | 2 |
| 2 | 2 | 2 | 1 | 3 | 1 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 2 | 2 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |

Reloc-Verfahren

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 3 | 1 | 3 | 4 | 3 | 3 | 1 | 3 | 2 | 2 |
| 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 4 | 2 | 2 | 3 | 4 | 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 4 | 1 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |

Komponenten der reduzierten Variablen, 4 Klassen

UPMGA

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 |
| 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

Reloc-Verfahren

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 3 |
| 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 |
| 4 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 1 | 3 | 2 | 2 |
| 2 | 2 | 2 | 1 | 3 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 |
| 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 1 | 1 | 3 | 4 | 4 |
| 1 | 4 | 4 | 3 | 1 | 2 | 1 | 4 | 4 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | 4 | 4 |
| 4 | 2 | 2 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |

Abb. 31: Vergleich der subjektiv klassifizierten Individuen mit numerischen Klassifikationen. Individuen aus dem Lotharingen.

Trotzdem wurde hier die klassische R-mode Faktorenanalyse (vgl. CATTELL 1965) mit Hauptachsenextraktion und orthogonaler Rotation durchgeführt (vgl. Tab. 3–5). Die Faktorenextraktion erbrachte, daß die ersten 6 Komponenten den Großteil der Varianz erklären (vgl. Tab. 3). Nach der Rotation dieser Komponenten erklären die ersten 4 Faktoren 85,4 % der Gesamtkommunalität (vgl. Tab. 4). Davon sind die beiden ersten Komponenten als gemeinsame Faktoren anzusprechen, die sich durch die hohen Faktorenladungen mehrerer Merkmale auszeichnen. So kann beispielsweise der erste Faktor als generationsbestimmend gedeutet werden, da er die Variablen der Proloculusgröße (V 2, 3 und 4) und damit in Beziehung stehende Parameter (V 6 und 26) hoch ladet (vgl. Abb. 34). Der 2. Faktor hat besonderen Einfluß auf alle Parameter, die mit dem Wachstum in Verbindung stehen (V 5, 23, 24 und 25). Die Rippenabstände (Variable 17) werden von den beiden Faktoren in annähernd gleichem Maße determiniert. Alle weiteren Berippungsmerkmale wie Wölbungshöhe (V 18 und 19) und Lage der Wölbung (V 20 und 21) sind jedoch durch jeweils einen Faktor bewirkt (vgl. Tab. 5, Abb. 34) und können beinahe als Einzelrestfaktoren angesprochen werden. Ähnliches gilt für den Kammerwinkel (Variable 10) und dem Verhältnis Kammerhöhe zu Kammerbreite (Variable 8), die, da gleichfalls hoch korreliert, wiederum durch einen Faktor repräsentiert werden. Somit beweisen die Faktorenwerte in dem von den beiden ersten Faktoren aufgespannten Raum (vgl. Abb. 35) nur die Ähnlichkeit der Individuen nach der Größe der Anfangskammer und dem

SUBJEKTIVE KLASSIFIKATION:

| | |
|------------|---------------------|
| Ind. 1-10 | 1 1 1 1 2 2 1 1 1 1 |
| Ind. 11-20 | 1 1 1 2 2 2 2 2 2 2 |
| Ind. 21-30 | 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 |
| Ind. 31-40 | 2 1 4 4 4 4 4 4 4 4 |
| Ind. 41-50 | 4 4 3 3 3 4 4 4 4 4 |
| Ind. 51-60 | 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 |
| Ind. 61-70 | 4 5 5 5 5 5 5 6 6 6 |
| Ind. 71-75 | 6 8 8 8 7 |

- 1 = *Ichthyolaria bicostata* Mikrosphäre
- 2 = " " Makrosphäre
- 3 = " *sulcata* Mikrosphäre
- 4 = " " Makrosphäre
- 5 = " *dubia* Makrosphäre
- 6 = " *pulchra* Makrosphäre
- 7 = " *squamosa* Mikrosphäre
- 8 = " " Makrosphäre

NUMERISCHE KLASSIFIKATION:

Alle Variablen, 8 Klassen (1-8 : Klassennummern)

Ward'sches Verfahren

| |
|---------------------|
| 1 1 2 3 4 5 2 2 2 2 |
| 2 2 2 4 6 4 4 4 6 4 |
| 4 4 4 5 6 5 6 4 5 5 |
| 6 2 6 4 5 6 6 7 5 4 |
| 4 6 3 3 3 4 6 7 4 6 |
| 5 7 6 6 5 5 6 7 5 5 |
| 3 7 4 5 5 5 6 7 7 7 |
| 5 8 8 8 8 |

Reloc-Verfahren

| |
|---------------------|
| 1 1 2 3 4 5 2 2 2 2 |
| 2 2 2 4 6 4 4 4 6 4 |
| 4 6 4 4 6 4 6 4 4 4 |
| 6 2 6 4 6 6 6 7 5 6 |
| 6 6 3 3 3 7 6 7 7 6 |
| 5 7 6 6 5 5 6 7 5 6 |
| 3 7 6 5 6 5 6 7 5 7 |
| 5 8 8 8 8 |

Komponenten der reduzierten Variablen, 8 Klassen

UPGMA

| |
|---------------------|
| 1 1 1 2 3 3 1 1 1 1 |
| 1 1 1 3 3 3 3 3 3 3 |
| 3 3 3 3 4 3 4 3 3 3 |
| 5 1 4 4 5 4 6 4 5 4 |
| 4 5 4 7 4 4 7 4 3 6 |
| 7 4 6 4 5 5 6 4 6 6 |
| 7 7 7 4 6 4 4 4 4 4 |
| 4 8 8 8 2 |

Reloc-Verfahren

| |
|---------------------|
| 1 1 1 8 3 3 1 1 1 1 |
| 1 1 4 3 4 3 3 3 4 3 |
| 3 5 3 3 4 3 8 3 3 3 |
| 6 1 4 5 6 4 7 8 6 5 |
| 8 6 8 1 8 5 8 8 5 7 |
| 8 5 7 4 6 6 7 8 7 7 |
| 8 8 8 4 7 5 8 5 8 5 |
| 8 2 2 2 2 |

Abb. 32. Vergleich der subjektiv klassifizierten Individuen mit numerischen Klassifikationen. Individuen aus dem Domerien.

Wachstum. Hier zeigt sich, daß die subjektive a-priori-Klassifikation generell richtig war, größere Diskontinuitäten und Ausbildung von phänetischen Klassen nur durch die Proloculusgröße hervorgerufen werden. Hingegen ergibt der Wachstumsfaktor ein Bild größter Kontinuität, was die oben angeführte Theorie einer einheitlichen Gruppe bestätigen würde. Dies wird auch durch die Faktoren der Berippung, wie beispielsweise dem 3. Faktor, bekräftigt (vgl. Abb. 36).

Die Proben aus dem Oberen Pliensbachien zeigen in der Klassifikationsanalyse die ideale Trennung in phänetisch einheitliche Gruppen, die mit der subjektiv durchgeführten Klassifikation nahezu übereinstimmen. Damit läßt sich möglicherweise der Beweis erbringen, daß, wenn man auf die Wachstumsparameter zurückgreift und anhand dieser objektive Klassifikationen durchführt, Ergebnisse erreicht werden, die auch biologisch sinnvoll erscheinen. Ein solches Resultat konnte aber sicher nur

NUMERISCHE KLASSIFIKATION:

Alle Variablen, 4 Klassen (1-4 : Klassennummern)

Ward'sches Verfahren

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 2 | 3 | 4 | 4 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 2 | 2 | 2 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 |
| 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 |
| 3 | 2 | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 |
| 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 3 |
| 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 |
| 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 |
| 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | | | | | |

Reloc-Verfahren

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 2 | 2 | 2 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3 |
| 3 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 |
| 4 | 2 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 |
| 4 | 4 | 2 | 2 | 2 | 3 | 4 | 3 | 3 | 4 |
| 3 | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 4 |
| 4 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 |
| 3 | 4 | 4 | 4 | 2 | | | | | |

Komponenten der reduzierten Variablen, 4 Klassen

UPGMA

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 |
| 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 |
| 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 4 | 2 | 2 | 2 | 2 | | | | | |

Reloc-Verfahren

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 |
| 2 | 1 | 3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 |
| 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | | | | | |

Abb. 33: Vergleich der subjektiv klassifizierten Individuen mit numerischen Klassifikationen. Individuen aus dem Domerien.

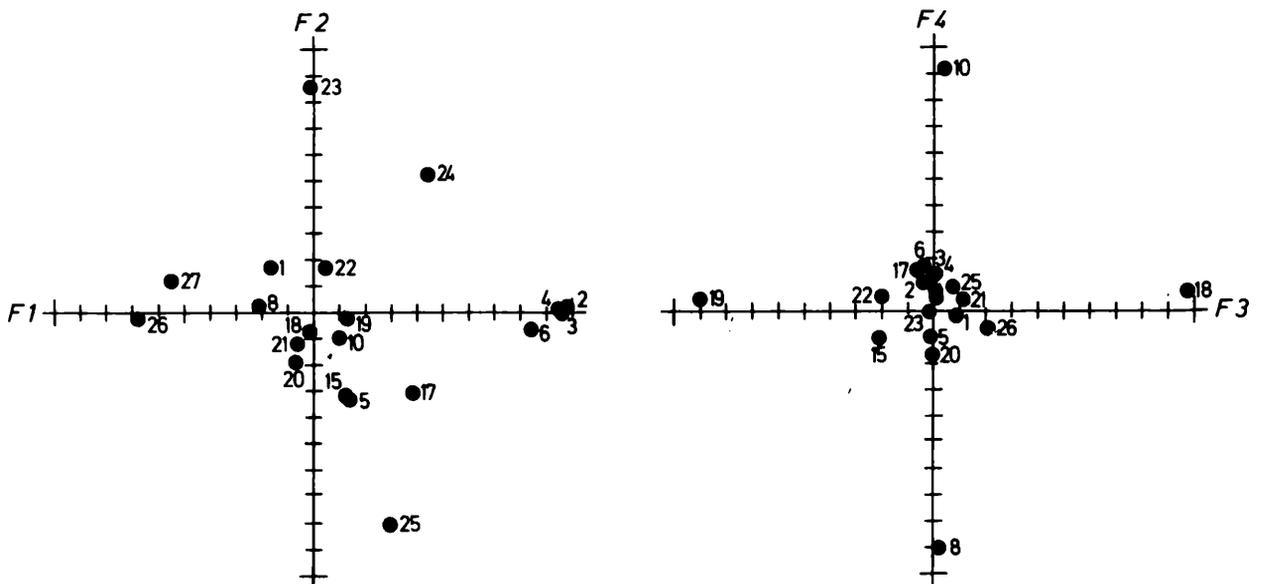
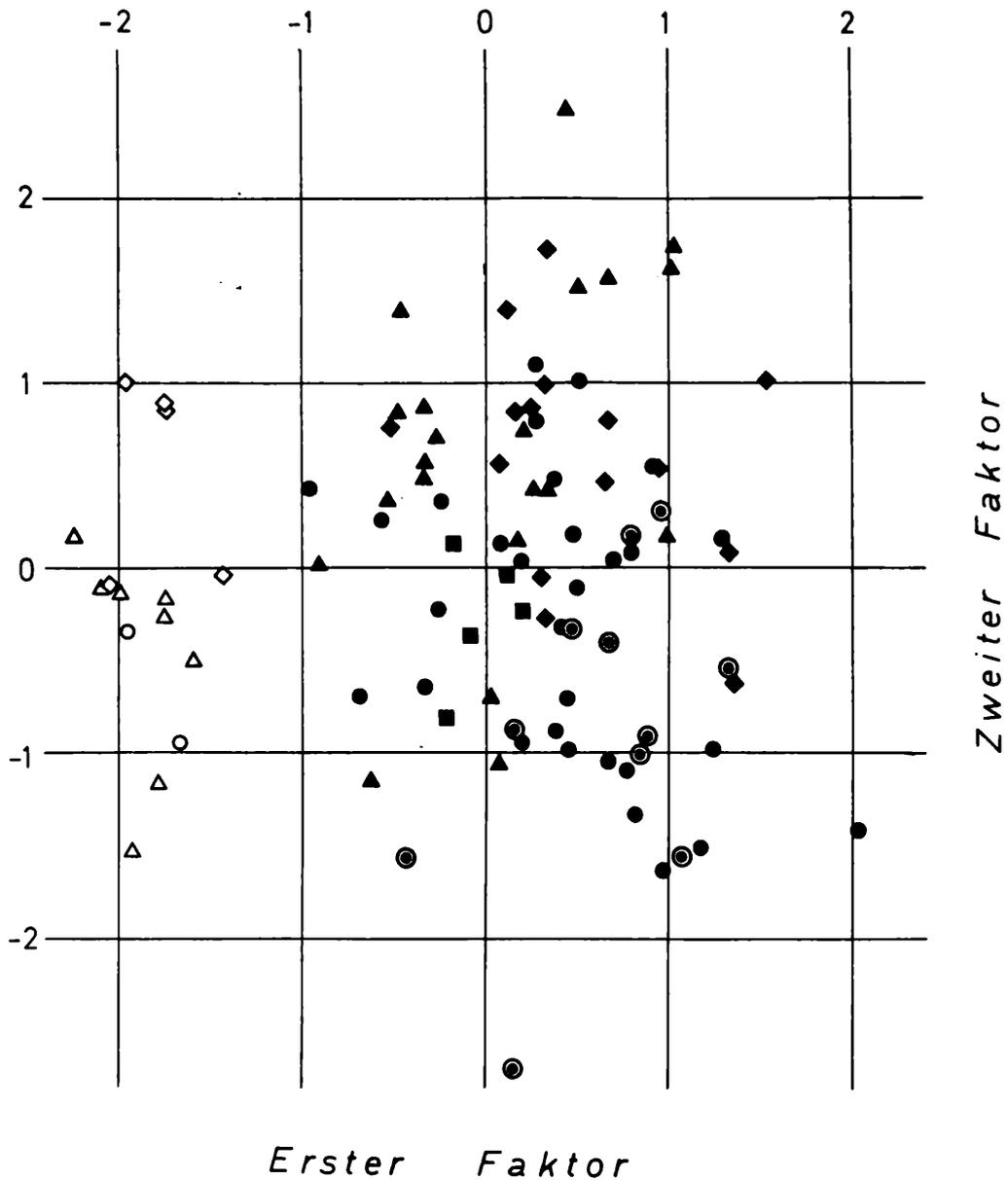


Abb. 34: Faktorenloadungen der ersten 4 Faktoren bei Individuen aus dem Lotharingen.



- △ = *I. bicostata*, MIKRO ▲ = *I. bicostata*, MAKRO
 ◇ = *I. laneuvevillensis*, MIKRO ◆ = *I. laneuvevillensis*, MAKRO
 ○ = *I. sulcata*, MIKRO ● = *I. sulcata*, MAKRO
 ■ = *I. dubia*, MAKRO ⊙ = *I. rugosa*, MAKRO

Abb. 35: Faktorenwerte der einzelnen Individuen aus dem Lotharingen in dem vom 1. und 2. Faktor aufgespannten Raum.

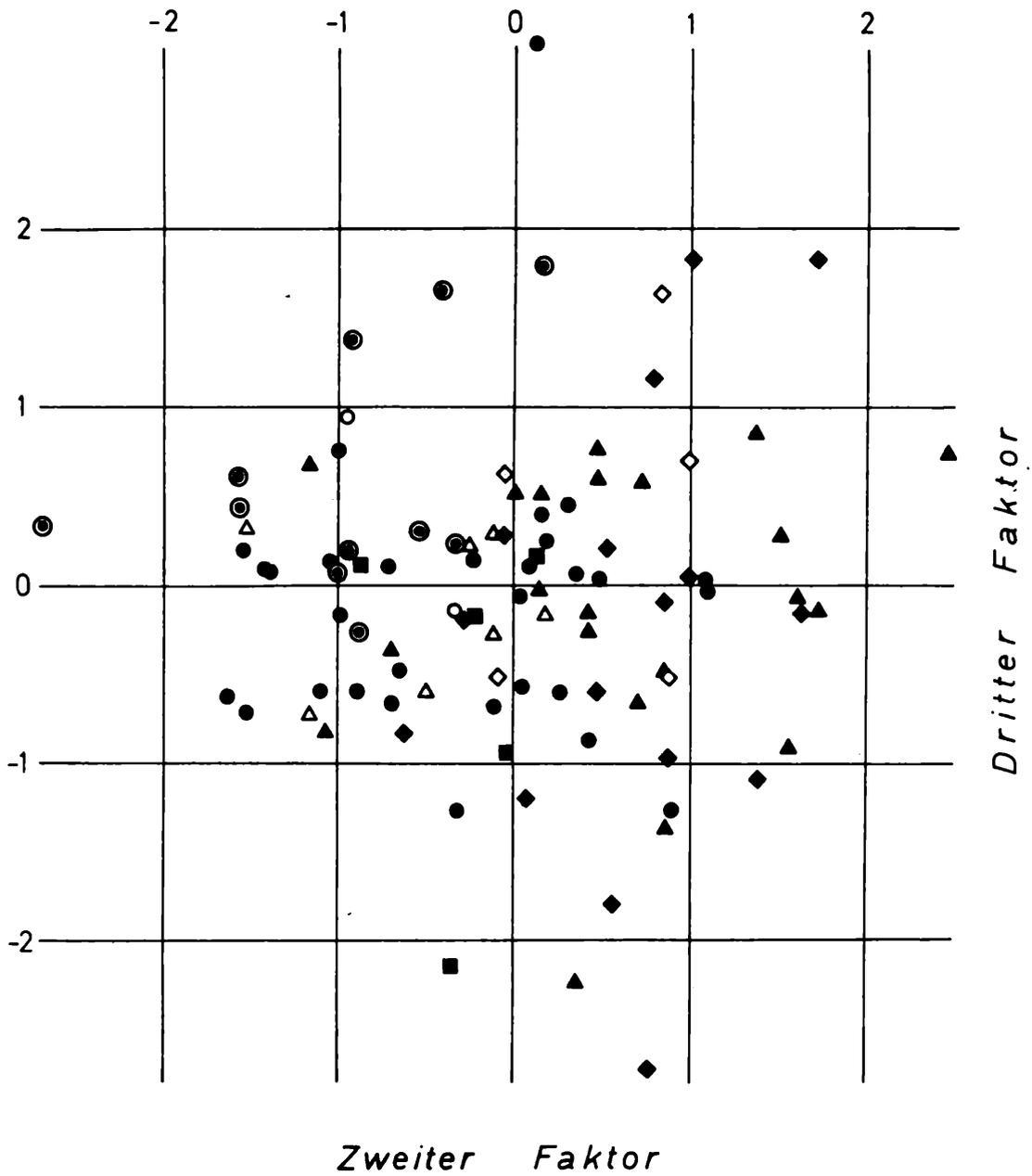


Abb. 36: Faktorenwerte der einzelnen Individuen aus dem Lotharingen in dem vom 2. und 3. Faktor aufgespannten Raum (Signaturen vgl. Abb. 35).

Tabelle 3. Faktorenanalyse bei Individuen aus dem Lotharingien. Eigenwerte und Prozentanteile an der Gesamtvarianz der durch Hauptachsenextraktion gewonnenen Faktoren.

| Faktor | Eigenwert | %-Anteil an der Gesamtvarianz | Kumulativer %-Anteil | Faktor | Eigenwert | %-Anteil an der Gesamtvarianz | Kumulativer %-Anteil |
|--------|-----------|-------------------------------|----------------------|--------|-----------|-------------------------------|----------------------|
| 1 | 5.4339 | 27.2 | 27.2 | 11 | .4647 | 2.3 | 94.3 |
| 2 | 3.2361 | 16.2 | 43.4 | 12 | .3543 | 1.8 | 96.0 |
| 3 | 2.2919 | 11.5 | 54.8 | 13 | .2426 | 1.2 | 97.2 |
| 4 | 1.7899 | 8.9 | 63.8 | 14 | .1649 | .8 | 98.1 |
| 5 | 1.4145 | 7.1 | 70.8 | 15 | .1045 | .5 | 98.6 |
| 6 | 1.1882 | 5.9 | 76.8 | 16 | .0979 | .5 | 99.1 |
| 7 | .9625 | 4.8 | 81.6 | 17 | .0624 | .3 | 99.4 |
| 8 | .8702 | 4.4 | 85.9 | 18 | .0598 | .3 | 99.7 |
| 9 | .6536 | 3.3 | 89.2 | 19 | .0367 | .2 | 99.9 |
| 10 | .5450 | 2.7 | 91.9 | 20 | .0261 | .1 | 100.0 |

Tabelle 4. Faktorenanalyse bei Individuen aus dem Lotharingien. Eigenwerte und Prozentanteil an der Gesamtkommunalität der ersten 6 Faktoren.

| Faktor | Eigenwert | Prozentanteil an der Gesamtkommunalität | Kumulativer Prozentanteil |
|--------|-----------|---|---------------------------|
| 1 | 5.2538 | 37.5 | 37.5 |
| 2 | 2.9344 | 20.9 | 58.4 |
| 3 | 2.1342 | 15.2 | 73.6 |
| 4 | 1.6581 | 11.8 | 85.4 |
| 5 | 1.2396 | 8.8 | 94.2 |
| 6 | .8093 | 5.8 | 100.0 |

Tabelle 5. Faktorenanalyse bei Individuen aus dem Lotharingien. Faktorenmatrix der mit VARIMAX-Rotation gedrehten ersten 6 Faktoren.

| Variable | Faktor 1 | Faktor 2 | Faktor 3 | Faktor 4 | Faktor 5 | Faktor 6 |
|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 | -.16395 | .17733 | .09014 | -.02739 | -.06734 | .03208 |
| 2 | .98074 | .02804 | -.04378 | .11758 | .01403 | .05757 |
| 3 | .96792 | -.00245 | .00703 | .14697 | .04233 | .11863 |
| 4 | .95840 | .01104 | .00162 | .14025 | .03769 | .15310 |
| 5 | .14340 | .33425 | -.01683 | -.10263 | -.09050 | .67515 |
| 6 | .84149 | -.07076 | -.04903 | .17576 | .05513 | -.42606 |
| 8 | -.21558 | .02363 | .01713 | -.90104 | .09658 | .01722 |
| 10 | .10444 | -.10847 | .03707 | .94291 | -.10597 | -.01923 |
| 15 | .13269 | .33777 | -.21707 | -.10372 | .15124 | .25801 |
| 17 | .38127 | -.31551 | -.06350 | .16352 | -.01594 | .28719 |
| 18 | -.01691 | -.07089 | .98304 | .07408 | -.09756 | -.12564 |
| 19 | .13465 | -.02666 | -.90255 | .05422 | .02750 | .11693 |
| 20 | -.07622 | -.19797 | -.00635 | -.16842 | .88228 | -.07267 |
| 21 | -.06107 | -.12053 | .12532 | .04023 | -.93207 | -.06461 |
| 22 | .05584 | .17001 | -.20495 | .05404 | .05102 | .63781 |
| 23 | -.01034 | .86498 | -.02197 | -.00795 | -.01238 | .15012 |
| 24 | .44209 | .52038 | .01444 | .05859 | -.00734 | .19089 |
| 25 | .30124 | -.81069 | .07686 | .09899 | .05924 | -.19445 |
| 26 | -.68742 | -.02382 | .21851 | -.07164 | .03132 | -.06459 |
| 27 | -.55029 | .12566 | -.00404 | .08797 | .07766 | -.11730 |

dadurch erreicht werden, daß auf die hingewiesenen Schwierigkeiten der Merkmalsbewertung Rücksicht genommen wurde. Durch die Verhinderung der Überbewertung oft nicht interpretierbarer Korrelationen und unter Berücksichtigung der zusätzlichen Information, die in den Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Merkmale steckt, konnten die oben genannten Ergebnisse erreicht werden.

Systematik

In den vorangegangenen Kapiteln wurde der Versuch unternommen, die Gruppe der Ichthyolarien anhand aller erfaßbaren Gehäusemerkmale objektiv zu gliedern. Die Klassifikationsanalysen erbrachten 7 morphologisch einheitliche Gruppen. Zwei distinkte Klassen treten in den Proben aus dem Oberen Sinemurien auf, 5 unterschiedliche Gruppen lassen sich im Oberen Pliensbachien determinieren. Im aktualistischen Vergleich mit rezenten Foraminiferen sollen anhand dieser phänotypisch einheitlichen Klassen Arten erfaßt werden, die in keinem Widerspruch zum biologischen Artkonzept stehen.

Bei zahlreichen Foraminiferen ist ein Generationswechsel auch morphologisch festzustellen, der sich besonders in der Größe des Proloculus manifestiert. Meist zeichnet sich die geschlechtliche Generation, der Gamont, durch eine große Anfangskammer aus, während die ungeschlechtliche Generation, der Schizont, mit einem kleinen Proloculus ausgestattet ist. Wird nun der Unterschied in diesem Merkmal vernachlässigt, kann gefordert werden, daß alle jene Gruppen eine einheitliche Art bilden, die sich nur in Variablen unterscheiden, welche den Proloculus determinieren oder mit ihm in direktem funktionellen Zusammenhang stehen (vgl. Variable 6 und 26). Darüber hinaus tritt jedoch des öfteren der Fall auf, daß weitere Merkmale, die in keinerlei funktionellem Zusammenhang mit der Anfangskammer stehen, mit dieser korreliert sind. Diese über die reine Proloculusgröße hinausgehenden morphologischen Differenzen konnten dazu führen, daß die generationsbedingt unterschiedlichen

Tabelle 6. Mittelwerte (Arithmetisches Mittel) der einzelnen Variablen bei den durch die Klassifikationsanalysen gewonnenen Gruppen.

| | Gruppe 1 (<i>I. terquemi</i> Mikrosph.) | Gruppe 2 <i>I. terquemi</i> Makrosph.) | Gruppe 3 <i>I. sulcata</i> Makrosph.) | Gruppe 4 <i>I. sulcata</i> Mikrosph.) | Gruppe 5 <i>I. sulcata</i> Makrosph.) | Gruppe 6 <i>I. sulcata</i> Mikrosph.) |
|-------------|--|--|---|---|---|---|
| Variable 1 | 4.23 x 10 ⁻¹ | 4.08 x 10 ⁻¹ | 3.83 x 10 ⁻¹ | 3.66 x 10 ⁻¹ | 3.35 x 10 ⁻¹ | 3.73 x 10 ⁻¹ |
| Variable 2 | 8.88 | 4.38 x 10 | 4.34 x 10 | 1.10 x 10 | 4.81 x 10 | 1.31 x 10 |
| Variable 3 | 8.34 | 4.40 x 10 | 4.56 x 10 | 1.06 x 10 | 5.12 x 10 | 1.49 x 10 |
| Variable 4 | 1.00 x 10 | 4.27 x 10 | 4.49 x 10 | 1.24 x 10 | 5.15 x 10 | 1.41 x 10 |
| Variable 5 | 1.143 | 1.165 | 1.192 | 1.152 | 1.177 | 1.147 |
| Variable 6 | 1.09 x 10 | 3.00 x 10 | 2.83 x 10 | 1.15 x 10 | 3.34 x 10 | 1.41 x 10 |
| Variable 8 | 1.725 | 1.932 | 1.756 | 2.078 | 1.954 | 1.685 |
| Variable 10 | 3.86 x 10 | 3.49 x 10 | 3.85 x 10 | 3.36 x 10 | 3.47 x 10 | 3.89 x 10 |
| Variable 15 | 1.735 | 2.716 | 2.511 | 2.202 | 2.297 | 1.735 |
| Variable 17 | 3.35 x 10 | 3.93 x 10 | 2.69 x 10 | 2.42 x 10 | 2.90 x 10 | 2.30 x 10 |
| Variable 18 | 4.53 x 10 | 4.15 x 10 | 2.84 x 10 | 3.66 x 10 | 2.89 x 10 | 2.39 x 10 |
| Variable 19 | -1.40 | -9.88 x 10 ⁻¹ | -7.33 x 10 ⁻¹ | -1.15 | -6.21 x 10 ⁻¹ | -6.45 x 10 ⁻¹ |
| Variable 20 | 1.77 x 10 | 1.12 x 10 | 3.41 | 1.76 | 1.57 | -1.35 |
| Variable 21 | 2.73 x 10 | 3.52 x 10 | 3.07 x 10 | 5.93 x 10 | 4.70 x 10 | 6.41 x 10 |
| Variable 22 | 3.35 x 10 ⁻³ | 3.71 x 10 ⁻³ | 4.02 x 10 ⁻³ | 3.14 x 10 ⁻³ | 3.34 x 10 ⁻³ | 3.57 x 10 ⁻³ |
| Variable 23 | 1.24 x 10 ⁻⁶ | 1.40 x 10 ⁻⁶ | 2.16 x 10 ⁻⁶ | 1.33 x 10 ⁻⁶ | 1.49 x 10 ⁻⁶ | 1.08 x 10 ⁻⁶ |
| Variable 24 | -3.75 x 10 ² | 7.09 x 10 ³ | 1.28 x 10 ³ | 1.61 x 10 ³ | 1.20 x 10 ⁴ | 1.00 x 10 ³ |
| Variable 25 | 1.94 x 10 ⁵ | 1.74 x 10 ⁵ | 1.55 x 10 ⁵ | 1.75 x 10 ⁵ | 2.14 x 10 ⁵ | 1.94 x 10 ⁵ |
| Variable 26 | 5.83 x 10 ² | 4.24 x 10 | 4.76 x 10 | 5.69 x 10 ² | 3.79 x 10 | 4.20 x 10 ² |
| Variable 27 | 4.608 | 2.126 | 2.227 | 2.868 | 2.205 | 2.500 |
| | n = 12 | n = 21 | n = 36 | n = 17 | n = 82 | n = 2 |

Phäna einer Art als verschiedene Arten (LECALVEZ 1938) oder sogar Gattungen (STEINKER 1973) beschrieben wurden. Durch das verworrene System der Foraminiferen bedingt treten sogar Fälle auf, in denen diese beiden Generationen zu verschiedenen Familien gestellt wurden (BOLTOVSKOY &

Tabelle 7. Standardabweichungen der einzelnen Variablen bei den durch die Klassifikationsanalysen gewonnenen Gruppen.

| | Gruppe 1 (<i>I. terquemi</i> Mikrosph.) | Gruppe 2 (<i>I. terquemi</i> Makrosph.) | Gruppe 3 (<i>I. sulcata</i> Makrosph.) | Gruppe 4 (<i>I. sulcata</i> Mikrosph.) | Gruppe 5 (<i>I. sulcata</i> Makrosph.) |
|-------------|--|--|---|---|---|
| Variable 1 | 4.44×10^{-2} | 3.36×10^{-2} | 4.25×10^{-2} | 4.83×10^{-2} | 5.10×10^{-2} |
| Variable 2 | 1.55 | 6.85 | 1.30×10 | 3.02 | 9.27 |
| Variable 3 | 1.90 | 1.08×10 | 1.49×10 | 3.52 | 1.25×10 |
| Variable 4 | 3.08 | 7.34 | 1.37×10 | 2.92 | 1.09×10 |
| Variable 5 | 2.33×10^{-2} | 3.21×10^{-2} | 4.64×10^{-2} | 1.83×10^{-2} | 4.80×10^{-2} |
| Variable 6 | 1.85 | 6.97 | 8.41 | 2.41 | 8.36 |
| Variable 8 | 1.67×10^{-1} | 1.88×10^{-1} | 1.58×10^{-1} | 2.09×10^{-1} | 2.09×10^{-1} |
| Variable 10 | 2.37 | 2.72 | 2.96 | 2.91 | 3.24 |
| Variable 15 | 2.31×10^{-1} | 4.32×10^{-1} | 4.99×10^{-1} | 3.00×10^{-1} | 3.61×10^{-1} |
| Variable 17 | 1.33×10 | 1.03×10 | 7.03 | 6.26 | 7.02 |
| Variable 18 | 2.08×10 | 1.98×10 | 1.36×10 | 2.69×10 | 1.87×10 |
| Variable 19 | 6.63×10^{-1} | 6.63×10^{-1} | 5.58×10^{-1} | 1.40 | 6.94×10^{-1} |
| Variable 20 | 1.03×10 | 7.99 | 6.59 | 9.52 | 8.53 |
| Variable 21 | 3.21×10 | 1.80×10 | 2.55×10 | 2.68×10 | 2.33×10 |
| Variable 22 | 1.33×10^{-3} | 1.08×10^{-3} | 1.17×10^{-3} | 1.01×10^{-3} | 8.45×10^{-4} |
| Variable 23 | 7.30×10^{-7} | 5.85×10^{-7} | 9.44×10^{-7} | 6.10×10^{-7} | 9.04×10^{-7} |
| Variable 24 | 2.56×10^3 | 8.67×10^3 | 1.17×10^4 | 1.77×10^3 | 1.35×10^4 |
| Variable 25 | 9.05×10^4 | 4.56×10^4 | 5.96×10^4 | 6.18×10^4 | 9.05×10^4 |
| Variable 26 | 3.81×10^2 | 1.63×10 | 3.80×10 | 3.85×10^2 | 1.78×10 |
| Variable 27 | 5.10 | 2.66×10^{-1} | 2.91×10^{-1} | 6.62×10^{-1} | 3.05×10^{-1} |
| | n = 12 | n = 21 | n = 36 | n = 17 | n = 82 |

Tabelle 8. Variablenwerte und deren Verteilungsparameter bei der 7. Gruppe (*Ichthyolaria squamosa* TERQUEM & BERTHELIN).

| Variable | Mikrosphäre (1 Exemplar) | Makrosphäre (3 Exemplare) | |
|-------------|--------------------------|---------------------------|-----------------------|
| | | Arithmetisches Mittel | Standardabweichung |
| Variable 1 | 4.67×10^{-1} | 4.16×10^{-1} | 6.16×10^{-2} |
| Variable 2 | 7.10 | 2.08×10 | 1.19×10 |
| Variable 3 | 9.40 | 2.75×10 | 1.70×10 |
| Variable 4 | 1.02×10 | 2.40×10 | 1.32×10 |
| Variable 5 | 1.132 | 1.196 | 2.60×10^{-2} |
| Variable 6 | 1.13×10 | 2.17×10 | 8.72 |
| Variable 8 | 2.350 | 2.563 | 7.77×10^{-2} |
| Variable 10 | 3.43×10 | 2.83×10 | 1.30 |
| Variable 15 | 1.530 | 2.314 | 4.02×10^{-1} |
| Variable 17 | 3.90×10 | 9.93×10 | 2.72×10 |
| Variable 18 | 1.12×10 | 1.20×10 | 1.65×10 |
| Variable 19 | -4.90×10^{-1} | -8.10×10^{-1} | 2.33×10^{-1} |
| Variable 20 | 4.80 | 8.00×10^{-1} | 2.72 |
| Variable 21 | 2.51×10 | 2.80×10 | 1.79×10 |
| Variable 22 | 4.31×10^{-3} | 5.46×10^{-3} | 3.99×10^{-4} |
| Variable 23 | 1.63×10^{-6} | 3.07×10^{-6} | 6.52×10^{-7} |
| Variable 24 | -1.00×10^2 | 4.17×10^3 | 2.80×10^3 |
| Variable 25 | 1.01×10^5 | 8.22×10^4 | 1.72×10^4 |
| Variable 26 | 3.58×10^2 | 5.37×10 | 2.84×10 |
| Variable 27 | 1.740 | 2.927 | 4.87×10^{-1} |

WRIGHT 1975). Aus den oben genannten Gründen erscheint es daher sinnvoll, nur solche Klassen zu einer Art zu vereinigen, die neben den Generationsunterschieden in den Proloculusgrößen die geringsten Differenzen in der Gesamtheit der übrigen Merkmale aufzuweisen haben.

Die durch die Klassifikationsanalysen gewonnenen sieben Gruppen wurden vorerst nur mit einer Zahl belegt. Eine in Klammern vorweggenommene Zuordnung zu bereits bestehenden Arten soll dem allein systematisch interessierten Leser bei einer späteren Diagnose das Auffinden der gehäusebestimmenden Formvariablen mit ihren Verteilungsparametern erleichtern. In den Gruppen 1–5 sind jeweils zahlreiche Individuen zu finden, so daß statistische Tests zur Untersuchung der Verteilungen ohne Einschränkungen angewendet werden können. Die Gruppe 6 ist mit 2 Individuen besetzt, in der 7. Klasse wurden bei einer Gesamtzahl von 4 Individuen zwei unterschiedliche Phänotypen vereinigt, wobei ein Gehäuse als mikrosphärische Generation 3 makrosphärischen Individuen gegenübersteht.

Für jede dieser 7 Klassen wurden Mittelwerte und Standardabweichungen der einzelnen als normalverteilt angenommenen Variablen berechnet (vgl. Tab. 6–8). Daß dies, besonders bei der 5. Gruppe (*Ichthyolaria sulcata* aus dem Sinemurien–Makrosphärische Generation) nicht der Fall ist, beweist die Möglichkeit einer Aufgliederung der Häufigkeitsverteilung einiger Variabler in normalverteilte Komponenten. Daß bei diesen Merkmalen keine Normalverteilung zutrifft, wurde mit statistischen Tests untermauert (siehe oben). Aus diesem Grund mußte beim Vergleich der Klassen untereinander auf parameterfreie Verfahren zurückgegriffen werden (vgl. Tab. 16). Für die in der Folge zu erläutern- den multivariaten Verfahren wird jedoch stets eine Normalverteilung vorausgesetzt.

Sind die Klassen definiert und die Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Variablen bestimmt, läßt sich die Beziehung der Gruppen untereinander feststellen. Weiters können Kriterien definiert werden, nach denen sie am besten zu trennen sind. Zur Unterscheidbarkeit der Gruppen wurde eine komplexe multivariate Analyse herangezogen, die in die Literatur als MANOVA (multivariate analysis of variance, vgl. BLACKITH & REYMENT 1971) aufscheint. Da sie und die im folgenden zu beschreibende Diskriminanzanalyse auf den Varianz-Kovarianzmatrizen der Variablen basieren, konnten für diese Analysen nur die ersten 5 Gruppen mit einer ausreichenden Individuenzahl herangezogen werden. Sowohl für die multivariate Varianzanalyse als auch für die Diskriminanzanalyse sind an die Variablen in den einzelnen Klassen folgende Bedingungen gestellt: Sie müssen normalverteilt sein, und die Varianz-Kovarianzmatrizen müssen ihrerseits Homogenität aufweisen. Ist dies nicht der Fall, sind die Ergebnisse nur mit größter Vorsicht zu interpretieren. Die Resultate der MANOVA scheinen in Tabelle 9 auf. Hier zeigt es sich, daß nur die Gruppen 1 und 4, 2 und 3 sowie 3 und 5 in enger Beziehung stehen, obwohl die Differenzen sowohl bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % als auch 1 % hoch signifikant sind.

Das zweite Problem, nach welchen Kriterien eine formal optimale Trennung der Klassen erfolgt, ist von großem Interesse. Miteinbezogen ist auch die Frage nach den für die Trennung am besten geeigneten Variablen und die korrekte Zuordnung der Individuen zu den einzelnen Klassen. Die zur Lösung dieses Problems geeignete Diskriminanzanalyse (Trennverfahren, vgl. LINDER 1964) wurde zuerst für 2 Gruppen entwickelt. In ihr wird eine lineare Trennformel gesucht, die eine optimale Trennung der beiden Gruppen ermöglicht. Dabei müssen für jede Variable sogenannte Diskriminanzkoeffizienten – Gewichte der einzelnen Variablen in der linearen Trennformel – ermittelt werden. Anhand der Trennformel lassen sich für die einzelnen Individuen spezifische Funktionswerte (Discriminant scores) bestimmen, deren numerische Größe eine Zuordnung in eine der beiden Gruppen ermöglicht. Bei einer Erweiterung der Diskriminanzanalyse auf mehr als 2 Gruppen ergeben sich zusätzliche Schwierigkeiten. Es können nämlich mehrere Diskriminanzfunktionen aus dem Datensatz gewonnen werden, wobei ihre Anzahl von der Zahl der Gruppen abhängt (bei n Gruppen lassen sich $n-1$ Funktionen aufstellen). Durch Eigenwertsbestimmungen kann eine Auslese getroffen werden. Die Funktionen mit den höchsten Eigenwerten eignen sich am besten für die Diskriminanz der Gruppen (vgl. Tab. 12).

Daß bei den hier vorliegenden Gruppierungen eigentlich jede Variable für sich zur Trennung der Klassen beiträgt, beweist deren signifikanter Gruppenunterschied in einer univariaten Analyse (vgl. Tab. 10). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 % erscheinen nur die Variablen 18 und 22 nicht

Tabelle 9. Überprüfung der Unterschiede zwischen den Gruppen 1 bis 5. Verwendete Methode: Multivariate Varianzanalyse (MANOVA). Darstellung der Ergebnisse in einer Matrix der F-Werte mit 20 und 144 Freiheitsgraden.

Theoretische F-Werte: Irrtumswahrscheinlichkeit 5 %: 1.64; 1 %: 2.00

| | Gruppe 1 | Gruppe 2 | Gruppe 3 | Gruppe 4 |
|----------|----------|----------|----------|----------|
| Gruppe 2 | 12.39639 | | | |
| Gruppe 3 | 15.48608 | 5.60058 | | |
| Gruppe 4 | 6.25624 | 17.21025 | 18.09863 | |
| Gruppe 5 | 24.63266 | 10.16852 | 7.04115 | 24.66060 |

Tabelle 10. Überprüfung der Signifikanz der einzelnen Variablen für die Trennung der Gruppen 1 bis 5. Verwendete Methoden: Wilks Lambda (U-Statistik) und univariater F-Wert mit 4 und 163 Freiheitsgraden.

Theoretische F-Werte: Irrtumswahrscheinlichkeit 5 %: 2.43

Irrtumswahrscheinlichkeit 1 %: 3.92

| | Wilks Lambda | F | | Wilks Lambda | F |
|-------------|--------------|---------|-------------|--------------|---------|
| Variable 1 | .6832 | 18.8997 | Variable 18 | .9126 | 3.9014 |
| Variable 2 | .3041 | 93.2610 | Variable 19 | .9055 | 4.2540 |
| Variable 3 | .3778 | 67.1147 | Variable 20 | .7438 | 14.0375 |
| Variable 4 | .3352 | 80.8144 | Variable 21 | .8623 | 6.5085 |
| Variable 5 | .8962 | 4.7207 | Variable 22 | .9149 | 3.7918 |
| Variable 6 | .4653 | 46.8283 | Variable 23 | .8787 | 5.6258 |
| Variable 8 | .7626 | 12.6878 | Variable 24 | .8674 | 6.2289 |
| Variable 10 | .7311 | 14.9871 | Variable 25 | .9067 | 4.1937 |
| Variable 15 | .7381 | 14.4608 | Variable 26 | .3718 | 68.8284 |
| Variable 17 | .7790 | 11.5620 | Variable 27 | .8181 | 9.0586 |

Tabelle 11. Überprüfung der Signifikanz der einzelnen Variablen zur Trennung der Gruppen 1 bis 7.

Verwendete Methode: Kruskal-Wallis-Test.

Zahl der Individuen: 174.

Die Trennung ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % bei Werten $< 0,05$ signifikant.

| | Chi-Quadrat | Signifikanz | Korrektur für gleiche Rangzahlen | Chi-Quadrat | Signifikanz |
|-------------|-------------|-------------|----------------------------------|-------------|-------------|
| Variable 1 | 58.1145 | .0000 | | 58.1223 | .0000 |
| Variable 2 | 87.1669 | .0000 | | 87.1847 | .0000 |
| Variable 3 | 85.6020 | .0000 | | 85.6489 | .0000 |
| Variable 4 | 91.9967 | .0000 | | 92.0472 | .0000 |
| Variable 5 | 20.9821 | .0018 | | 20.9859 | .0018 |
| Variable 6 | 84.8985 | .0000 | | 84.9019 | .0000 |
| Variable 8 | 50.6770 | .0000 | | 50.6995 | .0000 |
| Variable 10 | 52.1449 | .0000 | | 52.1545 | .0000 |
| Variable 15 | 48.7068 | .0000 | | 48.7147 | .0000 |
| Variable 17 | 45.0632 | .0000 | | 45.0673 | .0000 |
| Variable 18 | 21.9284 | .0012 | | 21.9291 | .0012 |
| Variable 19 | 15.7610 | .0151 | | 15.7642 | .0151 |
| Variable 20 | 39.2118 | .0000 | | 39.2146 | .0000 |
| Variable 21 | 26.9057 | .0002 | | 26.9064 | .0002 |
| Variable 22 | 20.1843 | .0026 | | 20.1864 | .0026 |
| Variable 23 | 24.5926 | .0004 | | 24.5940 | .0004 |
| Variable 24 | 34.4975 | .0000 | | 34.4999 | .0000 |
| Variable 25 | 24.6956 | .0004 | | 24.6958 | .0004 |
| Variable 26 | 79.3672 | .0000 | | 79.3956 | .0000 |
| Variable 27 | 33.7581 | .0000 | | 33.7666 | .0000 |

signifikant. Daß auch diese beiden Merkmale die Trennung der Gruppen signifikant bewirken, beweist ein für die vorliegenden Verteilungen besser angepaßtes nichtparametrisches Verfahren, das der oben angewendeten einfachen Varianzanalyse ähnelt (vgl. Tab. 11).

Die Frage besteht jedoch in der Wertigkeit der Variablen innerhalb der Diskriminanzfunktionen, wenn man sie somit summarisch betrachtet. Im vorliegenden Fall wurden 4 Diskriminanzfunktionen zur weiteren Analyse herangezogen (vgl. Tab. 12), wobei die beiden ersten Trennfunktionen die absolut höchsten Eigenwerte aufweisen. Vergleicht man die standardisierten Diskriminanzkoeffizienten der Variablen in den Trennfunktionen (Tab. 13), so sieht man, daß bei der ersten Funktion alle

Tabelle 12. Diskriminanzanalyse: Überprüfung der Trennfunktionen auf ihre Signifikanz.

| Trennfunktionen | Eigenwert | Kanonische Korrelation | %-Anteil der Eigenwerte | Wilks Lambda | Chi-Quadrat | D.F. | Signifikanz |
|-----------------|-----------|------------------------|-------------------------|--------------|-------------|------|-------------|
| 1 | 5.38662 | .91838 | 65.8 | .02446 | 573.31270 | 80 | 0.000 |
| 2 | 1.72838 | .79592 | 21.1 | .15621 | 286.83806 | 57 | 0.000 |
| 3 | .63984 | .62465 | 7.8 | .42620 | 131.76508 | 36 | 0.000 |
| 4 | .43083 | .54873 | 5.3 | .69890 | 55.34986 | 17 | 0.000 |

Tabelle 13. Diskriminanzanalyse: Standardisierte Diskriminanzkoeffizienten

| | 1. Trennfunktion | 2. Trennfunktion | 3. Trennfunktion | 4. Trennfunktion |
|-------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| Variable 1 | -.34450 | .61188 | -.10182 | .09234 |
| Variable 2 | 1.20111 | 1.96540 | .09755 | .68559 |
| Variable 3 | -.88411 | -.56554 | -.28822 | -.08180 |
| Variable 4 | .83582 | -.93602 | .15103 | -1.07731 |
| Variable 5 | .37924 | .08030 | -.14092 | -.07477 |
| Variable 6 | .72344 | .00850 | .26476 | -.11760 |
| Variable 8 | .14338 | -.12272 | -.23914 | .61884 |
| Variable 10 | -.19099 | .44607 | -.99962 | .48527 |
| Variable 15 | -.24226 | .03026 | .01797 | 1.01044 |
| Variable 17 | -.11114 | .69811 | .40036 | -.01924 |
| Variable 18 | .14370 | -.00592 | .70356 | .25981 |
| Variable 19 | .27749 | -.23887 | .52798 | .11210 |
| Variable 20 | -.18370 | .61414 | .26537 | -.63046 |
| Variable 21 | -.27163 | -.13003 | .25748 | -.08416 |
| Variable 22 | -.00337 | -.10364 | -.10607 | .20667 |
| Variable 23 | .16442 | -.20414 | -.80189 | .13086 |
| Variable 24 | -.30636 | -.31071 | -.05800 | -.06282 |
| Variable 25 | -.06952 | -.74967 | -.73455 | .26399 |
| Variable 26 | -.86090 | -.45914 | -.04305 | .14966 |
| Variable 27 | .12874 | .29130 | .05648 | -.54242 |

Variablen, die mit der Größe des Proloculus im Zusammenhang stehen (Variable 2, 3, 4, 6 und 26), hohe Koeffizientenwerte aufweisen. Aus diesem Grund scheint die erste Diskriminanzfunktion besonders geeignet, die Generationen zu trennen. Aber auch in der zweiten Trennfunktion sind die Variablen, die den Proloculus direkt determinieren (V 2–4), von wesentlicher Bedeutung. Die mit der Anfangskammer funktionell im engsten Zusammenhang stehenden Variablen 6 und 26 weisen jedoch nur mehr geringe Koeffizientenwerte auf. Wichtiger sind in dieser Diskriminanzfunktion die Koeffizienten für die relative Dicke der Gehäuse (Variable 1), Rippenabstände (Variable 17) und Wendepunkt des Volumswachstums (Variable 25). Mit dieser Bevorzugung der letztgenannten Parameter bewirkt die 2. Diskriminanzfunktion neben einer Trennung der Generationen eine Gewichtung der Merkmalskomplexe Gehäusedicke, Gehäusegröße (beim Wendepunkt der Volumswachstums-Funktion endet auch meist das Gehäuse) und Berippung. Die nach den Eigenwertberechnungen wesentlich unbedeutendere, jedoch gleichfalls hoch signifikante 3. Trennfunktion gewichtet noch zusätzlich den Winkel an den Kammerspitzen (Variable 10), die Höhe der Maxima der Rippenfunktionen (Va-

Tabelle 14. Diskriminanzanalyse: Funktionswerte der Gruppenzentren für die 4 Trennfunktionen.

| | 1. Trennfunktion | 2. Trennfunktion | 3. Trennfunktion | 4. Trennfunktion |
|----------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| Gruppe 1 | - 5.33333 | 1.37544 | - .21101 | - 1.63018 |
| Gruppe 2 | - .00820 | 2.35843 | 1.29412 | .64179 |
| Gruppe 3 | .42312 | .78725 | - 1.32480 | .42673 |
| Gruppe 4 | - 4.47112 | - 2.16112 | .27692 | .94771 |
| Gruppe 5 | 1.52377 | - .70286 | .22367 | - .30962 |

Tabelle 15. Diskriminanzanalyse: Vergleich der vorgegebenen Klassenzuordnung mit den durch die Trennfunktionen ermittelten Zuteilungen.

| Klasse | Vorgegebene Zuordnung | Tatsächliche Zuordnung | | | | |
|--------|-----------------------|------------------------|----------|----------|----------|----------|
| | | Gruppe 1 | Gruppe 2 | Gruppe 3 | Gruppe 4 | Gruppe 5 |
| 1 | 12 | 11 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | 91.7 % | 0 % | 8.3 % | 0 % | 0 % |
| 2 | 21 | 0 | 20 | 0 | 0 | 1 |
| | | 0 % | 95.2 % | 0 % | 0 % | 4.8 % |
| 3 | 36 | 0 | 1 | 30 | 1 | 4 |
| | | 0 % | 2.8 % | 83.3 % | 2.8 % | 11.1 % |
| 4 | 17 | 1 | 0 | 0 | 16 | 0 |
| | | 5.9 % | 0 % | 0 % | 94.1 % | 0 % |
| 5 | 82 | 0 | 1 | 7 | 0 | 74 |
| | | 0 % | 1.2 % | 8.5 % | 0 % | 90.2 % |

89.9 % der Fälle wurden richtig klassifiziert.

riable 18) und den Wachstumscoeffizienten λ_2 des Volumswachstums der Gehäuse (Variable 23). Alle weiteren Rechenoperationen wurden mit den vier Diskriminanzfunktionen durchgeführt. Für jedes Individuum läßt sich durch Einsetzen seiner standardisierten Variablenwerte in die Trennformel deren Funktionswert ermitteln. Damit ist auch eine Möglichkeit zur Beurteilung der vorhergesagten Zuordnung zu den Klassen gegeben. In Tabelle 15 wird die tatsächliche Zuordnung der Individuen anhand der 4 Diskriminanzfunktionen mit den vorhergesagten Gruppierungen verglichen. Das Resultat zeigt, daß ein Großteil der Gehäuse (89,9 %) richtig zugeordnet wurde. Nur bei zwei Gruppen (Klasse 3 und 5) tritt jeweils eine größere Zahl von Fehlklassifikationen auf, die zu einem Teil darin begründet sind, daß diese beiden Klassen die weitaus größte Individuenzahl beinhalten. Da ein Großteil der Fehlklassifikationen in die jeweils andere Gruppe fällt, ist ein Hinweis darauf gegeben, daß diese beiden Gruppen in engerer Beziehung zueinander stehen.

Um die Ergebnisse der Diskriminanzanalyse zu verdeutlichen, können die Funktionen als Achsen aufgefaßt werden, was eine räumliche Darstellung der Beziehungen ermöglicht. Die Werte der Trennfunktionen jedes Individuums oder des Klassenmittels sind als Punkte im Achsenkreuz dargestellt (vgl. Abb. 37–38). Bei Betrachtung der Klassen in diesem von den beiden ersten Diskriminanzfunktionen aufgespannten Raum lassen sich folgende Beziehungen erkennen: Die erste Achse trennt die Gruppen 1 und 4 von den Klassen 2, 3 und 5. Demnach kann man die beiden ersten Gruppen mit einer kleinen Anfangskammer als mikrosphärische Generationen den übrigen Klassen mit großem Proloculus gegenüberstellen, die sodann als makrosphärische Generationen zu bezeichnen wären. Durch die 2. Diskriminanzfunktion werden die Gruppen 1 und 2, sowie 4 und 5 in engere Beziehung gestellt, während die 3. Gruppe eine Mittelstellung einnimmt. Aus den oben dargelegten Ausführungen läßt sich der Schluß ziehen, daß Gruppe 1 und 2 sowie 4 und 5 als jeweils einheitliche Art aufzufassen sind. Diese beiden Arten müssen sich, will man die 2. Diskriminanzfunktion als artentrennend interpretieren, in der Gehäusedicke, im Wachstum, in den Rippenabständen und im geringeren Maße auch in den Kammerwinkeln unterscheiden.

Somit wären zwei Arten erfaßt, deren Benennung durch Vergleiche mit bereits beschriebenen Individuen und Fossilpopulationen durchzuführen ist. Die Gruppen 1 und 2, bestehend aus Individuen des Oberen Pliensbachien, müßten nach den Regeln der zoologischen Nomenklatur den Namen *Ich-*

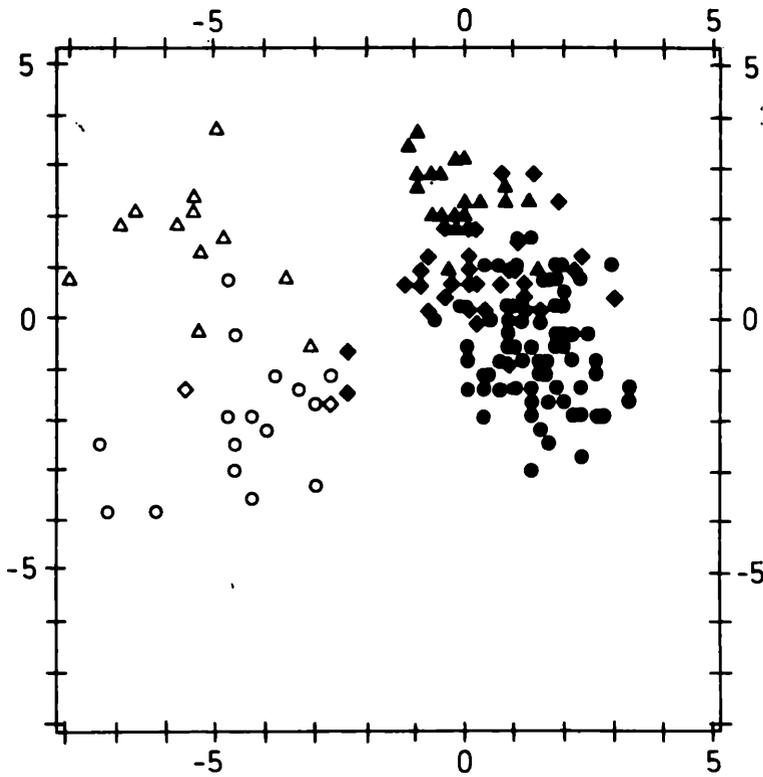


Abb. 37:
Diskriminanzanalyse von 5 Gruppen. Darstellung der Funktionswerte der einzelnen Individuen in dem von den beiden ersten Trennfunktionen aufgespannten Raum. Die Zuordnung der beiden Individuen der 6. Gruppe erfolgte durch Einsetzen ihrer standardisierten Variablenwerte in die Diskriminanzfunktionen. Horizontale Achse: 1. Trennfunktion; Vertikale Achse: 2. Trennfunktion.

- △ = Gruppe 1 (*terquemi*-Mikro)
- ▲ = Gruppe 2 (*terquemi*-Makro)
- ◆ = Gruppe 3 (*sulcata* -Makro, Pliensbachien)
- = Gruppe 4 (*sulcata* -Mikro, Sinemurien)
- = Gruppe 5 (*sulcata* -Makro, Sinemurien)
- ◇ = Gruppe 6 (*sulcata* -Mikro, Pliensbachien)

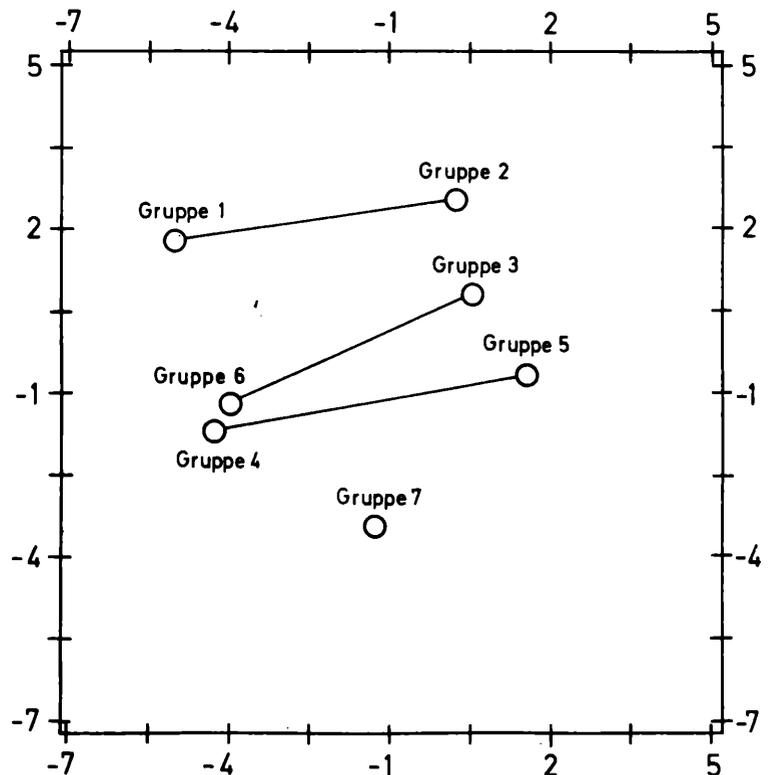


Abb. 38:
Diskriminanzanalyse von 7 Gruppen. Darstellung der Funktionswerte für die Klassenzentren in dem von den beiden ersten Trennfunktionen aufgespannten Raum. Horizontale Achse: 1. Trennfunktion; Vertikale Achse: 2. Trennfunktion.

thyolaria terquemi (d'ORBIGNY) erhalten, während der gültige Name für Vertreter der Gruppen 4 und 5 *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN) wäre.

Wie bereits oben angedeutet, ist die 3. Gruppe in eine mittlere Position zwischen den makrosphärischen Generationen der Arten *I. sulcata* und *I. terquemi* zu stellen, durch die zahlreichen und bereits vorher aufgezeigten Fehlzuordnungen (vgl. Tab. 15) sind aber die Beziehungen zu *I. sulcata* wesentlich enger. Somit wäre in diesem Fall die 3. Klasse gleichfalls als makrosphärische Generation der Art *I. sulcata* zu bezeichnen. Die Differenzen zwischen den beiden Gruppen 3 und 5 werden sicher durch das zeitlich verschiedene Auftreten hervorgerufen, da die 3. Gruppe aus dem Oberen Pliensbachien stammt, die Gruppen 4 und 5 jedoch unterliassisches Alter besitzen. Daß diese Zuordnung der 3. Gruppe gerechtfertigt ist, beweist eine weitere Diskriminanzanalyse, bei der alle 7 Gruppen berücksichtigt wurden (vgl. Abb. 35). Obwohl wegen des geringen Stichprobenumfangs der Gruppen 6 und 7 größte Vorsicht geboten ist, stimmen die Ergebnisse der beiden Diskriminanzanalysen fast überein. Hier zeigt sich nun, daß die 6. Gruppe, ebenso wie die 3. Klasse aus dem Oberen Pliensbachien stammend, mit der 4. Gruppe vollkommen übereinstimmt. Somit kann sie als mikrosphärische Generation der Art *I. sulcata* betrachtet werden und stellt das zeitgleiche Äquivalent zur makrosphärischen Generation (Gruppe 3) dar.

Interessant ist außerdem die Position der 7. Gruppe. Weil in ihr makro- und mikrosphärische Gehäuse vereint sind, muß die erste Diskriminanzfunktion eine Mittelstellung dieser Gruppe zwischen den beiden Generationen bewirken. In der 2. Diskriminanzfunktion ist die Trennung von den beiden anderen Arten jedoch markant und bezeugt den unterschiedlichen Rippenbau, die Differenzen in der Gehäusedicke, im Kammerwinkel und im Wachstum. Da in dieser Gruppe die beiden Generationen bereits vereinigt wurden, kann man diese Klasse als Art bezeichnen. In ihrer Form stimmen deren Vertreter mit Individuen der Art *Ichthyolaria squamosa* (TERQUEM & BERTHELIN) überein.

Damit wären 3 Arten charakterisiert. Ein neues, noch nicht in den Analysen berücksichtigtes Individuum läßt sich anhand der 4 Diskriminanzfunktionen ohne Schwierigkeiten einer dieser Arten zuordnen (vgl. die beiden Individuen der Gruppe 6 in der Abb. 37).

Um für den Systematiker die Unterschiede zwischen den Arten und Generationen zu verdeutlichen, wurden bei den Gruppen die Differenzen in den einzelnen Variablen statistisch untermauert. Da eine Normalverteilung der Variablen in den Klassen nicht immer nachzuweisen war, mußte als Test ein parameterfreies Prüfverfahren herangezogen werden (vgl. Tab. 16). Dabei wurden nur die bereits oben erwähnten und durch die Diskriminanzfunktionen festgelegten wesentlichen Variablen berücksichtigt. Um diese Differenzen jedoch für den statistisch nicht so versierten Leser anschaulich vor Augen zu führen, sollen die wesentlichen Unterschiede in Worten hervorgehoben werden.

Die älteren Vertreter der Art *I. sulcata* aus dem Sinemurien sind in ihrer Gesamtheit von den jüngeren Vertretern dieser Art aus dem Pliensbachien durch die größere Variationsbreite in fast allen Variablen unterschieden. Neben den generationsbedingten Unterschieden der makro- und mikrosphärischen Gehäuse in den Variablen 2, 3, 4, 6 und 26 gibt es jedoch zwischen den Generationen noch Differenzen im Rippenabstand (Variable 17) und im Kammerwinkel (Variable 10).

Die Unterschiede zwischen den zeitdifferenten makrosphärischen Gehäusen von *Ichthyolaria sulcata* bestehen besonders in der Dicke des Gehäuses, wobei die jüngeren Vertreter die höheren Werte aufzuweisen haben. Darüber hinaus ist auch der Kammerwinkel bei den Individuen aus dem Domerien etwas stumpfer und in den beiden wesentlichen Gehäuseparametern (Wachstumskoeffizient λ_2 und Wendepunkt des Wachstums) ergeben sich weitere signifikante Differenzen. Vergleicht man nun diese jüngeren Gehäuse der Art *I. sulcata* mit der zeitgleichen makrosphärischen Generation von *I. terquemi*, so liegen die Unterschiede hauptsächlich in den Parametern, die den Rippenbau bewirken, wobei besonders der große Rippenabstand bei den *terquemi*-Formen auffällt. Der Kammerwinkel von *I. terquemi* ist etwas spitzer als bei *I. sulcata*, in der relativen Dicke übertreffen sie die vielrippigen Formen.

Betrachtet man die beiden Generationen von *I. terquemi*, so unterscheiden sie sich neben den generationsbedingten Variablen nur noch im Kammerwinkel, der bei den mikrosphärischen Gehäusen etwas stumpfer ist.

Tabelle 16. Vergleiche der Arten und Generationen von *Ichthyolaria*. Verwendete Methode: Mann-Whitney-U-Test. Es werden stets die korrigierten U-Werte verwendet, die gleiche Rangzahlen berücksichtigen. Die Unterschiede sind bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % nicht signifikant, wenn $0.025 \leq P \leq 0.975$.

| | <i>I. sulcata</i> Mikro (Gruppe 4)- <i>I. sulcata</i> Makro (Gruppe 5)- zweiseitiges P | <i>I. sulcata</i> Makro (Gruppe 3)- <i>I. sulcata</i> Makro (Gruppe 5)- zweiseitiges P | <i>I. terquemi</i> Makro (Gruppe 2)- <i>I. sulcata</i> Makro (Gruppe 3) zweiseitiges P |
|--------------------------------------|---|--|--|
| Variable 1 (relative Dicke) | .0236 | .0000 | .0394 |
| Variable 2 (Proloculusbreite) | 1.0000 | .0428 | .8686 |
| Variable 10 (Kammerwinkel) | .2004 | .0000 | .0001 |
| Variable 17 (Rippenabstände) | .0053 | .2196 | .0000 |
| Variable 18 (Rippenwölbung) | .5746 | .7149 | .0067 |
| Variable 20 (Lage der Rippenwölbung) | .7419 | .0695 | .0012 |
| Variable 23 (Wachstumskoeffizient) | .8202 | .0003 | .0018 |
| Variable 25 (Ende des Wachstums) | .1116 | .0003 | .0915 |
| | <i>I. terquemi</i> Mikro (Gruppe 1)- <i>I. terquemi</i> Makro (Gruppe 2) zweiseitiges P | <i>I. sulcata</i> Mikro (Gruppe 4)- <i>I. sulcata</i> Mikro (Gruppe 6) zweiseitiges P | <i>I. terquemi</i> Mikro (Gruppe 1) <i>I. sulcata</i> Mikro (Gruppe 4) zweiseitiges P |
| Variable 1 (relative Dicke) | .2945 | .7904 | .0109 |
| Variable 2 (Proloculusbreite) | 1.0000 | .0959 | .0114 |
| Variable 10 (Kammerwinkel) | .0009 | .0463 | .0002 |
| Variable 17 (Rippenabstände) | .3790 | .7904 | .0060 |
| Variable 18 (Rippenwölbung) | .5746 | .5066 | .0842 |
| Variable 20 (Lage der Rippenwölbung) | .0786 | .5950 | .0005 |
| Variable 23 (Wachstumskoeffizient) | .3691 | .6901 | .6261 |
| Variable 25 (Ende des Wachstums) | .9106 | .4254 | .7566 |
| | <i>I. terquemi</i> Makro (Gruppe 2)- <i>I. squamosa</i> (Gruppe 7) zweiseitiges P | <i>I. sulcata</i> Makro (Gruppe 3)- <i>I. squamosa</i> (Gruppe 7) zweiseitiges P | |
| Variable 1 (relative Dicke) | .3540 | .0826 | |
| Variable 10 (Kammerwinkel) | .0260 | .0019 | |
| Variable 17 (Rippenabstände) | 1.0000 | .0014 | |
| Variable 18 (Rippenwölbung) | .0049 | .0169 | |
| Variable 20 (Lage der Rippenwölbung) | .0177 | .4041 | |
| Variable 23 (Wachstumskoeffizient) | .0117 | .3213 | |
| Variable 25 (Ende des Wachstums) | .0030 | .0084 | |

Die Unterschiede in den mikrosphärischen Generationen zwischen den einzelnen Arten können wegen der geringen Individuenzahl von *I. sulcata* in den Proben aus dem Pliensbachien aussagekräftig nur zwischen *I. terquemi* aus dem Domerien (Gruppe 1) und *I. sulcata* aus dem Sinemurien (Gruppe 4) ermittelt werden. Daß diese Vorgangsweise korrekt ist, beweist einerseits die erste Diskriminanzanalyse, wo die beiden Individuen der Gruppe 6 in die Variationsbreite der Sinemurien-Formen (vgl. Abb. 37). Andererseits erbrachte der univariate Test zwischen allen Variablen der beiden *I. sulcata*-Mikrosphären in keinem Merkmal signifikante Unterschiede (vgl. Tab. 16). Auch der statistische Vergleich der beiden Individuen mit den zeitäquivalenten makrosphärischen Gehäusen (Gruppe 3) ergab außer den generationsbedingten Differenzen keine weiteren Unterschiede. Zurückgehend auf das Problem der Differenzen bei den mikrosphärischen Gehäusen zwischen *I. terquemi* und *I. sulcata* zeigt sich der deutliche Unterschied in der Berippung. Daneben sind die Gehäuse von *I. terquemi* wesentlich dicker und die Kammerwinkel deutlich stumpfer als bei *I. sulcata*.

Abschließend soll noch auf die Differenzen von *I. squamosa* zu makrosphärischen Generationen von *I. sulcata* und *I. terquemi* eingegangen werden. Zu den beiden letztgenannten Gruppen bestehen Differenzen im Kammerwinkel, der bei der kleingewachsenen Form wesentlich spitzer als bei den beiden anderen Arten ist. Weiters zeichnet sich diese Form durch besonders enge Rippenabstände aus (Variable 17). Große Unterschiede bestehen auch in der Variablen 25, dem Wendepunkt des Volums- und Gehäusewachstums. Durch diese Parameter, die eine leichte Trennung der *Ichthyolaria squamosa* von den anderen Arten ermöglichen, werden die kleinwüchsigen, eng berippten Formen hervorgerufen.

Da sich die hier statistisch untersuchten Parameter in den meisten Fällen für den Systematiker keineswegs direkt im optischen Gesamtbild des Foraminiferengehäuses erfassen lassen, wurde bei den folgenden Beschreibungen auf eine kurze und anschauliche Diagnostizierung größerer Wert gelegt.

Subclassis Foraminifera EICHWALD, 1830

Familia Nodosariidae EHRENBERG, 1838

Genus *Ichthyolaria* WEDEKIND, 1937

Ichthyolaria terquemi (d'ORBIGNY 1849)

(Taf. 3, Fig. 1–3; Taf. 4, Fig. 1–3; Taf. 5, Fig. 1–2)

- * 1849 *Fronidicularia Terquemi*, d'Orb. – d'ORBIGNY, S. 241
- 1849 *Fronidicularia bicostata*, d'Orb. – d'ORBIGNY, S. 242
- 1858 *Fronidicularia bicostata*, d'Orb. – TERQUEM, S. 33; Taf. 1, Fig. 11 a, b, c
- 1858 *Fronidicularia Terquemi*, d'Orb. – TERQUEM, S. 34; Taf. 1, Fig. 12 a, b, c
- 1875 *Fronidicularia Terquemi*, d'Orb. – TERQUEM & BERTHELIN, S. 38; Taf. 3, Fig. 7 a, b
- 1886 *Fronidicularia bicostata*, d'Orb. – BURBACH, S. 53; Taf. 2, Fig. 56, 57
- 1903 *Fronidicularia Terquemi* D'ORBIGNY – SCHICK, S. 152; Taf. 6, Fig. 12
- 1903 *Fronidicularia Heeri* KÜBLER u. ZWINGLI – SCHICK, S. 154; Taf. 6, Fig. 18
- 1908 *Fronidicularia Terquemi* D'ORBIGNY – ISSLER, S. 57; Taf. 3, Fig. 115–118
- 1908 *Fronidicularia bicostata* D'ORBIGNY – ISSLER, S. 60; Taf. 3, Fig. 138, 139
- 1936 *Fronidicularia Terquemi*, d'Orb. – MACFADYEN, S. 149; Taf. 1, Fig. 255
- 1936 *Fronidicularia bicostata*, d'Orb. – MACFADYEN, S. 149; Taf. 1, Fig. 256
- 1936 *Fronidicularia terquemi* D'ORB. – FRANKE, S. 69; Taf. 7, Fig. 11 a, b
- 1936 *Fronidicularia bicostata* D'ORB. – FRANKE, S. 70; Taf. 7, Fig. 9
- 1936 *Fronidicularia baueri* BURBACH – FRANKE, S. 70; Taf. 7, Fig. 10
- v 1937 *Fronidicularia terquemi* D'ORBIGNY – BARTENSTEIN & BRAND, S. 155; Taf. 4, Fig. 54; Taf. 5, Fig. 38
- v partim 1937 *Fronidicularia bicostata* D'ORBIGNY – BARTENSTEIN & BRAND, S. 158; Taf. 4, Fig. 48; Taf. 5, Fig. 40
- v partim 1937 *Fronidicularia baueri* BURBACH – BARTENSTEIN & BRAND, S. 158; Taf. 4, Fig. 49
- 1941 *Fronidicularia terquemi* var. *bicostata* d'Orbigny – MACFADYEN, S. 61; Taf. 4, Fig. 62 a, b
- 1950 *Fronidicularia bicostata* d'Orbigny – BARNARD, S. 370; Fig. 7 c
- 1955 *Fronidicularia lustrata* Tappan – TAPPAN, S. 80; Taf. 27, Fig. 11–19
- 1955 *Fronidicularia terquemi* d'Orbigny – TAPPAN, S. 81; Taf. 27, Fig. 3–4
- partim 1957 *Spandelina bicostata* (d'Orbigny) subsp. *bicostata* (d'Orbigny) – NØRVANG, S. 347; Fig. 64, 67, 68
- partim 1957 *Fronidicularia sulcata* – BARNARD, S. 174; Taf. 1, Form I, J; Taf. 2, Fig. 18–21, 23
- 1960 *Fronidicularia* aff. *terquemi* D'ORB. – ESPITALIE & SIGAL, S. 53; Taf. 1, Fig. 9 a, b
- 1960 *Fronidicularia bicostata* D'ORB. – ESPITALIE & SIGAL, S. 53; Taf. 1, Fig. 10
- partim 1960 *Fronidicularia bicostata* D'ORB. – ESPITALIE & SIGAL, S. 58; Taf. 3, Fig. 6, 7, 11
- 1960 *Fronidicularia terquemi* D'ORB. – ESPITALIE & SIGAL, S. 58; Taf. 3, Fig. 3, 8, 10
- 1961 *Fronidicularia bicostata* D'ORBIGNY – PIETRZENUK, S. 82; Taf. 6, Fig. 7
- 1961 *Fronidicularia terquemi* D'ORBIGNY – PIETRZENUK, S. 82; Taf. 6, Fig. 8
- v 1963 *Fronidicularia bicostata pulchra* TERQUEM – RABITZ, S. 213; Taf. 17, Fig. 23
- v 1963 *Fronidicularia bicostata terquemi* D'ORBIGNY – RABITZ, S. 214; Taf. 17, Fig. 24
- 1965 *Ichthyolaria bicostata* (d'Orbigny) – SELLIER DE CIVRIEUX & DESSAUVAGIE, S. 71; Taf. 10, Fig. 8; Taf. 21, Fig. 4 a–h
- 1966 *Ichthyolaria bicostata* (D'ORBIGNY) – NORLING, S. 12; Taf. 1, Fig. 1–3; Taf. 3, Fig. 1–2
- 1967 *Fronidicularia terquemi dubia* Bornemann – WELZEL, S. 39; Taf. 2, Fig. 26
- 1967 *Fronidicularia terquemi sulcata* Bornemann – WELZEL, S. 39; Taf. 2, Fig. 27

- partim 1968 *Fronicularia bicostata* D'ORBIGNY – BROUWER, S. 35; Taf. 5, Fig. 3, 8, 16, 18, 19; Taf. 6, Fig. 1
 partim 1970 *Fronicularia bicostata* D'ORBIGNY – RUGET & SIGAL, S. 89, Fig. 1–9; Taf. 2, Fig. 21, 22, 23, 24

M a t e r i a l : 32 Individuen aus dem Oberen Pliensbachien des Aubächles bei Aselfingen (Wutachgebiet, SW-Deutschland); zahlreiche Vergleichsexemplare aus dem Mittleren Lias Deutschlands und Frankreichs.

B e s c h r e i b u n g : Die Gehäuse sind flachgedrückt und besitzen verkehrt V-förmige Kammern. Sowohl in der Größe als auch in der Breite ist eine große Variationsmöglichkeit gegeben. Die Rippen sind meist bis auf zwei Medianrippen reduziert, zwischen denen eine Furche ausgebildet sein kann. Bei völliger Rippenreduktion bildet diese Medianfurche, neben einem stets vorhandenen Kiel, das einzige „Skulpturelement“. Es treten mikro- und makrosphärische Gehäuse auf, in den Mikrosphären ist beim Kiel von außen kein Unterschied zwischen den älteren und jüngeren Gehäuseteilen festzustellen.

B e z i e h u n g e n u n d U n t e r s c h i e d e : Von der nahe verwandten Art *Ichthyolaria sulcata* unterscheidet sich diese Form durch das dickere Gehäuse (vgl. Tab.16), die Reduktion der peripheren Rippen, die stumpferen Kammerwinkel und durch die Ausbildung einer Medianfurche.

Ichthyolaria sulcata (BORNEMANN 1854)

(Taf. 1, Fig. 1–8; Taf. 2, Fig. 1–8; Taf. 3, Fig. 4–6, 9, 10; Taf. 4, Fig. 4–6, 9, 10; Taf. 5, Fig. 4–10; Taf. 6, Fig. 1–2)

- v * 1854 *Fronicularia sulcata* m. – BORNEMANN, S. 37; Taf. 3, Fig. 22 a, b, c
 v 1854 *Fronicularia dubia* m. – BORNEMANN, S. 37; Taf. 3, Fig. 23 a, b, c
 1858 *Fronicularia pulchra*, Terq. – TERQUEM, S. 32; Taf. 1, Fig. 10 a, b, c
 1866 *Fronicularia pulchra*, Terq. – TERQUEM, S. 481; Taf. 19, Fig. 16
 1876 *Fronicularia Terquemi*, d'Orbigny – TATE & BLAKE, S. 468; Taf. 19, Fig. 22
 non 1876 *Fronicularia sulcata*, Bornemann – TATE & BLAKE, S. 469; Taf. 19, Fig. 23
 1886 *Fronicularia multicosata*, Terq. – BURBACH, S. 50; Taf. 2, Fig. 42–43
 1886 *Fronicularia pulchra*, Terq. – BURBACH, S. 51; Taf. 2, Fig. 45–46
 1886 *Fronicularia Baueri*, nov. sp. – BURBACH, S. 52; Taf. 2, Fig. 48–52
 1903 *Fronicularia Baueri* BURBACH – SCHICK, S. 153; Taf. 6, Fig. 16, 17
 partim 1908 *Fronicularia pulchra* TERQUEM – ISSLER, S. 59; Taf. 3, Fig. 130, 131, 132, 133, 136
 1908 *Fronicularia Baueri* BURBACH – ISSLER, S. 60; Taf. 3, Fig. 137
 non 1908 *Fronicularia sulcata* BORNEMANN – ISSLER, S. 61; Taf. 3, Fig. 140–142
 1936 *Fronicularia sulcata* BORN. – FRANKE, S. 71; Taf. 7, Fig. 8
 1936 *Fronicularia interrupta-costata* n. sp. – FRANKE, S. 72; Abb. 1
 1936 *Fronicularia dubia* BORN. – FRANKE, S. 72; Taf. 7, Fig. 6
 v partim 1937 *Fronicularia bicostata* D'ORBIGNY – BARTENSTEIN & BRAND, S. 158; Taf. 2 B, Fig. 23; Taf. 3, Fig. 35
 v partim 1937 *Fronicularia baueri* BURBACH – BARTENSTEIN & BRAND, S. 158; Taf. 3, Fig. 36
 v partim 1937 *Fronicularia sulcata* BORNEMANN – BARTENSTEIN & BRAND, S. 158; Taf. 4, Fig. 50
 v partim 1937 *Fronicularia dubia* BORNEMANN – BARTENSTEIN & BRAND, S. 158; Taf. 3, Fig. 41; Taf. 5, Fig. 41 a, b; Taf. 6, Fig. 25
 1941 *Fronicularia sulcata* Bornemann – MACFADYEN, S. 58; Abb. 4; Taf. 4, Fig. 60 a, b
 non 1950 *Fronicularia sulcata* Bornemann – BARNARD, S. 369; Fig. 7 a, e, f
 1950 *Fronicularia dubia* Bornemann – BARNARD, S. 370; Fig. 7 b
 1955 *Fronicularia baueri* Burbach – TAPPAN, S. 80; Taf. 27, Fig. 7
 non 1957 *Spandelina bicostata* (d'Orbigny) subsp. *sulcata* (Bornemann) – NØRVANG, S. 341; Fig. 56–59
 partim 1957 *Spandelina bicostata* (d'Orbigny) subsp. *dubia* (Bornemann) – NØRVANG, S. 344; Fig. 65
 1957 *Spandelina bicostata* (d'Orbigny) susp. *baueri* (Burbach) – NØRVANG, S. 346, Fig. 66
 partim 1957 *Spandelina bicostata* (d'Orbigny) subsp. *bicostata* (d'Orbigny) – NØRVANG, S. 347; Fig. 62, 63
 1957 *Spandelina bicostata* (d'Orbigny) susp. *terquemi* (d'Orbigny) – NØRVANG, S. 349; Fig. 69
 partim 1957 *Fronicularia sulcata* – BARNARD, S. 174; Taf. 1, Form E, F, G, H; Taf. 2, Fig. 8–14, 22
 1959 *Fronicularia sulcata* BORNEMANN – DREXLER, S. 497; Taf. 20, Fig. 22
 1960 *Fronicularia quadricosta* TERQUEM – BIZON, S. 14; Taf. 3, Fig. 4; Taf. 4, Fig. 13

- partim 1960 *Fronicularia bicostata* D'ORB. – ESPITALIE & SIGAL, S. 58; Taf. 3, Fig. 1, 2, 4, 5, 9
 1960 *Fronicularia* aff. *baueri* BURBACH – ESPITALIE & SIGAL, S. 58; Taf. 3, Fig. 12
 1960 *Fronicularia bicostata* D'ORB. – HOFFMANN & MARTIN, Taf. 11, Fig. 32–34
- v 1961 *Fronicularia sulcata* BORNEMANN – PIETRZENUK, S. 81; Taf. 6, Fig. 6
- v 1963 *Fronicularia bicostata dubia* BORNEMANN – RABITZ, S. 212; Taf. 17, Fig. 25
 1963 *Fronicularia bicostata sulcata* BORNEMANN – RABITZ, S. 213; Taf. 17, Fig. 22
 1965 *Ichthyolaria dubia* (Bornemann) – SELIER DE CIVRIEUX & DESSAUVAGIE, S. 72; Taf. 22, 1 a–d, 2 a–f
 1966 *Ichthyolaria dubia* (BORNEMANN) – NORLING, S. 13; Taf. 1, Fig. 4–6
 1966 *Ichthyolaria baueri* (BURBACH) – NORLING, S. 14; Taf. 2, Fig. 1, 2
 1966 *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN) – NORLING, S. 15; Taf. 2, Fig. 3, 4
 1967 *Fronicularia terquemi terquemi* d'Orbigny – WELZEL, S. 38; Taf. 2, Fig. 23
 1967 *Fronicularia terquemi bicostata* d'Orbigny – WELZEL, S. 38; Taf. 2, Fig. 24
 1967 *Fronicularia terquemi baueri* Burbach – WELZEL, S. 39; Taf. 2, Fig. 25
 1967 *Fronicularia bicostata* D'ORBIGNY – RUGET, S. 23; Taf. 1, Fig. 1–32
 1967 *Fronicularia laneuvevillensis* nov. sp. – RUGET, S. 25; Taf. 2, Fig. 7–24
 1967 *Fronicularia* gr. *sulcata* BORNEMANN – RUGET, S. 25; Taf. 2, Fig. 25–29; Taf. 3, Fig. 1–16
 1967 *Fronicularia rugosa* CRICK et SHERBORN – RUGET, S. 27; Taf. 3, Fig. 17–18, 19–20
 1967 *Fronicularia* sp. nov. (ex gr. *sulcata*) – RUGET, S. 27; Taf. 4, Fig. 1–9, 21, 19, 26
 1967 *Fronicularia dubia* BORNEMANN – RUGET, S. 27; Taf. 4, Fig. 10–11, 13–18, 20–25
 1967 *Fronicularia* cf. *baueri* BURBACH – RUGET, S. 27; Taf. 2, Fig. 30
- partim 1968 *Fronicularia bicostata* D'ORBIGNY – BROUWER, S. 35; Taf. 5, Fig. 2, 4, 9, 12, 13, 14, 15, 17, 21, 22, 23; Taf. 6, Fig. 2
- partim 1970 *Fronicularia bicostata* D'ORBIGNY – RUGET & SIGAL, S. 89; Taf. 2, Fig. 15, 16, 17, 18
 1970 *Fronicularia dubia* BORNEMANN – RUGET & SIGAL, S. 90; Taf. 2, Fig. 25, 26, 27, 28, 29, 30
 1970 *Fronicularia laneuvevillensis* RUGET – RUGET & SIGAL, S. 91; Taf. 3, Fig. 1, 2
 1970 *Fronicularia sulcata* BORNEMANN – RUGET & SIGAL, S. 91; Taf. 3, Fig. 7, 8, 13, 14, 15, 16, 17, 18
 1970 *Fronicularia* gr. *sulcata* BORNEMANN – RUGET & SIGAL, S. 92; Taf. 3, Fig. 11–12

M a t e r i a l : 99 Individuen aus dem Oberen Sinemurien von Lupcourt (Nancy); 39 Individuen aus dem Oberen Pliensbachien vom Aubächle bei Aselfingen (Wutachgebiet, SW-Deutschland); zahlreiche Vergleichsexemplare aus dem Unteren und Mittleren Lias Deutschlands und Frankreichs.

B e s c h r e i b u n g : Die Gehäuse sind durch verkehrt V-förmige Kammern ausgezeichnet. Die Rippenzahl steht in direktem Zusammenhang mit dem Breitenwachstum der Gehäuse. In der Größe sind die Individuen äußerst variabel, desgleichen auch in der Form der Rippen. Meist scheinen diese einen mehr oder minder parallelen Verlauf zu nehmen, sie können auch zur Mündung oder zum Proloculus hin konvergieren. Die Rippen sind kräftig und zeigen in ihrer Anlage Unregelmäßigkeiten, so daß oft der Eindruck erweckt wird, ihr Auftreten im Gehäuse folge keinen Gesetzmäßigkeiten. Alle Rippen sind ungefähr gleich hoch. Ein Kiel ist ebenfalls bei jedem Gehäuse anzutreffen. Mikro- und makrosphärische Generationen lassen sich trennen. In den älteren Proben aus dem Oberen Sinemurien ist auch der Unterschied beim Kiel im mikrosphärischen Gehäuse zwischen dem jüngeren und älteren Gehäuseteil zu erkennen.

B e z i e h u n g e n u n d U n t e r s c h i e d e : Enge verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zu den älteren Formen aus dem Hettangien und Unterem Sinemurien. Deren Gehäuse sind denen von *Ichthyolaria sulcata* sehr ähnlich, sie unterscheiden sich von der letztgenannten Form durch die gleichmäßige, dichtere und feinere Berippung. Da diese Gruppe von der *I. sulcata* sowohl morphologisch als auch stratigraphisch deutlich zu trennen ist, müßte sie mit einem neuen Namen belegt werden.

Ichthyolaria squamosa (TERQUEM & BERTHELIN 1875)

(Taf. 3, Fig. 7, 8; Taf. 4, Fig. 7, 8; Taf. 5, Fig. 3)

- * 1875 *Fronicularia squamosa*, Terq. et Berth. – TERQUEM & BERTHELIN, S. 37; Taf. 3, Fig. 3 a, b
- partim 1908 *Fronicularia pulchra* TERQUEM – ISSLER, S. 59; Taf. 3, Fig. 134, 135
- v 1937 *Fronicularia mesoliassica* n. sp. (BRAND) – BARTENSTEIN & BRAND, S. 158, Abb. 16; Taf. 4, Fig. 66

- 1941 *Fronidularia sulcata* var. *squamosa* Terquem and Berthelin – MACFADYEN, S. 61; Taf. 4, Fig. 61
 1955 *Fronidularia squamosa* Terquem and Berthelin – TAPPAN, S. 81; Taf. 27, Fig. 8–9
 partim 1957 *Fronidularia sulcata* – BARNARD, S. 174; Taf. 1, Form K; Taf. 2, Fig. 15–17
 ? 1965 *Fronidularia calvezi*, n. sp. – SELIER DE CIVRIEUX & DESSAUVAGIE, S. 73; Taf. 22, Fig. 3 a–d
 1967 *Fronidularia terquemi pulchra* Terquem – WELZEL, S. 40; Taf. 3, Fig. 39
 1967 *Fronidularia squamosa* Terquem & Berthelin – WELZEL, S. 40; Taf. 3, Fig. 34
 partim 1968 *Fronidularia bicostata* D'ORBIGNY – BROUWER, S. 35; Taf. 5, Fig. 7
 1970 *Fronidularia* aff. *pulchra* TERQUEM – RUGET & SIGAL; S. 91; Taf. 3, Fig. 9–10
 1970 *Fronidularia muelensis* sp. nov. – RUGET & SIGAL, S. 92; Taf. 3, Fig. 19–33; Taf. 4, Fig. 1–6

M a t e r i a l : 4 Individuen aus dem Oberen Pliensbachien des Aubächles bei Aselfingen (Wutachgebiet, SW-Deutschland); einige Vergleichsexemplare aus dem Mittleren Lias Deutschlands und Frankreichs.

B e s c h r e i b u n g : Die Gehäuse sind kleiner als die der anderen, gleichzeitig auftretende Ichthyolarien. Ihre Skulpturierung erfolgt durch zahlreiche, gleichmäßige, aber auch niedrige Rippen. Eine makro- und mikrosphärische Generation läßt sich unterscheiden. Neben dem hier analysierten Material wurden Formen untersucht, die die große Variationsbreite dieser Gruppe dokumentieren. Es treten Formen auf, deren Kammern vom Gehäuse deutlicher als bei den übrigen Ichthyolarien abgesetzt sind. Dadurch ist aber auch der Verlauf der Rippen nicht mehr auf die Gesamtfläche des Gehäuses bezogen, sondern folgt den Kammerformen.

B e z i e h u n g e n u n d U n t e r s c h i e d e : Die engsten Beziehungen bestehen zu den vielrippigen unterliassischen Vorläufern der *Ichthyolaria sulcata*. Von den zeitgleich auftretenden Arten *Ichthyolaria terquemi* und *I. sulcata* sind sie durch die Rippenform und die Größe der Gehäuse deutlich zu trennen.

EVOLUTION

Bei den vorangegangenen morphologischen Analysen ist auf die geologische Zeitskala in den meisten Fällen verzichtet worden. Trotzdem kristallisieren sich im Vergleich mit anderem Material evolutive Tendenzen heraus, die bereits in früheren Arbeiten (BARNARD 1957, NØRVANG 1957) festgestellt wurden.

Die hier bearbeiteten Formen aus dem Oberen Sinemurien (*Ichthyolaria sulcata*) sind mit zahlreichen starken Rippen bedeckt. Sie bilden eine statistisch faßbare einheitliche, wenn auch äußerst variable Gruppe. Gerade diese Variabilität, die sich in diesem Zeitabschnitt abzuzeichnen begann, mußte bei einer Änderung des Milieus zur Ausbildung unterschiedlicher Populationen und in der Folge auch zu verschiedenen Arten führen. Im Oberen Sinemurien war der Sedimentationsraum in Mitteleuropa sehr einheitlich. Dunkle Tone herrschten als Sedimente vor. Mit dem Unteren Pliensbachien setzte ein abrupter Wandel in den Sedimentationsbedingungen ein. Zu diesem Zeitpunkt begannen auch die Veränderungen unter den Ichthyolarien aufzutreten. Es entstanden nebeneinander 3 unterschiedliche Gruppen. Die eine Gruppe mit den kleinen, schlanken Gehäusen und der dichten Berippung (*I. squamosa*) ist durch ihr plötzliches Auftreten an der Basis des Pliensbachien gekennzeichnet. Somit könnte ein schnelles Eindringen einer Randpopulation in die Gebiete der Stammformen das abrupte Auftreten hervorgerufen haben. Daß diese kleinwüchsigen Formen jedoch keine echten Konkurrenten der „Stammformen“ (möglicherweise waren es nur entfernte Verwandte) darstellten, beweist in fast jeder Probe ihr geringer Anteil an der Gesamtzahl liassischer Ichthyolarien. Als Evolutionsmodell könnte für diese Gruppe vielleicht der Punktualismus (vgl. ELDREDGE & GOULD 1972) Geltung besitzen.

Im Gegensatz dazu stehen die beiden anderen Gruppen. Die Formen mit einer Rippenreduktion (*I. terquemi*) treten zwar im verstärkten Maß im Pliensbachien auf, Vorläufer sind jedoch bereits im Oberen Sinemurien anzutreffen. Die Evolution dürfte somit bei dieser Gruppe graduell stattgefunden haben. Da in keiner Probe irgend ein Anzeichen eines plötzlichen Auftretens gegeben ist, bedeutet dies aber, daß eine sympatrische Artbildung hätte stattfinden müssen. Daß diese morphologische Änderung funktionell bedingt war, beweisen die konstruktionsmorphologischen Untersuchungen.

Durch das dickere Gehäuse und die Entwicklung einer Medianfurche waren diese Formen gegenüber den stärker berippten Stammformen (*I. sulcata*) möglicherweise im Vorteil. Beide Gruppen sind jedoch noch im Unteren Domerien durch Übergangsformen verbunden (was die Unklarheiten bei der Diskriminanz der Klassen mittels der automatischen Gruppierung hervorrief). Im Oberen Domerien scheint jedoch die Rippenreduktion bei der einen Gruppe voll durchgeführt worden zu sein. Gerade zu diesem Zeitpunkt trat die „Oberlias-Katastrophe“ ein, das Milieu verschlechterte sich für diese Formen zusehends. Im untersten Toarcien (Tenuicostatum-Zone) fehlen die glattschaligen Vertreter dieser Foraminiferengattung vollkommen. Allein die berippten Formen konnten den ökologischen Wechsel einigermaßen überstehen. So treten im untersten Toarcien noch die stärker berippten Formen auf, die in ihrer Rippenmorphologie den Stammgruppen aus dem Oberen Sinemurien sehr ähnlich sind (vgl. HOFFMANN & MARTIN 1960). Im Mittleren Toarcien starb auch diese Gruppe aus.

Ob die kleinen, feinrippigen Formen (*I. squamosa*) die schlechteren Milieubedingungen überstanden haben, läßt sich bisher noch nicht beweisen. Feststeht, daß die berippten „Fronicularien“ des Doggers (*Fronicularia nodosaria* TERQUEM) ebenfalls klein sind und abgesetzte Kammern im Gehäusebau aufweisen. Außerdem könnte die feine Berippung ein Indiz für den Zusammenhang mit den mitelliassischen Formen sein.

Auch die oben angeführten Evolutionstendenzen ermöglichen, sogar bei Verwendung des hypermodernen Artkonzepts (vgl. GHISELIN 1977), eine Gliederung in die 3 oben angeführten Arten.

Dank

An erster Stelle möchte ich Herrn R. WYTEK (Interfakultäres Rechenzentrum der Universität Wien) danken, der den mathematischen Teil der Arbeit mit Interesse verfolgte und durch seine Kenntnis der statistischen Literatur des öfteren als wichtiger Berater fungierte. Außerdem übernahm er die Erstellung der Computerprogramme. Danach soll gleich mein Freund Dr. S. JÄGER (1 HNO-Universitätsklinik Wien) genannt werden, der die undankbare und heikle Aufgabe der Durchlichtaufnahmen durchführte. Des weiteren möchte ich natürlich meinem Chef, Prof. Dr. A. PAPP danken, der meine Arbeit mit Interesse verfolgte. Neben dem aufgesammelten Material wurde mir vom Kollegen Dr. M. URLICHS (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) Vergleichsmaterial zur Verfügung gestellt, das er selbst mühsam ausgelesen hat. Für den Einblick in Sammlungsmaterial möchte ich mich auch noch bei den Herrn Prof. Dr. D. HERM (damals Tübingen), Dr. H. MALZ (Frankfurt) und Dr. S. RITZKOWSKI (Göttingen) bedanken. Die Kollegen Dr. W. PILLER und Th. HUBER übernahmen in dankenswerter Weise die Aufgabe, das Manuskript zu lesen und zu korrigieren. Die Ausarbeitung der Fotos erfolgte durch Herrn Ch. REICHEL.

LITERATUR

- BARNARD, T., 1950. Foraminifera from the Lower Lias of the Dorset Coast. – Quart. J. Geol. Soc., 105: 347–391, London.
- BARNARD, T., 1957. *Fronicularia* from the Lower Lias of England. – Micropaleont., 3, 2:171–181, New York.
- BARNARD, T., 1963. Evolution in certain biocharacters of selected Jurassic Lagenidae. – In: KOENIGSWALD, G. H. R., EMEIS, J. D., BUNING, W. L. & WAGNER, C. W. (eds.). Evolutionary trends in Foraminifera: 79–92, Amsterdam-London-New York (Elsevier).
- BARTENSTEIN, H. & BRAND, E., 1937. Mikro-paläontologische Untersuchungen zur Stratigraphie des nord-west-deutschen Lias und Doggers. – Abh. senckenberg. naturf. Ges., 439:1–224, Frankfurt/Main.
- BATSCHLET, E., 1971. Introduction to Mathematics for Life Scientists. – Biomathematics 2:495 S., Berlin-Heidelberg-New York (Springer).
- BAYER, U., 1977. Cephalopoden-Septen. Teil 2: Regelmechanismen im Gehäuse- und Septenbau der Ammoniten. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 155, 2:162–215, Stuttgart.
- BAYER, U., 1978. A growth model for Foraminifera. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 157, 1/2:65–69, Stuttgart.
- BERGER, W. H., 1969. Planctonic Foraminifera: basic morphology and ecologic implications. – J. Paleont., 43, 5:1369–1383, Tulsa (Oklahoma).
- BERTHELIN, G., 1879. Foraminifères du Lias Moyen de la Vendée. – Rev. Mag. Zool. (3), 7:24–41, Paris.
- BHATTACHARYA, C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. – Biometrics, 23:115–137, Richmond (Virginia).
- BIZON, G., 1960. Révision de quelques espèces-types de foraminifères du Lias du bassin Parisien de la Collec-

- tion Terquem. – Rev. Micropaléont., 3, 1:3–18, Paris.
- BOLTOVSKOY, E. & WRIGHT, R., 1976. Recent Foraminifera: XVII + 515 S., The Hague (W. Junk).
- BORNEMANN, J. G., 1854. Über die Liasformation in der Umgebung von Göttingen und ihre organischen Einschlüsse: 77 S., Berlin (Schade).
- BOYCE, A. J., 1969. Mapping Diversity: A Comparative Study of Some Numerical Methods. – In: COLE, A. J. (ed.). Numerical Taxonomy: 1–31, London-New York (Academic Press).
- BRADSHAW, J. S., 1957. Laboratory studies on the rate of growth of the foraminifer, „*Streblus beccarii* (Linne) var. *tepidus* (Cushman)“ . – J. Paleont., 31, 6:1138–1147, Tulsa (Oklahoma).
- BRAY, J. R. & CURTIS, J. T., 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. – Ecol. Monogr., 27:325–349, Durham (North Carolina).
- BROTZEN, F., 1963. Evolutionary trends in certain calcareous Foraminifera on the Palaeozoic-Mesozoic boundary. – In: KOENIGSWALD, G. H. R., EMEIS, J. D., BUNING, W. L. & WAGNER, C. W. (eds.). – Evolutionary trends in Foraminifera:66–78, Amsterdam-London-New York (Elsevier).
- BROUWER, J., 1969. Foraminiferal assemblages from the Lias of North-Western Europe. – Verhandl. Konink. Nederl. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., 25, 4:1–64, Amsterdam-London.
- BURBACH, O., 1886. Beiträge zur Kenntnis der Foraminiferen des mittleren Lias vom grossen Seeberg bei Gotha. I. Die Gattung *Fronicularia*, Defr. – Z. Naturwiss., 59:30–53, Halle.
- CATTELL, R. B., 1965. Factor analysis: An introduction to essentials. II. The role of factor analysis in research. – Biometrics, 21:405–435, Tucson (Arizona).
- CHANG, Y. M., KAESLER, R. L. & MERILL, W. M., 1974. Simulation of Growth of the Foraminiferida *Ammonia beccarii* by Computer. – Bull. Geol. Soc. Am., 85, 5:745–748, Boulder (Colorado).
- CLIFFORD, H. T. & STEPHENSON, W., 1975. An Introduction to Numerical Classification: 229 S., New York-San Francisco-London (Academic Press).
- DONZE, P., 1967. Les Ostracodes du sondage de Laneuveville-devant-Nancy (Lotharingien de la région type). – Sciences de la Terre, 12, 1–2:71–92, Nancy.
- DREXLER, E., 1959. Foraminiferen und Ostracoden aus dem Lias α von Siebeldingen/Pfalz. – Geol. Jb., 75:475–554, Hannover.
- ELDREDGE, N. & GOULD, St. J., 1972. Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism. – In: SCHOPF, T. J. M. (ed.). Models in Paleobiology: 82–115, San Francisco (Freeman, Cooper & Co.).
- ESPITALIE, J. & SIGAL, J., 1960. Microfaunes du Domérien du Jura méridional et du Détroit de Rodez. – Rev. Micropaléont., 3, 1:52–59, Paris.
- EVERITT, B. S., 1979. Unresolved problems in cluster analysis. – Biometrics, 35, 1:169–181, Washington (D. C.).
- FRANKE, A., 1936. Die Foraminiferen des deutschen Lias. – Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F. 169: 138 S., Berlin.
- FRENTZEN, K. 1934. Der Lias Delta (Amaltheenschichten) im Gebiete zwischen Aselfingen und Aalen. – Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1934, 2:1–73, Heidelberg.
- GAENSSLEN, H. & SCHUBÖ, W., 1973. Einfache und komplexe statistische Analyse: 326 S., München-Basel (Reinhardt).
- GEORGE, T. N., 1956. Biospecies, Chronospecies and Morphospecies. – In: SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (ed.). – The Species Concept in Paleontology: 123–137, London (Systematic Association).
- GERKE, A. A., 1957. Sur quelques caractères importants de la structure interne des Foraminifères de la famille des Lagenidae, d'après les représentants du Permian, du Trias et du Lias de l'Arctique soviétique. – Nauchno-issl. Inst. geol. Arktiki, Sborn. Strat. Paleont. Biostratigr., SSSR, 4:11–26 (Übersetzt von M. Sigal, Paris, BRGM 2522), Leningrad.
- GERKE, A. A., 1967. O morfoložičeskikh priznakakh dvisimmetricnykh Nodosariid (Foraminifery) i soderžanii vidovykh opisanij. – NIIGA, Geol. Okhrany, 19: 5–34, Leningrad.
- GHISELIN, M. T. 1977. On Paradigms and the Hypermodern Species Concept. – Syst. Zool., 26, 4:437–438, Washington (D. C.).
- GOULD, S. J. & ELDREDGE, N., 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. – Paleobiology, 3, 2:115–151, Chicago.
- GOWER, J. C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. – Biometrika, 53, 3/4:325–338, London.
- GOWER, J. C., 1967. A comparison of some methods of Cluster Analysis. – Biometrics, 23:623–637, Tucson (Arizona).
- GRIGELLIS, A. A., 1977. Classification and historical development of the superfamily Nodosariacea (Foraminifera). – Paleont. J., 11, 1:5–13, Moskau.
- GRØNLUND, H. & HANSEN, H. J., 1976. Scanning microscopy of some recent and fossil nodosariid foraminifera. – Bull. Geol. Soc. Denmark, 25, 3/4:121–134, Kopenhagen.
- GUERIN, S., LAUGIER, R. & MOUTERDE, R., 1961. Le Sinémurien supérieur ou le problème du Lotharingien. Etude détaillée du Stratotype: Le Lotharingien de Lorraine. – Mem. BRGM, 4:307–318, Paris.
- GÜNTHER, E., 1978. Grundriß der Genetik: 504 S., Stuttgart-New York (Gustav Fischer).
- HARTIGAN, J. A., 1975. Clustering Algorithms: 351 S., New York-London-Sidney-Toronto (Wiley).
- HARTMAN, P. E. & SUSKIND, S. R., 1972. Die Wirkungsweise der Gene. – Grundlagen der modernen Genetik 5:1–243, Stuttgart (Gustav Fischer).
- HOFFMANN, K. & MARTIN, G., 1960. Die Zone des *Dactylioceras tenuicostatum* in NW- und SW-Deutschland. – Paläont. Z., 34:103–149, Stuttgart.
- HOTELLING, H. O. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. – J. Educ. Psychol., 24:417–441, Baltimore.

- IMBRIE, J., 1956. Biometrical Methods in the Study of Invertebrate Fossils. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 108, 2:215–252, New York.
- ISSLER, A., 1908. Beiträge zur Stratigraphie und Mikrofauna des Lias in Schwaben. — Palaeontographica, 55: 1–103, Stuttgart.
- JARDINE, N. & SIBSON, R., 1971. Mathematical Taxonomy: 286 S., London–New York–Sidney–Toronto (Wiley).
- KREYSZIG, E., 1968. Statistische Methoden und ihre Anwendungen: 422 S., Göttingen (Vandenhoeck & Ruprecht).
- LE CALVEZ, J., 1938. Recherches sur les foraminifères. I. — Développement et reproduction. — Arch. Zool. expériment. gen., 80:163–333, Paris.
- LINDER, A., 1964. Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure: 484 S., Basel — Stuttgart (Birkhäuser).
- MACFADYEN, W. A., 1936. D'Orbigny's Lias Foraminifera. — J. Royal Microsc. Soc., 56:147–153, London.
- MACFADYEN, W. A., 1941. Foraminifera from the Green Ammonite Beds, Lower Lias, of Dorset. — Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, 231:1–73, London.
- MALMGREN, B. A., 1974. Morphometric studies of planctonic foraminifers from the type Danian of southern Scandinavia. — Stockholm Contr. Geol., 29:1–126, Stockholm.
- MAYR, E., 1975. Grundlagen der zoologischen Systematik: 370 S., Hamburg–Berlin (Parey).
- MEDGYESSY, P., 1977. Decomposition of Superpositions of Density Functions and Discrete Distributions: 308 S., Bristol (Adam Hilger).
- MOUTERDE, R. & LAUGIER, R., 1967. Stratigraphie et macrofaune du sondage de Laneuveville-devant-Nancy (Lotharingen de la région type). — Sciences de la Terre, 12, 1–2:17–31, Nancy.
- NIE, N. H., HULL, C. H., JENKINS, J. G., STEINBRENNER, K. & BENT, D. H., 1975. SPSS: 675 S., New York (McGraw-Hill).
- NORLING, E., 1966. On the genus *Ichtyolaria* Wedekind 1937. — Sver. Geol. Unders., Ser. C, Nr. 613: 24 S., Stockholm.
- NORLING, E. 1968. On Liassic nodosariid Foraminifera and their wall structures. — Sver. Geol. Unders., Ser. C, 623, 76 S., Stockholm.
- NORLING, E., 1972. Jurassic Stratigraphy and Foraminifera of western Scania, southern Sweden. — Sver. Geol. Unders., Ser. Ca, 47: 120 S., Stockholm.
- NØRVANG, A., 1957. The Foraminifera of the Lias Series in Jutland, Denmark. — Bull. Geol. Soc. Denmark, 13, 5:279–414, Kopenhagen.
- OLSSON, R. K., 1973. What is a kummerform planctonic foraminifer? — J. Paleont., 47, 2:327–329, Tulsa (Oklahoma).
- D'ORBIGNY, A. D., 1849. Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques & rayonnés, 1, Paris.
- ORCOLI, L., 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. — J. Ecol., 55, 1:193–206, Oxford.
- ORCOLI, L., 1973. Ranking Characters by a Dispersion Criterion. — Nature, 244:371–373, London.
- ORCOLI, L. & MUKKATTU, M. M., 1973. The effect of species number and type of data on the resemblance structure of a phytosociological collection. — J. Ecol., 61, 1:37–46, Oxford 1973.
- PARKS, J. M., 1969. Classification of Mixed Mode Data by R-Mode Factor Analysis and Q-Mode Cluster Analysis on Distance Function. — In: COLE, A. J. (ed.). Numerical Taxonomy: 216–223, London–New York (Academic Press).
- PFANZAGL, J., 1968. Allgemeine Methodenlehre der Statistik II. — Sammlung Götschen, 747/747 a: 315 S., Berlin (de Gruyter).
- PIETRZENUK, E., 1961. Zur Mikrofauna einiger Liasvorkommen in der Deutschen Demokratischen Republik. — Freiburger Forsch. Hefte, C 113:1–129, Berlin.
- RABITZ, G., 1963. Foraminiferen des Göttinger Lias — Paläont. Z., 37:198–224, Stuttgart.
- RAO, C. R., 1952. Advanced Statistical Methods in Biometric Research. — 390 S., London–New York (Wiley).
- RAO, C. R., 1972. Recent trends of research work in multivariate analysis. — Biometrics, 28, 1:3–22, Raleigh (North Carolina).
- RAUP, D. M., 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. — J. Paleont., 40:1178–1190, Tulsa (Oklahoma).
- REIFF, W.-E., 1976. Projektbereich D „Konstruktions-Morphologie“. Übersicht. — Zentralbl. Geol. Paläont. Teil II, Jg. 1976:272–277, Stuttgart.
- REYMENT, R. A., 1978. Graphical display of growth-free variation in the Cretaceous benthonic foraminifer *Afrolivina afra*. — Paleogeogr. Paleoclimat. Paleocol., 25, 4:267–276, Amsterdam.
- RICKER, W. E., 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. — Bull. Fish. Res. Board Canada, 191: 382 S., Ottawa.
- RIEDL, R., 1975. Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 372 S., Hamburg (Paul Parey).
- RÖHLER, R., 1974. Biologische Kybernetik: 180 S., Stuttgart (Teubner Studienbücher).
- ROHLF, F. J., 1967. Correlated Characters in Numerical Taxonomy. — Syst. Zool., 16:109–126, Lawrence (Kansas).
- ROHLF, F. J., KISHPAUGH, J. & KIRK, D., 1977. NT-SYS. Numerical Taxonomy System of Multivariate Statistical Programs.
- RÖTTGER, R., 1972. Analyse von Wachstumskurven von *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae). — Marine Biology, 17:228–242, Berlin–Heidelberg–New York.
- RÖTTGER, R., 1973. Die Ektoplasmahülle von *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae). — Marine Biology, 21:127–138, Berlin–Heidelberg–New York.
- RUGET, Ch., 1967. Variations morphologiques chez quel-

- ques espèces de Frondiculaires costulées du Lias de Lorraine (Lotharingien). — *Rev. Micropaléont.*, 10, 1:22–36, Paris.
- RUGET, Ch. & SIGAL, J., 1967. Les Foraminifères du sondage de Laneuveville-devant-Nancy (Lotharingien de la Région Type). — *Sciences de la Terre*, 12, 1–2: 33–70, Nancy.
- RUGET, Ch. & SIGAL, J., 1970. II. Les Foraminifères. — *Com.Serv. Geol. Portugal*, 54:79–108, Lisboa.
- SACHS, L., 1972. *Statistische Auswertungsmethoden*: 545 S., Berlin–Heidelberg–New York (Springer).
- SALAMI, B., 1976. Biology of *Trochammina* cf. *T. quadriloba* Höglung (1947), an agglutinating foraminifer. — *J. Foram. Res.*, 6, 2:142–153, Lawrence (Kansas).
- SCHICK, Th., 1903. Beiträge zur Kenntnis der Mikrofauna des schwäbischen Lias. — *Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg*, 59:111–177, Stuttgart.
- SCHNITKER, D., 1974. Ecotypic variation in *Ammonia beccarii* (Linné). — *J. Foram. Res.*, 4, 4:216–223, Lawrence (Kansas).
- SCHWANITZ, F., 1974. Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. — In: HEBERER, G. (ed.). *Die Evolution der Organismen, II/I, Die Kausalität der Phylogenie (I)*:1–189, Stuttgart (Fischer).
- SCOTT, G. H., 1974. Biometry of the foraminiferal shell. — In: HEDLEY, R. H. & ADAMS, C. G. (eds.). *Foraminifera*. 55–151, London–New York (Academic Press).
- SCOTT, G. H., 1978. Shell design in *Bolivinita quadrilata*, *B. pohana* and *B. compressa* (Foraminiferida). — *New Zealand J. Geol. Geophys.*, 21, 1:85–95, Wellington.
- SEAL, H., 1964. *Multivariate Statistical Analysis for Biologists*: 209 S., London (Methuen).
- SEILACHER, A., 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie. — *Lethaia*, 3:393–396, Oslo.
- SEILACHER, A. & WESTPHAL, F., 1978. Paleocology. Report 1976–1978. Sonderforschungsbereich 53. Tübingen. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 157, 1/2: 3–276, Stuttgart.
- SELLIER DE CIVRIEUX, J. M., 1969. Tendencias evolutivas de las Nodosariidae e imposibilidad de su interpretación por medio de la ley biogenética. — *Rev. Esp. Micropaleont.*, 1, 1:25–36, Madrid.
- SELLIER DE CIVRIEUX, J. M. & DESSAUVAGIE, T. F. J., 1965. Reclassification de quelques Nodosariidae, particulièrement du Permien au Lias. — *Maden Tetkik Arama Enst. Yayinl.*, 124:178 S., Ankara.
- SHEPARD, R. N., 1962. The Analysis of Proximities: Multidimensional Scaling with an Unknown Distance Function. I. — *Psychometrika*, 27, 2:125–140, Richmond (Virginia).
- SHEPARD, R. N., 1962. The Analysis of Proximities: Multidimensional Scaling with an Unknown Distance Function. II. — *Psychometrika*, 27, 3:219–246, Richmond (Virginia).
- SLITER, W. V., 1970. *Bolivina doniezi* Cushman and Wickenden in clone culture. — *Contr. Cushman Found. Foram. Res.*, 21, 3:87–99, Ithaca (New York).
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. *Numerical Taxonomy*: 573 S., San Francisco (Freeman).
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1973. *Introduction to Biostatistics*: 368 S., San Francisco (Freeman).
- SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A., 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*: 359 S., San Francisco (Freeman).
- STEINKER, D. C., 1973. Test dimorphism in *Glabrattella ornaticissima* (Cushman). — *Compass*, 50:10–21, New York.
- SYLVESTER-BRADLEY, P. C., 1956. *The Species Concept in Palaeontology*: 145 S., London (The Systematics Association).
- TAPPAN, H., 1955. Foraminifera from the Arctic Slope of Alaska. Part 2, Jurassic Foraminifera. — *Geol. Surv. Prof. Paper* 236-B:21–90, Washington (D. C.).
- TATE, R. & BLAKE, J. F., 1876. *The Yorkshire Lias*: 473 S., London.
- TERQUEM, O., 1858. *Recherches sur les Foraminifères du Lias du Département de la Moselle*. — *Mém. Acad. Imp. Metz*, 39:1–93, Metz.
- TERQUEM, O., 1866. *Sixième Mémoire sur les Foraminifères du Lias du Département de l'Indre et de La Moselle*. — *Mém. Acad. Imp. Metz*: 457–532, Metz.
- TERQUEM, O. & BERTHELIN, G., 1875. *Etude microscopique des marnes du Lias Moyen d'Essey-lès-Nancy*. — *Mém. Soc. Geol. France*, 2. Ser., 10:1–126, Paris.
- THOMPSON, D. W., 1959. *On Growth and Form*: 1116 S., Cambridge (University Press).
- ÜBERLA, K., 1971. *Faktorenanalyse*: 399 S., Berlin–Heidelberg–New York (Springer).
- URLICHS, M., 1977. *The Lower Jurassic in Southwestern Germany*. — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, Ser. B., 24:1–41, Stuttgart.
- VOGEL, F., 1975. *Probleme und Verfahren der numerischen Klassifikation*: 410 S., Göttingen (Vandenhoeck & Ruprecht).
- WALLISER, O. H., 1956. *Stratigraphie des Lias α_3 zwischen Fildern und Kletgau (Arietenschichten, SW-Deutschland)*. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 103, 3: 281–311, Stuttgart.
- WARD, J. H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. — *J. Amer. Stat. Assoc.*, 58: 236–244, Washington (D. C.).
- WEDEKIND, R., 1937. *Einführung in die Grundlagen der Historischen Geologie. II. Band. Mikrobiostratigraphie der Korallen- und Foraminiferenzeit*: 136 S., Stuttgart (Enke).
- WELZEL, E., 1967. *Foraminiferen und Fazies des fränkischen Domeriums*. — *Erlanger geol. Abh.*, 69: 86 S., Erlangen.
- WISHART, D., 1978. *Clustan. User Manual (Third Edition)*.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Fig. 1–8 *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN); Oberes Sinemurien, Lupcourt bei Nancy.

Folgende Morphotypen wurden bisher als Arten bezeichnet:

- Fig. 1 *Fronidicularia bicostata* d'ORBIGNY, Mikrosphäre, Ind. 1/7
 Fig. 2 *Fronidicularia bicostata* d'ORBIGNY, Makrosphäre, Ind. 1/16
 Fig. 3 *Fronidicularia rugosa* (CRICK & SHERBORN), Ind. 1/98
 Fig. 4 *Fronidicularia baueri* BURBACH, Ind. 1/84
 Fig. 5 *Fronidicularia sulcata* BORNEMANN, Mikrosphäre, Ind. 1/72
 Fig. 6 *Fronidicularia sulcata* BORNEMANN, Makrosphäre, Ind. 1/75
 Fig. 7 *Fronidicularia laneuvevillensis* RUGET, Makrosphäre, Ind. 1/50
 Fig. 8 *Fronidicularia laneuvevillensis* RUGET, Mikrosphäre, Ind. 1/30
 REM-Aufnahme.

Tafel 2

Fig. 1–8 *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN), Individuen aus Tafel 1 im Durchlicht.

Tafel 3

Fig. 1–3 *Ichthyolaria terquemi* (d'ORBIGNY)

Fig. 4–6, 9–10 *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN)

Fig. 7–8 *Ichthyolaria squamosa* (TERQUEM & BERTHELIN)

Oberes Pliensbachien; Aubächle bei Aselfingen. Folgende Morphotypen wurden bisher als Arten bezeichnet:

- Fig. 1 *Fronidicularia terquemi* d'ORBIGNY, Ind. 2/3
 Fig. 2 *Fronidicularia bicostata* d'ORBIGNY, Mikrosphäre, Ind. 2/8
 Fig. 3 *Fronidicularia bicostata* d'ORBIGNY, Mikrosphäre, Ind. 2/26
 Fig. 4 *Fronidicularia sulcata* BORNEMANN, Mikrosphäre, Ind. 2/45
 Fig. 5 *Fronidicularia sulcata* BORNEMANN, Makrosphäre, Ind. 2/58
 Fig. 6 *Fronidicularia baueri* BURBACH, Ind. 2/34
 Fig. 7 *Fronidicularia muelensis* RUGET & SIGAL, Mikrosphäre, Ind. 2/75
 Fig. 8 *Fronidicularia muelensis* RUGET & SIGAL, Makrosphäre, Ind. 2/73
 Fig. 9 *Fronidicularia dubia* BORNEMANN, Ind. 2/62
 Fig. 10 *Fronidicularia pulchra* TERQUEM, Ind. 2/71
 REM-Aufnahme.

Tafel 4

Fig. 1–10 Individuen aus Tafel 3 im Durchlicht.

Tafel 5

Fig. 1 *Ichthyolaria terquemi* (d'ORB.). Ähneln in der Form sehr stark dem Holotypus (vgl. MACFADYEN 1936); Oberes Pliensbachien, St. Julien/Metz.

Fig. 2 *Ichthyolaria terquemi* (d'ORB.). Ähneln in der Form sehr stark dem Holotyp von *Fronidicularia bicostata*; Oberes Pliensbachien, St. Julien/Metz.

Fig. 3 *Ichthyolaria squamosa* (TERQ. & BERTH.). Makrosphäre mit deutlich abgesetzten Kammern, leitet zu Formen mit in der Höhe reduzierten Rippen (*F. mesoliassica* BRAND) über. Oberes Pliensbachien; Aubächle bei Aselfingen.

Fig. 4–10 *Ichthyolaria sulcata* (BORNEMANN). Lotharingien, Lupcourt bei Nancy. Darstellung der Variabilität dieser Gruppe. REM-Aufnahme.

Tafel 6

Ichthyolaria sulcata (BORNEMANN), Lotharingien, Lupcourt bei Nancy; Ind. 1/53. Diese Form ist eine typische „*Fronidicularia dubia*“ mit gegen die Mündung hin konvergierenden Rippen.

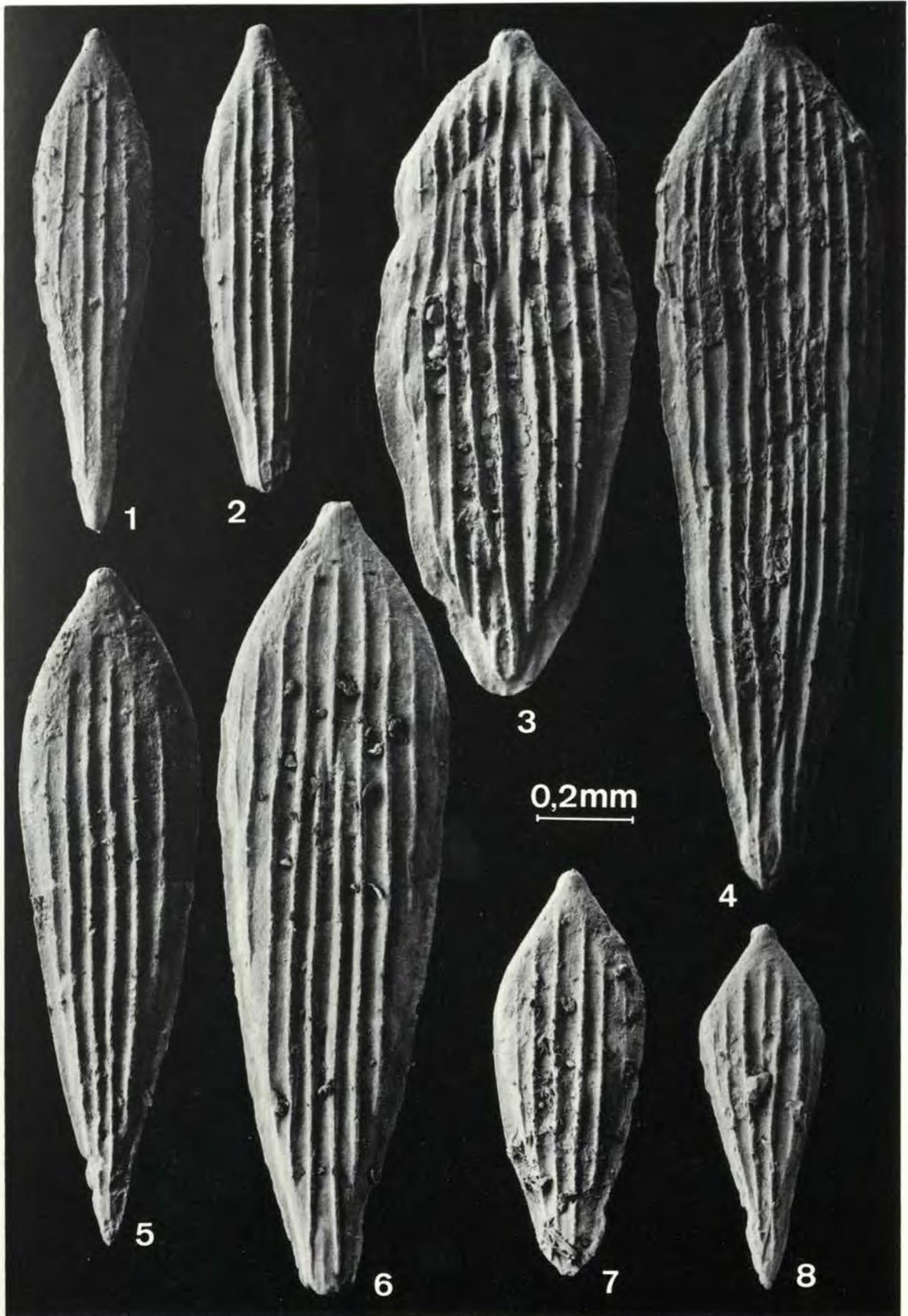
Fig. 1 REM-Aufnahme

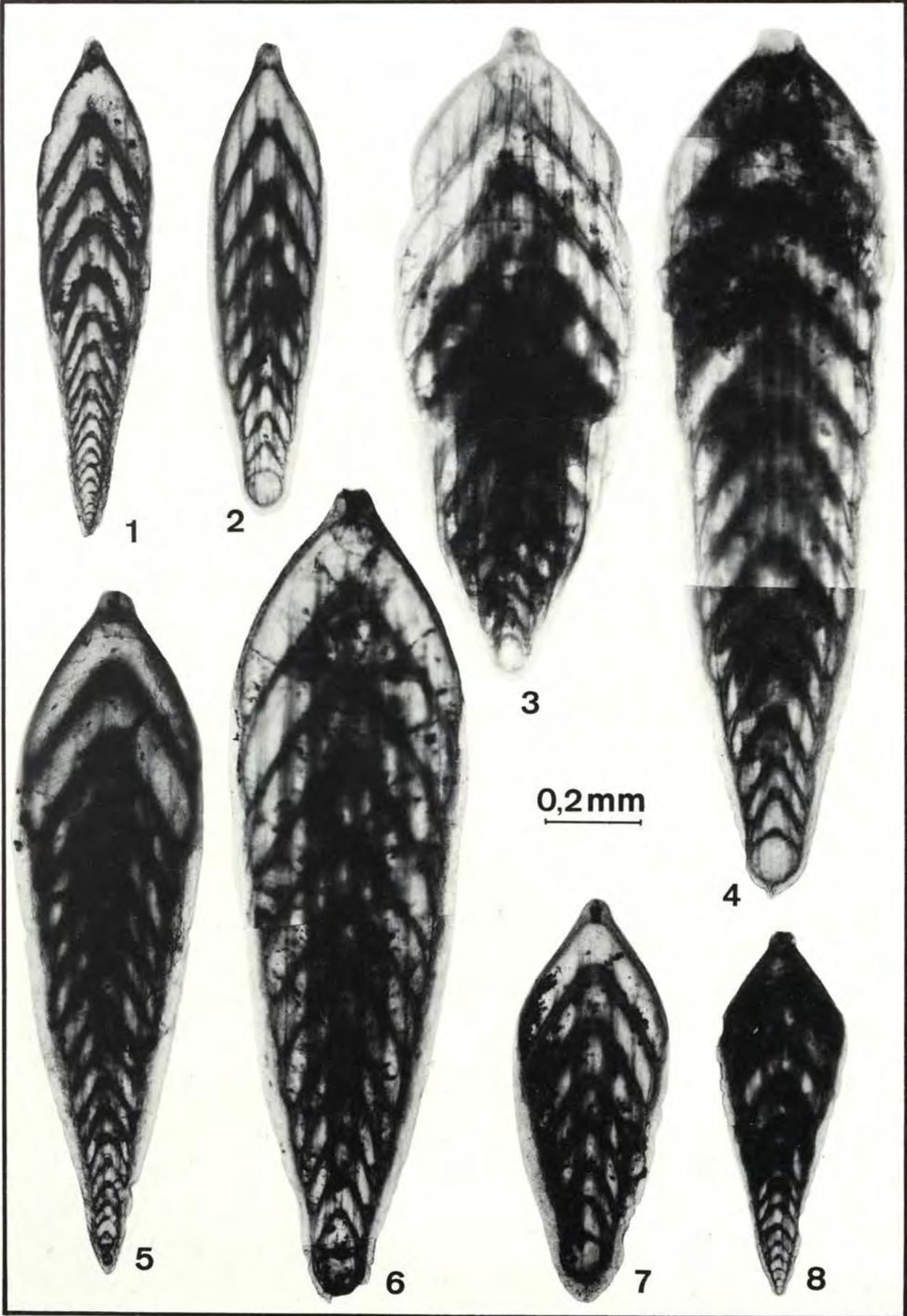
Fig. 2 Durchlicht-Aufnahme

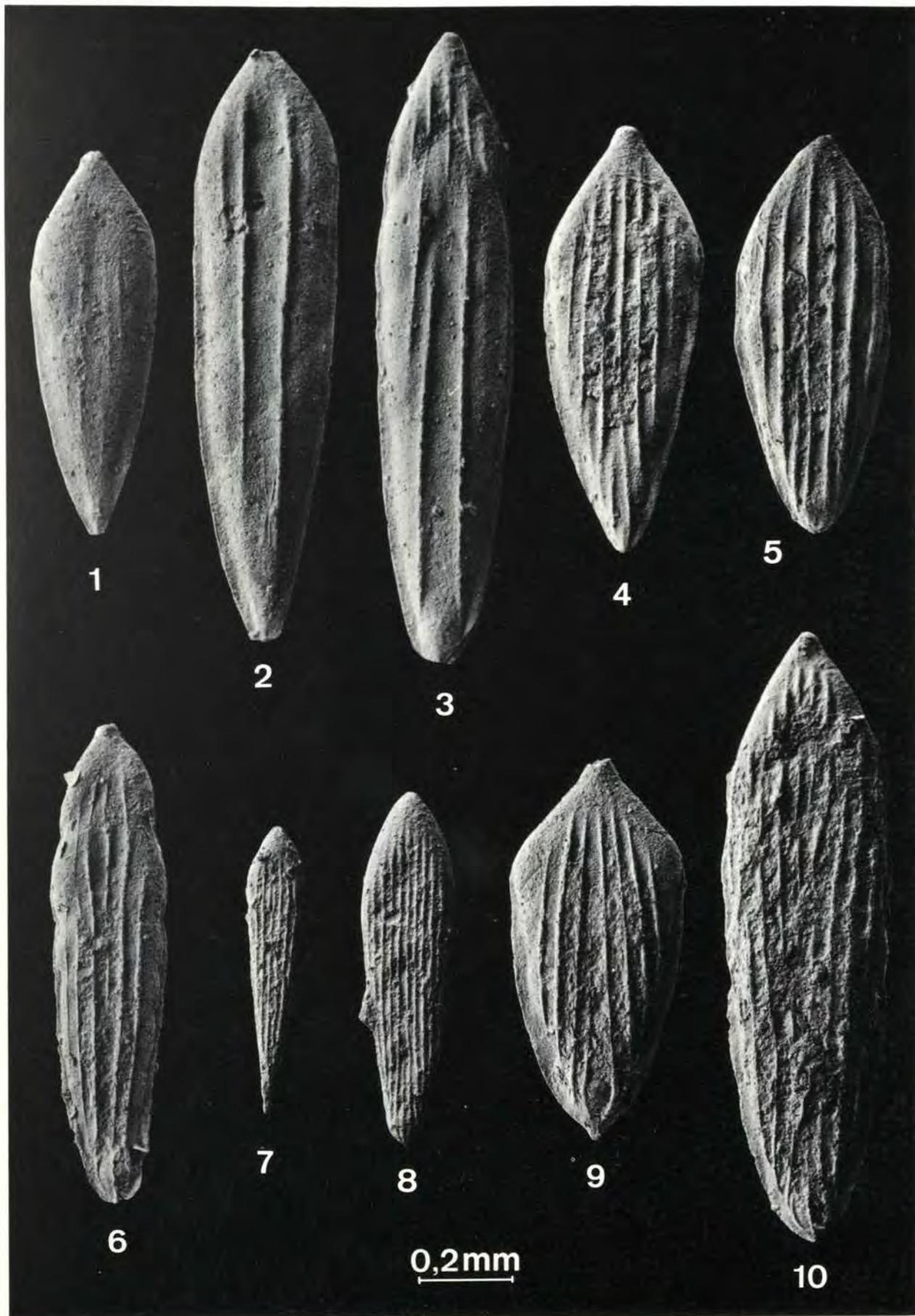
Fig. 3 Konstruktion des Gehäuses nach den formbestimmenden Parametern der Gleichungen 1, 2, 15 und 19. Zahl der benötigten Formvariablen: Proloculus, 3; Kammerbau 44; Rippen 44; Kiel 2; insgesamt 93

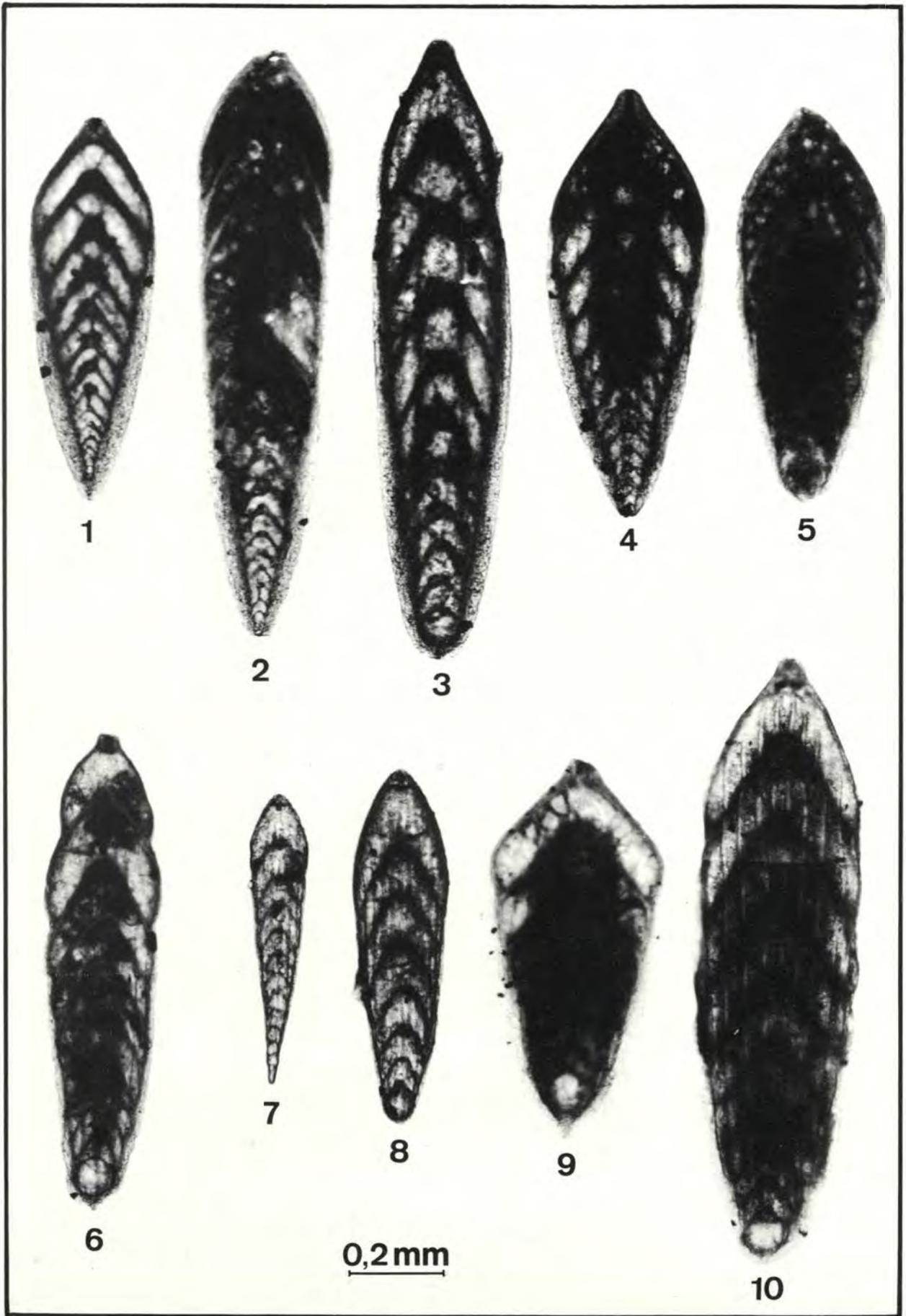
Fig. 4 Konstruktion des Gehäuses nach den Wachstums-Parametern der Gleichungen 4, 11, 13, 14, 16, 17, 18 und 19.

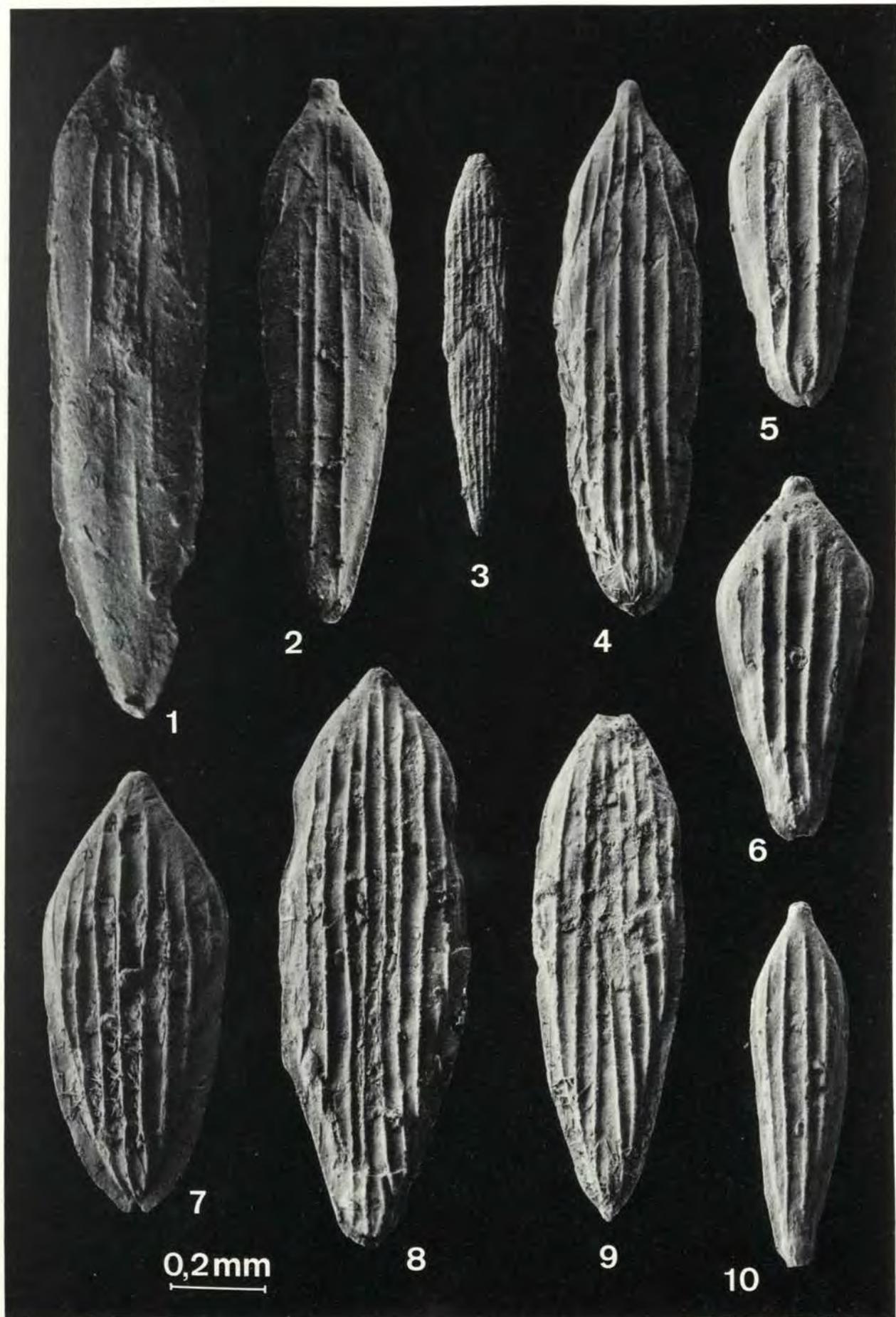
Zahl der benötigten Formvariablen: Proloculus 3; Kammerbau 8; Rippen 6; Kiel 2; insgesamt 19.

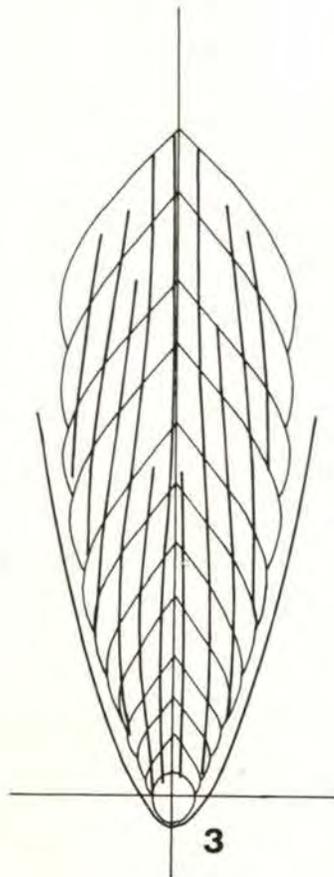












0,2mm

