© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZITTELIANA	3	3—35	München, 1. 10. 1974

Quantitative Untersuchungen an Rhaetina gregaria (SUESS) (Brachiopoda)

Von

CHRISTOPH KLÖREN[1])

Mit 31 Abbildungen und Tafeln 1—5

Zusammenfassung

Am Beispiel einer rätischen Terebratuliden-Fauna (Brachiopoda) werden quantitative Untersuchungstechniken diskutiert und durchgeführt.

Methodische Ergebnisse

1. Die für eine optimale Stichprobe geltenden Homogenitätskriterien können im Rahmen paläontologischer Stichproben nur näherungsweise erfüllt werden, da die Inhomogenität bewirkenden Faktoren in Ausmaß und Richtung ihrer Wirksamkeit nur noch theoretisch, nicht aber konkret und damit eliminierbar zu erfassen sind.
2. Werden zum Zwecke der formalen Ausschaltung der ontogenetischen Variabilität aus den Individuen-Daten (x u. y) einer paarigen Meßreihe Quotienten y/x gebildet, so sind diese vom ontogenetischen Zustand der Daten liefernden Individuen unabhängig, wenn das mittlere relative Wachstum der Population einer Geradegleichung der allgemeinen Form $y = ax$ folgt.
   Quotienten, die aus den Individuendaten einer Population gebildet werden, deren relatives Wachstum durch die allgemeine Gleichung $y = ax + b$ oder $y = ax - b$ beschrieben werden kann, sind vom ontogenetischen Zustand der Daten liefernden Individuen abhängig. Solche Quotienten liefern daher keine sinnvoll interpretierbaren Verteilungen.
3. Populationen, die durch Geraden der allgemeinen Form $y = ax + b$ bzw. $y = ax - b$ beschrieben werden können, müssen durch Translation der Originaldaten in die allgemeine Form $y = ax$ gebracht werden. Die aus den translatierten Originaldaten zu bildenden Quotienten sind als Tangens-Werte aufzufassen.
4. An Populationen, deren mittleres relatives Wachstum einer gekrümmten Linie folgt, ist Schichtung dermaßen nach dem relativen Individualalter (z. B. x) vorzunehmen, daß die Schichten Teilabschnitte annähernd linearen Wachstums darstellen.
5. Die Bildung von Quotienten y/x oder x/y (wenn $y = ax$), bzw. nach Translation von Originaldaten die Bildung von Tangens oder Cotangens, ist dann gleichermaßen sinnvoll, wenn eine Schichtung der Population nach dem relativen Alter nicht vorgenommen wurde. Erfolgte eine Schichtung, so sind die Daten, die das relative Alter repräsentieren, im Nenner des Quotientenbruches zu führen.
6. Die Schätzung von Korrelationskoeffizienten für die ontogenetisch veränderten Merkmalspaare einer Population liefert keine sinnvoll interpretierbaren Ergebnisse.

Faunistische Ergebnisse

1. Die analysierten Individuen gehören den Arten *Rhaetina gregaria* (SUESS) und *Rhaetina pyriformis* (SUESS) an.
2. Beide Populationen sind als „life assemblages" im Sinne BOUCOT's aufzufassen.
3. Die qualitative Differenzierung der beiden Populationen gelingt bei Individuen ab etwa 14 mm Länge. Eine Unterscheidung kleinerer Formen ist nur formal auf quantitativem Wege durchführbar.
4. Der Brachialapparat der Individuen von *Rhaetina gregaria* (SUESS) erfährt eine Metamorphose.
5. Im Anschluß an die Metamorphose des Brachialapparates von *Rhaetina gregaria* (SUESS) spaltet sich die Population in zwei quantitativ ermittelte Teilkollektive auf, die sich zahlenmäßig etwa wie 1:1 verhalten. Es wird Sexual-Dimorphismus vermutet.
6. Alle gemessenen Daten, bzw. die aus ihnen errechneten Kennwerte, haben primär nur Gültigkeit für die f o s s i l e Fauna, von der sie genommen wurden. Sie können, müssen aber nicht den quantitativen „Zustand" der Fauna vor ihrer Einbettung und Fossilisierung wiedergeben.

[1]) Dr. CH. KLÖREN, 810 Blvd. Campbell, Chibougamau, P. Q., Canada.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Summary

Using a Rhaetian Terebratulid fauna (Brachiopoda) as an example, quantitative investigation techniques are discussed and applied.

Theoretical Results

1. The criteria of homogenity in obtaining an optimal random sample can only be approximately fullfilled in the framework of paleontological random sampling, because the factors which produce inhomogenity, as far as their effectivity (dimension and direction) is concerned, can only be realized theoretically, but cannot be concretely eliminated.
2. The quotient y/x, constructed from the individual data (x and y) is independent of the ontogenetic state of those individuals as long as the average relative growth of the population adheres to a linear equation having the general form $y = ax$. When the relative growth of a population can be described by the general equation $y = ax + b$ or $y = ax - b$, the quotients, constructed from data derived from the individuals, are dependent upon the ontogenetic state of development of the individuals delivering the data. Therefore, such quotients do not reflect rationally interpretable distributions.
3. The original data of populations, which can be described by the general equation $y = ax + b$ or $y = ax - b$, must be transposed into the form $y = ax$. The quotients which are formed from the transposed original data are to be considered as tangent values.
4. When the average relative growth describes a curve, the population is to be grouped according to the relative age of the individuals (e. g. x), so that the single groups approximately represent linear growth.
5. The construction of the quotients y/x or x/y (if $y = ax$), or respectively the construction of tangents or cotangents after transposing original data, is equally correct if the grouping of the population according to relative age is not undertaken. If the data, representing relative age are grouped, they are placed in the denominator of the fraction.
6. The evaluation of correlation coefficients for the ontogenitically changed characteristic pairs of a population do not deliver rationally interpretable results.

Faunistical Results

1. The analysed individuals belong to the species *Rhaetina gregaria* (Suess) and *Rhaetina pyriformis* (Suess).
2. Both of these populations are to be considered „life assemblages" after Boucot.
3. Qualitative differenciation of individuals larger than about 14 mm is possible in both populations. Smaller forms can only be distinguished by formal quantitative means.
4. The brachial apparatus of *Rhaetina gregaria* (Suess) undergoes metamorphosis.
5. Following the metamorphosis of the brachial apparatus of *Rhaetina gregaria* (Suess), this population splits up into two, quantitatively distinct, collectives in a 1 : 1 proportion. Sexual dimorphism is supposed.
6. All measured data, and respectively the index values calculated there from, have validity only for the fossile fauna from which they were derived. These data may, but must not necessarilly, reflect upon the quantitative state of the fauna before its burial and fossilisation.

Inhalt

Vorwort 5
1. Einleitung 5
2. Methodik 6
2.1 Homogenität 6
2.2 Das relative Wachstum 9
2.3 Quotienten 10
2.4 Tangens 11
2.5 Nichtlineares relatives Wachstum im Rahmen des tg-Konzeptes 12
2.6 Test auf Normalverteilung 14
2.7 Zerlegung von Mischverteilungen 15
2.8 Korrelation 15
3. Das qualitative Erscheinungsbild der Terebratuliden-Fauna 16
3.1 *Rhaetina gregaria* (Suess), 1854 16
3.2 *Rhaetina pyriformis* (Suess), 1854 17
4. Ergebnisse der quantitativen Analyse 18
4.1 *Rhaetina gregaria* (Suess), 1854 18
4.1.1 Die Häufigkeiten der Stadien des relativen Alters 18
4.1.2 Das relative Wachstum von Dicke und Breite der Gehäuse 18
4.1.3 Das relative Wachstum von Höhe und Breite der Schleifen 20
4.1.4 Prüfung der Verteilung ontogenetisch nicht veränderter Merkmale 20
4.2 *Rhaetina pyriformis* (Suess), 1854 29
4.2.1 Die Häufigkeiten der Stadien des relativen Alters 29
4.2.2 Das relative Wachstum von Dicke und Breite 29
5. Beurteilung der Terebratuliden-Fauna 29
5.1 „Biocoenose" 29
5.2 Dimorphismus 30
6. Bewertung der quantitativen Merkmale 33
7. Zitiertes Schrifttum 35
Anhang: Tafel 1—5

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vorwort

Die vorliegende Arbeit entstand auf Anregung meines sehr verehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. R. Dehm. Für sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit, für manchen Ratschlag, sowie für seine verständnisvolle Geduld, fühle ich mich ihm zu großem Dank verpflichtet.

Herr Prof. Dr. K. W. Barthel stand mir mit Rat und Tat zur Seite, wofür ihm an dieser Stelle herzlichst gedankt sei.

Herrn Landeskonservator Dr. H. K. Zöbelein danke ich für seine Hilfe bei der Literaturbeschaffung.

Herr Dr. D. Pearson gewährte mir freundlicherweise Einblick in ein noch nicht abgeschlossenes Manuskript über triassische Brachiopoden.

Für zahlreiche fachliche Aussprachen danke ich meinen Studienkollegen, den Herren Drs. V. Janicke und G. Schairer, sowie Herrn Dipl.-Geologen N. Schmidt.

Ferner danke ich Herrn Dipl.-Math. F. Lehmann für die Durchsicht meines Manuskriptes und für seine freundliche Beratung.

Schließlich gilt mein besonderer Dank der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, die mir die kostenlose Benutzung der Anlagen des Leibniz-Rechenzentrums gestattete, wodurch sie die vorliegende Arbeit technisch erst möglich machte.

1. Einleitung

Die Methoden zur quantitativen Beschreibung fossiler Faunen entstammen der analytischen und der deskriptiven Statistik, deren Grundlagen in der einschlägigen Literatur behandelt werden (z. B.: Pfanzagl 1966, Hengst 1967). Der Wert einer Statistik steht und fällt mit ihrer sinnvollen Anwendung. Werden statistische Schätzmethoden nur mechanisch, ohne Berücksichtigung gewisser Vorbedingungen durchgeführt, so können sich Ergebnisse einstellen, die nicht vernünftig zu deuten sind.

Die vorliegende Untersuchung setzt sich kritisch mit einigen in der Paläontologie gebräuchlichen quantitativen Verfahren auseinander und wendet diese, verbunden mit neu entwickelten Vorstellungen, praktisch an. Als ergiebiges Demonstrationsobjekt hat sich eine umfangreiche rätische Brachiopoden-Fauna angeboten, die von einer schon seit langem bekannten Fundstelle im Gebiet der Oberwössener Mulde entnommen werden konnte (Topogr. Karte 1:25 000, Blatt Marquartstein Nr. 8240: NE Brem, an der Holzreiße, dicht unter der Wegeinmündung zur Gschlad-Alm, R. 36 42 50/H. 86 90 00). Nach Doben (1959) und Franz (1966) handelt es sich bei dem fossilführenden Gestein um eine Einschaltung von Starhemberger Fazies im obersten Oberrätkalk. Das Gestein besteht aus gelben, teils etwas grünlichen oder rötlichen, stark mergeligen Brachiopoden-Kalken von 8—10 cm Bankmächtigkeit, die mit dünnen Tonlagen abwechseln.

Zum Zeitpunkt meiner Grabungen im Jahre 1965 betrug die Breite des Aufschlusses etwa 5 Meter, seine Höhe etwa 1,80 Meter. Da sich ein Herauspräparieren der Brachiopoden aus dem frischen Gestein infolge der dabei zustandegekommenen hohen Zerstörungsrate und wegen der mit dieser Gewinnungsmethode einhergehenden Vernachlässigung kleiner Faunenelemente als unvorteilhaft erwies, wurde etwa ein Kubikmeter des verwitterten Basisschuttes abgebaut und geschlämmt. Das Schlämmen erbrachte eine ausreichende Individuenzahl, eine größenmäßige Zusammensetzung der Fauna, die der im Muttergestein sehr nahe stehen dürfte und von Matrix freie Brachiopoden, wie sie mit Hammer und Meißel in dieser Menge nur unter enormem Zeitaufwand präpariert werden könnten.

Die Bezeichnung des Gesteins als Brachiopoden-Kalk deutet an, daß die namengebende Tiergruppe die Hauptmasse des Fossilinhaltes ausmacht. Franz (1966, S. 75, 76) schätzt ihren Anteil an der Gesamtfauna auf 95 % und liefert eine ausführliche Liste der Begleitfauna.

Die folgenden Brachiopoden-Gattungen wurden im Rahmen dieser Untersuchung an der Lokalität gesammelt:

Austrirhynchia	Arten:	1	Exemplare:	69
Rhaetina		2		21+1306
Triadithyris		1		3
Zeilleria		1		7
	Summen:	5		1406

Geringe Individuenzahlen verbieten die quantitative Bearbeitung der Individuen von *Triadithyris* und *Zeilleria*. Die äußerst zierlichen Brachiopoden der Gattung *Austrirhynchia* sind überwiegend derart verletzt, daß aussagekräftige Messungen an ihnen nicht vorgenommen werden konnten. Von den vier aufgeführten Gattungen zeichnet sich *Rhaetina* durch besonderen Individuenreichtum aus. Die besten, d. h. sowohl in quantitativer als auch in qualitativer Hinsicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

repräsentativsten Daten ließ *Rhaetina gregaria* (SUESS) mit 1306 Exemplaren erwarten. Weniger geeignet erschien *Rhaetina pyriformis* (SUESS) mit nur 21 Exemplaren. Sie wird jedoch soweit als möglich in die Untersuchungen mit einbezogen, einmal wegen ihrer nahen Verwandtschaft zu *R. gregaria* (SUESS), zum anderen wegen der besonderen Problematik, die die Differenzierung der Jugendformen der beiden Arten darstellt.

Aus 86 Individuen verschiedenen Individualalters wurden zur Klärung der inneren Morphologie Transversal-Schliffserien angefertigt, die etwa 2500 Lackfilme (peels) ergaben. Von den geschliffenen Stücken, deren Länge 25 mm und mehr betrug, wurden Abgüsse hergestellt. Ferner wurden alle durch Schleifen zerstörten Exemplare durch Fotos belegt.

An Individuen, die eine geringere Länge als 10 mm aufwiesen, wurden mit Hilfe eines Binokulars Messungen durchgeführt. Die Maße der übrigen konnten mit der Schiebelehre hinreichend genau erfaßt werden. Die Meßrichtungen am Terebratuliden-Gehäuse und an der Schleife sind in Abbildung 1 definiert. Das Belegmaterial (Originale [O], Abgüsse [A], Lackfilme [P], Fotos und Rechenprotokolle) wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München unter der Inventar-Nr. 1965 XXVII aufbewahrt.

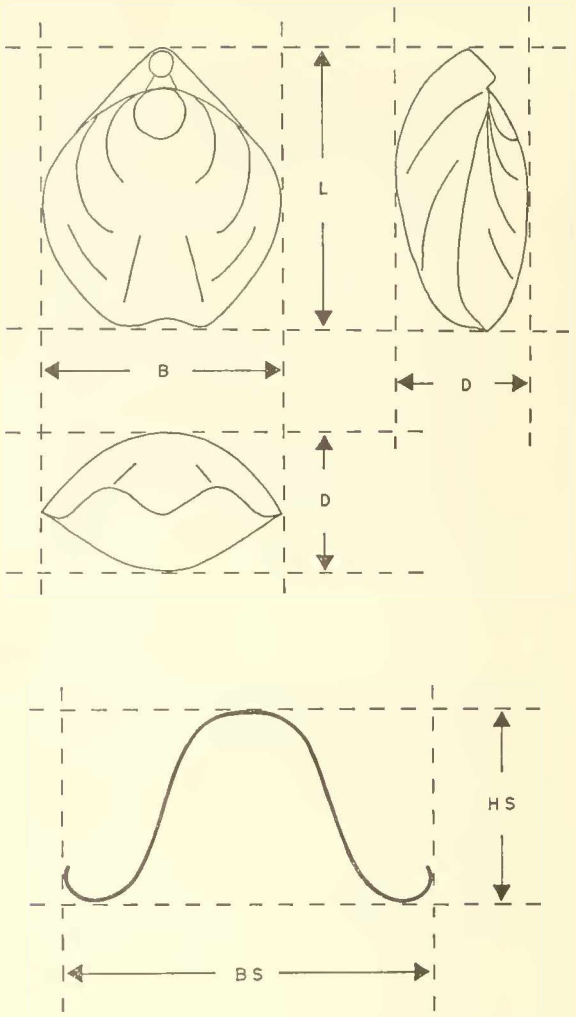


Abb. 1: Vermessungsschema des Terebratuliden-Gehäuses und der Schleife (in der Ebene des Transversalbandes). L = Länge (Maßstab für das relative Individualalter), B = Breite, D = Dicke des Gehäuses, BS = Breite der Schleife, HS = Höhe der Schleife.

2. Methodik

2. 1. Homogenität

Eine fossile Fauna stellt den Bruchteil einer teilweise überlieferten Gesamtfauna dar. Daher entspricht die Aufsammlung des Paläontologen einer Stichprobe, mit deren Hilfe er zu Informationen über die nicht mehr erreichbare ehemals lebende Gesamtfauna gelangen will. Sind die gesuchten Informationen quantitativer Natur, d. h. beziehen sie sich auf die meßbaren und zählbaren Merkmale der Individuen einer Fauna, so knüpft die Statistik an die zu untersuchende Stichprobe die Bedingung der H o m o g e n i t ä t.

Homogen oder einheitlich nennt HENGST (1966, S. 37) solche Stichproben, die sich „nicht in wohlunterscheidbare Teilkollektive" zerlegen lassen. Diese Definition bedeutet, daß die Stichprobe des Paläontologen h e t e r o g e n, das heißt uneinheitlich aufgebaut sein kann, da sie u. U. aus Individuen verschiedenen stratigraphischen und individuellen Alters, aus Individuen verschiedener generischer Zugehörigkeit und aus solchen unterschiedlichen Geschlechts zusammengesetzt ist.

Während die genannten, Wohlunterscheidbarkeit bewirkenden Kriterien im Rahmen quantitativ-neontologischer Untersuchungen real vorgegeben sind, stellen sie im paläontologischen Bereich das Ziel der Analyse dar. Die Aufgabe des Paläontologen besteht also zuerst darin, die Homogenität zu prüfen und erst dann, wenn es ihm gelungen ist, eventuell vorhandene Teilmassen, aus denen sich seine inhomogene Stichprobe aufbaut, festzustellen und abzugrenzen, diese zu charakterisieren. Die homogenen Teilmassen, aus denen eine heterogene Stichprobe besteht, nennt PFANZAGL (1966, S. 159) S c h i c h t e n, ein Terminus, der im folgenden nur in diesem, nicht aber im geologischen Sinne zu verstehen ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Modifiziert nach Simpson & Roe (1939, S. 168) sind im Bereich paläontologischer Untersuchungen wesentliche

Schichtungsmerkmale:

1. die geographische Verbreitung
2. die ökologischen Bedingungen
3. die Zeit
4. das Individualalter
5. das Geschlecht

Die Forderung nach Schichtung der zu untersuchenden Stichprobe bezüglich der beiden ersten Merkmale ist relativ einfach zu erfüllen. Wir beschränken uns bei der Gewinnung des Materials auf einen einzigen, geographisch und faziell eng begrenzten Raum, da es wenig sinnvoll ist, quantitative Untersuchungen an einer zusammengelegten Aufsammlung unterschiedlicher bzw. unsicherer Herkunft und damit heterogener Zusammensetzung vornehmen zu wollen.

Die Forderung nach Gleichzeitigkeit des Lebens der zu untersuchenden Tiere ist konkret nicht zu erfüllen. Der Paläontologe behilft sich, indem er einen möglichst geringmächtigen Fossilhorizont abzubauen versucht, muß sich aber dabei der Tatsache bewußt sein, daß er auch so nur ein unscharfes Modell der tatsächlichen Verhältnisse erhalten kann. Seine Aufsammlung bleibt eine Totengemeinschaft vieler Generationen, die sowohl gleichzeitig, als auch nacheinander gelebt haben können.

Ein ganz allgemeines Kriterium für das Individualalter können die Abmessungen eines Fossils liefern. Sie unterliegen sowohl der ontogenetischen, als auch der echten Variabilität gleichaltriger Individuen. Es ist bekannt, daß Individuen gleichen Alters von unterschiedlicher Größe sein können, ebenso muß damit gerechnet werden, daß Exemplare mit übereinstimmenden Abmessungen verschieden alt sind. Informationen über das Individualalter lassen sich nur dann erarbeiten, wenn man an den Untersuchungsobjekten definierte Zeitmarken beobachtet. Als Zeitmarken lassen sich morphologische Änderungen heranziehen, die zyklisch in jeweils gleichen Zeitabständen eingetreten sind. Als Beispiel wären hier die Jahresringe von Bäumen zu nennen, die in einem jahreszeitlich deutlich differenzierten Klima gewachsen sind. Anhand der Zahl der Anwachsringe lassen sich hinsichtlich des Individualalters homogene Stichproben isolieren. In dem genannten Beispiel ist es möglich, die Beziehung zwischen Zeit und Wachstum eines Merkmals zahlenmäßig zu erfassen und einen exakten Wert der absoluten Wachstumsgeschwindigkeit anzugeben.

Homogen bezüglich des Individualalters können solche Individuengruppen genannt werden, deren morphologische Merkmale der Ontogenese nicht oder nicht mehr unterliegen. Ontogenetisch nicht beeinflußt sind die Embryonalkammern von Ammoniten und gewissen Foraminiferen, Puppen, Eier, Säugerzähne, ebenso die Endstadien von Ammoniten (Endmundsaum) und Gastropoden (Ausguß). Es kann demnach gesagt werden, daß Individuen, die eine gewisse Ausbildung erreicht haben, welche sie im Verlaufe ihres weiteren Lebens und Alterns nicht mehr verändern, vom morphologischen Standpunkt aus als homogen hinsichtlich ihres Individualalters angesehen werden können.

Es bleibt die Forderung nach der Homogenität des Geschlechts. Alles, was wir über die geschlechtliche Differenzierung der Individuen unserer paläontologischen Arten wissen, bzw. zu wissen glauben, basiert auf Analogieschlüssen zu Erkenntnissen der Neontologie. Wir können — von vergleichbaren rezenten Formen ausgehend — ähnliche Verhältnisse bei fossilen Lebewesen annehmen. Doch haben wir es oft mit ausgestorbenen Formen zu tun, für die sich Wahrscheinliches in dieser Hinsicht nur unter größtem Vorbehalt vermuten läßt. Erschwert wird die Deutung paläontologischer Faunen auch dadurch, daß die mit ihnen vergleichbaren modernen Äquivalente, nicht nur in der Frage des Fortpflanzungsmechanismus und seiner Konsequenzen auf die erhaltungsfähigen Hartteile unserer Tiere, für den Neontologen fast ausschließlich von physiologischem Interesse sind. Dies ist aber ein Kriterium, das jenseits der paläontologischen Möglichkeiten liegt und daher irrelevant bleiben muß.

Mit Hilfe eines Diagrammes (Abb. 2) soll versucht werden, die Beziehungen der Forderungen nach Homogenität der Zeit und des Individualalters zueinander, bzw. theoretische und praktisch durchführbare Methoden der Stichprobengewinnung darzustellen. Es wird vorausgeschickt, daß dieses Modell nur die stark vereinfachende, schematisierende Vorstellung der tatsächlich viel verwickelteren Sachlage wiedergeben kann.

Gegeben sei ein fossilführender Schichtstoß, dessen Mächtigkeit mit dem (zahlenmäßig in der Praxis nicht bekannten) Zeitfaktor linear gewachsen sei. Von dieser Voraussetzung ausgehend, können wir ihn in gleichgroße Intervalle gliedern, die gleichlangen Zeitabschnitten entsprechen. Sedimentmächtigkeit und Zeit haben also hier den gleichen Maßstab und werden auf der Abszisse des Diagramms wiedergegeben. Die Zeit- bzw. Mächtigkeitsmarken 47, 48, 49 usw. denken wir uns als den Beginn der fossilen Existenz jeweils einer Generation.

Die Generationen erhalten als Kennummer den Wert der Zeitmarke, die ihren Anfang bezeichnet. Auf der Ordinate ist das absolute Individualalter angegeben. Da wir definitionsgemäß ein gegenüber dem Zeitfaktor lineares, also mit gleichbleibender Geschwindigkeit ablaufendes absolutes Wachstum aller zu betrachtenden Generationen annehmen wollen, ergibt sich eine Geradenschar mit identischen Steigungs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

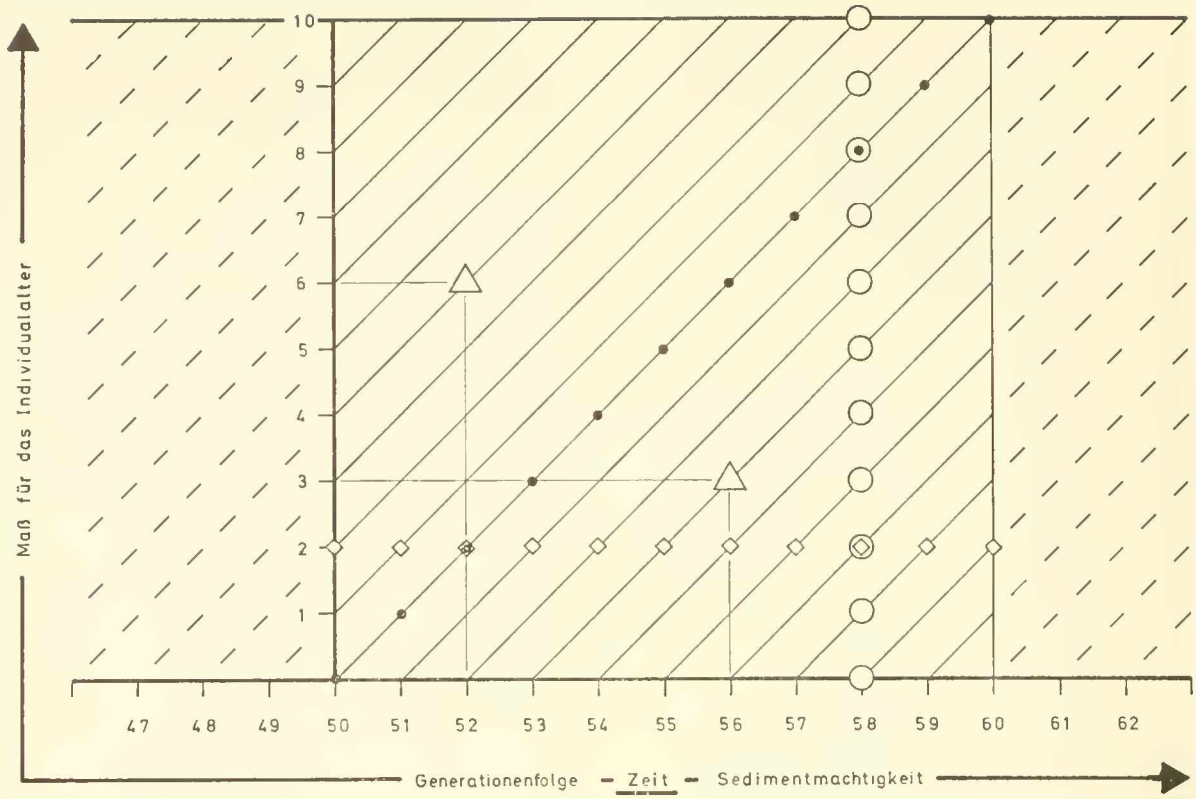


Abb. 2: Schematische Übersicht einer Generationenfolge mit konstant bleibendem absolutem Wachstum.

beträgen, jedoch unterschiedlicher Position im Koordinatensystem.

Verfolgen wir den Verlauf einer dieser Geraden: Die Generation mit der Kennummer 50 beginnt ihre fossile Existenz zum Zeitpunkt 50. Nach Ablauf eines Zeitintervalls hat sie das ontogenetische Stadium 1 erreicht, nach Ablauf eines weiteren das Stadium 2 usw. Mit dem Ende des 10. Intervalls, es liegt zwischen den Abszissenwerten 59 und 60, sind die letzten noch verbliebenen Individuen der betrachteten Generation im adulten, dem 10. ontogenetischen Stadium abgestorben und fossilisiert worden. Die übrigen gingen im Verlaufe des vorangegangenen Zeitraumes sukzessiv zugrunde und überliefern nun ein Abbild der ontogenetischen Entwicklung dieser Generation. Wir haben das Modell einer echten Ontogenese mit der folgenden Zusammensetzung erhalten:

Zeit										
50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
ontogenetisches Stadium										
0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nr. der Generation										
50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50

Greifen wir aus dem Diagramm die Zeitlinie 58 heraus, so ordnen sich auf ihr mit steigenden Ordinatenwerten ontogenetische Stadien an. Das Lot auf dem Abszissenpunkt 58 kann als ideal dünner Horizont aufgefaßt werden. Zeitlich betrachtet stellt es ein Momentbild dar. Die ontogenetische Folge, die sich hier offenbart, besteht aus Gliedern nicht nur verschiedenen Individualalters, sondern auch aus solchen, die sich mit steigenden Ordinatenwerten aus älteren Generationen rekrutieren. Diese ontogenetische Folge kann nicht als echte, sie muß als scheinbare Ontogenese bezeichnet werden, da sie eine Generationsfolge impliziert und damit in Tendenzen und Ausmaß nicht abschätzbare sowohl phylogenetische, als auch ökologische Einflußfaktoren enthalten kann. Der ideal dünne Horizont der Zeit 58 gibt unserer theoretischen Fauna diese Zusammensetzung:

Zeit										
58	58	58	58	58	58	58	58	58	58	58
ontogenetisches Stadium										
0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nr. der Generation										
58	57	56	55	54	53	52	51	50	49	48

Der ideal dünne Horizont ist eine Fiktion. In der Praxis arbeiten wir mit Horizonten, die sich aus vielen Momentbildern zusammensetzen. Wir können dann nicht mehr von nur einer unechten Ontogenese sprechen, denn je mächtiger unser Fossilhorizont wird, desto mehr vollständige Ontogenesen enthält er. Al-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lerdings sind die einzelnen Generationen nicht voneinander zu isolieren, und es ergibt sich ein Konglomerat echter und unechter Ontogenesen, Auswirkungen phylogenetischer und ökologischer Einflüsse, die einen in seinem Ausmaß nicht kalkulierbaren Beitrag zur Heterogenität unserer Stichprobe liefern.

Eine theoretische Möglichkeit, den ontogenetischen Faktor zu unterdrücken, besteht darin, eine fossile Fauna nach ihren ontogenetischen Stadien möglichst eng zu gliedern. Aus dem Diagramm (Abb. 2) denken wir uns alle Individuen herausgegriffen, die beispielsweise der Altersklasse 2 angehören und entnehmen dem Schaubild:

Zeit										
50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
ontogenetisches Stadium										
2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Nr. der Generation										
48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58

Gleiche ontogenetische Stadien werden zwar isoliert, doch wird deutlich, daß diese mit wachsender Horizontmächtigkeit einer wachsenden Zahl stratigraphisch verschieden alter Generationen angehören. Die Forderung nach Einheitlichkeit des Lebenszeitraumes wird hier verletzt.

Das Ziel dieser Methode, die Ausschaltung der ontogenetischen Variabilität, d. h. die Schaffung hinsichtlich des Individualalters homogener Gruppen, wird nur scheinbar erreicht. Wir arbeiten nämlich mit ontogenetischen Stadien, die nicht dem absoluten Individualalter äquivalent sind, sondern mit Klassen des relativen Alters, die als Basis ein meßbares Merkmal haben, welches selbst sowohl ontogentischer als auch echter Variabilität unterliegt. Durch die willkürliche Klassifizierung des Merkmals für das relative Alter wird dessen Variabilität beschnitten. Sinnvoll interpretierbare Verteilungen von anderen meßbaren Merkmalen können bei konstant gehaltenem relativen Alter erst dann annähernd erreicht werden, wenn letzteres einen ideal dünnen Bereich umfaßt. Das heißt, es ist anzunehmen, daß bei einem relativen Individualalter von z. B. exakt 15,30 mm Länge die Verteilung von Breite und Dicke einem erkennbaren ontogenetischen Einfluß nicht unterliegen.

Geringe Individuenzahlen machen dieses Verfahren im allgemeinen undurchführbar. Die Altersklassen müssen zu groß gewählt werden. Es ergeben sich fehlerhafte Verteilungen.

Statistisch homogene Stichproben haben in unserem Modell beispielsweise das folgende Aussehen:

Zeit	52		56
ontogenetisches Stadium	6	oder	3
Nr. der Generation	46		53

Für diese beiden Stichproben, jede als unabhängiges Aggregat betrachtet, sind die Forderungen nach Homogenität der Zeit und des absoluten Individualalters erfüllt. Sie entstammen beide, jede für sich, einem einheitlichen, stationären Ursachensystem.

In der Praxis scheitert eine derart ideale Stichprobengewinnung in der Mehrzahl der Fälle am Fehlen eines Kriteriums für das absolute Individualalter. Die Wahrscheinlichkeit, daß paläontologische Faunen die Stichproben fiktiver Gesamtheiten darstellen, also solcher Gesamtheiten, die das Ergebnis der Vermischung mehrerer Ursachensysteme sind, ist im allgemeinen als sehr hoch anzusetzen. Mit Sicherheit sind jedoch solche Aufsammlungen als inhomogen anzusehen, deren Individuendaten eine kontinuierlich fortschreitende, ontogenetische Veränderung beschreiben.

Die hier angestellten Überlegungen haben gezeigt, daß eine fossile Fauna dem Homogenitätsprinzip der Stichprobe nur näherungsweise gerecht werden kann. Bisher wurde von solchen Merkmalen gesprochen, die direkt an den Individuen, den Merkmalsträgern, gemessen bzw. gezählt werden. Sie sollen als natürliche Merkmale bezeichnet werden. Aus ihnen lassen sich durch die in den folgenden Kapiteln beschriebenen Umformungen künstliche Merkmale ermitteln. Zu diesen sind die Linien des mittleren relativen Wachstums, Quotienten oder Indizes und Korrelationskoeffizienten zu zählen.

Künstliche Merkmale haben u. U. gegenüber natürlichen den Vorteil, daß sie eines der Hauptprobleme der quantitativ arbeitenden Paläontologie, die Auswirkungen der Ontogenese, formal hinfällig werden lassen.

2. 2. Das relative Wachstum

Trägt man in einem rechtwinkeligen Koordinatensystem gegen die x-Achse, die z. B. mit der Länge (L mm) das relative Individualalter repräsentieren soll, die Werte von Breite oder Dicke (y-Achse) der Individuen einer ontogenetisch beeinflußten Population als Punkte ein, so entwickelt sich mit wachsenden Koordinatenwerten ein Punktschwarm entlang einer gedachten Geraden (Abb. 10) bzw. einer gekrümmten Linie (Abb. 9). Diese Gerade bzw. Kurve stellt nach Imbrie (1956, S. 228) den mittleren Weg dar, auf welchem die Individuen das adulte Stadium erreichen. Die Linien des mittleren relativen Wachstums können der Charakterisierung von Populationen dienen, sie können ein taxonomisches Kriterium sein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Berechnung der Geraden des mittleren relativen Wachstums mit der allgemeinen Gleichung $y = ax + b$ wird folgendermaßen durchgeführt (IMBRIE, 1956, S. 227 ff.):

$$a = \frac{Sy}{Sx} \quad \text{und} \quad b = \bar{y} - \bar{x}\, a$$

Dabei sind
- a = Steigung der Geraden
- b = Abschnitt der Geraden auf der y-Achse
- $\bar{x}$ = arithmetischer Mittelwert von x
- $\bar{y}$ = arithmetischer Mittelwert von y
- Sx = Standardabweichung von x
- Sy = Standardabweichung von y

Läßt eine Gerade sich nicht anpassen, so besteht nach KERMACK & HALDANE (1950) die Wahrscheinlichkeit, daß sich die vorliegende Population in Form einer Exponentialkurve entwickelt hat. Dies kann nachgeprüft werden, in dem man die Wertepaare in ein doppelt logarithmisch geteiltes Koordinatennetz einträgt, welches die Kurve des relativen Wachstums, für den Fall, daß sie tatsächlich exponentiell entwikkelt ist, in eine Gerade transformiert.

Mit Hilfe eines künstlich geschaffenen Merkmals, der Geraden des mittleren relativen Wachstums, ist es demnach möglich, die fossile Population einer Art zu charakterisieren. Geraden haben eine konstant bleibende Steigung, also eine konstant bleibende relative Wachstumsgeschwindigkeit. Das heißt, daß dieses Merkmal frei von ontogenetischer Veränderung ist.

2. 3. Quotienten

PARKINSON (1954) zieht Quotienten zur Charakterisierung seiner Brachiopoden-Populationen heran. Er dividiert z. B. Länge durch Breite der Individuen einer Population und erwartet Normalverteilung der errechneten Quotienten. Offensichtlich geht er von der Annahme aus, daß jede Gerade des relativen Wachstums zwangsläufig über die gesamte Ontogenese hinweg gleichbleibende Zahlenwerte der Quotienten nachsichziehen müßte. Sein Grundgedanke wäre demnach, daß der während der Ontogenese einer Population konstant bleibende Wert, diese — auf dem Umweg über ein künstliches Merkmal — von der ontogenetischen Veränderung formal befreien würde. Wie im folgenden nachgewiesen wird, handelt es sich hier aber um einen Trugschluß.

Wir gehen davon aus, daß eine Gerade des relativen Wachstums durch die allgemeine Gleichung $y = ax$ beschrieben werden kann. Bilden wir nun Quotienten y/x aus den Koordinatenwerten der auf der Geraden liegenden Punkte, so stellen wir fest, daß alle den gleichen Wert haben, der der Steigung a der Geraden entspricht (Abb. 3). Setzen wir weiter voraus, daß eine Gerade des relativen Wachstums durch $y = ax + b$ bzw. $y = ax - b$ ausgedrückt werden kann und berechnen aus den Koordinaten der auf diesen Geraden liegenden Punkten ebenfalls Quotienten, so wird offensichtlich, daß diese mit steigenden Abszissen- und Ordinaten-Werten asymtotisch gegen den Betrag der Steigung der Geraden wachsen. Mit fallenden Koordinatenwerten streben sie bei positivem Ordinatenabschnitt gegen plus Unendlich, bei negativem Abschnitt gegen minus Unendlich. Steigung und Quotienten weichen hier also voneinander ab, und die Werte der Quotienten, dies ist von besonderer Bedeutung, ändern sich mit fortschreitender Ontogenese.

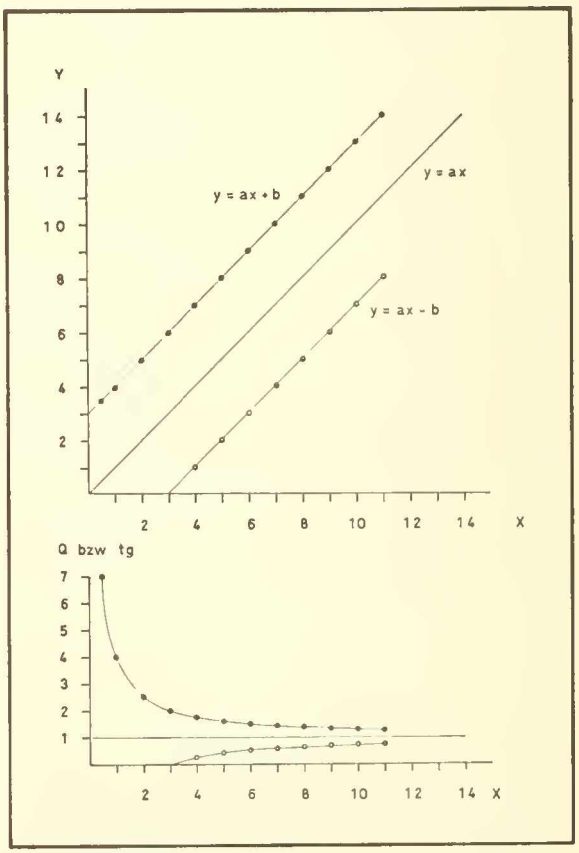


Abb. 3: Abhängigkeit der Quotienten x/y vom Typus der Geraden, von der sie abgeleitet wurden. Erläuterung unter 2.3.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Ziel der Quotientenbildung, die Homogenisierung einer Population hinsichtlich des Individualalters der sie aufbauenden Individuen, wird demnach nur für den Spezialfall erreicht, den die Gerade des relativen Wachstums liefert, die durch den Ursprung ihres Cartesischen Netzes verläuft. Alle anderen Geraden, ebenso die Kurven des relativen Wachstums, reproduzieren Hyperbeln bzw. gekrümmte Linien, wenn man die aus ihren Koordinatenwerten gebildeten Quotienten gegen eine der Koordinatenachsen abträgt (Abb. 3).

Alle von PARKINSON dargestellten Linien des mittleren relativen Wachstums sind entweder exponentiell entwickelt oder von der allgemeinen Form $y = ax + b$ bzw. $y = ax - b$.

Die aus diesen Populationen gebildeten Quotienten-Verteilungen ändern ihre Mittelwerte mit fortschreitender Ontogenese der Individuen. Die statistische Terminologie nennt die dem geschilderten Beispiel entsprechenden Prozesse, in deren Verlauf sich ein Merkmal ändert, Prozesse mit Trend (PFANZAGL, 1966, I, S. 158). Prozesse mit Trend aber liefern keine sinnvoll interpretierbaren Verteilungen.

2. 4. Tangens

Aus der paläontologischen Literatur (z. B. PARKINSON 1954, SUTHERLAND & HARLOW 1967) kann entnommen werden, daß Geraden des relativen Wachstums der Form $y = ax + b$ und $y = ax - b$ bei weitem häufiger auftreten als solche, die den Ursprung ihres Koordinatensystems schneiden. Wir haben gesehen, daß letztere den entscheidenden Vorzug haben, daß die aus ihren Koordinationspunkten geblideten Quotienten y/x mit der Steigung a der Geraden identisch sind. Deshalb wird hier vorgeschlagen, Geraden mit positivem oder negativem Ordinaten-Abschnitt so zu transformieren, daß sie mit $y = ax$ beschrieben werden können.

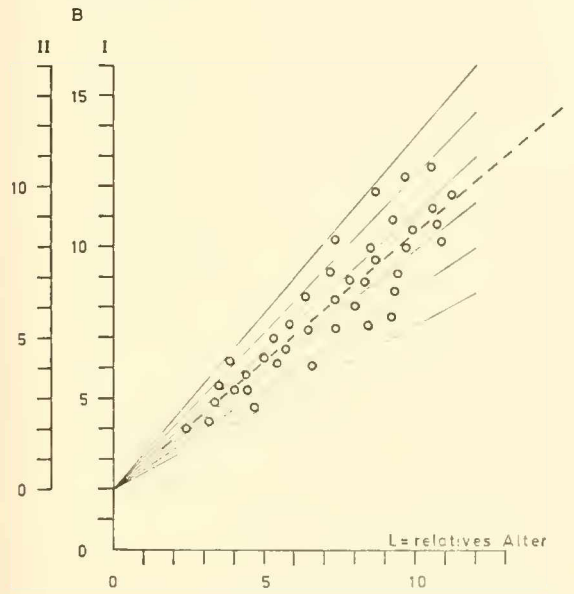
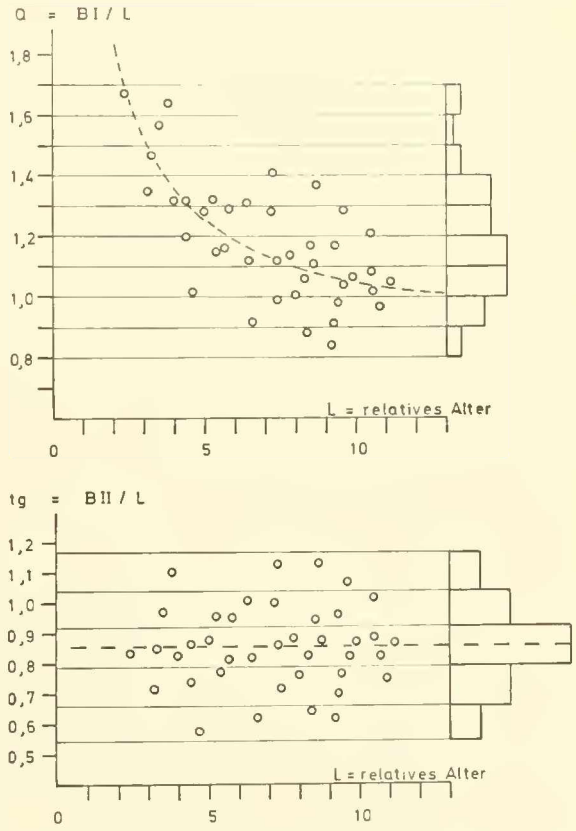


Abb. 4: Translation der Ordinatenwerte einer hypothetischen Population, deren mittleres relatives Wachstum durch $y = ax + b$ beschrieben werden kann.
Abszisse: relatives Individualalter = L.
Ordinate: (I) Originaldaten der Breite = B. (II) Translatierte Originaldaten von B.
Eine symmetrische Verteilung der um die Gerade des mittl. rel. Wachstums streuenden Koordinatenpunkte ist vorgegeben.

Es wird also eine Koordinatentranslation vorgenommen, die zwar die absoluten Werte der Koordinaten verändert, die Beziehung der Koordinatenpunkte zueinander aber unbeeinflußt läßt. Die Durchführung der Translation gestaltet sich einfach:

Wurde eine Gerade des relativen Wachstums nach $y = ax + b$ berechnet, so werden die Originaldaten



Die Quotienten BI/L entwickeln sich entlang einer Hyperbel und geben die vorgegebene symmetrische Verteilung verzerrt wieder.

Die Quotienten der translatierten Originaldaten BII/L entwickeln sich entlang einer Geraden und geben die vorgegebene symmetrische Verteilung unverzerrt wieder.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der zugrunde liegenden Population, die auf der y-Achse abgetragen wurden, um den b-Abschnitt vermindert. Umgekehrt vermehrt man die y-Daten um den b-Abschnitt, wenn eine Gerade der Form $y = ax - b$ bestimmt wurde.

Aus den neuerrechneten Ordinatenwerten und den originalen Abszissendaten können nun Quotienten gebildet werden, die als Tangens-Werte aufzufassen sind, bzw. die um den Tangens des Winkels streuen, den die Gerade des mittleren relativen Wachstums mit der x-Achse bildet. Abbildung 4 zeigt in schematischer Form die beschriebene Translation am Beispiel einer hypothetischen Population.

Mit Hilfe des vorgeschlagenen Tangens-Konzeptes anstelle des von PARKINSON angewandten Quotienten-Verfahrens gelingt es, die linear verlaufende Ontogenese einer Population formal auszuschalten. Die Tangens-Werte beharren für alle ontogenetischen Stadien im Mittel auf einem Wert, der der Steigung der Geraden des mittleren relativen Wachstums entspricht. Der durch den Ordinatenabschnitt der Geraden bewirkte Trend ist eliminiert worden. Es können daher sinnvoll interpretierbare Verteilungen erwartet werden.

Immer wird es zweckmäßig sein, die ermittelten Tangens-Werte nicht einfach in ihrer Gesamtheit aufzuaddieren, und die Verteilung dieser Addition zu prüfen, sondern die Population zuerst möglichst eng nach dem relativen Alter zu schichten. Stellt man fest, daß sich die statistischen Kennwerte der einzelnen Schichten entsprechen oder nur zufällige Abweichungen zeigen, so lassen sie sich wieder zusammenfassen und zur Charakterisierung der Gesamtpopulation heranziehen. Zeigen die Kennwerte systematische Abweichungen voneinander, wird man versuchen, innerhalb der Population gleichwertige Teilabschnitte zusammenzufassen, im Extremfall aber jede Schicht einzeln betrachten.

Zur Prüfung der Tangens-Verteilung einer Population ist es also von großem Vorteil für die Genauigkeit der späteren Aussagen, die Schichten möglichst eng zu wählen. Leider sind der Verkleinerung der Schichten in den meisten Fällen infolge Materialmangels Grenzen gesetzt. Eine wesentliche Vorarbeit besteht also darin, einen angemessenen Kompromiß zu finden zwischen der Wahl einer möglichst „dünnen" Schicht, die einerseits genaueste Werte zu liefern imstande wäre, andererseits aber wegen zu geringen Stichprobenumfanges nicht liefern kann, und einer weiter gefaßten Schicht, die zwar genügend Individuen enthält, aber u. U. nur ein unscharfes Bild der tatsächlich vorliegenden Verteilung zeigt.

2. 5. Nichtlineares relatives Wachstum im Rahmen des tg-Konzeptes

Das im vorangegangenen Kapitel vorgetragene Tangens-Konzept bezog sich ausschließlich auf Populationen mit linearer Tendenz des relativen Wachstums. Die Steigung gekrümmter Linien des relativen Wachstums ändert sich mit fortschreitender Ontogenese. Anders als bei einer Geraden hat hier eine Translation nicht den gewünschten Erfolg, solange man sie gleichsinnig für die Gesamtpopulation durchführt. Wir können aber eine Kurve mit Hilfe von Teilgeraden approximieren und diese Geraden dann in der beschriebenen Art (2.2 und 2.4) behandeln.

So zeigt z. B. Abbildung 9 eine „Wolke" gekrümmten relativen Wachstums von Individuen der Art *Rhaetina gregaria* (SUESS). Aus den Originaldaten von Dicke (D) und Länge (L) der Individuen dieser Population wurden für jeden Millimeter der Länge (d. h. des relativen Alters) Quotienten D/L errechnet und deren Mittelwerte gegen das relative Alter L abgetragen (Kreise in Abb. 5, I). Sie wachsen in schon bekannter Weise hyperbelähnlich bis einschließlich der achten Altersklasse. Die Quotienten der Klassen 9 bis 13 setzen die Folge mit deutlich geringeren, leicht abfallenden Werten fort. Die fluktuierende Quotientenreihe wird bei 14, 20 und 23 Millimetern des relativen Alters durch weitere Zäsuren gegliedert. Sie dienen uns als „Angelpunkte" für die Schichtung der „Wolke" des relativen Wachstums in Abschnitte, die in sich, zumindest annähernd, linear ausgebildet sind.

Wir gruppieren die Meßwerte der Individuen nach den ermittelten Längenintervallen und schätzen für jedes von ihnen eine Gerade des relativen Wachstums (Abb. 11 und Tab. 1). Die Kenntnis der Geraden macht es uns möglich, die Originaldaten so zu transformieren, daß ontogenetisch unbeeinflußte Daten errechnet werden können. Die translatierten Quotienten, die Tangens-Werte dieses Beispiels, sind in Abb. 5, II als Kreise wiedergegeben. Die Linien in der Abbildung 5 zeigen die Entwicklung der aus den Teilgeraden des relativen Wachstums pro Millimeter Länge errechneten Quotienten (I) vor und (II) nach der Translation der Teilgeraden.

Jeder der sechs ermittelten Abschnitte der Population stellt nun eine Periode dar, in der für das Tangens-Merkmal keine ontogenetische Veränderung mehr feststellbar ist. Das Merkmal kann daher innerhalb der einzelnen Abschnitte als unabhängig vom ontogenetischen Zustand der beteiligten Individuen, jeder einzelne Abschnitt aber als hinsichtlich des Individualalters homogenes Aggregat betrachtet werden.

Im Zusammenhang mit der geschilderten Schichtung einer Population muß auf einen besonderen Umstand

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

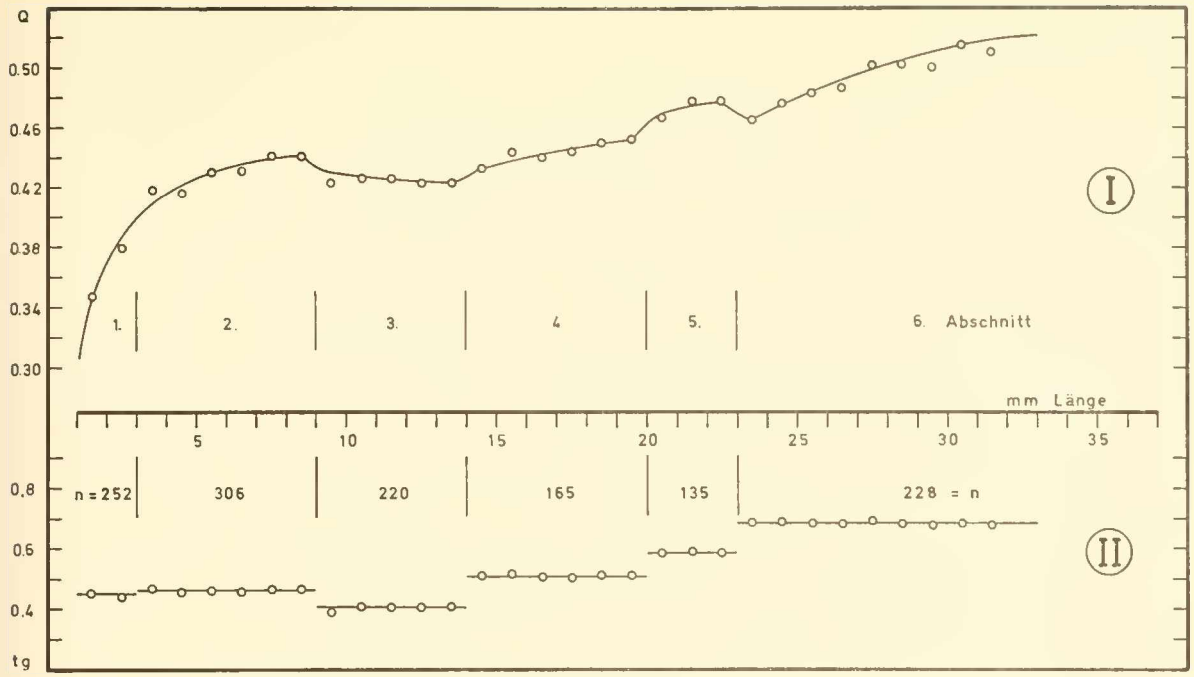


Abb. 5: Anpassung von Teilgeraden des relativen Wachstums an die allometrisch entwickelte Ontogenese der Dicken-Werte (Abb. 9) einer Population von *Rhaetina gregaria* (Suess).
Kreise: Mittelwerte der Quotienten D/L pro Millimeter des relativen Alters, (I) vor, (II) nach ihrer Transformation in Tangens-Werte. Die angepaßten Geraden gibt Abb. 11 wieder, ihre Daten Tabelle 1.

hingewiesen werden, dessen Nichtbeachtung zu wenig sinnvoll interpretierbaren Ergebnissen führt. Es handelt sich darum, welches von zwei Merkmalen als Schichtungsmerkmal herangezogen werden kann, bzw. wann es zweckmäßig ist, Tangens oder Cotangens zu bilden. Am besten lassen sich diese Verhältnisse an einem theoretischen Beispiel schildern.

Wir stellen uns eine Population vor, deren mittleres relatives Wachstum durch den Ursprung ihres Cartesischen Systems gehen soll (Abb. 6). Sie läßt sich also mit $y = ax$ beschreiben. An dieser fiktiven Population nehmen wir eine Schichtung nach dem relativen Individualalter dermaßen vor, daß wir alle Individuen mit dem relativen Alter von $x = 10$ herausgreifen. Diese Individuen nehmen verschiedene Werte von y an. Wir wollen Normalverteilung der Realisationen von y vorgeben. Nun bilden wir Quotienten y/x und x/y:

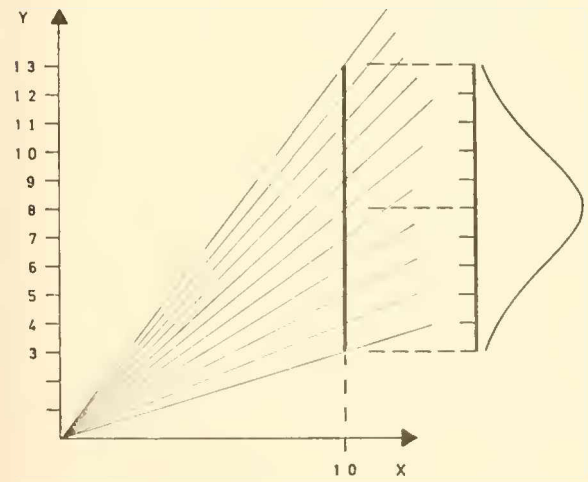


Abb. 6: Hypothetische Population mit einer Geraden des mittleren rel. Wachstums nach $y = ax$. Schichtung der Population nach dem rel. Alter $x = 10$. Annahme von Normalverteilung der y-Werte in dieser Schicht.

1. y/x: Alle vorliegenden Realisationen von y werden durch die konstante Größe $x = 10$ des relativen Alters dividiert. Die so entstandenen Werte sind Tangens-Werte. Sie unterscheiden sich von den originalen y-Werten dadurch, daß sie Bruchteile von ihnen (hier jeweils $^1/_{10}$ Bruchteile) darstellen. Die Beziehung der Tangenswerte zueinander ist identisch dem gegenseitigen Verhältnis der originalen y-Werte. Die vorgegebene Normalverteilung der Ordinatenwerte wird durch die Quotienten nachgebildet (Abb. 7).

2. x/y: Hier wird die konstante Größe des relativen Individualalters durch alle vorliegenden Realisationen von y dividiert. Die so entstehenden Quotienten, es sind nun Cotangens-Werte, verhalten sich zu den Tangens-Werten reziprok. Sie geben die Verteilung der originalen Ordinatenwerte verzerrt wieder (Abb. 7).

Deutlicher werden die geschilderten Verhältnisse, wenn man sich die Lage einander entsprechender Klas-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sengrenzen der drei Verteilungen nach unterschiedlicher rechnerischer Behandlung der Daten so vorstellt:

x = 10								
y =	3	4	5	6	7	8	9	10
y/x = tg	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
x/y = ctg	3,333	2,500	2,000	1,665	1,427	1,250	1,110	1,00

y =	11	12	13
y/x = tg	1,1	1,2	1,3
x/y = ctg	0,909	0,837	0,770

Die Gegenüberstellung zeigt gleichabständige Klassengrenzen der Originalverteilung (y), die von den Tangenswerten (y/x) reproduziert wird. Man erhält ungleiche Intervalle für den Fall, daß die Quotienten als Cotangens-Werte (x/y) berechnet wurden. Die Beziehung zwischen Tangens und Cotangens und die Reaktion der Verteilung der Quotienten auf ihren Bildungsmodus gibt Abb. 7 wieder.

Es ergibt sich daraus, daß es bedeutungslos ist, ob Quotienten als Tangens oder Cotangens gebildet werden. Allein entscheidend für unverzerrte Verteilungen ist, daß das Schichtungsmerkmal, das relative Alter, seinen Platz im Nenner des Bruches erhält, aus dem der Quotient errechnet werden soll. Zweckmäßigerweise wählt man aber die Form y/x, weil sie als Maß für die Steigung eingeführt ist.

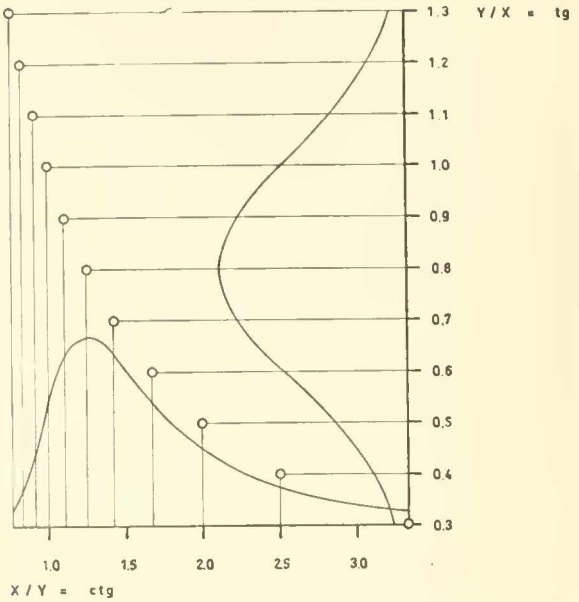


Abb. 7: Aus den in Abb. 6 nach dem relativen Alter von x = 10 geschichteten, normalverteilten Realisationen von y wurden Quotienten ermittelt: y/x und x/y entspr. Tangens und Cotangens.
Die Quotienten y/x (Ordinate) reproduzieren die unverzerrte vorgegebene Verteilung.
Die Quotienten x/y (Abszisse) liefern eine verzerrte Wiedergabe der vorgegebenen Verteilung als Reaktion auf das reziproke Verhältnis von Tangens und Cotangens.

2. 6. Test auf Normalverteilung

Solange man es mit einer Serie von Messungen zu tun hat, die an einem einzigen Objekt, unter gleichbleibenden Bedingungen, also unter Benutzung immer des gleichen, gleichsinnig angewandten Meßgerätes durch die gleiche Person innerhalb eines möglichst kurzen Zeitraumes vorgenommen wurden, kann Normalverteilung bei hinreichend großem Stichprobenumfang für die gewonnenen Werte erwartet werden. Sie entstammen einem stationären Zufallsprozeß, einem konstanten Ursachensystem (Pfanzagl, 1966). Man untersucht in diesem Fall das Ergebnis eines Experimentes, das man selbst geplant und durchgeführt hat.

Im Gegensatz dazu ist die Stichprobe des Paläontologen das Ergebnis eines Vorganges, dessen Verlauf sich mit vielen in Ausmaß und Richtung unbekannten Einflußfaktoren unserer Kontrolle entzieht. Das Experiment ist nicht wiederholbar abgeschlossen. Die ungeprüfte Annahme einer Normalverteilung von Merkmalen ist hier nicht gerechtfertigt.

Zur Entscheidung, ob es sich bei einer vorliegenden Meßreihe um die Stichprobe aus einer normalverteilten Grundgesamtheit handelt oder nicht, wurden von der mathematischen Statistik verschiedene Verfahren entwickelt, von denen der χ^2-Test (Pearson, 1900) und die Methode mit Hilfe des Wahrscheinlichkeitsnetzes (Hazen, 1914)* die gebräuchlichsten sind.

Der χ^2-Test ist ein rechnerisches Verfahren. Er vergleicht die empirische Verteilung einer Stichprobe mit einer theoretischen Normalverteilung und entscheidet, ob die Abweichung beider voneinander signifikant ist oder nicht. Der Test liefert eine Alternativ-Entscheidung, gibt aber im Falle eines signifikanten Unterschiedes keine Auskunft über die Tendenz der Abweichung. Daher erweist sich das graphische Verfahren hier als günstiger. Es macht sich zunutze, daß die relative Summenhäufigkeitskurve einer normal verteilten Stichprobe im Wahrscheinlichkeitsnetz in eine Gerade transformiert wird (Abb. 13—26). Diese Tatsache führte Hazen dazu, eine empirisch gewonnene Verteilung in das Netz einzuzeichnen und zu prüfen, inwieweit sie mit der Forderung nach Gradlinigkeit verträglich ist, bzw. wie sie von der Geraden abweicht.

---

* fide: Storm (1965, S. 144)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Konnte eine Gerade angepaßt, also das Vorliegen einer Normalverteilung bestätigt werden, so läßt sich die Summengerade zur Ableitung von Mittelwert und Standardabweichung heranziehen (Storm, 1965, S. 144).

Den Mittelwert der angepaßten Verteilung erhält man, wenn der Abszissenwert des Schnittpunktes der Summengerade mit der 50 %-Linie abgelesen wird.

Zur Schätzung der Standardabweichung bestimmt man die Abszissenwerte der Schnittpunkte der Summengerade mit den 16 %- und 84 %-Linien und halbiert die Differenz zwischen den Abszissenwerten.

2. 7. Zerlegung von Mischverteilungen

Zeigt das Histogramm der Häufigkeiten eines Merkmals Asymmetrie, ist es zwei- oder mehrgipfelig und läßt sich der Summenhäufigkeit im Wahrscheinlichkeitsnetz keine Gerade anpassen, so ist der Verdacht gegeben, daß eine heterogene Stichprobe, d. h. Mischverteilung, vorliegt.

Pfanzagl rät in einem solchen Falle, das Urmaterial nach zusätzlichen Merkmalen aufzugliedern, um eine homogene Verteilung zu erhalten. Erfolgversprechend kann dieser Versuch hier aber nur sein, wenn die neu zu findenden Merkmale alternativen Charakters sind. Merkmale dieser Art stellen die unter 2.1 aufgezählten Homogenitätskriterien dar. Sind sie im Rahmen der Möglichkeiten ausgeschöpft, ohne neue Gesichtspunkte erbracht zu haben, die eine Trennung der Mischverteilung ermöglichen, so bleibt der Versuch einer formalen Trennung. Ein graphisches Verfahren hierzu wurde von Daeves & Beckel (1958) beschrieben. Dabei wird die Tatsache verwendet, daß im Wahrscheinlichkeitsnetz (Abb. 13—26) die relativen und die absoluten Häufigkeiten von Normalverteilungen in hyperbelähnliche, symmetrische Kurven transformiert werden, deren Äste fast geradlinig absteigen.

„Im Falle einer Mischverteilung kann man — von diesen geradlinig auslaufenden Ästen ausgehend — versuchen, zwei (oder mehrere) hyperbelähnliche symmetrische Kurven zu bestimmen, die so beschaffen sind, daß die relativen Häufigkeiten — innerhalb der einzelnen Gruppen aufaddiert — die relative Häufigkeit der ursprünglichen Verteilung ergeben" (Pfanzagl, II, 1966, S. 38). Nach Hengst (1966, S. 227) ist die formale Trennung einer Mischverteilung in die Normalkomponenten jedoch erst dann als abgeschlossen zu betrachten, wenn die gefundenen Teilkollektive auch wohlunterscheidbar sind. Das heißt, die Teilkollektive erhalten erst dann Realität, wenn sie durch ein neu hinzutreffendes Definitionsmerkmal klar zu trennen sind.

2. 8. Korrelation

Die Korrelation kontrolliert, ob und wie sich Merkmalsgruppen gegenseitig beeinflussen. Einen Überblick über das korrelative Verhalten einer paarigen Meßreihe verschafft man sich mit Hilfe eines Korrelationsdiagramms. Es stellt ein rechtwinkliges Koordinatensystem dar, in welches man die Wertepaare als Punkte einträgt. Besteht eine funktionale Abhängigkeit zwischen den auf der Abszisse und den auf der Ordinate abgetragenen Werten, so zeigt die im Koordinatennetz liegende „Punktwolke" eine mehr oder weniger deutliche Richtung positiven oder negativen Vorzeichens (Abb. 9 und 10). Positive Korrelation weist darauf hin, daß kleine bzw. große Werte von x und y gleichsinnig zusammen auftreten. Negative Korrelation wird dadurch bewirkt, daß sich kleine Werte von x großen Werten von y zuordnen und umgekehrt. Fehlende Korrelation äußert sich im Diagramm durch einen richtungslosen Punktschwarm oder durch einen gerichteten Schwarm mit der Steigung ∞ oder 0. Ein Maß für die Stärke und Richtung des linearen Zusammenhanges zweier Variablen ist der Korrelationskoeffizient. Er kann Werte zwischen —1 und + 1 annehmen, entsprechend negativer und positiver Korrelation. Der Wert Null zeigt das Fehlen von Korrelation an.

„Besteht zwischen zwei Variablen Korrelation ..., so kann dies darauf zurückzuführen sein, daß zwischen ihnen eine kausale Beziehung besteht, d. h. daß der Wert der einen den der anderen direkt beeinflußt. Die Korrelation kann jedoch auch indirekter Natur sein: Sie kann darauf zurückzuführen sein, daß jedes der beiden Merkmale von einem Dritten abhängt, und daß die Korrelation zwischen den beiden Merkmalen durch eine Änderung des dritten bedingt ist" (Pfanzagl, 1966, S. 275).

Die Abbildungen 9 und 10 zeigen dieses auch unter dem Namen „Scheinkorrelation" bekannte Phänomen. Die Längen und Breiten, ebenso die Längen und Dikken der dargestellten Population sind scheinbar in hohem Maße korreliert. Diese positive Korrelation ist jedoch auf die gleichzeitige Korrelation aller Merkmale mit der Zeit zurückzuführen. Es muß also hier von einer Zeitreihe, einer bedingten Korrelation gesprochen werden, die über die tatsächliche korrelative Be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ziehung der Merkmale zueinander keine Aussage zuläßt. Aus diesem Grunde ist es entschieden abzulehnen, in derart gelagerten Fällen, wie z. B. bei VEEVERS (1959) durchgeführt, Korrelationskoeffizienten als taxonomische Kriterien heranzuziehen. Die von VEEVERS geschätzten Werte sagen nur aus, daß alle von ihm korrelierten Merkmale mit der Zeit korreliert sind, was ontogenetisch veränderte Merkmale immer sind. Über die Größenordnung dieser Korrelation mit der Zeit sagen sie nichts aus. Außerdem sind seine Korrelationskoeffizienten sehr empfindlich vom ontogenetischen Umfang der Population abhängig. Das heißt, je kleiner der ontogenetische Ausschnitt aus einer Population gewählt wird oder aus Mangel an Material gewählt werden muß, desto geringer ist der zahlenmäßige Wert der Scheinkorrelation. Ein Merkmal, das derart von der Aufsammlung bzw. der Aufsammlungsmöglichkeit einer Population abhängig ist, muß taxonomisch als wertlos betrachtet werden.

Bedingte Korrelation läßt sich jedoch ausschalten, wenn das Material in homogene Gruppen bezüglich des dritten, Korrelation bewirkenden Merkmals zerlegt wird. Das hieße hier, die Population nach dem absoluten Individualalter zu gruppieren, ein Vorhaben, das im Zusammenhang mit ontogenetisch beeinflußten Populationen auf kaum zu überwindende Schwierigkeiten stößt (2.1). Einen Ausweg können künstliche Merkmale, d. h. modifizierte Quotienten oder Tengens-Werte eröffnen, bei welchen der Zeitfaktor formal eliminiert wurde (2.2). Diese können mit anderen, von der Ontogenese unbeeinflußten Merkmalen der gleichen Fauna sinnvoll interpretierbar korreliert werden, wenn ihre Homogenität erwiesen wurde.

3. Das qualitative Erscheinungsbild der Terebratuliden-Fauna

Ausführliche Synonymielisten enthält die von PEARSON, D. (London, z. Zt. Tübingen) vorgenommene umfangreiche Neubearbeitung rätischer Brachiopoden. Der Autor gewährte mir freundlicherweise Einblick in sein Manuskript. Seinen Ergebnissen möchte ich hier nicht vorgreifen. Daher beziehen sich die folgenden Beschreibungen lediglich auf die hier zur Untersuchung vorgelegenen Populationen von *Rhaetina gregaria* (SUESS) und *Rhaetina pyriformis* (SUESS).

Terebratulidina WAAGEN, 1883
Dielasmatacea SCHUCHERT, 1913
Dielasmatidae SCHUCHERT, 1913
Dielasmatinae SCHUCHERT, 1913
Rhaetina WAAGEN, 1882

3. 1. *Rhaetina gregaria* (SUESS), 1854

Tafel I, II, III

*1854 *Terebratula gregaria* Suess — SUESS: S. 14, Taf. 2, Fig. 14, 15
1863 *Terebratula gregaria* (Suess) — DESLONGCHAMPS: S. 64, Taf. 8, Fig. 1—6, Taf. 36, Fig. 1—3
1871 *Terebratula gregaria* SUESS — QUENSTEDT: S. 418, Taf. 50, Fig. 67—69
1880 *Terebratula gregaria* Sss. — ZUGMAYER: S. 10, Tafel 1, Fig. 1—11
1885 *Terebratula gregaria* SUESS — HAAS: S. 24, Taf. 1, Fig. 1—15, Taf. 2, Fig. 7
1889 *Terebratula gregaria* Suess — GEYER: S. 15, Taf. 2, Fig. 20—24
1917 *Terebratula gregaria* Suess — GOETEL: S. 111, Tafel 7, Fig. 5—8
1959 *Terebratula gregaria* (Suess) — DOBEN: S. 8
1963 *Rhaetina gregaria* (Suess) — DAGIS: S. 143, Taf. 21, Fig. 14—19
1966 *Rhaetina gregaria* (SUESS) — FRANZ: S. 75
1967 *Rhaetina gregaria* (SUESS) — GANSS: S. 46

Beschreibung: Die Gehäuseumrisse erweisen sich in der Aufsicht als sehr variabel. Bei jungen Individuen bis etwa 10 Millimeter Länge streuen sie zwischen gestreckt-ovaler bis runder Ausbildung. Erst mit der beginnenden Modifizierung der bisher fast geraden Frontalkommissur in eine sulkate Form entwickelt sich, der Zunahme des Individualalters entsprechend, der subpentagonale Umriß. Gleichzeitig mit der zunehmend stärker hervortretenden sulkiplikaten Faltung der Frontalkommissur, die wechselhaft prominent entwickelt werden kann, biegt die Lateralkommissur im vorderen Teil der Schale in Richtung der Brachialklappe um. Ihre größte Dicke erreichen adulte Individuen im Bereich ihrer halben Länge. Mit abnehmendem Individualalter wird eine leichte Verschiebung der maximalen Dicke in Richtung der Schnabelregion feststellbar. Der kurze Schnabel ändert seine Krümmung im Verlaufe der Ontogenese kaum. Er trägt eine gut entwickelte Area und ein submesothyrid gelegenes Foramen. Konzentrische Anwachslinien von wechselnder Dichte und Deutlichkeit werden von allen ontogenetischen Stadien angelegt.

Der Innenbau der Individuen zeigt ein kragenförmig eingestülptes Schnabelloch („pedicle collar"). Bei solchen Individuen, die eine Länge von etwa 7 Milli-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

meter überschreiten, kann ein Kardinalfortsatz nachgewiesen werden. Jugendliche Individuen bis etwa 8 Millimeter Länge bilden eine centronellide Schleife aus, die durch ein Septum mit dem Boden der Brachialklappe verbunden ist. Mit zunehmendem Individualalter entwickelt sich der terebratulide Schleifentypus. Cruralbasen liegen zwischen den inneren Zahngrubenrändern und den Schloßplatten. Letztere streben V-förmig gegen den Boden der Brachialklappe, wo sie ein niedriges Septum lateral bis in die Höhe der Artikulationsebene begleiten. Die Schloßzähne greifen als Haken nach hinten in die Zahngruben der Brachialklappe ein. In der Stielklappe sind Dentikularhöhlen angelegt, welche mit den äußeren Zahngrubenplatten artikulieren.

Die Metamorphose des Armgerüstes: Die Erhaltungsfähigkeit des Brachidiums jugendlicher Formen ist begrenzt. Die jüngste hier erhaltene Schleife, sie stammt von einem Individuum mit 4,4 Millimeter Länge, ist centronellid angelegt. Ihre cruralen Fortsätze sind wie die der älteren ontogenetischen Stadien leicht konvergierend gegen die Stielklappe gerichtet.

In der Medianebene durchbricht die Schleife ein sehr hohes Septum, welches sie gegen den Boden der Brachialklappe abstützt (Taf. II, Fig. 1 u. Fig. 9a). Die Ontogenese bringt Größenzunahme an allen Teilen des Brachidiums. Morphologische Änderungen zeigen sich aber im medianen Bereich des Armgerüstes (Taf. II, Fig. 2 ff., Fig. 9b ff.).

Der als vertikal verlängertes Septum aufgefaßte Bereich bläht sich zu einem anfänglich kegel-, bald jedoch pyramidenförmigen Körper mit dreieckigem, an den Kanten gerundetem Querschnitt auf. Die Basis des im Querschnitt dreieckigen Gebildes, ebenso das noch stützende Restseptum werden bald resorbiert, so daß die noch verbliebenen, dachartigen Flächen der „liegenden Pyramide" die Funktion des Transversalbandes übernehmen können, wie es für das terebratulide Armgerüst typisch ist. Die Metamorphose des Armgerüstes wird in dem Bereich um etwa 12 Millimeter Individuallänge abgeschlossen. Es folgt dann nur noch ontogenetische Größenzunahme des Gesamtapparates, die am prinzipiellen Aufbau der Schleife keine Änderungen mehr hervorruft. Wachstum, d. h. der Wechsel von Anlagerung und Abbau von Substanz, findet während der ganzen Lebensspanne der Individuen in allen Bereichen des Armgerüstes statt, ohne daß spezielle generative Zonen bevorzugten Wachstums, dem periferen Wachstum der Klappen vergleichbar, festgestellt werden konnten.

3. 2. *Rhaetina pyriformis* (Suess), 1854

Tafel IV, V

*1854	*Terebratula pyriformis* Suess — Suess: S. 13, Taf. 3, Fig. 6, 7
1880	*Terebratula pyriformis* Suess — Zugmayer: S. 11, Taf. 1, Fig. 16—21
1917	*Terebratula pyriformis* Suess — Goetel: S. 117, Taf. 7, Fig. 9, 10
1959	*Terebratula pyriformis* (Suess) — Doben: S. 8
1963	*Rhaetina pyriformis* (Suess) — Dagis: S. 145, Tafel 22, Fig. 1—5
1966	„*Terebratula*" *pyriformis* Suess — Franz: S. 76
1967	„*Terebratula*" *pyriformis* Suess — Ganss: S. 46

Beschreibung: Der Gehäuseumriß der Individuen variiert zwischen länglich-ovalen und etwa pentagonalen Modifikationen. Exemplare um 15 Millimeter Länge neigen zu einer verlängerten Ausbildung der Schnabelregion, bei zunehmend größeren wandert die maximale Breite der Individuen. Während jüngere Formen um 14 Millimeter Individuallänge ihr Breiten-Maximum etwa bei halber Länge anlegen, verschieben adulte Individuen dieses leicht in Richtung der Schnabelregion. Die Lateralkommissuren sind leicht gekrümmt. Sie neigen sich, vom Schloßrand ausgehend, gegen die Stielklappe und biegen in der Regel bei etwa halber Länge zurück. Der Umlenkpunkt kann jedoch nach vorne oder hinten verschoben sein. Er kann auch so wenig in Erscheinung treten, daß die Lateralkommissuren, insbesondere bei Individuen von etwa 15—18 mm, eine fast gleichmäßige Krümmung vom Schloßrand bis zu ihren Übergängen in die Frontalkommissur erfahren. Der Stirnrand dieser Gehäuse ist ohne scharfe Abgrenzung gegen die lateralen Ränder, differenziert sich aber mit zunehmendem Individualalter deutlicher und legt so die Ausmaße der geraden oder leicht in Richtung der Brachialklappe aufgewölbten Frontalkommissur fest.

Der Schnabel der Gehäuse ist dick, kurz und suberekt. Gerundete Schnabelkanten führen zu einem mesothyrid bis submesothyrid liegenden großen und runden Foramen. Konzentrische Anwachslinien werden von allen Exemplaren regellos angelegt.

Bemerkungen: Der Innenbau der Individuen dieser Population (Taf. IV, Fig. 2, Tafel V) entspricht im wesentlichen dem von *Rhaetina gregaria* (Suess) (Taf. II). Ein gewisser Unterschied läßt sich aus der etwas größeren Höhe der Cruralfortsätze und der geringen Länge des Septums in der Brachialklappe ableiten. Außerdem zeigt das Transversal-Schliffbild eines Individuums von *R. pyriformis* (Suess), dessen Individuallänge 17,9 Millimeter beträgt, ein im Vergleich zu gleichlangen Individuen von *R. gregaria* (Suess) sehr hohes Septum in der Brachialklappe, wel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ches später völlig abgebaut wird (Taf. V, Fig. 1—3). Vielleicht läßt sich dieses in der Resorptionsphase begriffene Septum mit dem Stützseptum der centronnelliden Jugendschleife von *R. gregaria* (SUESS) homologisieren.

Leider verhindern hier geringe Individuenzahlen und die von ZUGMAYER (1890, S. 12) herausgestellte Tatsache, daß junge Individuen der beiden Arten morphologisch nicht getrennt werden können, eine Klärung.

4. Ergebnisse der quantitativen Analyse

4. 1. *Rhaetina gregaria* (SUESS), 1854

4.1.1 Die Häufigkeiten der Stadien des relativen Alters

Das Histogramm (Abb. 8) gibt Häufigkeitsverteilung der Längen wieder. Die Länge dient im Verlaufe der folgenden Untersuchungen als Maßstab für das relative Individualalter. Als Extremwerte des relativen Individualalters wurden 1,05 und 37,4 Millimeter gemessen.

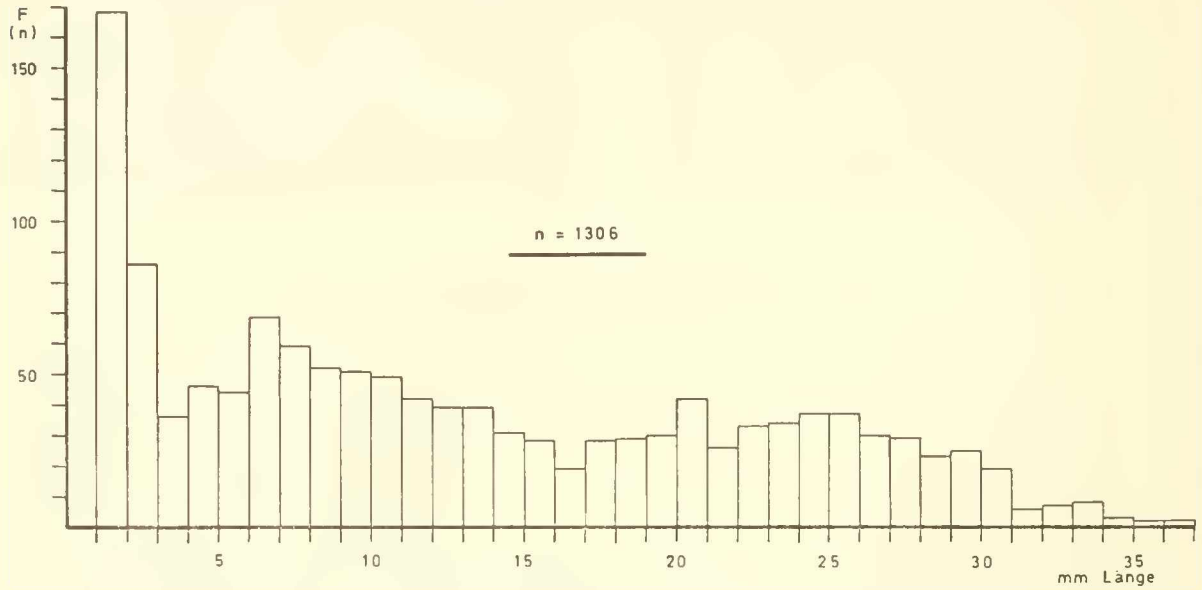


Abb. 8: Histogramm der Häufigkeiten des relativen Alters L (Länge) der Population von *Rhaetina gregaria* (SUESS).

Das Histogramm beginnt mit einem ausgeprägten Häufigkeitsmaximum in der ersten Klasse des relativen Alters (zwischen 1 und 2 Millimetern). Ein äußerst steiler Häufigkeitsabfall führt zu einem Minimum zwischen 3 und 4 Millimetern. Es folgt ein steiler, aber nur kurzer Anstieg, der zwischen 6 und 7 Millimetern der Länge kulminiert und zu einem flachen Abnehmen der Besetzungsdichten überleitet. Nach einem Minimum zwischen 16 und 17 Millimetern des relativen Alters folgt ein geringer Anstieg der Häufigkeiten, der ab 26 Millimeter flach bis zum Höchstwert des relativen Individualalters ausläuft.

4.1.2 Das relative Wachstum von Dicke und Breite der Gehäuse

Das Punktdiagramm (Abb. 9) der Dicken-Werte (D) bezogen auf das relative Alter (L) zeigt unregelmäßiges Wachstum an.

Es wurden sechs Teilgeraden angepaßt, die in Abb. 11 dargestellt sind. Ihre Daten gibt Tabelle 1 wieder (Ermittlung der Teilgeraden s. 2.5).

Das relative Wachstum der Breite (B) — bezogen auf das relative Alter (L) — vollzieht sich im wesent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

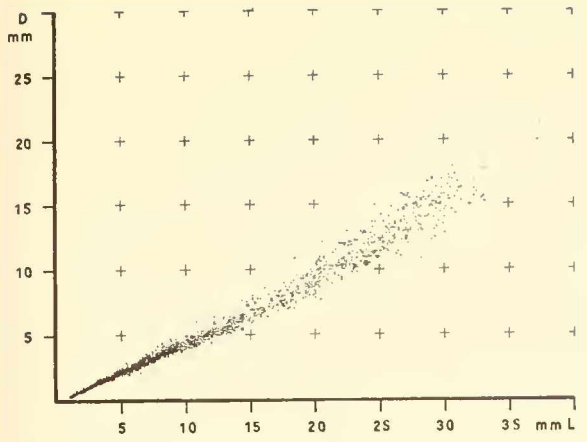


Abb. 9: Das relative Wachstum der Dicke (D) bezogen auf die Länge (L) einer Population von *Rhaetina gregaria* (Suess).

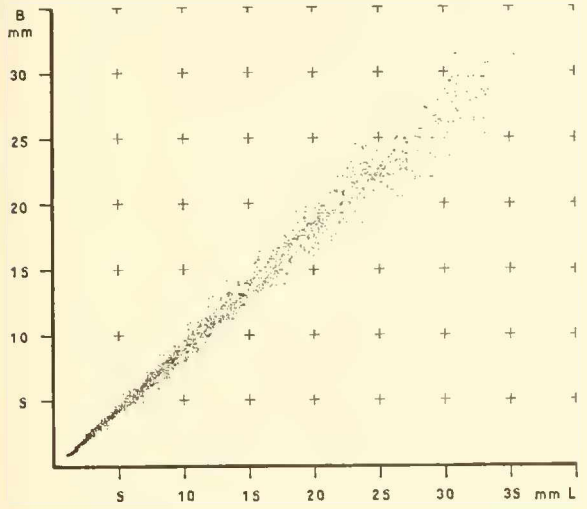


Abb. 10: Das relative Wachstum der Breite (B) bezogen auf die Länge (L) einer Population von *R. gregaria* (Suess).

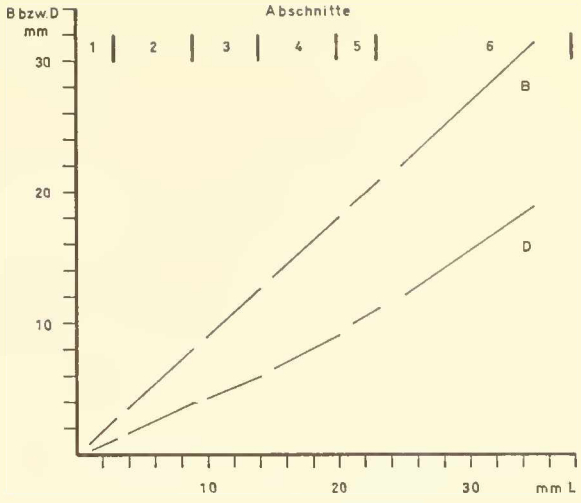


Abb. 11: Das mittlere relative Wachstum der Dicke (D) und der Breite (B) einer Population von *R. gregaria* (Suess) aufgeschlüsselt in Teilgeraden.

lichen linear (Abb. 10). Allein bei 3 und bei 23 Millimetern des relativen Alters (L) ist die Linie des relativen Wachstums geknickt. Die Daten der angepaßten Teilgeraden gibt Tabelle 1 wieder. Abbildung 11 zeigt die Teilgeraden im Koordinatennetz.

Um die Meßreihen von Breite und Dicke miteinander vergleichen zu können, wurden beide in einander entsprechende Abschnitte des relativen Individualalters untergliedert. Als Basis der Teilung dienen die Knickstellen der Linie des relativen Wachstums der Dicke: 3 - 9 - 14 - 20 - 23 Millimeter des relativen Alters (L) (Vergl. Abb. 5).

Tabelle 1: Geradengleichungen der Abschnitte 1—6 des mittleren relativen Wachstums der Dicke (D) und der Breite (B) der Gehäuse von *R. gregaria* (Suess) bezogen auf das relative Alter L (Länge). n = Anzahl der Individuen pro Abschnitt des relativen Alters. (Vergleiche: 4. 1.2 und Abb. 9—11)

Abschnitt	mm von L	n	Teilgeraden von D		Teilgeraden von B	
1	1,0— 2,99	252	D = 0,449	L — 0,144	B = 1,006	L + 0,367
2	3,0— 8,99	306	D = 0,460	L — 0,170	B = 0,924	L — 0,301
3	9,0—13,99	220	D = 0,407	L + 0,212	B = 0,924	L — 0,301
4	14,0—19,99	165	D = 0,508	L — 1,093	B = 0,924	L — 0,301
5	20,0—22,99	135	D = 0,585	L — 2,350	B = 0,924	L — 0,301
6	23,0—37,99	228	D = 0,684	L — 5,160	B = 0,932	L — 1,304

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4.1.3 Das relative Wachstum von Höhe und Breite der Schleifen

Zu Messungen an der Schleife (S. 6) wurden 79 Exemplare herangezogen. Während die Breite (BS) des Brachidiums in allen untersuchten Klassen des relativen Alters erfaßt werden konnte, ließen sich die Höhen (HS) mit hinreichender Genauigkeit nur an solchen Individuen messen, deren Schleife die terebratulide Ausbildung (S. 17) voll erreicht hatte. Dieser Bereich beginnt zwischen 10 und 15 Millimetern des relativen Individualalters und erfaßt 37 der mit Hilfe von Transversal-Schliffen untersuchten Exemplare.

Abbildung 12 gibt die ontogenetische Entwicklung der Breite (BS) und der Höhe (HS) des Brachidiums, bezogen auf das relative Alter, im Koordinatennetz wieder. Unter Berücksichtigung der geringen Anzahl der Meßwerte kann für den Bereich ab 15 Millimeter des relativen Alters lineares Wachstum vorbehaltlich angenommen werden, sowohl für BS, als auch für HS. Für die unter 15 Millimeter des relativen Alters liegenden Individuen muß eine hinreichend sichere Aussage entfallen. Es kann weder eindeutig exponentielles, noch lineares relatives Wachstum nachgewiesen werden. Eine eventuelle Aufschlüsselung in Teilgeraden verbietet die geringe Individuenzahl.

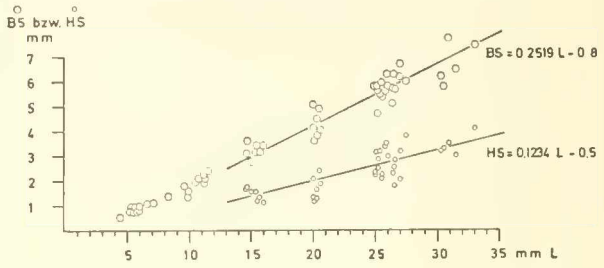


Abb. 12: Das relative Wachstum der Breite (BS) und der Höhe (HS) der Schleife mit den Geraden des mittleren relativen Wachstums.

4.1.4 Prüfung der Verteilung ontogenetisch nicht veränderter Merkmale

Im methodischen Teil dieser Arbeit wurde ein „Tangens-Konzept" entworfen, dessen Anwendung natürliche Merkmale in künstliche Merkmale überführt. Das Ziel dieser Manipulation von Originaldaten liegt darin, die ontogenetische Veränderung der natürlichen Merkmale einer Population, d. h. ihre Abhängigkeit vom Individualalter, formal auszuschalten. Nach den unter (2.4) theoretisch diskutierten Grundlagen des „Tangens-Konzeptes" wird nun versucht, es an einer realen, ontogenetisch beeinflußten Population arbeiten zu lassen.

Als Voraussetzung für die Durchführbarkeit der Methode wurde die Kenntnis der Daten des mittleren relativen Wachstums genannt (S. 12). Unter (2.5) wurden an die vorliegende Population von *Rhaetina gregaria* (Suess) 6 Geraden des mittleren relativen Wachstums angepaßt. Die Geraden zeigt Abb. 11, ihre Gleichungen Tabelle 1. Aus der Tabelle ist zu entnehmen, daß alle Geraden von der allgemeinen Form $y = ax + b$ bzw. $y = ax - b$ sind. Wie gezeigt werden konnte (2.3), dürfen die die Population aufbauenden Originaldaten daher zu einer unmittelbaren Quotientenbildung nicht herangezogen werden. Alle vorliegenden Originaldaten (B, D, BS, HS) mit Ausnahme der Länge, die als Maßstab für das relative Individualalter genommen wurde, mußten daher, entsprechend der Größenordnung und Richtung des Ordinatenabschnittes ($\pm$ b) der Geraden, in deren Abschnitt sie lagen, vergrößert oder vermindert werden.

Praktisch wurde so vorgegangen, daß z. B. die Originaldaten der Dicke von Abschnitt 1 um 0,144 mm vergrößert wurden, die Originaldaten der Breite von Abschnitt 1 aber um 0,367 mm verkleinert wurden (vergl. S. 19, Tab. 1). Dadurch verschwanden Ordinatenabschnitte der Geraden, so daß die Gleichungen die allgemeine Form $y = ax$ hatten. Die Gleichungen der genannten Beispiele lauten also nun $D = 0{,}449\ L$ bzw. $B = 1{,}006\ L$. Die neu ermittelten „Dicken" und „Breiten" der Gehäuse konnten nun zur Quotientenbildung mit dem relativen Alter (L) herangezogen werden. Die verschiedenen Realisationen dieser Quotientenbildung sind nämlich wegen $y = ax$, was man in $a = y/x$ umformen kann, als Realisationen des Tangens aufzufassen. Die Steigung a einer Geraden oder mit anderen Worten, die mittlere Wachstumsgeschwindigkeit einer isometrisch gearteten Population, ist aber konstant und damit unabhängig vom Abzsissenwert x, bzw. vom relativen Individualalter L.

Im Folgenden werden die Verteilungen der Tangens-Werte geprüft. Dies geschieht mit Hilfe des von Daeves & Beckel (1958) eingeführten Verfahrens unter Anwendung des Wahrscheinlichkeitsnetzes (vergl. 2.7). Eine zusammenfassende Darstellung der im Wahrscheinlichkeitsnetz geschätzten statistischen Kennwerte liefert Tabelle 2. Die paläontologische Deutung der quantitativen Befunde wird unter (5.) mitgeteilt.

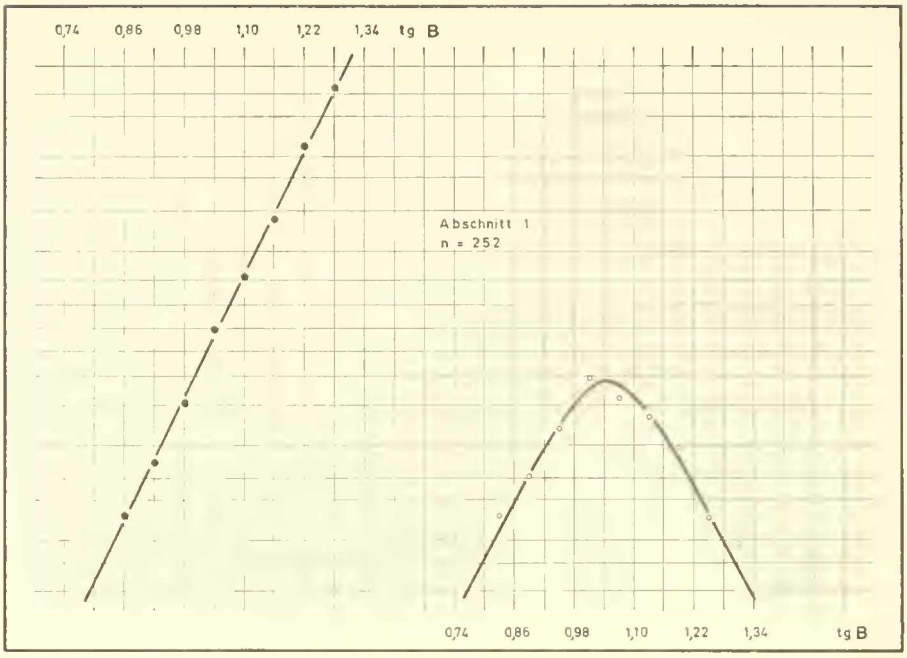
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle 2: Statistische Maßzahlen von theoretischen Verteilungen der Tangens-Werte der Breite (B) und Dicke (D) der Gehäuse, der Breite der Schleife (BS) und der Höhe der Schleife (HS) von *Rhaetina gregaria* (Suess). Vergleiche: 4.1.4 und Abb. 13 bis 26.

n = Anzahl der Individuen
m = arithmetisches Mittel
s = Standardabweichung
v = Variationskoeffizient
a, b, = Bezeichnung der Teilkollektive der Mischverteilungen
% a = Anteil von a am formal zerlegten Mischkollektiv
% n = Anteil der normalverteilten Werte an der Gesamtverteilung

	Abschnitt	n	m	s	v	% von n	% von a
B	1	252	1,046	0,089	8,26	99,0	
	2	306	0,964	0,059	6,47	98,5	
	3	220	0,926	0,058	5,56	97,0	
	4	165	0,886	0,032	3,61	a	41,0
			0,957	0,035	3,66	b	
	5	135	0,932	0,032	3,43	a	55,0
			0,931	0,071	7,63	b	
	6	228	0,947	0,032	3,38	a	44,0
			0,932	0,075	8,05	b	
D	1	252	0,453	0,046	10,15	98,5	
	2	306	0,463	0,035	6,75	97,0	
	3	220	0,406	0,023	5,67	95,0	
	4	165	0,496	0,025	5,04	a	51,0
			0,544	0,033	6,04	b	
	5	135	0,575	0,037	6,43	a	50,0
			0,600	0,048	8,00	b	
	6	228	0,672	0,039	5,81	a	55,0
			0,708	0,062	8,75	b	
BS	14—33 mm des relat. Alters	37	0,237	0,017	7,38	a	49,0
			0,266	0,016	5,91	b	
HS	14—33 mm des relat. Alters	37	0,106	0,011	10,37	a	51,0
			0,139	0,011	7,39	b	

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



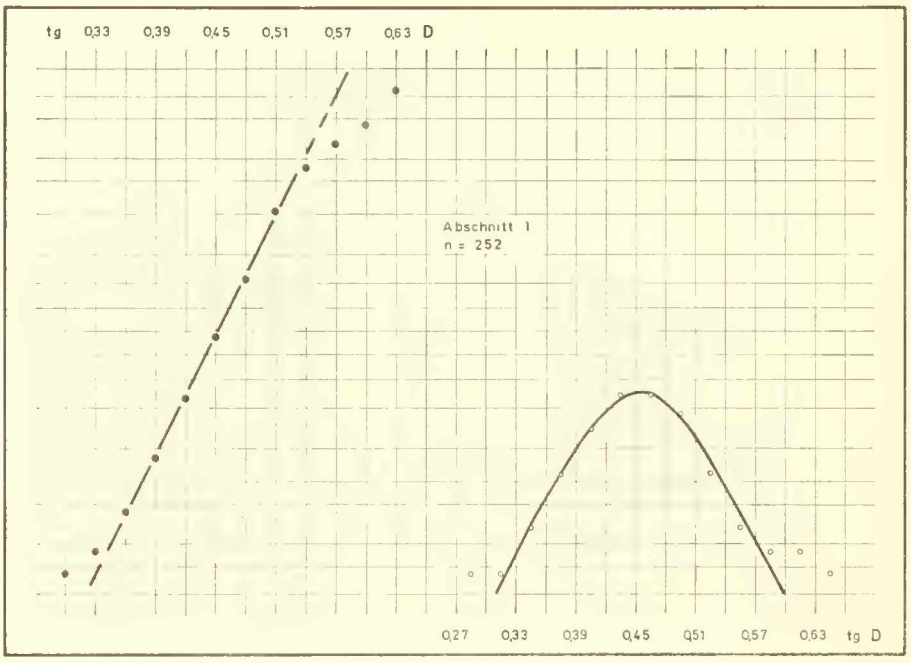
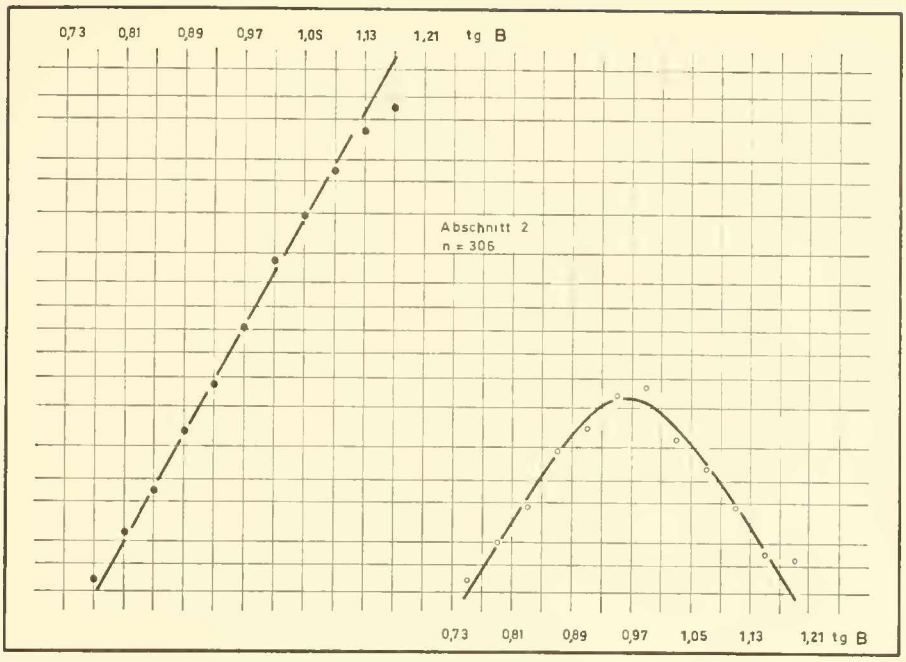


Abb. 13: Verteilung der Tangens-Werte der Breite (B), Abschnitt 1 (1,0—2,99 mm Länge): Gute Anpassung der Summenhäufigkeit an die Normalverteilung.

Abb. 14: Verteilung der Tangens-Werte der Dicke (D), Abschnitt 1 (1,0—2,99 mm Länge): Gute Anpassung der Summenhäufigkeit an die Normalverteilung. Andeutung eines Randkollektivs bei den hohen Abszissenwerten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



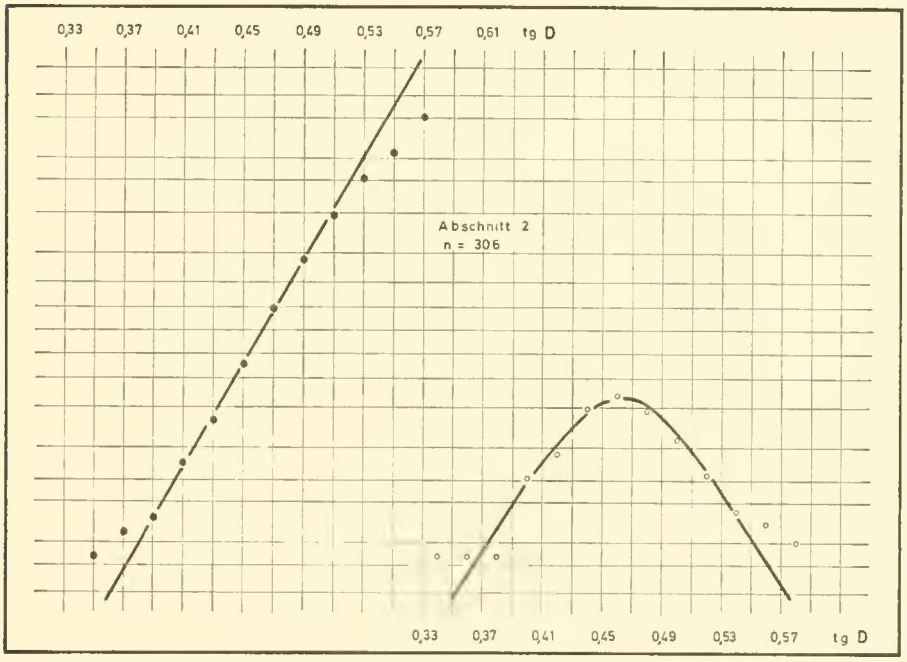
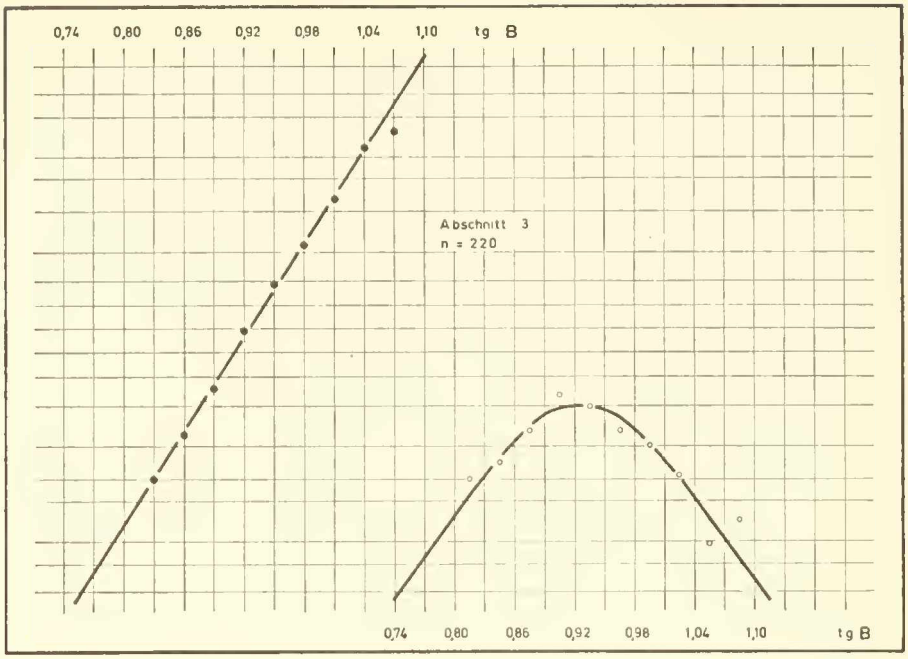


Abb. 15: Verteilung der Tangens-Werte der Breite (B), Abschnitt 2 (3,0—8,99 mm Länge): Gure Anpassung der Summenhäufigkeit an die Normalverteilung.

Abb. 16: Verteilung der Tangens-Werte der Dicke (D), Abschnitt 2 (3,0—8,99 mm Länge): Gute Anpassung der Summenhäufigkeit an die Normalverteilung. Andeutung eines Randkollektivs bei den hohen Abszissenwerten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



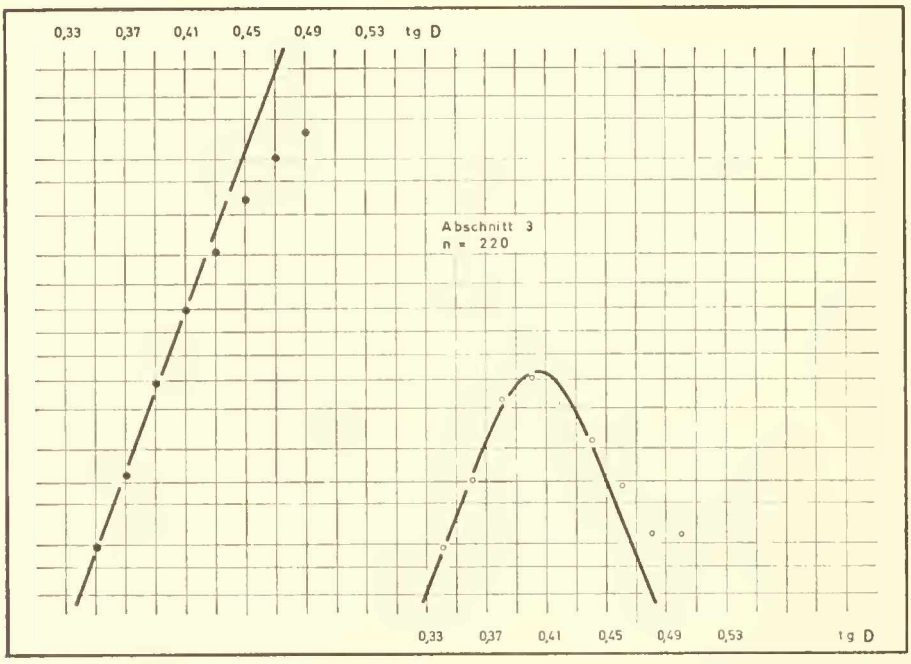


Abb. 17: Verteilung der Tangens-Werte der Breite (B), Abschnitt 3 (9,0—13,99 mm Länge): Gute Anpassung der Summenhäufigkeit an die Normalverteilung.

Abb. 18: Verteilung der Tangens-Werte der Dicke (D), Abschnitt 3 (9,0—13,99 mm Länge): Gute Anpassung der Summenhäufigkeit an die Normalverteilung. Andeutung eines Randkollektivs bei den hohen Abszissenwerten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

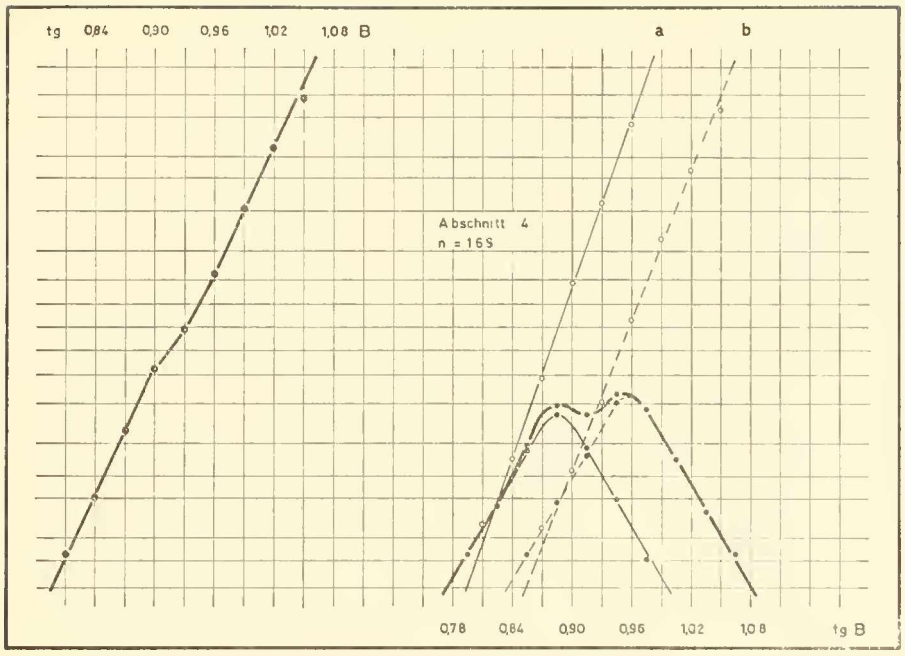
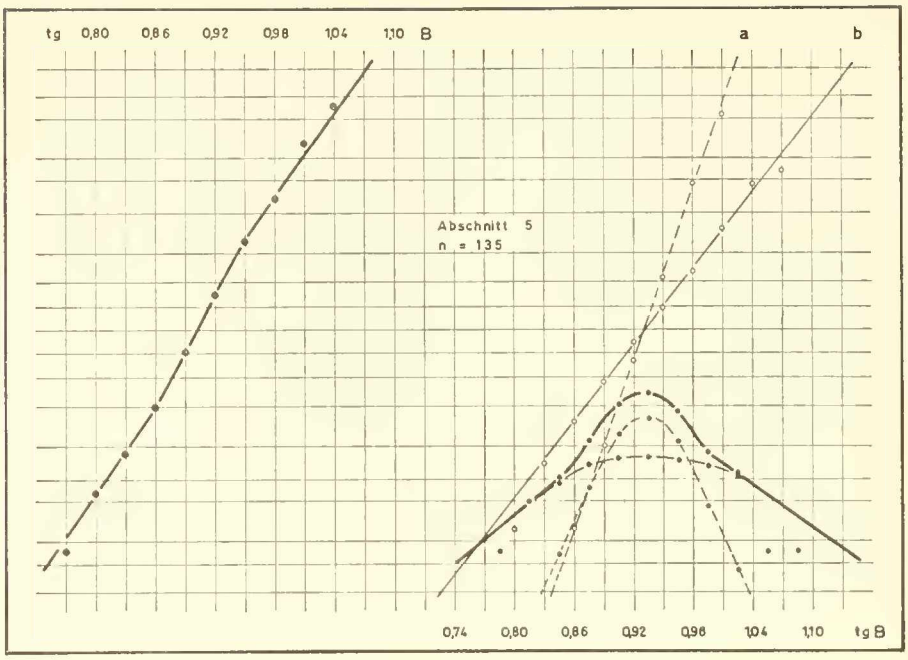


Abb. 19: Verteilung der Tangens-Werte der Breite (B), Abschnitt 4 (14,0—19,99 mm Länge): Zweigipfelige, symmetrische Mischverteilung.

Abb. 20: Verteilung der Tangens-Werte der Dicke (D), Abschnitt 4 (14,0—19,99 mm Länge): Eingipfelige, schiefe Mischverteilung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



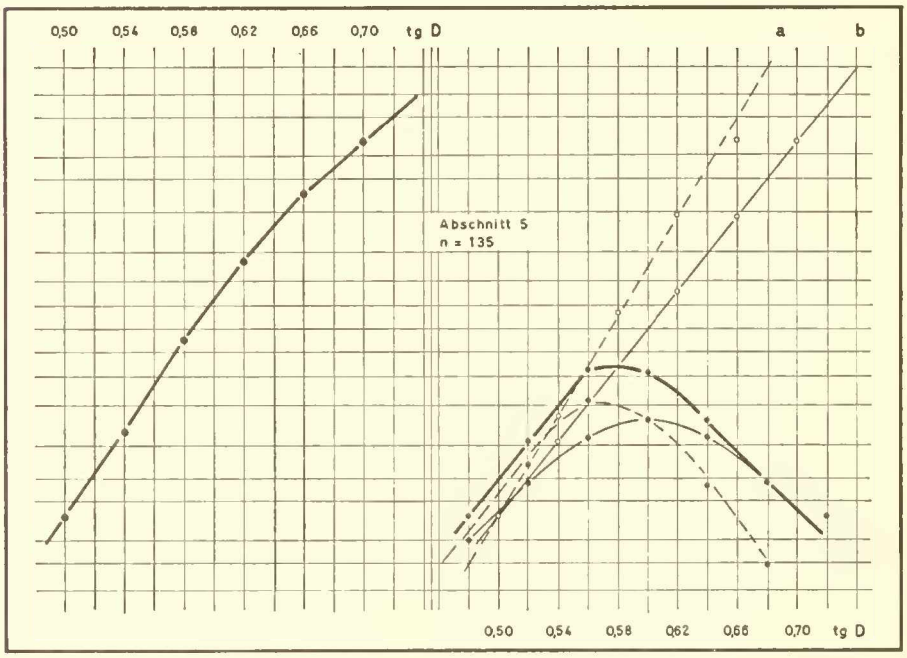
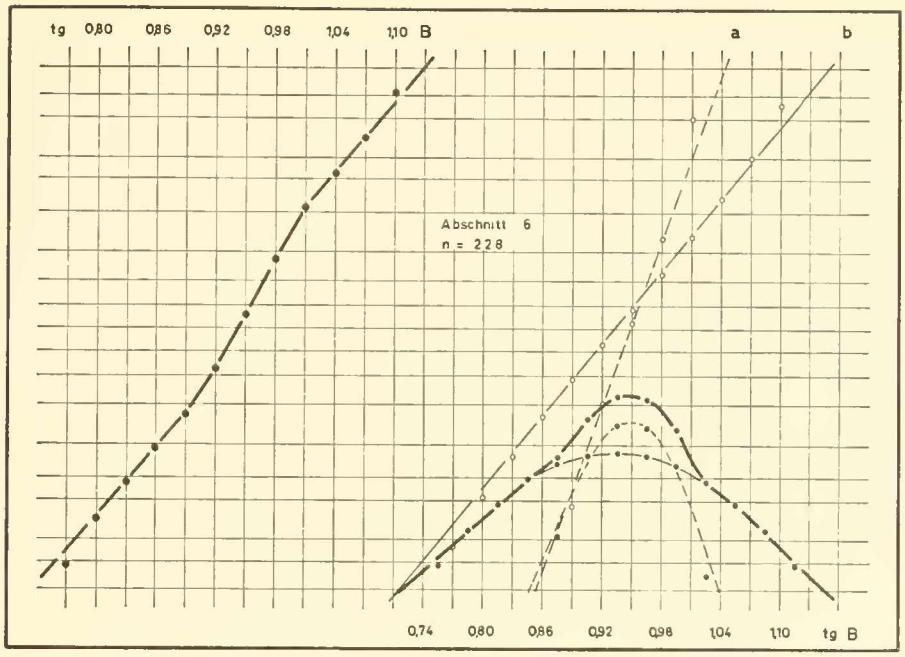


Abb. 21: Verteilung der Tangens-Werte der Breite (B), Abschnitt 5 (20,0—22,99 mm Länge): Eingipfelige, fast symmetrische Mischverteilung.

Abb. 22: Verteilung der Tangens-Werte der Dicke (D), Abschnitt 5 (20,0—22,99 mm Länge): Eingipfelige, etwas schiefe Mischverteilung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



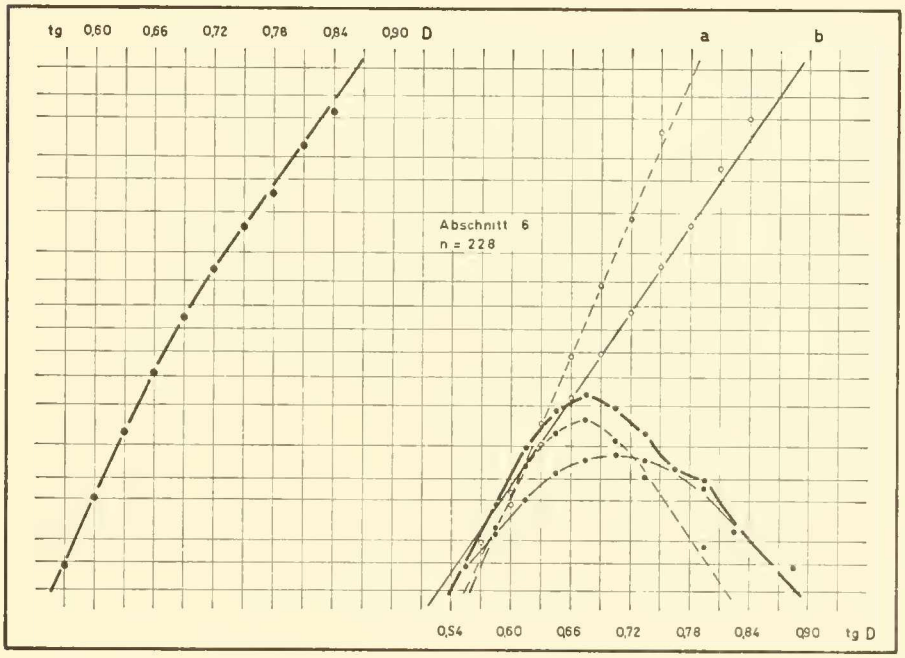
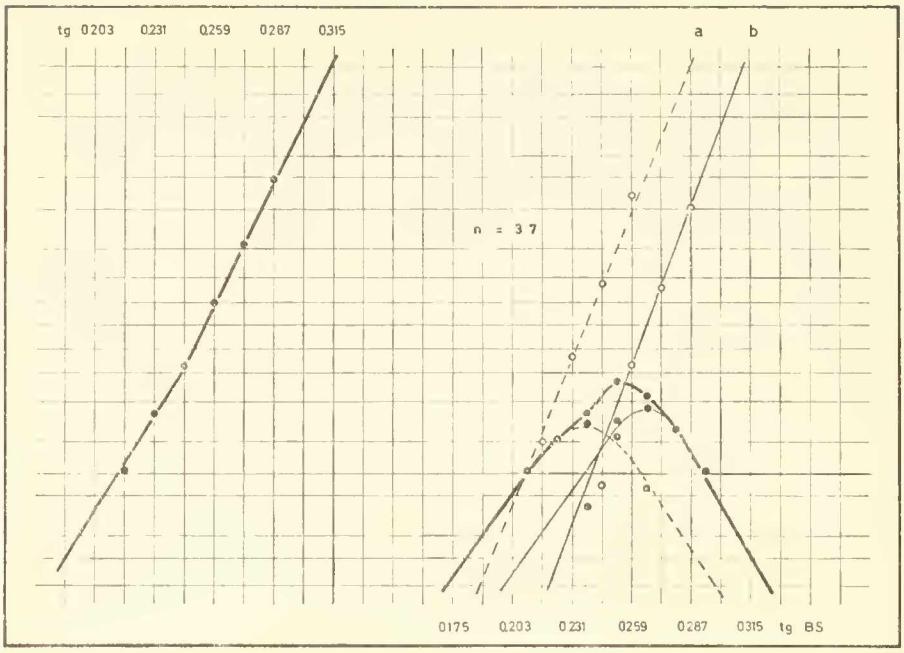


Abb. 23: Verteilung der Tangens-Werte der Breite (B), Abschnitt 6 (23,0—37,99 mm Länge): Eingipfelige, fast symmetrische Mischverteilung.

Abb. 24: Verteilung der Tangens-Werte der Dicke (D), Abschnitt 6 (23,0—37,99 mm Länge): Eingipfelige, leicht schiefe Mischverteilung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



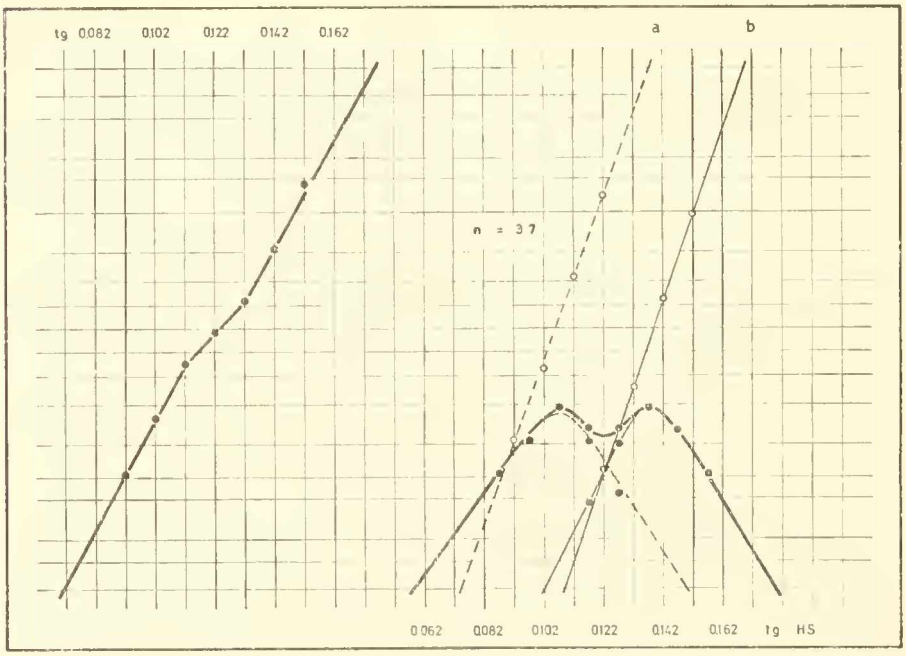


Abb. 25: Verteilung der Tangens-Werte der Breite der Schleife (BS) von 37 Individuen größer als 14 mm Länge: Eingipfelige, leicht schiefe Mischverteilung.

Abb. 26: Verteilung der Tangens-Werte der Höhe der Schleife (HS) von 37 Individuen größer als 14 mm Länge: Zweigipfelige, symmetrische Mischverteilung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4. 2. *Rhaetina pyriformis* (SUESS), 1854

4.2.1 Die Häufigkeiten der Stadien des relativen Alters

Der Polygonzug (Abb. 27) gibt die Häufigkeiten der Stadien des relativen Alters wieder. Die geringe Individuenzahl der zur Verfügung stehenden Vertreter dieser Art machte aus darstellungstechnischen Gründen die Wahl großer Klassenbreiten erforderlich.

Die hier festgestellten Extremwerte der relativen Alter liegen bei 14 mm und 48,2 mm der Länge. Die Verteilung beginnt mit einem Maximum im Klassenmittelpunkt 17,5 mm. Die folgende Klasse ist unbesetzt. Die höchste Besetzungsdichte liegt zwischen 30 und 35 Millimetern. Ein Minimum kennzeichnet die Klasse zwischen 35 mm und 40 mm. Es wird gefolgt von der ansteigenden Besetzungsdichte der beiden letzten Klassen.

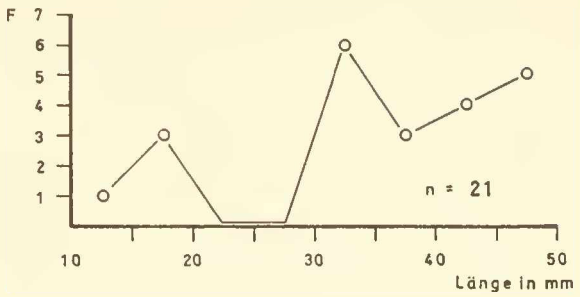


Abb. 27: Die Häufigkeiten der Stadien des relativen Alters von *Rhaetina pyriformis* (SUESS).

4.2.2 Das relative Wachstum von Dicke und Breite

Abbildung 28 gibt die Tendenz des relativen Wachstums der Dicke und Breite, bezogen auf das relative Alter wieder.

Geringe Individuenzahlen, bzw. fehlende Individuen, lassen eine Aussage über den Entwicklungsgang der beiden Merkmale bis zu einem relativen Individualalter von etwa 30 Millimeter nicht zu. Für die folgenden Altersstadien bis zu dem Extremwert von 48,2 mm der Länge kann eine Schätzung für die relative Wachstumsgeschwindigkeit geliefert werden:

$$D = 0{,}475\ L + 0{,}72$$
$$B = 0{,}558\ L + 8{,}64$$

Diese Geradengleichungen sind aufgrund der geringen Individuenzahl nur als grobe Richtwerte anzusehen. Sie geben eine generalisierte Tendenz des relativen Wachstums wieder, schließen aber nicht aus, daß sich bei reichhaltigerem Untersuchungsmaterial abweichende, das heißt hier, sicherere Ergebnisse eingestellt hätten.

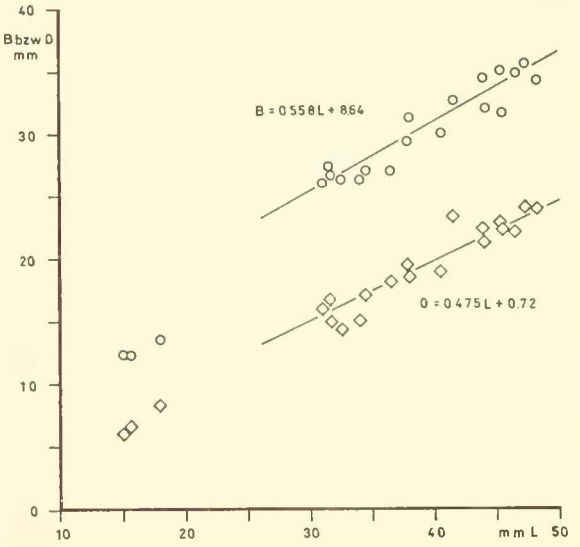


Abb. 28: Das relative Wachstum der Dicke (D) und Breite (B) bezogen auf das relative Individualalter L (Länge) von *Rhaetina pyriformis* (SUESS).

5. Beurteilung der Terebratuliden-Fauna

5. 1. „Biocoenose"

Quantitatives Aufsammeln (S. 5) läßt es als gesichert erscheinen, daß die Verteilung der relativen Altershäufigkeiten (Abb. 8) den Häufigkeiten der Individuen im Muttergestein sehr nahe kommt.

BOUCOT, A. J. (1953) klassifiziert fossile Populationen als „life assemblages" und „death assemblages", Termini, die der Biocoenose und Thanatocoenose der Neontologie entsprechen. Eine „fossile Biocoenose" bildet die Fauna, welche ein verteilungsmäßig ungestörtes Abbild der ehemals lebenden Population widerspiegelt. Eine „fossile Thanatocoenose" enthält Individuen, die an verschiedenen Orten, u. U. zu ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schiedenen Zeiten gelebt haben und erst nach ihrem Absterben durch physikalische Einflüsse zusammengeführt und gemeinsam fossilisiert wurden.

Die Gliederung der auf 1306 Exemplaren basierenden Verteilung von *Rhaetina gregaria* (Suess) in gut differenzierte Maxima und Minima zeigt die ontogenetischen Stadien erhöhter und verminderter Sterblichkeit an (Abb. 8). Deutlich tritt die hohe Ausfallsrate der Individuen um 2 Millimeter Länge in Erscheinung. Ein erster Abschnitt erhöhter Lebensfähigkeit wird bei etwa 3 bis 4 Millimetern Länge erreicht und bei 16 bis 17 Millimetern wiederholt. Es folgt mit abnehmenden Besetzungsdichten, entsprechend den seltener werdenden hochadulten Individuen, die normale Altersterblichkeit.

Die Verteilung der ontogenetischen Stadien von *Rhaetina pyriformis* (Suess) unterscheidet sich mit nur 21 beteiligten Individuen durch einen höheren Wert der erreichbaren Maximallänge und durch das Fehlen jugendlicher Formen von der erstgenannten Verteilung (Abb. 27). Vergleicht man die Anzahl der Individuen gleichen relativen Alters der Angehörigen der beiden Arten miteinander — es kommen dafür die Stadien 14 bis 37 Millimeter des relativen Alters in Betracht — so beträgt der Anteil von *Rhaetina pyriformis* (Suess) etwa 4 %.

Unter (3.2) wurde berichtet, daß die morphologische Unterscheidung von *R. gregaria* und *R. pyriformis* mit abnehmendem Individualalter der Terebratuliden an Problematik zunimmt. Geht man von der Annahme aus, daß die beiden Populationen an dem Ort, an dem sie eingebettet wurden, auch gelebt haben und folgert daraus, daß *R. gregaria* biologisch bedingt zahlenmäßig überlegen war, so ergibt sich im Falle der hypothetischen Annahme gleicher Sterblichkeitsraten der ontogenetischen Stadien beider Populationen, daß ihr Mengenverhältnis bis zum Absterben der ältesten Individuen von *R. gregaria* konstant geblieben ist. Das Verhältnis der Individuen der Arten zueinander innerhalb vergleichbarer ontogenetischer Stadien wurde mit 96 *(R. gregaria)* : 4 *(R. pyriformis)* geschätzt. Es besteht daher Grund zu der Vermutung, daß die morphologisch nicht zu differenzierenden Jugendformen der beiden Arten dieser Population in einem dem genannten sehr ähnlichen Verhältnis gemischt sind.

Unterstützung erhält die Vermutung durch die unter (4.1.4) analysierten Verteilungen der ontogenetisch nicht veränderten Merkmale. Die Abschnitte 1—3 (S. 22 ff.) der Verteilungen der Tangens-Werte der Dicke liefern einerseits gute Näherungen an die Normalverteilung, zeigen aber andererseits die Existenz von Randkollektiven auf. Ihr Anteil pendelt zwischen 1 und 5 % (Tab. 2), womit er sich in Größenordnungen bewegt, die die eben ausgesprochene Vermutung stützen können.

Offensichtlich bilden die Individuen von *Rhaetina gregaria* (Suess) eine „life assemblage" im Sinne Boucot's. Das zahlenmäßige Dominieren junger und jüngster Formen über die gerontischen Exemplare sichert diese Tatsache. Bis zu einem relativen Alter von 4,99 mm, das sind rund 13 % des hier festgestellten höchsten relativen Alters, stellen die juvenilen Tiere der Art 26 % der Gesamtpopulation, abzüglich des durch die jugendlichen Exemplare von *Rhaetina pyriformis* (Suess) bedingten, in diesem Zusammenhange irrelevanten Fehlers.

Die relativen Altershäufigkeiten von *R. pyriformis* repräsentieren scheinbar eine „death assemblage", da ihre Jugendformen morphologisch von denen der Art *R. gregaria* nicht zu unterscheiden sind (s. S. 18). Die Jugendformen von *R. pyriformis* ließen sich aber mit einem Anteil von 1—5 % im Jugendmaximum von *R. gregaria* formal nachweisen (s. S. 20 ff.). Es kann demnach angenommen werden, daß auch die Population *R. pyriformis* als autochthon eingebettete „life assemblage" vorliegt.

5. 2. Dimorphismus

Die unter (4.1.4) analysierten Verteilungen ontogenetisch nicht beeinflußter Merkmale legen die Vermutung nahe, daß die Tangens-Werte der Population von *Rhaetina gregaria* (Suess) ab etwa 14 mm einem Mischkollektiv angehören. Nach Hengst (1966, S. 228) muß die Realität der analytisch gefundenen Teilkollektive durch weitere Beobachtungen gesichert werden. Es gilt daher Merkmale zu finden, die die Teilkollektive auch wohlunterscheidbar gliedern können (vergl. S. 15). Wohlunterscheidbarkeit bewirkende Kriterien müssen alternativer Natur sein. Sie können am ehesten in den morphologischen Strukturen der Individuen erwartet werden.

Es wurden daher 12 Exemplare der Population von *R. gregaria* in Form einer quantitativ-qualitativen Darstellung korrelativ verglichen (Taf. 3). Als Koordinatenmaßstäbe dienen die Tangens-Teilungen der Abbildungen 23 und 24. Aus Gründen der besseren Vergleichbarkeit wurden nur solche Individuen abgebildet, deren relatives Alter um 25 mm Länge liegt.

Geringfügig abweichende Exemplare wurden photographisch auf die gleiche Länge gebracht.

Die Proportionierung der Individuen variiert, abhängig von der Position der Individuen im Koordinatennetz, erheblich. Bei definitionsgemäß konstant gehaltenem relativen Alter von 25 mm Länge nimmt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Breite mit steigenden Abszissen-Werten, die Dicke mit steigenden Ordinaten-Werten zu.

Aus Abbildung 23 läßt sich ableiten, daß Individuen, die einen höheren Wert als 1,04 tg B und einen kleineren Wert als 0,83 tg B haben, die extremen Varianten des mit b bezeichneten, formal isolierten Teilkollektives sind. Die Exemplare zwischen den genannten Werten können sowohl zu a als auch zu b gerechnet werden. Übertragen auf Tafel 3 müßten sich demnach die zu dem homogenen Teilkollektiv gehörenden Varianten von einigen im mittleren Teil der Gegenüberstellung (zwischen 0,83 und 1,04 tg B) unterscheiden, wenn die formal nachgewiesene Mischverteilung real getrennt werden soll. Tafel 3 zeigt aber nur „stetige" Übergänge der Proportionen, sie liefert keine alternativen und damit Wohlunterscheidbarkeit bewirkenden Merkmale. Das phaenotypische Erscheinungsbild kann daher die Mischverteilung der Population nicht bestätigen.

Ein weiterer Versuch, Wohlunterscheidbarkeit der formalisolierten Kollektive zu definieren, sei im folgenden geschildert (Abb. 29): Hier werden die Mischkollektive (Abb. 25 und 26) von Tangens HS und Tangens BS korrelativ gegenübergestellt. Die Lage der Koordinatenpunkte läßt schwache positive Scheinkorrelation vermuten. Zeichnet man die Koordinaten der arithmetischen Mittelwerte aa und bb der zweidimensionalen, theoretischen, formal getrennten Verteilungen in der dargestellten Weise ein, so verstärkt sich der Eindruck positiver Scheinkorrelation.

Der geringe Überlappungsbereich der theoretischen Verteilungen von Tangens HS macht es möglich, Extremwerte nicht nur formal, sondern auch praktisch dem Kollektiv a bzw. b zuzuordnen. Mit hinlänglicher Sicherheit kann angenommen werden, daß Werte, kleiner als 0,102 tg HS dem mit a bezeichneten, Werte größer als 0,142 tg HS dem mit b benannten Kollektiv angehören. Werte, die zwischen den genannten Zahlen liegen, können sowohl a als auch b angehören. In die Koordinaten des Diagramms (Abb. 29) wurden zur Aufdeckung eventuell vorhandener qualitativer, alternativer Unterscheidungsmerkmale der Teilkollektive anstelle von Punkten die Querschnitte der Schleifen selbst eingezeichnet (Abb. 30).

Nachteilig wirkt in dieser Darstellung der hier allerdings nicht zu vermeidende ontogenetische Einfluß, der ja für die zahlenmäßigen Merkmale formal ausgeschaltet wurde. Zur Kennzeichnung der ontogenetischen Stadien wurden den Schleifenquerschnitten Zahlen beigegeben, die die Größenordnung des relativen Individualalters (L = Länge) angeben. (Es bedeutet also z. B. 20: etwa 20 mm Individuallänge).

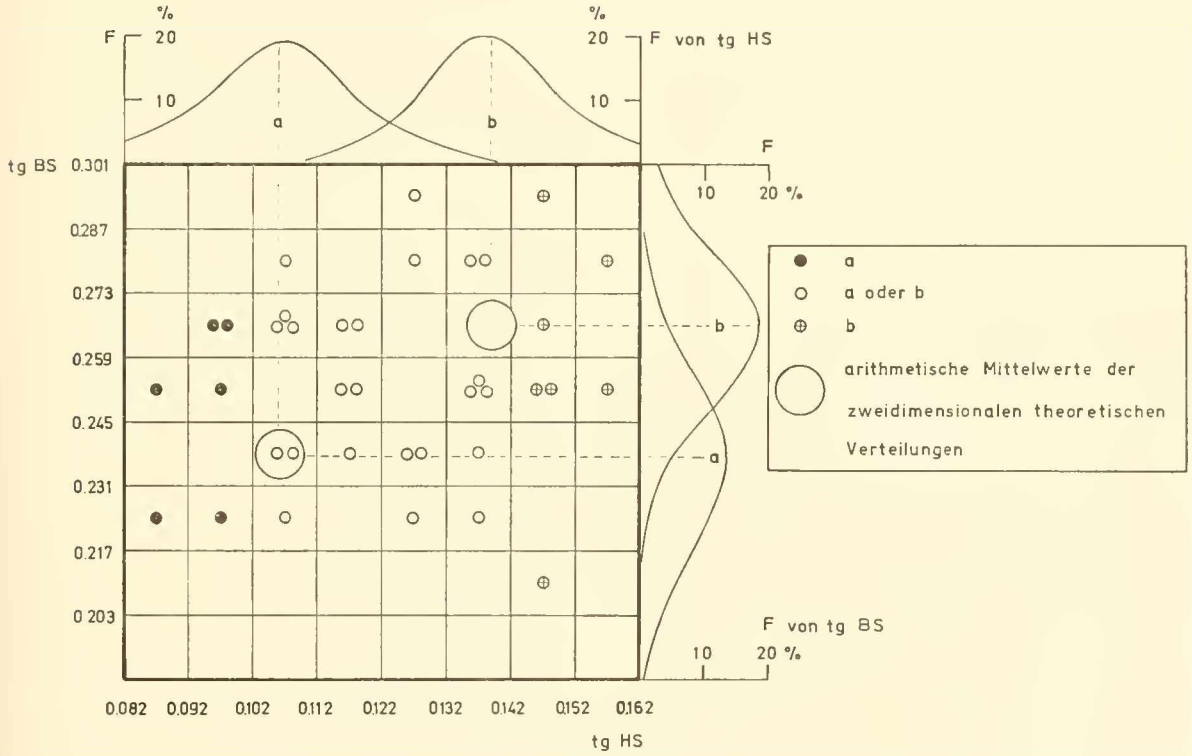


Abb. 29: Korrelative Gegenüberstellung der formal getrennten Mischkollektive (Abb. 25 und 26) von Tangens BS und Tangens HS.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

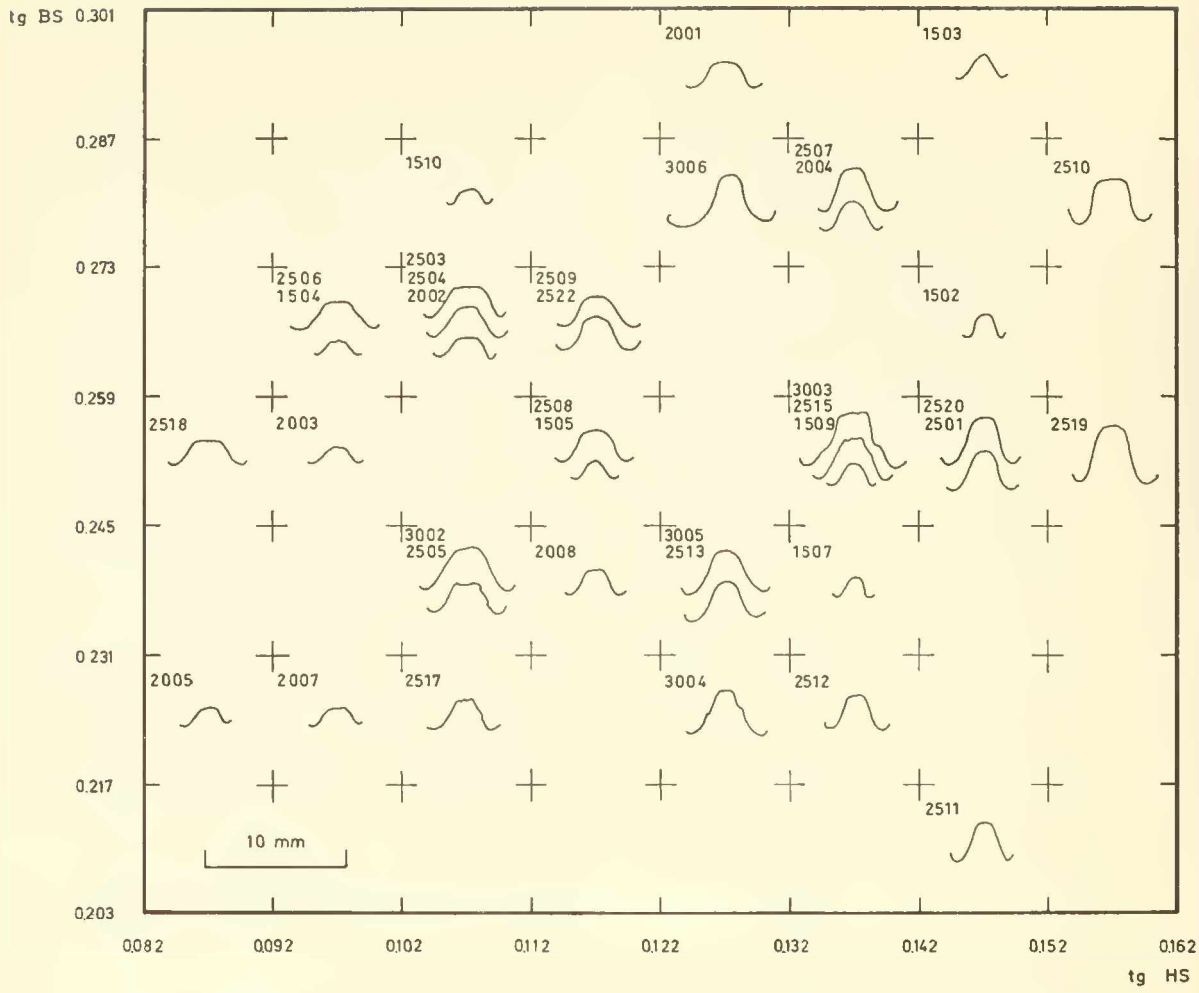


Abb. 30: Korrelative Gegenüberstellung der Querschnitte von Schleifen von 37 Individuen der Art *Rhaetina gregaria* (Suess). Die Koordinatenteilung des Diagrammes entspricht der in Abb. 29 gewählten. Die den Querschnitten beigegebenen Zahlen geben die Größenordnung des relativen Alters (L = Länge) der Individuen an, ihre Reihenfolge gilt sinngemäß für die Folge der Schleifen.

Die Querschnitte der Schleifen neigen im Bereich der niederen Werte von tg HS zu einer gewissen Abflachung des Transversalbandes und zu einer geringeren Höhe, die ihnen ein gedrungenes Aussehen verleiht. Die hohen Werte von tg HS führen relativ schlanke Formen mit gerundeter Anlage des Transversalbandes. Diese beiden Modifikationen dürften den extremen Varianten von Schleifentypen der Kollektive entsprechen.

Im Überlappungsbereich der formal getrennten Verteilungen von tg HS, also zwischen 0,102 tg HS und 0,142 tg HS, sind beide Ausbildungen vertreten, allerdings machen indifferente Formen auch von der morphologischen Seite her eine eindeutige Zuordnung zu diesem oder jenem Kollektiv nicht immer durchführbar. Ohne die vorherige Feststellung von Mischkollektiven und ihre formale Isolierung, könnte man daher auch in diesem Diagramm mit gutem Grund eine stetige Variabilität von den abgeflachten Typen zu den schlankeren, gerundeteren Formen annehmen.

Die beiden Darstellungen können also Wohlunterscheidbarkeit nicht eindeutig aufzeigen. Wir müssen aber, wie Hengst (1966, S. 228) es ausdrückt, stets berücksichtigen, daß die Auswertung eines Mischkollektivs nur das Ergebnis eines Versuches ist, der nur im Zusammenhang mit gleichartigen Untersuchungen gewertet werden darf. Hier handelt es sich um die Untersuchung einer einzigen Population von *Rhaetina gregaria* (Suess). Die folgende Interpretation der Feststellungen kann daher nur als Hinweis aufgefaßt werden, dessen Bestätigung als Realität durch weitere, gleichartige Analysen bewiesen werden muß.

Vom Standpunkt der Morphologie aus gesehen, variieren die Individuen der Population von *R. gregaria* normal. Sie können daher als Glieder einer taxonomischen Einheit betrachtet werden. Die Individuen füh-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ren eine Metamorphose ihres Brachialapparates durch, wenn sie ein relatives Individualalter von 7 bis 12 mm Länge durchlaufen. Im Anschluß an die Metamorphose spaltet sich die Population in zwei Teilkollektive, die sich anteilmäßig wie etwa 1:1 verhalten. Bezeichnet man das Übergangsstadium, in dem sich die centronellide Schleife zum terebratuliden Schleifentypus hin umwandelt, als den Übergang vom juvenilen zum adulten Zustand, so kann man vermuten, daß die geschlechtliche Reife der Tiere bald, nämlich ab etwa 14 Millimeter der Länge, folgen kann. Damit wird geschlechtlicher Dimorphismus, der sich hier auf unterschiedliche Mittelwerte und Streuungsmaße beschränkt, vorstellbar.

Untersuchungen an rezenten Brachiopoden haben gezeigt, daß diese „mit Ausnahme weniger Gattungen (z. B. *Argyrotheca, Pumilus)* getrenntgeschlechtlich" sind (Kaestner 1963, S. 1109). Für fossile Brachiopoden können daher gleiche Verhältnisse mit hinreichender Sicherheit angenommen werden. Weniger sichere Aussagen lassen sich hinsichtlich des Sexualdimorphismus fossiler Brachiopoden machen. Dimorphismus konnte nämlich nur bei der seit dem Tertär bekannten Gattung *Lacazella* Munierchalmas (Elliott 1965, S. 860) nachgewiesen werden, während die Geschlechter der übrigen Brachiopoden nur mit Hilfe der unterschiedlichen Färbung ihrer reifen Gonaden zu unterscheiden sind (William & Rowell 1965, S. 43), ein Merkmal, das bei fossilen Brachiopoden nicht erhalten ist.

Offenbar sind quantitative Untersuchungen in der unter (4.1.4) gezeigten Weise auch an rezenten Brachiopoden noch nicht durchgeführt worden. Sie sind jedoch zu fordern, da sie es ermöglichen werden, die Realität der hier vermuteten Ausprägung von Sexualdimorphismus zu bestätigen oder zu verneinen.

6. Bewertung der quantitativen Merkmale

Die quantitative Analyse der Fauna stellt eine tendenzlose Feststellung von Fakten dar. Tendenzlos heißt hier: Die gemessenen Daten, bzw. die geschätzten statistischen Kennwerte, werden als wahr erachtet, sie werden als Eigenschaften der Fauna angesehen. Ihr Wahrheitsgehalt scheint allein eingeschränkt durch statistisch verteilte Fehler und durch menschliche Unzulänglichkeit bei der Gewinnung des Zahlenmaterials.

Ziel unserer Untersuchungen ist, Informationen über das quantitative Wesen einer bestimmten Population zu erhalten. Es gilt festzustellen, inwieweit der lange Zeitraum, der zwischen der lebenden Existenz unserer Untersuchungsobjekte und ihrer Auffindung als Fossilien Einfluß auf die erhaltungsfähigen und meßbaren Teile der Tiere genommen hat. Die Frage lautet: Entsprechen die Individualdaten einer fossilen Fauna den Daten der ursprünglich lebenden Individuen?

Etwa 60 % der ursprünglich vorhandenen Exemplare der hier untersuchten Fauna waren infolge ihrer Verdrückung zu Messungen ungeeignet. Bevorzugte Verdrückungsachse war die Dicke der Individuen. Oft ging die Deformation soweit, daß die beiden Klappen der Gehäuse in flächigen Kontakt miteinander geraten waren. Neben diesen extremen Fällen lag eine große Anzahl von weniger verdrückten Formen vor, deren Beanspruchung aber noch gut durch Bruchsuturen und mehr oder weniger weitgehende Überschiebungen von Schalenteilen zu erkennen war. Die übrigen, als brauchbar angesehenenen Individuen zeigten zwar auch überwiegend Verletzungen, doch war eine Verdrückung in den Meßrichtungen nicht mehr festzustellen. Es ist aber zu vermuten, daß auch solche Individuen erfaßt wurden, die, wenn auch nicht offensichtlich, so doch versteckt, ebenfalls deformiert waren, da sich der Erhaltungszustand der Individuen innerhalb der Population so stetig ändert, daß eine definierte Grenze zwischen „verdrückt" und „nicht verdrückt" nicht festliegt. Das anschließende Modell versucht daher die Reaktion der Individuendaten auf Verdrückung darzustellen.

Drei Brachiopodengehäuse von absolut gleichen Abmessungen sollen in folgenden Positionen in frisches Sediment eingebettet sein (Abb. 31):

1a: horizontal liegend
2a: unter einem Winkel von 45°
3a: senkrecht im Sediment stehend

Das diese drei gleichgroßen und gleichsinnig proportionierten Brachiopoden enthaltende Sediment verdichtet sich nun, wie wir annehmen wollen, um die Hälfte seiner ursprünglichen Mächtigkeit. Weiter nehmen wir an, daß auch die darin enthaltenen Schalen im gleichen Verhältnis schrumpfen.

Aufgrund des unterschiedlichen Einbettungsmodus verändern sich ihre Proportionen ungleichsinnig. Das bedeutet, daß die Dicke von 1a um die Hälfte auf 1b verringert wird, während die Länge dieses Individuums unverändert bleibt. Die Länge von 3a jedoch wird halbiert, die Dicke dieses Exemplares bleibt erhalten. Das um 45° geneigt eingebettete Individuum erfährt Kürzungen sowohl an der Längs- als auch an der Dickenachse. Alle drei Brachiopoden unterscheiden sich nun voneinander. Sie liegen dem Paläontologen als Objekte unterschiedlicher Abmessungen und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

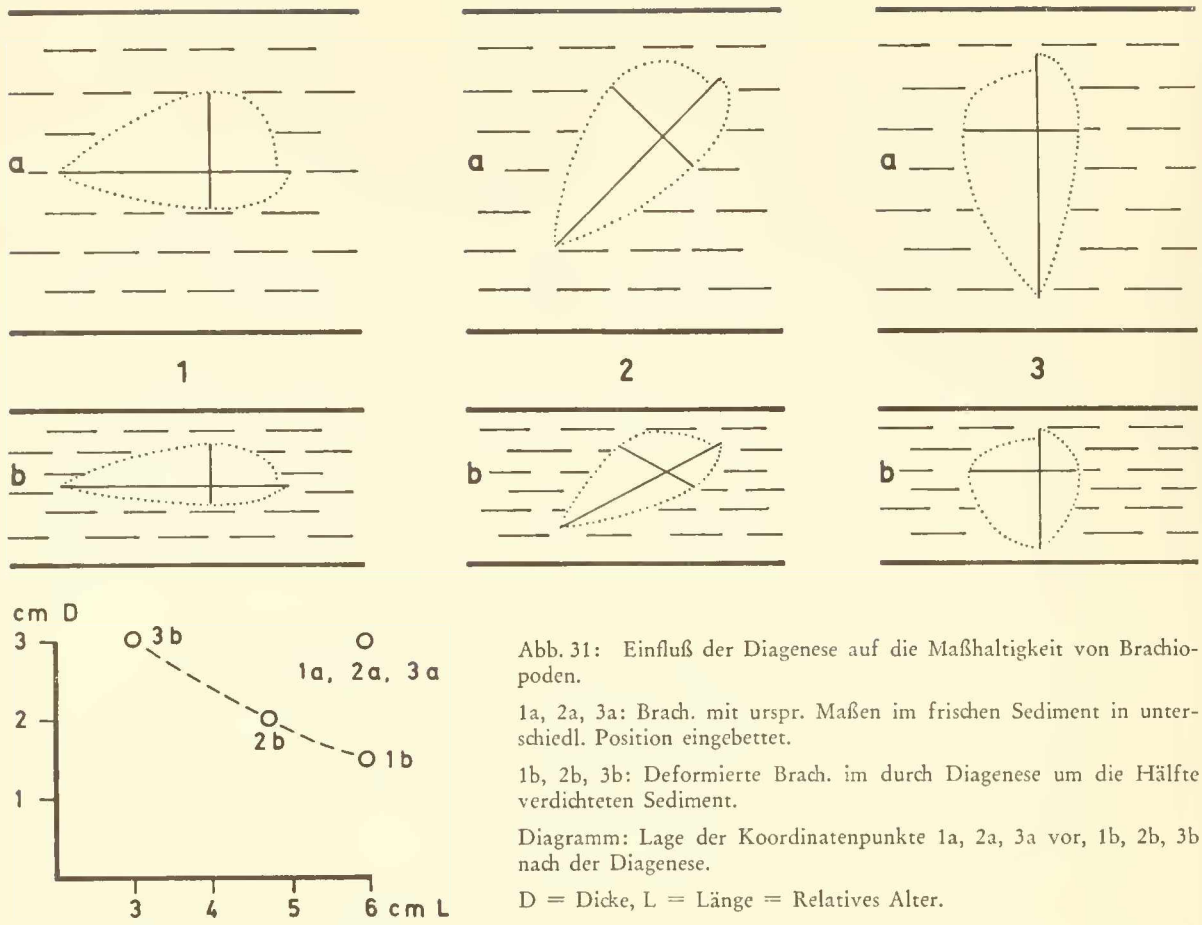


Abb. 31: Einfluß der Diagenese auf die Maßhaltigkeit von Brachiopoden.

1a, 2a, 3a: Brach. mit urspr. Maßen im frischen Sediment in unterschiedl. Position eingebettet.

1b, 2b, 3b: Deformierte Brach. im durch Diagenese um die Hälfte verdichteten Sediment.

Diagramm: Lage der Koordinatenpunkte 1a, 2a, 3a vor, 1b, 2b, 3b nach der Diagenese.

D = Dicke, L = Länge = Relatives Alter.

unterschiedlicher Proportionierung vor, obwohl sie ursprünglich einander völlig entsprochen haben. Das Diagramm in Abb. 31 zeigt die Lage der Längen/Dicken-Koordinaten vor (1a, 2a, 3a) und nach der angenommenen Deformation der Brachiopoden (1b, 2b, 3b).

Das geschilderte Beispiel bezieht sich auf drei gleich groß bemessene Brachiopoden. Eine Population setzt sich aber aus Individuen vieler Altersstadien zusammen. Wir können nun den einfachen Fall annehmen, daß sich die Glieder einer Population alle nach dem gleichen Modus, etwa horizontal (1a), eingebettet haben. Die Dicken ihrer Individuen würden demnach verringert. Im Koordinatennetz, dessen Ordinate die Dicke und dessen Abszisse die Länge repräsentieren soll, würde das eine Verschiebung der Gesamtpopulation in negativer Ordinatenrichtung bedeuten. Eine Verfälschung der Linie des mittleren relativen Wachstums wäre hier nur bezüglich der Lage der Linie im System eingetreten, ihr Steigungsbetrag, die relative Wachstumsgeschwindigkeit, aber wäre unbehelligt geblieben.

Neben dieser stark vereinfachenden Vorstellung ist aber die Annahme einer sehr variabel gestalteten Einbettung viel wahrscheinlicher. Es ist denkbar, daß sich die Globosität der Gehäuse mit fortschreitender Ontogenese ändert, woraus gefolgert werden kann, daß einem jeden ontogenetischen Stadium eine spezifische stabile Lagerungsform auf dem Substratum zuzubilligen wäre. Das würde bedeuten, daß beispielsweise jüngere, wir wollen annehmen, flachere Individuen zu einer horizontalen Einbettung tendieren, während zunehmend ältere und globosere Formen mehr oder weniger gegen die Horizontale geneigte Positionen bevorzugen würden. Eine Abhängigkeit des Einbettungsmodus vom ontogenetischen Zustand der Tiere und die dadurch hervorgerufene selektive Veränderung der Längen-Breiten-Verhältnisse infolge diagenetischer Vorgänge können als Elemente in Betracht gezogen werden, die für den unregelmäßigen Verlauf von Linien des relativen Wachstums verantwortlich sind (Abb. 11). Neben der hier diskutierten Vorstellung, die der Einfachheit halber nur eine Kippung der Individuen um die Breitenachse berücksichtigt, sind aber als weitere den Einbettungsmodus steuernde Elemente die Wirksamkeit von Verwesungsgasblasen in den Gehäusen, die Morphologie des Substratums und hydrodynamische Gegebenheiten anzunehmen.

Diese Möglichkeiten deuten darauf hin, daß die Daten einer fossilen Population primär nur für sich selbst als Fossilien sprechen können, nicht aber die realen Merkmale einer ehemals lebenden Fauna sein müssen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Jede fossile Fauna hat ihre individuelle Geschichte, die zuerst organisch, später anorganisch verlaufen ist und deren quantitativen Verlauf wir nicht kennen. Die Größenordnungen ihrer meßbaren Daten sind daher als Funktionen dieser zwiefältigen individuellen Geschichte einer jeden Fauna aufzufassen. Erst der Vergleich vieler Populationen, die der qualitativ arbeitende Morphologe als taxonomisch einheitlich erkannt hat, ebenso die Beobachtung rezenter Populationen bis zu ihrer Einbettung und nachfolgender, eventuell simulierter Diagenese, werden es ermöglichen, genauere Rückschlüsse auf den quantitativen Charakter ehemals lebender, nun als Fossilien vorliegender Populationen zu ziehen.

7. Zitiertes Schrifttum

Boucot, A. J.: Life and death assemblages among fossils. — Amer. J. Sci., 251, 25—40, 11 Abb., Sterling Tower, New Haven, Conn., 1953.

Daeves, K. & Beckel, A.: Großzahl-Methodik und Häufigkeitsanalyse. — 143 S., 39 Abb., Verl. Chemie, Weinheim 1958.

Dagis, A. S.: (Die obertriassischen Brachiopoden im Süden der UdSSR) (russ.). — 247 S., 106 Abb., 31 Taf., Moskau 1963.

Deslongchamps, E.: Brachiopodes — Terrains Jurassiques 6. — Paléont. franç., 448 S., 131 Taf., Paris 1863—85.

Doben, K.: Geologische Untersuchungen östl. Oberwössen. (Blatt Reit im Winkl). — Unveröffentl. Dipl.-Arb., Universität München, 32 S., 1 geol. Kt. 1 : 25 000, 1 tekt. Strukturkarte, 1 Profiltafel, München 1959.

Elliott, G. F.: Order Uncertain — Thecideidina. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology (edit. R. C. Moore), Part H, Brachiopoda, 2, S. 857—864, Abb. 742—746, The University of Kansas Press 1965.

Franz, U.: Die Trias der Oberwössener Mulde (Chiemgauer Alpen), ein Beitrag zur Stratigraphie und Faziskunde der nördlichen Kalkalpen. — Diss. Universität München, 91 S., 1 geol. Kt. 1 : 25 000, 1 Profiltafel, 1 tekt. Übersichtsskizze, 3 Abb., 7 Taf., München 1966.

Ganss, O.: Erläuterungen zur geologischen Karte von Bayern 1 : 25 000, Blatt Nr. 8240 Marquartstein. — Bayer. Geol. LA., 1—267, 33 Abb., 3 Tab., 3 Beil. München 1967.

Geyer, G.: Über die liassischen Brachiopoden des Hierlatz bei Hallstatt. — Abh. k. k. geol. Reichsanst., 15, 88 S., 9 Taf., Wien 1889.

Goetel, W.: Die rätische Stufe und der unterste Lias der subtatrischen Zone in der Tatra. —Bull. Acad. Sci. Cracovie, 222 S., 12 Taf., Krakau 1917.

Haas, H.: Étude monographique et critique des Brachiopodes rhétiens et jurassiques des Alpes Vaudoises et des contrées environnantes. — Abh. Schweiz. paläont. Ges., 11, 1—66, Taf. 1—14, Genf 1885.

Hengst, M.: Einführung in die mathematische Statistik und ihre Anwendung. — Hochschultaschenbücher, Bibliographisches Institut Mannheim, 42/42a, 259 Seiten, 112 Abb., Mannheim 1966.

Imbrie, J.: Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 108, 211—252, 10 Abb., 7 Taf., New York 1956.

Kaestner, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. — Teil I: Wirbellose, 5. Lfg., 981—1387, 304 Abb., (VEB Fischer) Jena 1963.

Kermack, K. A. & Haldane, J. B. S.: Organic Correlation and Allometry. — Biometrika, 37, 30—41, London 1950.

Parkinson, D.: Quantitative Studies of Brachiopods from the Lower Carboniferous Reef Limestones of England. I. *Schizophoria resupinata* (Martin). — J. Pal., 28, 3, 367—381, 19 Abb., Tulsa, Oklahoma, USA, Mai 1954.

— — : Quantitative Studies of Brachiopods from the Lower Carboniferous Reef Limestones of England. II. *Pugnax pugnax* (Martin) and *P. Pseudopugnax* n. sp. — J. Pal., 28, 5, 563—574, 18 Abb., 1 Taf., Tulsa, Oklahoma, USA, Sept. 1954.

— — : Quantitative Studies of Brachiopods from the Lower Carboniferous Reef Limestones of England. III. *Pugnax acuminatus* (J. Sowerby) and *Mesogonus* (Phillips). — J. Pal., 28, 5, 668—676, 12 Abb., Tulsa, Oklahoma, USA, Sept. 1954.

Pearson, K.: On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. — Phil. Mag., 5, 1, 157—175, London 1900.

Pfanzagl, J.: Allgemeine Methodenlehre der Statistik I. — Sammlung Göschen, 746/746a, 3. Aufl., 266 Seiten, 50 Abb., 2 Tab., Berlin 1966.

— — : Allgemeine Methodenlehre und Statistik II. — Sammlung II. — Sammlung Göschen, 747/747a, 2. Aufl., 315 S., 41 Abb., 15 Tab., Berlin 1966.

Quenstedt, F. A.: Die Brachipoden. — 748 S., 25 Taf., Leipzig 1871.

Simpson, G. G. & Roe, A.: Quantitative zoology. Numerical concepts and methods in the study of recent and fossil animals. — 1. Aufl., 414 S., 52 Abb., 13 Tab., New York u. London (Mc Graw-Hill) 1939.

Storm, R.: Wahrscheinlichkeitsrechnung, mathematische Statistik und statistische Qualitätskontrolle. — 284 S., 66 Abb., 53 Tab., 17 Taf., Leipzig 1965.

Suess, E.: Über die Brachiopoden der Kössener Schichten. — Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss., mathem.-naturw. Kl., I, 37 S., 4 Taf., Wien 1854.

Sutherland, P. K. & Harlow, F. H.: Late Pennsylvanian Brachiopods from North-Central New Mexico. — J. Pal., 41, 5, 1065—1088, 12 Abb., 1 Tab., Menasha, Wisconsin, USA, Sept. 1967.

Veevers, J. J.: Size and Shape Variation in the Brachiopod *Schizophoria* from the Devonian of Western Australia. — J. Pal., 33, 5, 888—901, 11 Abb. Menasha, Wisconsin, USA, Sept. 1959.

Williams, A. & Rowell, A. J.: Brachiopod Anatomy. — In Treatise on Invertebrate Paleontology (edit. R. C. Moore), Part H, Brachiopoda, 1, S. 6—57, Abb. 1 bis 58, The University of Kansas Press 1965.

Zugmayer, H.: Untersuchungen über rhätische Brachiopoden. — Beitr. Paläont. Österr.-Ungarns, 1, 1—42, 4 Taf., Wien 1880.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zitteliana - Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Klören Christoph

Artikel/Article: Quantitative Untersuchungen an Rhaetina gregaria (Suess) (Brachiopoda) 3-35