

# Numerische Klassifikation von *Fenestella*-Fragmenten aus der Bank s des Auernig (Oberkarbon; Karnische Alpen)

M. G. KODSI (Damaskus), A. SIEHL (Bonn) \*)

Mit 5 Abbildungen und 2 Tabellen.

Schlüsselwörter  
Karnische Alpen  
Oberkarbon  
Bryozoen  
Biometrie  
Numerische Klassifikation

## Summary

94 silicified fragments of bryozoans belonging to subgenera *Fenestella* and *Minilya* from Upper Carboniferous of the Carnic Alps have been studied by means of R and Q mode multivariate analysis on the basis of 17 numerically evaluated characters. Results of Q mode similarity analysis disclose differentiation into 14 form groups, which are identical with 14 species, recognized by KODSI (1967). Numerical classification is regarded an useful tool to distinguish form groups on low taxonomic level, where applying equal weight to characters is reasonable.

## Einleitung

Das geordnete und regelmäßige Netzwerk fenestellider Zoarien hat bereits die ersten Bearbeiter zum Versuch angeregt, durch eine Vermessung der Netze die Parameter der mannigfaltigen Strukturtypen zu erfassen und für die Definition von Taxa nutzbar zu machen. Die visuelle, qualitative Bewertung der Merkmale stand allerdings von Anfang an bei der systematischen Einordnung der meist als Fragmente überlieferten Kolonien im Vordergrund. Daran hat sich bis heute nur wenig geändert, obwohl mit der wachsenden Zahl beschriebener Arten zunehmend eine quantitative Kennzeichnung von Formengruppen notwendig erschien und in immer größerem Umfang Meßwerte in tabellarischer Form den Beschreibungen beigegeben wurden. Ein einheitliches Meß- und Bewertungsverfahren der Merkmale hat sich bisher nicht eingebürgert. Es ist jedoch üblich, die numerischen Werte folgender vier Merkmalskomplexe als *Netzfornel* besonders hervorzuheben und zur Artdiagnose mit heranzuziehen: Zahl der Äste auf 10 mm, Zahl der Fenster auf 10 mm, Zahl der Zooecien auf 5 mm, Zahl der Acanthoporen auf 5 mm (NEKHOROSHEV, 1926).

\*Anschrift der Verfasser: Dr. M. G. KODSI, Rays, Fidaast. 14, Damaskus/Syrien. Z. Zt.: Paläontologisches Institut, Universität Bonn, 53 Bonn, Nussallee 8. Priv.-Doz. Dr. A. SIEHL, Geologisches Institut, Universität Bonn, 53 Bonn, Nussallee 8.

TAVENER-SMITH (1966) hat in einer biometrischen Studie die Bedeutung der Netzformel für die Klassifikation fenestellider Cryptostomata untersucht und festgestellt, daß den in der Literatur publizierten Maßtabellen in den meisten Fällen nur geringe Bedeutung für taxonomisch-biostatistische Vergleiche zukommt, da die Urliste der Meßwerte und oft sogar Angaben über Zahl und Herkunft der Messungen fehlen. Ein unkritischer Vergleich von Variationsbreiten ohne Kenntnis der Häufigkeitsverteilung hat eher zur unbegründeten Aufstellung neuer Taxa als zu einer fundierten Definition und Abgrenzung geführt.

### Die Merkmale und ihre Korrelation

Um den Wert numerischer Merkmalsdaten für die Kennzeichnung von Formkreisen zu überprüfen, muß daher von neu vermessenem Material ausgegan-

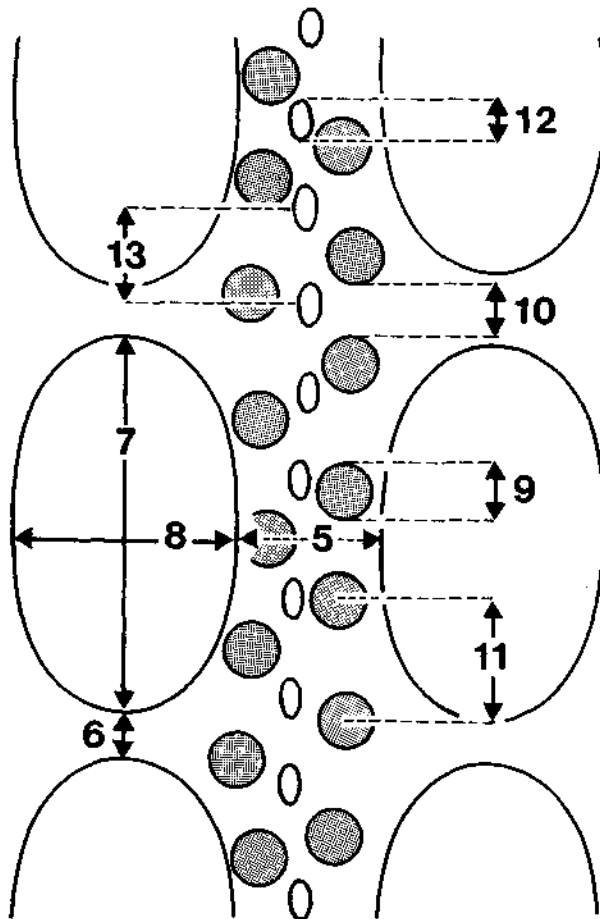


Abb. 1. Meßschema, abgewandelt nach TAVENER-SMITH (1966). Die Ziffern korrespondieren mit den Nummern der Merkmale in Tabelle 1.

gen werden. TAVENER-SMITH (1966, S. 420) schlägt ein Meßschema vor, das von KODSI (1967) übernommen und auch hier angewandt wurde (Abb. 1). Es ist ergänzt durch die Meßwerte des Abstandes der Zooecien von Rand zu Rand, des Durchmessers der Acanthoporen, ferner durch die Werte der klassischen Netzformel und vier weitere, nicht-metrisch bewertete Merkmale (Tab. 1). Für die Untersuchung standen 94 verkieselte Bruchstücke von Fenestella-Kolonien aus der Bank s des Auernig zur Verfügung. Sie wurden im Rahmen der paläontologischen und stratigraphischen Untersuchungen in den Karnischen Alpen durch die Abteilung für Paläontologie und Historische Geologie der Universität Graz von einem der Autoren (KODSI, 1967) bearbeitet und 14 Arten der Untergattungen *Fenestella* (*Fenestella*) LONSDALE (1839) und *Fenestella* (*Minilya*) CROCKFORD (1944) zugeordnet. An jedem der Fragmente wurden 17 Merkmalswerte bestimmt. Die Merkmale 1—13 sind meß- oder abzählbar (Tab. 1), die Merkmale 14 und 16 besitzen zwei alternative Zustände, die Merkmale 15 und 17 sind qualitativ und wurden mit fünf bzw. sieben Ziffern in willkürlicher Reihenfolge bezeichnet. Die Datenliste besteht bei den Merkmalen 1—13 aus den Mittelwerten von minde-

Tabelle 1. Erläuterung der verwendeten Merkmale.

Nr.	Merkmal	Codewort	Numerische Werte
1	Zahl der Äste auf 10 mm	AEST 10	Zählwerte
2	Zahl der Fenster auf 10 mm	FENS 10	Zählwerte
3	Zahl der Zooecien auf 5 mm	ZOOEC 5	Zählwerte
4	Zahl der Acanthoporen auf 5 mm	ACANT 5	Zählwerte
5	Dicke der Äste	DIAEST	Meßwerte in 1/100 mm
6	Dicke der Dissepimente	DIDISS	Meßwerte in 1/100 mm
7	Länge der Fenster	LGEFEN	Meßwerte in 1/100 mm
8	Breite der Fenster	BREFEN	Meßwerte in 1/100 mm
9	Durchmesser der Zooecien	DUZOOE	Meßwerte in 1/100 mm
10	Abstand zweier Zooecien von Rand zu Rand	ABZORA	Meßwerte in 1/100 mm
11	Abstand zweier Zooecien von Zentrum zu Zentrum	ABZOZE	Meßwerte in 1/100 mm
12	Durchmesser der Acanthoporen	DUACAN	Meßwerte in 1/100 mm
13	Abstand zweier Acanthoporen von Zentrum zu Zentrum	ABACAN	Meßwerte in 1/100 mm
14	Verlauf der Acanthoporenreihe	AREIHE	gerade = 0 zickzack = 1
15	Fensterform	FENFOR	subquadratisch bis langoval: Werte 1 bis 7
16	Carina	CARINA	vorhanden = 1 fehlend = 0
17	Rückseite des Zoariums	RUECKS	Längsstreifen = 1 Knoten = 2 glatt = 3 granulierte Längsstr. = 4 Fortsätze = 5

stens 10 Messungen an jedem Fragment (Tab. 2). Die meist geringe Größe der einzelnen Bruchstücke erlaubte es nicht, die Variabilität der Merkmale innerhalb größerer, zusammenhängender Netzflächen zu untersuchen und den morphologischen Wandel im Verlauf der Astogenie zu studieren. Die hier diskutierten Ergebnisse numerischer Ähnlichkeitsanalysen stellen daher lediglich formale morphologische Klassifikationen von Fragmenten dar. Die von KODSI (1967) übernommene Zuordnung zu Artnamen dient allein dazu, den Vergleich mit der Literatur zu erleichtern.

Die Streuung von 11 der 13 Merkmale weicht signifikant von der Normalverteilung ab (Abb. 2). Dies ist durch die ausgeprägte, statistische Inhomogenität des Datenkörpers bedingt, die sich bei der numerischen Klassifikation im Q-Modus herausstellt (Abb. 3—5). Die Berechnung der Produkt-Moment-Korrelation ( $r$ ) zwischen den Merkmalen hat daher nur begrenzten Wert, denn es ist unvermeidlich, daß dabei Scheinkorrelationen berechnet werden, die aus einer Überlagerung von echter Merkmalskorrelation mit der Gruppierung der Individuen resultieren. Dabei weisen lediglich hohe  $r$ -Werte zwischen den Variablen einigermaßen zuverlässig auf bestehende echte Merkmalskorrelation hin. Eine Berechnung der Korrelationen innerhalb der Formenkreise war jedoch wegen der jeweils geringen Zahl

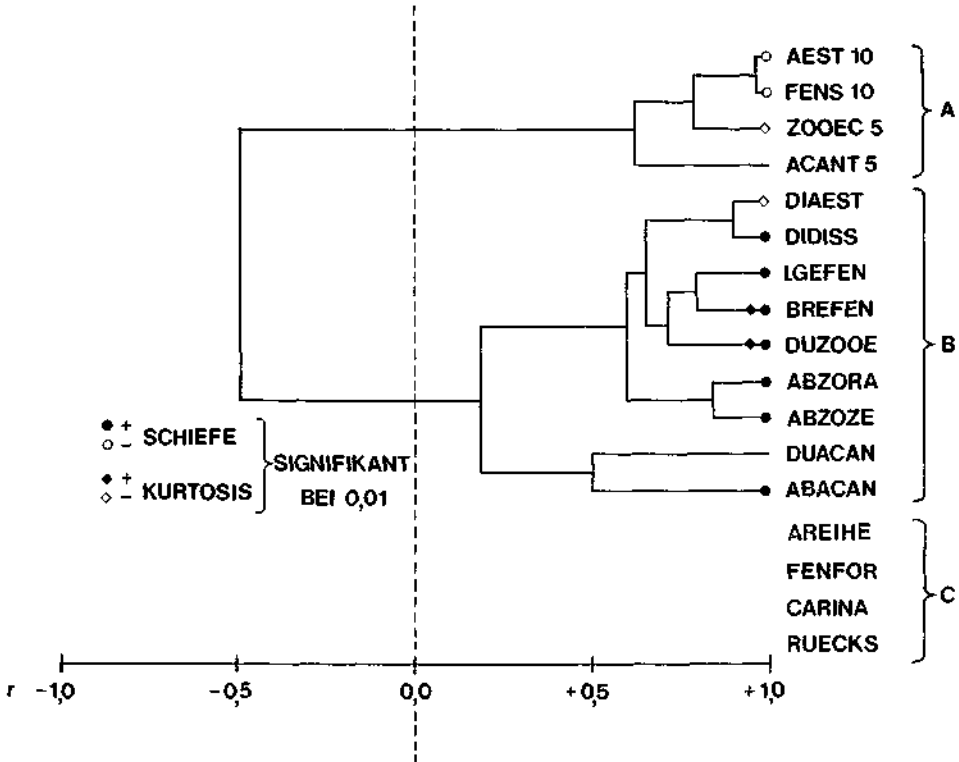


Abb. 2. Zweidiagramm zur Korrelationsanalyse der Merkmale 1—13 im R-Modus nach WPGM

der Fragmente nicht möglich, so daß die erwähnten Vorbehalte bei der Interpretation des Zweigdiagramms (Abb. 2) in Kauf genommen werden müssen.

Das angewandte Verfahren ist eine Variante der Cluster-Analyse nach der bekannten weighted-pair-group-method (WPGM) von SOKAL & MICHENER (1958) im R-Modus und wurde von SIEHL (1970) in FORTRAN II für eine Rechenanlage vom Typ IBM 7090 programmiert. In der Matrix der paarweisen Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten der  $m = 13$  Merkmale wird der höchste Koeffizient ( $r = 0,9629$ ) aufgesucht und das dazugehörige Merkmalspaar (AEST 10, FENS 10) durch ein synthetisches Element ersetzt, das — bei vektorieller Darstellung der Merkmalsvariablen im Koordinatensystem der  $n = 94$  Fragmente — der Winkelhalbierenden zwischen beiden Merkmalsvektoren entspricht. Als nächstes werden die Korrelationskoeffizienten zwischen dem neuen, das erste Merkmalspaar vertretenden Element und allen übrigen Merkmalen berechnet. In der danach vorliegenden Matrix von Korrelationskoeffizienten der Ordnung  $(m-1) \times (m-1)$  wird erneut der höchste Korrelationskoeffizient ermittelt ( $r = 0,8970$  zwischen den Merkmalen DIAEST und DIDISS) usw., bis nach  $(m-1)$  Schritten die Ausgangsmatrix abgebaut und die Liste der paar-verknüpfenden Koeffizienten bekannt ist. Der Rechenablauf ist graphisch als Zweigdiagramm dargestellt und bildet vereinfacht die vieldimensionale Struktur der rechnerischen Korrelation zwischen den Merkmalsvariablen ab. Die Ordinate trägt die Bezeichnung der Merkmale, geordnet nach Komplexen höher miteinander korrelierter Merkmale, die Abszisse die Skala des Korrelationskoeffizienten. Die Merkmale der Gruppe C konnten wegen der qualitativen numerischen Bewertung nicht in die Analyse einbezogen werden.

Komplex A besteht aus den Daten der klassischen Netzformel, alle Variablen sind hoch positiv miteinander korreliert. Dieser Befund dürfte einer echten Korrelation zwischen den betreffenden Merkmalen entsprechen, die auch von TAVENER-SMITH (1966) bei *Fenestella bicellulata* ETHERIDGE und — mit etwas anderer Merkmalsdefinition — innerhalb einer Kolonie von *Ptilofenestella carrickensis* TAVENER-SMITH festgestellt wurde.

Negativ korreliert mit Komplex A ist Komplex B, dessen Variablen die in der Netzformel zusammengefaßten Einzelmerkmale der Netzstruktur detaillierter aufschlüsseln. Auch hier dürften nur die hohen positiven Korrelationen mit Sicherheit auf bestehende echte Korrelationen hinweisen, sie betreffen: die Dicke der Äste und der Dissepimente, die Länge und Breite der Fenster und ihre Korrelation mit dem Durchmesser der Zooecien (vgl. TAVENER-SMITH, 1966, S. 416), ferner den Abstand der Zooecien von Rand zu Rand und von Zentrum zu Zentrum. Die rechnerisch ermittelten hohen positiven Korrelationen bestätigen auch den visuellen Eindruck der Merkmalszusammenhänge.

### Ergebnisse der numerischen Klassifikation

Durch eine numerische Klassifikation der Fragmente wurde nun untersucht, ob allein auf Grund der genannten Merkmalswerte eine Gruppierung der vermessenen Fragmente erzielt werden kann und in wie weit sie mit der von KODSI (1967) visuell vorgenommenen Aufgliederung in Formenkreise übereinstimmt.

Damit sollte an einem überschaubaren Beispiel das in der Paläontologie in zunehmendem Maße verwendete Werkzeug der numerischen Klassifikation überprüft werden, zum anderen waren Hinweise dafür zu erwarten, welche numerisch faßbaren Merkmale oder Merkmalskomplexe bei Fenestellen bevorzugt zu einer gegebenenfalls taxonomisch ausdeutbaren Klassifikation beitragen.

An den Rohdaten und transformierten Variaten wurden mehrere Hauptkomponenten- und Cluster-Analysen im Q-Modus durchgeführt. Für die Hauptkomponenten-Analyse stand das Rechenprogramm COVAP von MANSON & IMBRIE (1964), für die Cluster-Analyse ein von SIEHL (1970) aufgestelltes Programm nach der weighted-pair-group-method analog dem auf S. 613 für den R-Modus beschriebenen Verfahren zur Verfügung. Beide Programme sind in FORTRAN II für eine Rechenanlage vom Typ IBM 7090 geschrieben und verwenden die aus den Merkmalsdaten errechneten Koeffizienten proportionaler Ähnlichkeit nach IMBRIE & PURDY (1962), hier als T-Koeffizienten bezeichnet. Die Matrix der Koeffizienten ist symmetrisch und hat bei  $n$  Fragmenten die Ordnung  $n \times n$ , sie beschreibt bei  $m$  Merkmalen ein  $m$ -dimensionales Bündel von  $n$  Einheitsvektoren, von denen jeder einem der Fragmente zugeordnet und durch eine der  $n$  Spalten der Matrix definiert ist. Die Hauptkomponenten-Analyse geht davon aus, daß bei einer räumlichen Gruppierung der Vektoren, die einer Gruppierung der Fragmente in bezug auf ihre morphologische Ähnlichkeit entspricht, eine niedriger dimensionale Darstellung des Vektorenbündels in einem Hauptkomponenten- oder Faktorenraum möglich ist, ohne daß die durch die Matrix der Ähnlichkeitsmaße rechnerisch definierten Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den Fragmenten unzulässig verzerrt werden. Das Verfahren ist im einzelnen bei MANSON & IMBRIE (1964) und IMBRIE & VAN ANDEL (1964) beschrieben.

Im vorliegenden Fall wurden die  $n = 94$  in Abbildung 3 und 4 als Projektion ihrer Endpunkte gezeichneten Vektoren aus einem ( $m = 13$ )-dimensionalen Merkmalsraum in einen dreidimensionalen Faktorenraum übertragen, wobei gegenüber dem Merkmalsraum 99,3% (Abb. 3) bzw. 90,7% (Abb. 4) der Summe der Längenquadrate der Vektoren erhalten geblieben sind und somit die vereinfachte und anschauliche Darstellung die morphologischen Ähnlichkeitsbeziehungen der Fragmente weitgehend unverfälscht wiedergibt. Im Folgenden werden die Rohdaten jedes der  $m$  Merkmale in der Urliste als Variaten  $a_i$  bezeichnet. Um die durch die sehr unterschiedliche absolute Größe der Meßwerte verschiedener Merkmale (vgl. Tab. 2) stark voneinander abweichenden Variationsbreiten zu normieren und allen Merkmalen gleiches Gewicht bei der Klassifikation zu erteilen, wurden die Rohdaten  $a_i$  in Variaten  $b_i$  mit der Variationsbreite 1 transformiert, dabei ist:

$$b_i = \frac{a_i - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}} \quad ; i = 1, 2, 3 \dots n$$

$x_{\max}$  = jeweils der größte Wert einer Merkmalsreihe  
 $x_{\min}$  = jeweils der kleinste Wert einer Merkmalsreihe.

Die Hauptkomponenten-Analyse auf Grund aller 17 Merkmale zeigte bei transformierten Variaten  $b_i$  eine ausgeprägte Aufgliederung in die beiden Fragmentgruppen, die von KODSI (1967) den Untergattungen *Fenestella* (*Fenestella*) und *Fenestella* (*Minilya*) zugeordnet worden waren. Innerhalb der *F. (M.)* entsprechenden Gruppe ordneten sich alle Fragmente der Arten *compactilis*, *obliqua*, *plummerae* und *praevirgosa* als klar getrennte Gruppierungen an. Bei der zwei-

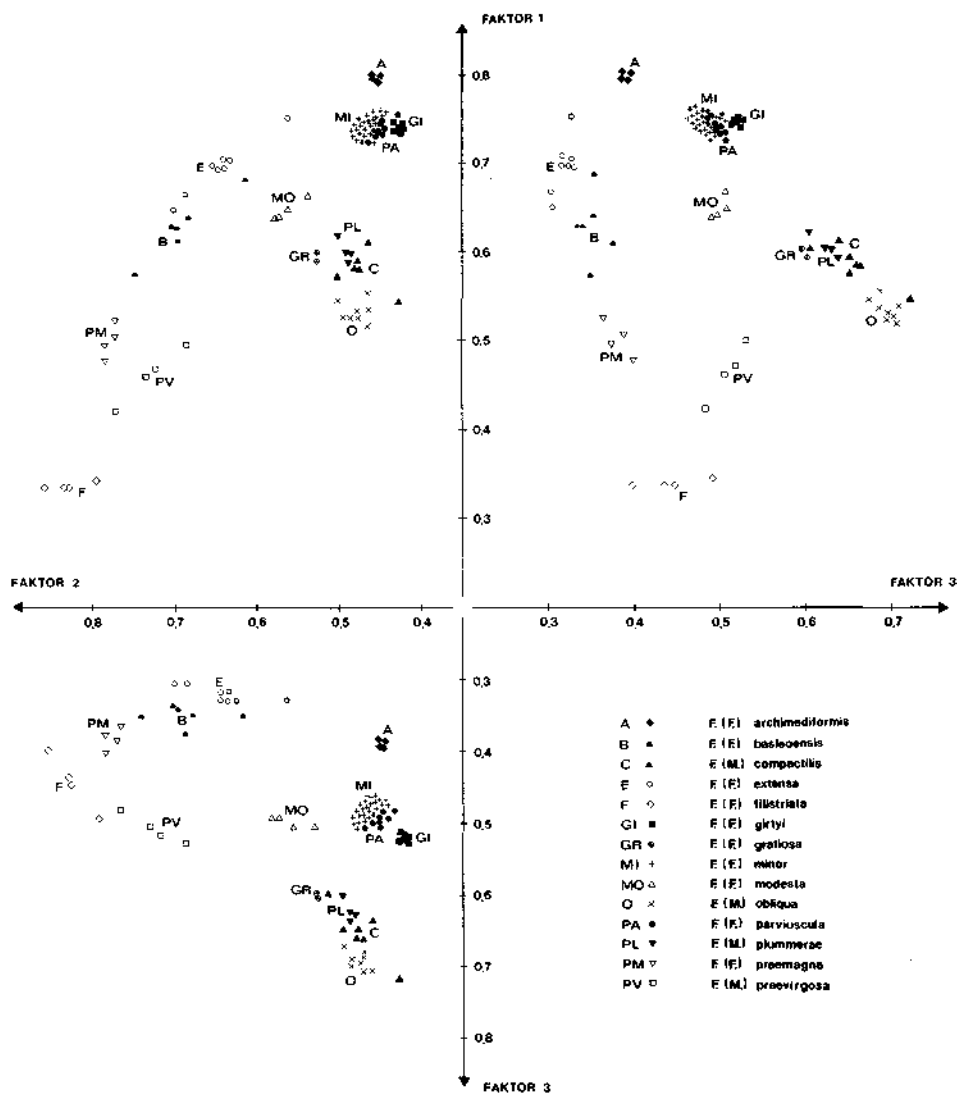


Abb. 3. Diagramm zur Hauptkomponentenanalyse aller Fragmente im Q-Modus mit Rohdaten der Merkmale 5–17.

ten übergeordneten Gruppe traten zwar die zu *F. (F.) minor*, *archimediiformis*, *filistriata*, *parviuscula* und *gratiosa* gestellten Fragmente als isolierte Häufungen hervor, die Verteilung der Fragmente von *F. (F.) extensa*, *modesta*, *girtyi* einerseits, von *F. (F.) praemagna* und *basleoensis* andererseits überlagerten einander jedoch weitgehend.

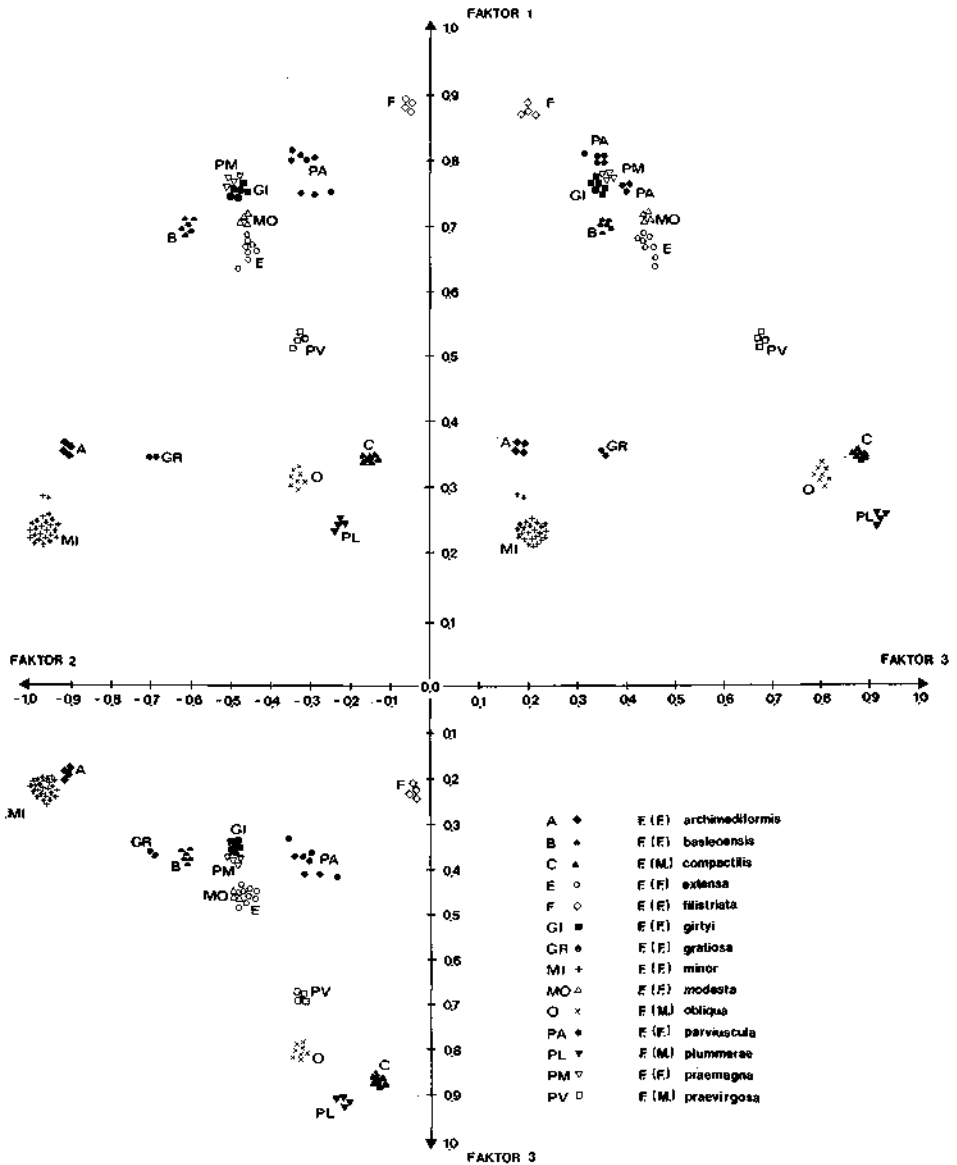


Abb. 4. Diagramm zur Hauptkomponentenanalyse aller Fragmente im Q-Modus mit transformierten Variaten der Merkmale 5—17.



Danach wurden Analysen getrennt nach den im Diagramm der Abbildung 2 durch negative Korrelation gekennzeichneten Merkmalskomplexen A und B vorgenommen.

Bei transformierten Daten  $b_i$  der vier Merkmale der Netzformel (Komplex A) zeichneten sich fünf Gruppen ab:

1. *F. (F.) praevirgosa*.
2. *F. (F.) filistriata*.
3. *F. (F.) archimediiformis*, *F. (F.) minor*, *F. (F.) parviuscula*, *F. (M.) plummerae*.
4. *F. (F.) praemagna*, *F. (F.) extensa*, *F. (F.) basleoensis*, *F. (M.) praevirgosa*.
5. *F. (M.) compactilis*, *F. (M.) obliqua*, *F. (M.) plummerae*, *F. (F.) gratiosa*.

Untransformierte Rohdaten ergaben eine etwas andersartige, jedoch weit weniger ausgeprägte Gruppengliederung.

Es zeigt sich also, daß auf Grund aller 17 Merkmale eine mit dem visuellen Eindruck generell übereinstimmende Gruppierung erzielt werden kann, wobei allerdings die Trennschärfe der numerischen Klassifikation nicht ausreicht, um KODSI's weitergehende Gruppierung nachzuvollziehen. Die mittels der vier Merkmale der klassischen Netzformel allein erhaltene Gruppengliederung widerspricht dagegen weitgehend dem visuellen Eindruck und auch dem Ergebnis der ersten Analyse. Daher wurden im nächsten Versuch die Merkmale der Netzformel eliminiert und nur der Datenkörper der 13 Merkmale der Komplexe B und C verwendet. Die Ergebnisse sind in den Abbildungen 3 und 4 als Schnitte durch den jeweils dreidimensionalen Faktorenraum graphisch dargestellt. Abbildung 3 zeigt das Ergebnis der Analyse auf Grund der Rohdaten  $a_i$ , Abbildung 4 das Ergebnis aus transformierten Daten  $b_i$ . Beide Diagramme ergänzen einander und zeigen eine Aufgliederung in 14 Formengruppen, die sich mit der von KODSI (1967) vorgenommenen Gruppierung der Fragmente deckt.

Während das Diagramm der Abbildung 3 eine Trennung der zu *F. (F.) minor*, *parviuscula* und *girtyi* einerseits und *F. (F.) gratiosa*, *F. (M.) plummerae*, *compactilis* und *obliqua* andererseits gestellten Fragmente nicht zuläßt, fallen die Häufungen der den genannten Arten zugeordneten Bruchstücke im Diagramm der Abbildung 4 weit auseinander, wobei aber stets die enge Zusammengehörigkeit innerhalb der Formengruppen gewahrt bleibt. Das Diagramm zeigt ferner, daß die Fragmente der vier Arten von *Minilya* ein eigenes Raumfeld besetzen, auch heben sich die Verteilungen der Fragmente von *F. (F.) minor*, *archimediiformis* und *gratiosa* vom Häufigkeitsmaximum der übrigen Fragmente ab. Diese übergeordnete Gruppierung ist jedoch verschwommen und variiert ebenfalls mit der Transformation der Daten.

Cluster-Analysen im Q-Modus bringen die Aufgliederung der untersuchten Zoarien-Fragmente noch besser zum Ausdruck (Abb. 5). Es wurde hier eine Transformation der Rohdaten  $a_i$  in Variaten  $c_i$  angewandt, wobei jede der transformierten Variablen den Mittelwert 0 und die Standardabweichung 1 besitzt.

Dabei ist:

$$c_i = \frac{a_i - \bar{a}}{s} ; i = 1, 2, 3 \dots n$$

$\bar{a}$  = Mittelwert der Rohdaten eines Merkmals.

$s$  = Standardabweichung der Rohdaten eines Merkmals.

Bei einem Ähnlichkeitsniveau des T-Koeffizienten von + 0,8 (gestrichelte Linie in Abb. 5) sind 14 voneinander getrennte morphologische Gruppen erkennbar, die vollkommen mit KODSI's Aufteilung der Fragmente in 14 verschiedene Arten übereinstimmen.

Die übergeordnete Gruppierung bei niedrigen Ähnlichkeitsniveaus verändert sich abermals stark mit der angewandten Klassifikationsmethode. So wird z. B. beim dargestellten Verfahren die Trennung in die beiden Untergattungen *Fenestella* (*Fenestella*) und *Fenestella* (*Minilya*) nicht vollzogen. Das ist verständlich, da die Zugehörigkeit zu einer der beiden Untergattungen durch den Verlauf der Acanthoporenreihe definiert wird, also einem einzigen, taxonomisch üblicherweise aber sehr hoch bewerteten Merkmal, das in gleichwertiger Kombination mit den übrigen 12 Merkmalen, die z. T. anderartige Gruppierungstendenzen besitzen, nicht voll zur Geltung kommt. Die Einordnung der Fragmente in höhere systematische Kategorien allein auf Grund der Ergebnisse numerischer Klassifikation ist problematisch, sofern auf eine gezielte Gewichtung von Merkmalen verzichtet wird, andererseits sind objektive Kriterien für Art und Ausmaß rechnerisch unterschiedlicher Merkmalsgewichte nicht zu erhalten. Daher ist die subjektive Entscheidung des Systematikers unersetzlich, der ein umfangreiches Material im ontogenetischen, ökologischen und stratigraphischen Zusammenhang überschaut [vgl. auch BOARDMAN, CHEETHAM & COOK (1969)]. Die numerische Klassifikation bietet somit beim derzeitigen Stand der Methodik wirksame Entscheidungshilfen allein beim Auffinden morphologisch homogener Gruppen im Bereich der niedrigsten taxonomischen Kategorien, wo Ähnlichkeitsanalysen auf Grund einer möglichst großen Zahl als gleichwertig angesehener Merkmale noch vertretbar sind.

### Diskussion

GOWER (1966) und REYMENT (1970) führen aus, daß die Hauptkomponenten-Analyse auf der Voraussetzung einer Korrelationsmatrix quantitativer Merkmalswerte vom R-Typus der Ordnung  $m \times m$  beruht und daher die in der numerischen Klassifikation üblich gewordene Anwendung auf Matrizen beliebiger Ähnlichkeitsmaße vom Q-Typus der Ordnung  $n \times n$  nicht immer gerechtfertigt ist. GOWER (1966) räumt jedoch ein, daß bei der Hauptkomponenten-Analyse im Q-Modus die relativen Abstufungen der Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen Elementen und Gruppen von Elementen sehr wohl korrekt wiedergegeben werden, wie zahlreiche empirisch nachprüfbare Beispiele aus der Literatur zeigen. Das gilt besonders für den hier gegebenen Fall der Darstellung in einem sehr niedrig dimensionalen Faktorenraum mit zwei bis drei Hauptkomponenten, ein Verfahren, das auch KLOVAN (1970) bei der Klassifikation devonischer Stromatoporen angewandt hat.

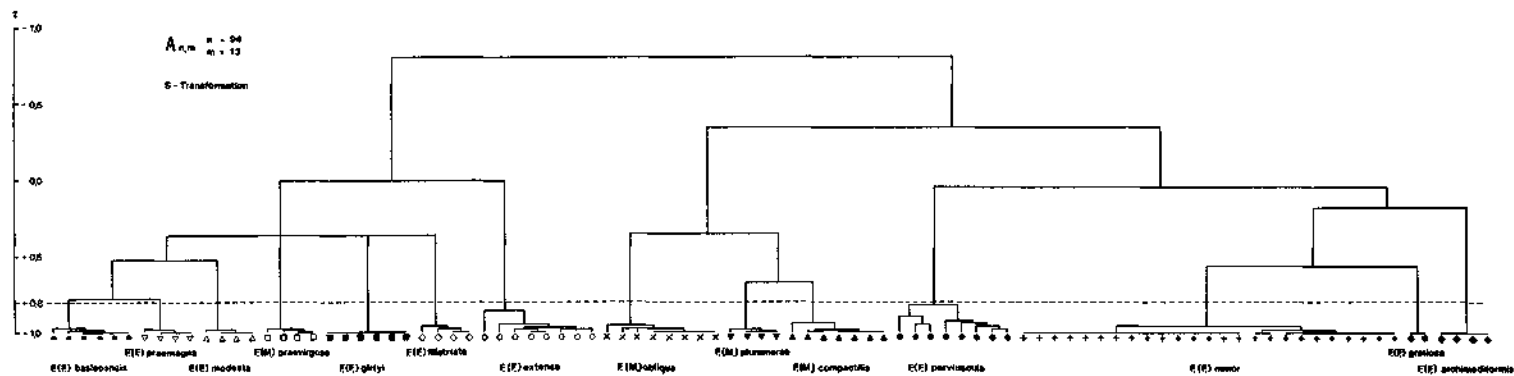


Abb. 5. Zweidiagramm zur Cluster-Analyse aller Fragmente im Q-Modus nach WPGM mit transformierten Variaten der Merkmale 5—17.

SIEHL (1970) unterwirft bei der Untersuchung von Fusuliniden die Ergebnisse der numerischen Klassifikation einem multivariaten statistischen Test, um die methodenbedingt unterschiedlichen Gruppierungsentwürfe auf ihre statistische Signifikanz zu prüfen und damit eine Handhabe zur Annahme eines der Entwürfe zu erhalten. Das ist dann von Bedeutung, wenn bei fließenden morphologischen Übergängen die vieldimensionalen Häufigkeitsverteilungen einander überlappen. Daraus resultieren bei den verschiedenartigen Klassifikationsmethoden im allgemeinen stark divergierende Entwürfe.

Im vorliegenden Fall erübrigt sich jedoch die Anwendung statistischer Prüfverfahren, da klar getrennte Häufungen vorliegen, die durch einen Test nur bestätigt werden können.

Es zeigt sich, wie schon TAVENER-SMITH (1966) vermutet hatte, daß der Netzformel nur ein begrenzter Wert bei der numerischen Kennzeichnung von Formenkreisen zukommt. Das ist verständlich, da sie ausschließlich Komplexmerkmale erfaßt, wobei sich die unterschiedliche Ausprägung der Einzelmerkmale innerhalb des Komplexes kompensieren kann. So ist z. B. die Zahl der Äste pro Längeneinheit sowohl durch die Dicke der Äste als auch durch die Breite der Fenster bestimmt, und Zoarien mit dicken Ästen und schmalen Fenstern können den gleichen Formelwert wie Zoarien mit dünnen Ästen und breiten Fenstern aufweisen. Der gegenläufigen Merkmalsausprägung sind allerdings durch die mäßig hohe positive Korrelation der Astdicke und Fensterbreite Grenzen gesetzt (Abb. 2), so daß die Netzformel durchaus, allerdings nur in groben Zügen, den Bauplan des Zoariums wiedergibt. Der Strukturtypus wird jedoch weit besser und zuverlässiger durch die numerische Bewertung möglichst kleiner, elementarer Merkmalseinheiten erfaßt (vgl. BOARDMAN, CHEETHAM & COOK, 1969). Dazu ist bei *Fenestella* das von TAVENER-SMITH (1966) vorgeschlagene Meßverfahren gut brauchbar. Es muß allerdings an besser erhaltenem Material noch erweitert und verfeinert werden. Dies war bei den vorliegenden verkieselten Fragmenten nicht möglich [vgl. KODSI (1967)].

Als weitere Voraussetzung für eine tragfähige taxonomische Klassifikation sind ferner quantitative Untersuchungen der Merkmalsvariabilität bei verschiedenen systematischen Gruppen notwendig, die besonders astogenetische und ökologische Aspekte berücksichtigen. Das betonen auch ANSTEY & PERRY (1970). Sie sind jedoch — ebenso wie wir — der Ansicht, daß auch beim derzeitigen Kenntnisstand geeignete Methoden der numerischen Ähnlichkeitsanalyse durchaus zur objektiven und reproduzierbaren Abgrenzung von Formenkreisen beitragen können. Die taxonomische Beurteilung der Formengruppen muß ohnehin ebenso wie die jeder nach herkömmlicher Art erzielten Gruppierung kritisch im weiter gefaßten Zusammenhang erfolgen.

ANSTEY & PERRY (1970) schlagen für die Aufgliederung in Formengruppen zunächst die Verwendung qualitativer, binärer Merkmalsdaten vor. Dem ist entgegenzuhalten, daß dabei die zahlreichen kontinuierlich variablen Merkmale nur unvollkommen erfaßt werden und die Untersuchung der Korrelation zwischen den Merkmalen sowie die Anwendung statistischer Prüfverfahren stark eingeschränkt sind. Ein kleiner Teil der Merkmale wird stets nur qualitativ zu

bewerten sein, generell ist aber das Vermessen und Abzählen morphologischer Elemente zu bevorzugen.

Die Verfasser danken Herrn Dr. TAVENER-SMITH (Belfast) für kritische Hinweise und der Gesellschaft für Mathematik und Datenverarbeitung (Bonn) für die Bereitstellung kostenloser Rechenzeit auf der Rechananlage IBM 7090/1410 am Rechenzentrum der Universität Bonn.

#### Literatur

- ANSTEY, R. L., & PERRY, T. G., 1970: Biometric procedures in taxonomic studies of paleozoic bryozoans. — *J. Pal.*, 44, 2, 383—398, Tulsa.
- BOARDMAN, R. S., CHEETHAM, A. H., & COOK, P. L., 1969: Intracolony variation and the genus concept in Bryozoa. — *Proc. North American Paleont. Convention, 1969*, S. 294—320.
- GOWER, J. C., 1966: Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. — *Biometrika*, 53, S. 325—338, London.
- IMBRIE, J., & PURDY, E. E., 1962: Classification of modern Bahamian sediments. — *Mem. Amer. Ass. Petr. Geol.*, 1, S. 253—272, Chicago.
- IMBRIE, J., & VAN ANDEL, T. H., 1964: Vector analysis of heavy-mineral data. — *Bull. Geol. Soc. America*, 75, S. 1131—1155, New York.
- KLOVAN, J. E., 1970: Numerical classification of *Stictostroma* PARKS from the Devonian of Southern Ontario, Canada. — *Bull. geol. Instn. Univ. Uppsala*, N. S. 2 : 4, S. 29—40, Uppsala.
- KODST, M. G., 1967: Die Fauna der Bank s des Auernig (Oberkarbon; Karnische Alpen, Österreich). 1. Teil: *Fenestella* LONSDALE 1839. — *Carinthia II*, 77, S. 59—81, Klagenfurt.
- MANSON, V., & IMBRIE, J., 1964: FORTRAN-program for factor and vector analysis of geologic data using an IBM 7090 or 7094/1401 computer system. — *Spec. Distr. Publ.*, 13, Geol. Surv. Kansas, S. 1—46, Lawrence.
- NEKHOROSHEV, W. P., 1926: Nishnekamennougolnye mshanki Kusnetzkiego basseina (Unterkarbonische Bryozoen des Kusnetz-Beckens). — *Bull. Com. geol. Leningrad*, 43, 10, S. 1237 bis 1290, Leningrad.
- REYMENT, R. A., 1970: Eigen-theory in numerical taxonomy. — *Bull. geol. Instn. Univ. Uppsala*, N. S. 2 : 8, S. 67—72, Uppsala.
- SIEHL, A., 1970: Zur numerischen Klassifikation von Fusuliniden. — *Habil. Schrift Math. Nat. Fak. Univ. Bonn*, 111 S., 49 Abb., 1 Tab., 1 Taf., Anhang: Rechenprogramme in FORTRAN II, Bonn (im Druck).
- SOKAL, R. R., & MICHENER, C. D., 1958: A statistical method for evaluation systematic relationships. — *Sci. Bull. Univ. Kansas*, 38, 1409—1438, Lawrence.
- SOKAL, R. R., & SNEATH, P. H. A., 1963: Principles of numerical taxonomy. — 359 S., Freeman & Co., San Francisco.
- TAVENER-SMITH, R., 1966: The micrometric formula and the classification of fenestrate cryptostomes. — *Paleontology*, 9, 3, S. 413—425, London.

## MERKMALSWERTE VON FENESTELLA-FRAGMENTEN (SCHICHT 5 DES AUERNIG), MESSWERTE IN 1/100 MM

FRAGMENT	AEST10	FENS10	ZOQEC5	ACANT5	DIAEST	DIDISS	LGEFEN	BREFEN	DUZOOE	ABZORA	A8ZOZE	DUACAN	ABAÇAN	ARETME	FENFOR	CARINA	RUECKS
ARCH01	18.0	16.0	17.0	13.0	20.0	9.0	45.0	37.0	8.4	19.0	28.0	8.0	38.0	0.	1.0	0.	3.0
ARCH02	18.0	16.0	17.0	13.0	20.0	9.0	45.0	37.0	8.4	19.0	28.0	8.0	38.0	0.	1.0	0.	3.0
ARCH03	18.0	16.0	17.0	13.0	20.0	9.0	45.0	37.0	8.4	19.0	28.0	8.0	38.0	0.	1.0	0.	3.0
ARCH03	18.0	16.0	17.0	13.0	20.0	9.0	45.0	37.0	8.4	19.0	28.0	8.0	38.0	0.	1.0	0.	3.0
BASL01	13.0	8.4	15.0	9.0	35.0	19.0	104.0	39.0	8.0	22.0	33.0	8.0	56.0	0.	3.0	1.0	3.0
BASL02	13.0	8.4	15.0	9.0	35.0	21.0	110.0	39.0	8.0	22.0	33.0	8.0	56.0	0.	3.0	1.0	3.0
BASLX3	12.0	8.4	15.0	9.0	35.0	19.0	110.0	40.0	8.0	22.0	33.0	8.0	58.0	0.	3.0	1.0	3.0
BASL04	13.0	7.0	15.0	10.0	35.0	17.0	120.0	39.0	8.0	22.0	33.0	8.0	50.0	0.	3.0	1.0	3.0
BASL05	14.0	10.0	15.0	8.0	35.0	18.0	90.0	35.0	8.0	22.0	33.0	8.0	62.0	0.	3.0	1.0	3.0
BASLX6	13.0	8.4	15.0	9.0	35.0	19.0	103.0	36.7	8.0	22.0	33.0	8.0	50.0	0.	3.0	1.0	3.0
EXTE01	16.4	11.4	18.0	13.0	15.9	11.4	72.0	42.0	7.5	18.0	28.0	4.0	39.0	0.	5.0	1.0	3.0
EXTE02	16.5	11.5	18.0	13.0	16.0	12.0	73.0	42.0	7.0	18.0	28.0	4.0	39.0	0.	5.0	1.0	3.0
EXTE03	15.0	11.4	18.0	13.0	18.0	13.0	74.0	45.0	7.5	18.0	28.0	4.0	39.0	0.	5.0	1.0	3.0
EXTE04	16.5	10.5	18.0	13.0	17.0	12.0	74.0	42.5	8.0	18.0	28.0	4.0	39.0	0.	5.0	1.0	3.0
EXTE05	16.9	10.0	18.0	12.0	17.0	12.0	84.0	41.0	8.0	18.0	28.0	4.0	42.0	0.	5.0	1.0	3.0
EXTE06	18.0	13.0	18.0	14.0	14.0	10.0	80.0	35.0	8.0	18.0	28.0	4.0	36.0	0.	5.0	1.0	3.0
EXTE07	17.0	12.0	18.0	13.0	15.0	14.0	63.0	50.0	8.0	18.0	28.0	4.0	40.0	0.	5.0	1.0	3.0
EXTE08	16.0	12.0	18.0	13.0	16.0	12.0	70.0	42.0	6.0	18.0	28.0	4.0	38.0	0.	5.0	1.0	3.0
FIL101	10.0	5.5	16.0	0.	39.4	24.3	143.0	53.0	11.0	18.0	30.0	0.	0.	0.	1.0	1.0	1.0
FIL1X2	10.0	5.5	16.0	0.	40.0	25.0	145.0	55.0	11.0	18.0	30.0	0.	0.	0.	1.0	1.0	1.0
FIL103	10.0	6.0	16.0	0.	40.0	28.0	120.0	49.0	11.0	18.0	30.0	0.	0.	0.	1.0	1.0	1.0
FIL104	10.0	5.0	16.0	0.	37.0	21.0	160.0	60.0	11.0	18.0	30.0	0.	0.	0.	1.0	1.0	1.0
GIRT01	19.0	17.0	16.0	16.0	25.0	14.0	40.0	28.0	8.0	21.0	30.0	3.0	31.0	0.	1.0	1.0	3.0
GIRT02	19.0	17.0	16.0	16.0	25.0	14.0	40.0	28.0	8.0	21.0	30.0	3.0	31.0	0.	1.0	1.0	3.0
GIRT03	19.0	17.0	16.0	16.0	25.0	14.0	40.0	28.0	8.0	21.0	30.0	3.0	31.0	0.	1.0	1.0	3.0
GIRT04	19.0	17.0	16.0	16.0	25.0	14.0	40.0	28.0	8.0	21.0	30.0	3.0	31.0	0.	1.0	1.0	3.0
GIRT05	19.0	17.0	16.0	16.0	25.0	14.0	40.0	28.0	8.0	21.0	30.0	3.0	31.0	0.	1.0	1.0	3.0
GIRT06	19.0	17.0	16.0	16.0	25.0	14.0	40.0	28.0	8.0	21.0	30.0	3.0	31.0	0.	1.0	1.0	3.0
GRAT01	20.0	17.0	17.0	35.0	24.3	12.0	43.0	26.0	7.0	19.0	27.0	3.5	14.0	0.	4.0	0.	2.0
GRAT02	20.0	17.0	17.0	35.0	25.0	12.0	43.0	26.0	7.0	19.0	27.0	3.5	14.0	0.	4.0	0.	2.0
MIN001	21.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.5	0.	1.0	0.	2.0
MIN002	21.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN004	20.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN005	21.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN006	21.0	20.0	20.0	22.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	5.0	22.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN007	22.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.5	0.	1.0	0.	2.0
MIN008	21.0	20.0	20.0	22.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	22.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN009	20.0	20.0	20.0	20.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	25.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN010	21.0	20.0	20.0	20.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	25.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN011	22.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN012	20.0	20.0	20.0	22.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	5.0	22.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN013	21.0	20.0	20.0	22.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	22.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN014	21.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	24.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN015	20.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	5.0	23.5	0.	1.0	0.	2.0
MIN016	21.0	20.0	20.0	20.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	3.0	25.0	0.	1.0	0.	2.0

MIN017	20.0	20.0	20.0	20.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	25.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN018	21.0	20.0	20.0	22.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	22.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN019	21.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN020	20.0	20.0	20.0	22.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	3.0	22.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN021	22.0	20.0	20.0	22.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	22.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN022	21.0	20.0	20.0	22.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	22.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN023	20.0	20.0	20.0	20.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	5.0	25.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN024	21.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN025	22.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.0	0.	1.0	0.	2.0
MIN026	21.0	20.0	20.0	21.0	17.0	10.0	35.0	26.0	7.0	17.0	25.0	4.0	23.0	0.	1.0	0.	2.0
MODE01	16.0	12.0	19.0	15.0	39.0	24.0	60.5	31.3	8.0	19.0	26.0	5.0	33.0	0.	2.0	1.0	3.0
MODE02	16.0	12.0	19.0	15.0	30.0	24.0	61.0	32.0	8.0	19.0	26.0	5.0	33.0	0.	2.0	1.0	3.0
MODE03	16.0	12.0	20.0	15.0	30.0	24.0	55.0	35.0	8.0	19.0	26.0	5.0	33.0	0.	2.0	1.0	3.0
MODE04	16.0	12.0	18.0	15.0	30.0	24.0	58.0	31.3	8.0	19.0	26.0	5.0	33.0	0.	2.0	1.0	3.0
PARV01	20.0	18.0	19.0	20.0	20.0	10.0	37.4	29.3	9.0	16.5	26.0	4.0	25.0	0.	1.0	1.0	1.0
PARV02	20.0	18.0	19.0	20.0	20.0	10.0	37.0	30.0	9.0	16.0	27.0	4.0	25.0	0.	1.0	1.0	1.0
PARV03	20.0	18.0	20.0	20.0	20.0	10.0	37.4	29.3	8.0	15.0	27.0	4.0	25.0	0.	1.0	1.0	1.0
PARV04	20.0	18.0	18.0	20.0	20.0	10.0	37.4	30.0	9.0	18.0	26.0	4.0	25.0	0.	1.0	1.0	1.0
PARV05	20.0	18.0	20.0	20.0	21.0	10.0	37.0	26.0	9.0	15.0	25.0	4.0	25.0	0.	1.0	1.0	1.0
PARV06	20.0	18.0	19.0	20.0	21.0	10.0	37.0	26.0	9.0	17.0	27.0	4.0	25.0	0.	1.0	1.0	1.0
PARV07	20.0	18.0	19.0	20.0	19.0	10.0	37.0	33.0	8.0	16.0	26.0	4.0	25.0	0.	1.0	1.0	1.0
PARVX8	20.0	18.0	18.0	20.0	19.0	10.0	37.0	33.0	9.0	18.0	28.0	4.0	25.0	0.	1.0	1.0	1.0
PRAE01	14.0	8.0	16.0	11.0	35.0	21.0	123.0	35.0	10.0	19.0	31.0	8.0	36.4	0.	2.0	1.0	3.0
PRAEX2	14.0	8.0	16.0	11.0	35.0	21.0	120.0	35.0	10.0	19.0	31.0	8.0	37.0	0.	2.0	1.0	3.0
PRAEX3	14.0	8.0	16.0	10.0	35.0	21.0	123.0	35.0	10.0	19.0	31.0	8.0	44.0	0.	2.0	1.0	3.0
PRAEX4	14.0	8.0	16.0	12.0	35.0	20.0	120.0	35.0	13.0	19.0	31.0	8.0	30.0	0.	2.0	1.0	3.0
COMP01	20.0	18.0	18.0	32.8	30.0	15.4	39.3	28.1	7.0	17.0	26.0	4.0	14.0	1.0	7.0	1.0	1.0
COMP02	20.0	18.0	18.0	33.0	30.0	15.0	39.0	28.0	7.0	17.0	26.0	4.0	14.0	1.0	7.0	1.0	1.0
COMP03	20.0	18.0	18.0	33.9	29.0	16.0	41.0	27.2	7.0	17.0	26.0	4.0	14.0	1.0	7.0	1.0	1.0
COMP04	20.0	18.0	18.0	31.0	28.0	15.4	39.0	29.0	7.0	17.0	26.0	4.0	14.0	1.0	7.0	1.0	1.0
COMP05	20.0	18.0	18.0	33.0	26.0	14.0	43.0	33.0	7.0	17.0	26.0	4.0	14.0	1.0	7.0	1.0	1.0
COMP06	20.0	18.0	18.0	33.0	35.0	17.0	36.0	24.0	7.0	17.0	26.0	4.0	14.0	1.0	7.0	1.0	1.0
COMP07	20.0	18.0	18.0	33.0	27.0	15.0	38.0	32.0	7.0	17.0	26.0	4.0	14.0	1.0	7.0	1.0	1.0
OBLI01	18.0	18.0	18.0	35.0	33.0	18.0	39.0	19.0	8.0	15.0	25.0	7.5	14.0	1.0	1.0	1.0	4.0
OBLI02	19.9	19.9	19.9	36.4	32.6	17.4	39.8	18.8	8.0	14.7	24.9	7.5	14.0	1.0	1.0	1.0	4.0
OBLI03	20.0	20.0	20.0	36.4	32.6	17.4	37.4	18.8	8.0	15.0	26.0	7.5	14.0	1.0	1.0	1.0	4.0
OBLI04	18.0	18.0	20.0	37.0	30.0	18.0	39.0	22.0	8.0	15.0	23.5	7.5	14.0	1.0	1.0	1.0	4.0
OBLI05	18.0	20.0	18.0	35.0	30.0	16.0	37.0	16.0	8.0	15.0	26.0	7.0	14.0	1.0	1.0	1.0	4.0
OBLI06	18.0	18.0	18.0	35.0	33.0	16.5	39.0	19.0	8.0	15.0	25.0	7.5	14.0	1.0	1.0	1.0	4.0
OBLI07	19.9	19.9	19.9	36.4	35.0	17.0	38.5	19.0	8.0	15.0	25.0	7.5	14.0	1.0	1.0	1.0	4.0
OBLI08	22.0	22.0	20.0	36.0	29.0	15.0	36.0	18.0	8.0	15.0	25.0	8.0	14.0	1.0	1.0	1.0	4.0
PLUM01	25.0	23.0	20.0	39.7	21.0	10.5	35.0	21.0	7.0	17.0	25.0	4.5	12.0	1.0	6.0	1.0	3.0
PLUM02	25.0	23.0	20.0	35.0	18.0	10.0	35.0	21.0	7.0	17.0	25.0	5.0	12.0	1.0	6.0	1.0	3.0
PLUM03	25.0	25.0	20.0	45.0	22.0	11.0	35.0	21.0	7.0	17.0	25.0	4.0	12.0	1.0	6.0	1.0	3.0
PLUM04	25.0	22.0	20.0	40.0	21.0	10.0	35.0	21.0	7.0	17.0	25.0	4.0	12.0	1.0	6.0	1.0	3.0
VIRG01	14.0	9.5	16.0	32.4	32.9	19.0	84.0	31.0	8.0	20.0	31.0	3.0	15.0	1.0	2.0	1.0	5.0
VIRG02	14.0	10.0	16.0	33.0	30.0	19.0	75.0	30.0	8.0	20.0	31.0	3.0	15.0	1.0	2.0	1.0	5.0
VIRG03	14.0	10.0	16.0	35.0	34.0	19.0	90.0	35.0	8.0	20.0	31.0	3.0	14.0	1.0	2.0	1.0	5.0
VIRG04	14.0	9.0	16.0	30.0	36.0	19.0	100.0	28.0	8.0	20.0	31.0	3.0	16.0	1.0	2.0	1.0	5.0

\* DIE LISTE ENTHAELT 94 FRAGMENTE MIT JE 17 MERKMALEN