

## Werk

**Titel:** Statistisch- biostratische Untersuchungen an Mitteljurassischen Ammoniten über Ar...

**Autor:** Brinkmann, Roland

**Jahr:** 1929

**PURL:** [https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?251726223\\_0013|log28](https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?251726223_0013|log28)

## Kontakt/Contact

[Digizeitschriften e.V.](#)  
SUB Göttingen  
Platz der Göttinger Sieben 1  
37073 Göttingen

✉ [info@digizeitschriften.de](mailto:info@digizeitschriften.de)

ABHANDLUNGEN  
DER GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU GÖTTINGEN  
MATHEMATISCH - PHYSIKALISCHE KLASSE, NEUE FOLGE BD. XIII, 3

---

STATISTISCH-BIOSTRATIGRAPHISCHE UNTERSUCHUNGEN  
AN MITTELJURASSISCHEN AMMONITEN  
ÜBER ARTBEGRIFF UND STAMMESENTWICKLUNG

VON

ROLAND BRINKMANN  
GÖTTINGEN

MIT 5 TAFELN, 56 TEXTFIGUREN  
UND 129 TABELLEN



BERLIN  
WEIDMANNSCHE BUCHHANDLUNG  
1929

## Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen

Mathematisch-physikalische Klasse / Neue Folge

- |  |   |
|--|---|
| <p>I. Bd. No. 1. <b>Koenen, A. v.</b>, <i>Ueber Fossilien der Unteren Kreide am Ufer des Mungo in Kamerun</i>. Mit 4 Tafeln. 4°. (48 S.) 1897. 6 RM. Nachtrag dazu. 4°. (S. 49-65 mit Tafeln V-VII.) 1898. 3,50 RM.</p> <p>I. Bd. No. 2. <b>Brendel, Martin</b>, <i>Theorie der kleinen Planeten</i>. Erster Teil. 4°. (171 S.) 1898. 19 RM.</p> <p>I. Bd. No. 3. <b>Schur, W.</b>, <i>Ableitung relativer Oerter des Mondes gegen die Sonne aus heliometrischen Messungen von Sehnenslängen ausgeführt auf der Sternwarte zu Göttingen während der partiellen Sonnenfinsternisse von 1890 Juni 16/17 (Beobachter: Schur, Ambronn u. Hayn) und von 1891 Juni 6 (Beobachter: Schur)</i>. Mit 3 Plänen der Sternwarte nebst Verzeichnis der grösseren Instrumente. 4°. (26 S.) 1898. 3,50 RM.</p> <p>I. Bd. No. 4. <b>Schur, W.</b>, <i>Vermessung der beiden Sternhaufen <math>h</math> und <math>\alpha</math> Persei mit dem sechszölligen Heliometer der Sternwarte in Göttingen verbunden mit einer Uebersicht aller bis zum Jahre 1900 ausgeführten Instrumentaluntersuchungen</i>. Mit einer Sternkarte. 4°. (88 S.) 1900. 11 RM.</p> <p>II. Bd. No. 1. <b>Wiechert, E.</b>, <i>Theorie der automatischen Seismographen</i>. 4°. (128 S.) 1903. 9,50 RM.</p> <p>II. Bd. No. 2. <b>Kramer, Julius</b>, <i>Theorie der kleinen Planeten</i>. Die Planeten vom Hekubatypus. 4°. (153 S.) 1902. 18 RM.</p> <p>II. Bd. No. 3. <b>Furtwängler, Ph.</b>, <i>Ueber das Reciprocitätsgesetz der <math>n</math>ten Potenzreste in algebraischen Zahlkörpern, wenn <math>l</math> eine ungerade Primzahl bedeutet</i>. 4°. (82 S.) 1902. 7 RM.</p> <p>II. Bd. No. 4. <b>Prasad, G.</b>, <i>Constitution of Matter and Analytical Theories of Heat</i>. 4°. (68 S.) 1903. 7 RM.</p> <p>III. Bd. No. 1. <b>Ehlers, E.</b>, <i>Neuseeländische Anneliden</i>. I. Mit 9 Tafeln. 4°. (79 S.) 1904. 12 RM.</p> | <p>III. Bd. No. 2. <b>Koenen, A. v.</b>, <i>Ueber die Untere Kreide Helgolands und ihre Ammonitiden</i>. Mit 4 Tafeln. 4°. (63 S.) 1904. 5 RM.</p> <p>III. Bd. No. 3. <b>Schur u. Ambronn</b>, <i>Die Messungen des Sonnendurchmessers an dem Repsold'schen 6zöll. Heliometer der Sternwarte zu Göttingen</i>. 4°. (126 S. u. 2 Taf.) 1905. 14,50 RM.</p> <p>III. Bd. No. 4. <b>Brendel, M.</b>, <i>Theorie des Mondes</i>. 4°. (97 S.) 1905. 8,50 RM.</p> <p>III. Bd. No. 5. <b>Linke, F.</b>, <i>Luftelektrische Messungen bei 12 Ballonfahrten</i>. Mit 4 Tafeln. 4°. (30 S.) 1904. 7 RM.</p> <p>IV. Bd. No. 1. <b>Schwarzschild, K.</b>, <i>Untersuchungen zur geometrischen Optik</i>. I. Einleitung in die Fehlertheorie optischer Instrumente auf Grund des Eikonalbegriffs. Mit 6 Fig. 4°. (31 S.) 1905. 2,50 RM.</p> <p>IV. Bd. No. 2. <b>Schwarzschild, K.</b>, <i>Untersuchungen zur geometrischen Optik</i>. II. Theorie der Spiegelteleskope. Mit 9 Fig. 4°. (28 S.) 1905. 2,50 RM.</p> <p>IV. Bd. No. 3. <b>Schwarzschild, K.</b>, <i>Untersuchungen zur geometrischen Optik</i>. III. Ueber die astrophotographischen Objektive. Mit 10 Fig. 4°. (54 S.) 1905. 5 RM.</p> <p>IV. Bd. No. 4. <b>Verworn, M.</b>, <i>Die archaolithische Kultur in den Hipparionschichten von Aurillac (Cantal)</i>. Mit 5 Taf. 4°. (56 S.) 1905. 5,50 RM.</p> <p>IV. Bd. No. 5. <b>Meyermann, B.</b>, <i>Vermessung der Umgebung des Orionnebels</i>. 4°. (47 S.) 1906. 4 RM.</p> <p>V. Bd. No. 1. <b>Kohlschütter, E.</b>, <i>Ergebnisse der Ostafrikanischen Rendelexpedition v. J. 1899 u. 1900</i>. I. Mit 16 Taf. u. 8 Fig. i. Text. 4°. (VIII u. 229 S.) 1907. 31 RM.</p> <p>V. Bd. No. 2. <b>Schwarzschild, K.</b>, <i>Ueber die totale Sonnenfinsternis vom 30. August 1905</i>. Mit 5 Taf. 4°. (73 S.) 1907. 7 RM.</p> <p>V. Bd. No. 3. <b>Kramer, J.</b>, <i>Theorie der kleinen Planeten vom Hekubatypus</i>. 4°. (154 S.) 1907. 17 RM.</p> |
|--|---|

Fortsetzung auf der 3. Umschlagseite.

ABHANDLUNGEN  
DER GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU GÖTTINGEN  
MATHEMATISCH-PHYSIKALISCHE KLASSE, NEUE FOLGE BD. XIII, 8

---

STATISTISCH-BIOSTRATIGRAPHISCHE UNTERSUCHUNGEN  
AN MITTELJURASSISCHEN AMMONITEN  
ÜBER ARTBEGRIFF UND STAMMESENTWICKLUNG

VON

ROLAND BRINKMANN  
GÖTTINGEN

MIT 5 TAFELN, 56 TEXTFIGUREN  
UND 129 TABELLEN



BERLIN  
WEIDMANNSCHE BUCHHANDLUNG  
1929

Vorgelegt von A. KÜHN und H. STILLE in der Sitzung am 20. Juli 1928.

29.8740

Druck der Dieterichschen Universitäts-Buchdruckerei (W. Fr. Kaestner) in Göttingen.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>Vorwort</b> . . . . .	1
<b>Zielsetzung</b> . . . . .	2

### I. Teil. Methodik.

<b>1. Untersuchte Tiergruppe</b> . . . . .	4
<b>2. Untersuchte Eigenschaften</b> . . . . .	6
Allgemeines S. 6. — Merkmale der Schalenform S. 7. — Skulpturmerkmale S. 9. — Meßgenauigkeit S. 11.	
<b>3. Überblick über die Methoden der Variationsstatistik</b> . . . . .	11
Allgemeines S. 11. — Variationskurven S. 12. — Mittelwert und Variabilität S. 13. — Schiefheit und Exzeß S. 16. — Korrelation S. 18.	
<b>4. Die Anwendung der Variationsstatistik in der Paläontologie</b> . . . . .	22
<b>5. Fundort und Fundschichten</b> . . . . .	24
Fundort S. 24. — Methode der Aufsammlung S. 26. — Profil der Fundschichten S. 28. — Ältere Literatur S. 34. — Stratigraphische Einstufung S. 34. — Überblick über Fauna und Flora S. 37. — Erhaltung und Verbreitung der Kosmoceraten S. 39.	
<b>6. Postmortale Auslese. Population und Plete</b> . . . . .	40
Lebensraum der Ammoniten S. 41. — Nekroplanktonische Verfrachtung S. 41. — Auslese der Schalengröße im Ton S. 42. — Auslese der Schalengröße in den Bruchschillhorizonten S. 45. — Anderweitige Auslesevorgänge S. 50. — Auslese der Ohrlänge S. 51. — Population und Plete S. 52.	
<b>7. Die Messung der Zeit</b> . . . . .	53
Absolute Zeitdauer S. 54. — Proportionalität von Zeit und Sedimentation S. 54. — Kontinuität der Entwicklung S. 54. — Sprünge in der Entwicklung S. 66. — Lücken in der Überlieferung S. 67. — Breccienlagen als Unterbrechungsmarken S. 70. — Dauer der Sedimentationslücken S. 79.	
<b>8. Lithogenesis und Paläogeographie</b> . . . . .	88
Paläogeographisches Gesamtbild S. 84. — Die Fazies S. 86. — Die Tone S. 86. — Die Schill- und Bruchschillagen S. 88. — Verknüpfung der Fazies S. 89. — Zyklische Sedimentation und ihre Ursachen S. 93.	
<b>9. Zur Erklärung der Diagramme und Tabellen</b> . . . . .	94
Die Zeit S. 94. — Die Eigenschaften S. 95. — Die Tabellen S. 95. — Die Diagramme S. 96.	
<b>10. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil I</b> . . . . .	98
Das Untersuchungsmaterial S. 98. — Die Methode S. 98. — Fehlerquellen S. 99. — Zeitmessung S. 99. — Paläogeographie und Lithogenesis S. 100. — Die Darstellung S. 100.	

## II. Teil. Statistische Biostratigraphie der Einzelstämme.

### A. Der Stamm *Zugokosmoceras*.

1. <b>Enddurchmesser</b> . . . . .	102
Phylogenetische Entwicklung S. 102. — Kurvenform S. 106. — Korrelation S. 106.	
2. <b>Endwindungshöhe</b> . . . . .	106
Phylogenetische Entwicklung S. 106. — Kurvenform S. 107. — Korrelation S. 107.	
3. <b>Mündungsverhältnis</b> . . . . .	108
4. <b>Endnabelweite</b> . . . . .	108
Phylogenetische Entwicklung S. 108. — Kurvenform S. 109. — Korrelation S. 110.	
5. <b>Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden</b> . . . . .	110
Phylogenetische Entwicklung S. 110. — Kurvenform S. 114. — Korrelation S. 114.	
6. <b>Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen</b> . . . . .	116
Phylogenetische Entwicklung S. 116. — Kurvenform S. 120. — Korrelation S. 120.	
7. <b>Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	122
Phylogenetische Entwicklung S. 122.	
8. <b>Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	122
Phylogenetische Entwicklung S. 122.	
9. <b>Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	123
Phylogenetische Entwicklung S. 123.	
10. <b>Tellungsziffer</b> . . . . .	124
Phylogenetische Entwicklung S. 124.	
11. <b>Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	125
Phylogenetische Entwicklung S. 125. — Kurvenform S. 126.	
12. <b>Abstand der Außenknoten auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	126
Phylogenetische Entwicklung S. 126.	
13. <b>Rückblick</b> . . . . .	128

### B. Der Stamm *Anakosmoceras*.

1. <b>Enddurchmesser</b> . . . . .	132
Phylogenetische Entwicklung S. 132. — Kurvenform S. 135. — Korrelation S. 135.	
2. <b>Endwindungshöhe</b> . . . . .	135
Phylogenetische Entwicklung S. 135. — Korrelation S. 135.	
3. <b>Mündungsverhältnis</b> . . . . .	135
Phylogenetische Entwicklung S. 135.	
4. <b>Endnabelweite</b> . . . . .	137
Phylogenetische Entwicklung S. 137. — Korrelation S. 137.	
5. <b>Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	138
Phylogenetische Entwicklung S. 139.	

	Seite
<b>6. Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	139
Phylogenetische Entwicklung S. 139.	
<b>7. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	141
Phylogenetische Entwicklung S. 143.	
<b>8. Teilungsziffer</b> . . . . .	143
Phylogenetische Entwicklung S. 143.	
<b>9. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	145
Phylogenetische Entwicklung S. 145. — Kurvenform S. 146.	
<b>10. Abstand der Außenknoten auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	146
Phylogenetische Entwicklung S. 146.	
<b>11. Länge des Ohres</b> . . . . .	146
Phylogenetische Entwicklung S. 146. — Kurvenform S. 148. — Korrelation S. 148.	
<b>12. Rückblick</b> . . . . .	150

**C. Der Stamm *Spinikosmoceras*.**

**a) *Castor-aculeatum*-Entwicklungslinie.**

<b>1. Enddurchmesser</b> . . . . .	154
Phylogenetische Entwicklung S. 154. — Korrelation S. 155.	
<b>2. Endwindungshöhe</b> . . . . .	155
Phylogenetische Entwicklung S. 155. — Korrelation S. 155.	
<b>3. Mündungsverhältnis</b> . . . . .	155
Phylogenetische Entwicklung S. 155.	
<b>4. Endnabelweite</b> . . . . .	158
Phylogenetische Entwicklung S. 158. — Korrelation S. 158.	
<b>5. Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	158
Phylogenetische Entwicklung S. 158.	
<b>6. Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	159
Phylogenetische Entwicklung S. 159.	
<b>7. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	161
Phylogenetische Entwicklung S. 161.	
<b>8. Teilungsziffer auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	162
Phylogenetische Entwicklung S. 162.	
<b>9. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	163
Phylogenetische Entwicklung S. 163. — Kurvenform S. 163.	
<b>10. Abstand der Außenknoten auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	165
Phylogenetische Entwicklung S. 165.	
<b>11. Länge des Ohres</b> . . . . .	166
Phylogenetische Entwicklung S. 166. — Korrelation S. 167.	

**b) *Ornatum*-Entwicklungslinie.**

<b>1. Enddurchmesser</b> . . . . .	168
<b>2. Endwindungshöhe</b> . . . . .	168
<b>3. Mündungsverhältnis</b> . . . . .	168
<b>4. Endnabelweite</b> . . . . .	169
<b>5. Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang</b> . . . . .	169

	Seite
6. Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang . . . . .	170
7. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang . . . . .	170
8. Teilungsziffer auf dem letzten Umgang . . . . .	170
9. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang . . . . .	171
10. Länge des Ohres . . . . .	171
e) Rückblick . . . . .	172

#### D. Der Stamm *Kosmoceras* (s. str.).

1. Enddurchmesser . . . . .	174
2. Endwindungshöhe . . . . .	175
3. Mündungsverhältnis . . . . .	175
4. Endnabelweite . . . . .	175
5. Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang . . . . .	175
6. Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang . . . . .	176
7. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang . . . . .	176
8. Teilungsziffer auf dem letzten Umgang . . . . .	177
9. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang . . . . .	178
10. Abstand der Außenknoten auf dem letzten Umgang . . . . .	179
11. Rückblick . . . . .	179

#### E. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil II.

*Zugokosmoceras* S. 180. — *Anakosmoceras* S. 180. — *Spinikosmoceras* S. 181. — *Kosmoceras* s. str. S. 181. — Ontogenetische und phylogenetische Korrelation S. 181.

### III. Teil. Vergleichende Entwicklungsgeschichte.

1. Parallelentwicklung des Enddurchmessers . . . . .	182
Das Material S. 182. — Ursachen der Parallelentwicklung S. 188.	
2. Parallelentwicklung der Ohrlänge . . . . .	192
3. Parallelentwicklung der Bündelung . . . . .	194
Phylogenie der Bündelung S. 195. — Ontogenie der Bündelung S. 197.	
4. Parallelentwicklung der Variabilität . . . . .	199
Durchschnittliche Variabilität der Eigenschaften S. 199. — Phylogenetische Korrelation der Variabilität im gleichen Stamme S. 200. — Phylogenetische Korrelation der Variabilität zwischen verschiedenen Stämmen S. 202. — Variabilität und neue Eigenschaft S. 205.	
5. Die Abspaltung neuer Stammreihen . . . . .	206
Entstehung des <i>Spinikosmoceras</i> stammes S. 207. — Aufspaltung von <i>Anakosmoceras</i> S. 207. — Aufspaltung von <i>Spinikosmoceras</i> S. 209. — Ontogenie der Teilungsziffer S. 211.	
6. Zur Frage des Geschlechtsdimorphismus . . . . .	212
7. Die relative Häufigkeit der Stämme . . . . .	213
8. Überblick über die Gesamtentwicklung der Kosmoceraten . . . . .	216
Die vier Stämme S. 216. — Die Vorfahren S. 218. — Die Nachkommen S. 220.	
9. Stratigraphische Verteilung der Kosmoceraten in anderen Gebieten	221

	Seite
<b>10. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil III . . . . .</b>	<b>224</b>
Schalengröße S. 224. — Ohrlänge S. 224. — Bündelung der Außenrippen S. 224. — Variabilität S. 224. — Mittlere Variabilität S. 225. — Varia- bilität neuer Eigenschaften S. 225. — Aufspaltung von Stammreihen S. 225. — Geschlechtsdimorphismus S. 225. — Relative Häufigkeit S. 225. Überblick S. 226. — Stratigraphische Tabellen S. 226.	

#### IV. Teil. Einige Anwendungsbereiche der statistischen Biostratigraphie.

<b>1. Statistische Biostratigraphie und Genetik . . . . .</b>	<b>227</b>
Ablauf der Entwicklung S. 227. — Ursachen der Entwicklung S. 228. — Variabilität und Aufspaltung S. 230. — Biogenetische Regel S. 230.	
<b>2. Statistische Biostratigraphie und Systematik . . . . .</b>	<b>231</b>
Artbegriff S. 231. — Gattungsbegriff S. 234. — Phylogenetische Systematik und Nomenklatur S. 234.	
<b>3. Statistische Biostratigraphie und Stratigraphie . . . . .</b>	<b>238</b>
Historisches S. 238. — Biozone S. 239. — Verfeinerung der Zeitmessung S. 240. — Grenzen der statistischen Methode S. 241.	
<b>4. Statistische Biostratigraphie und Sedimentpetrographie . . . . .</b>	<b>241</b>
Die Lücken S. 241. — Bruchschillagen S. 242. — Schichtung und Fossil- erhaltung S. 242.	
<b>5. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil IV . . . . .</b>	<b>244</b>
Genetik S. 244. — Systematik S. 245. — Stratigraphie S. 245. — Sedi- mentpetrographie S. 245.	
<b>Literaturverzeichnis . . . . .</b>	<b>247</b>

#### V. Teil. Monographie der Gattung *Kosmoceras*

erscheint als selbständige Arbeit in diesen Abhandlungen Bd. XIII, 4.

---



## Vorwort.

Die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen erhielt ich im Jahre 1925, als ich auf einer Exkursion zum Studium des englischen Jura die Aufschlüsse bei Peterborough kennen lernte, die mir die Möglichkeit zu bieten schienen, die phylogenetische Entwicklung der Ammoniten auf Grund eines sehr reichen, selbstgesammelten Materiales genauer als bislang zu studieren. Verwirklicht konnte dieser Plan 1926 dank der finanziellen Beihilfe werden, die mir die Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen gewährte. Ich bin hierfür der Gesellschaft, insbesondere aber den Herren Prof. KÜHN und STILLE, für die Unterstützung und Förderung meiner Arbeiten zu größtem Danke verpflichtet. Herrn Prof. KÜHN bin ich ferner für mannigfache Anregungen und Ratschläge im Laufe der Ausarbeitung verbunden.

Während meines Aufenthaltes in England genoß ich das freundliche Entgegenkommen der Herren CHATWIN, Dr. KITCHIN und PRINGLE von der Geological Survey, sowie von seiten Herrn S. S. BUCKMANS. Besonders möchte ich Herrn Dr. L. F. SPATH vom British Museum of Natural History danken, der mir die reichen Sammlungen des Museums zugänglich machte und auch später durch Auskünfte und Literaturbeschaffung meine Arbeiten förderte.

Bei den Feldarbeiten begleitete mich Herr cand. geol. G. RICHTER, dessen unermüdlicher Mitarbeit während fast zweier Monate ich es verdanke, daß ein solch beträchtliches Material von mehr als 3000 Exemplaren zusammenkam, an dessen vorläufiger Verarbeitung Herr RICHTER sich ebenfalls beteiligte. Die endgültige, sehr umfangreiche und langwierige Zusammenfassung habe ich selbst durchgeführt, doch half mir meine Frau bei den Kontrollrechnungen. Der größte Teil der Federzeichnungen wurde auf von Herrn Oberpräparator JONAS hergestellten photographischen Unterlagen von Frau KYROPOULOS in sehr verständnisvoller Weise entworfen.

## Zielsetzung.

Die Aufgabe der statistischen Biostratigraphie ist die exakte Erfassung der zeitlichen Verteilung der fossilen Organismen. Es handelt sich dabei um zwei Koordinaten: Artmerkmale und vertikale Lebensdauer, die exakt, d. h. quantitativ zu beobachten und zu beschreiben sind. Die vorliegende Arbeit entwickelt an einem speziellen Beispiel die Methoden, die eine zahlenmäßige Festlegung und Darstellung morphologischer Eigenschaften und stratigraphischer Daten ermöglichen, und versucht damit zugleich in das Problem der Beziehungen zwischen Zeit und Merkmal einzudringen.

Der Faktor Zeit ist geologisch durch die Mächtigkeit des abgelagerten Sedimentes gegeben, die ihrerseits als Länge beliebig genau gemessen werden kann. Wir erhalten damit die Beziehung: Zeit = Funktion der Sedimentdicke, in der allerdings ein wesentliches Stück, die Funktion selbst, unbekannt ist. Wir können ohne nähere Untersuchung nichts darüber aussagen, ob sie linear, ja ob sie überhaupt kontinuierlich ist.

Die Artmerkmale lassen sich, weil Färbung usw. für das fossile Material nicht in Betracht kommt, ausschließlich durch Längen-, Winkel- und Verhältnismaße beschreiben. Da nun aber die Variabilität eine Grundeigenschaft aller Organismen darstellt, so ist es notwendig, eine große Zahl von Individuen zu vermessen und das Material mit den Methoden der Variationsstatistik zu verarbeiten, die eine kritische, klare und kurze Darstellung der gesamten Ergebnisse ermöglichen.

Aus dem Dargelegten folgt erstens, daß die Achsen unseres Koordinatensystems „Sedimentmächtigkeit“ und „statistisch ermittelte Eigenschaft“ lauten müssen und zweitens, daß sich diese beiden Größen in Zahlen mit bekannten Fehlergrenzen ausdrücken lassen.

Die Berechnungen führen aber sehr bald über die bloße Darstellung des Beobachteten im Koordinatenfelde hinaus, denn die organischen Merkmale verändern sich mit der Zeit in gesetzmäßiger Weise, die Einzelpunkte schließen sich zu Entwicklungslinien zu-

sammen — die exakte Biostratigraphie wird zur Phylogenie. So erwachsen ungezwungen aus stratigraphisch-statistischen Arbeiten stammesgeschichtliche Betrachtungen, aber nicht in Form mehr oder weniger spekulativer Anschauungen, sondern gegründet auf ein Material, dessen Zuverlässigkeit jederzeit nachprüfbar ist und dessen Genauigkeit zugleich die Sicherheit der phylogenetischen Schlußfolgerungen bestimmt.

Dieser induktive Forschungsweg ist in der vorliegenden Arbeit an der Ammonitengattung *Kosmoceras* erprobt. Da aber diese Tiergruppe nicht nur in einer Entwicklungslinie, sondern in mehreren Stämmen auftritt, und da ferner jede Ammonitenschale ihre ontogenetische Entwicklung in sich trägt, so war es möglich, das Untersuchungsgebiet noch über die oben gezogenen Grundlinien hinaus zu erweitern und vergleichende Stammesgeschichte, sowie Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Ontogenie und Phylogenie mit einzubeziehen.

Schließlich ist aber zu bedenken, daß man statistische Entwicklungsforschung nicht allein um ihrer selbst willen betreiben darf, sondern daß der Paläontologie im Dienste der Stratigraphie, der allgemeinen Geologie und der Systematik auch andere Ziele gesetzt sind, die sie nicht außer Acht lassen kann. Darum ist es notwendig, daß in die fließende Mannigfaltigkeit der Formen, die uns die phylogenetische Betrachtungsweise enthüllt, systematische Ordnung gebracht wird. Der Art- und Zonenbegriff ist von neuem an Hand des untersuchten Fossilmaterials zu klären, wobei die neu erarbeiteten Vorstellungen mit den historisch gewordenen Begriffen zu verschmelzen sind.

Dem eben entwickelten Gedankengang folgt der Aufbau der Arbeit:

I. Teil: Methodik.

II. Teil: Statistische Biostratigraphie der Einzelstämme.

III. Teil: Vergleichende Entwicklungsgeschichte.

IV. Teil: Einige Anwendungsbereiche der statistischen Biostratigraphie.

Ein V. Teil, enthaltend die systematische Beschreibung der behandelten Formen, erscheint gesondert unter dem Titel: „Monographie der Gattung *Kosmoceras*“ in diesen Abhandlungen N. F. Bd. XIII, 4.

Eine gedrängte Übersicht über die Ergebnisse vermitteln die Zusammenfassungen am Schlusse jedes Teiles (vgl. S. 98, 180, 224, 244).

## I. TEIL: Methodik.

Dieser Abschnitt soll zur Erläuterung der späteren Darlegungen dienen und über Material, Arbeitsweise und Darstellungsart aufklären. Er beginnt daher mit einer Beschreibung der behandelten Fossilien und ihrer Merkmale, soweit sie weiterhin von Wichtigkeit sind. Dann folgt ein kurzer Abriß der Variationsstatistik, der einen Einblick in die Wege gewähren soll, die zur Berechnung der statistischen Werte führen, und die Schlüsse erläutert, die sich aus einem derartigen biometrischen Zahlenmaterial ableiten lassen. Die genauere Beschreibung der Fundorte und Fundschichten führt auf eine Erörterung der Erhaltungsweise und der Erhaltungsbedingungen des fossilen Materials und gibt Veranlassung, auf die Frage der geologischen Zeitmessung einzugehen, die für die Beurteilung der Dauer und des Tempos der organischen Entwicklung von größter Wichtigkeit ist. Zum Schlusse ist die Art und Weise besprochen, wie die Beobachtungen tabellarisch und graphisch dargestellt sind.

### 1. Untersuchte Tiergruppe.

Die Ammonitengattung *Kosmoceras* (im folgenden abgekürzt als *Kosm.*), mit der sich die folgenden Untersuchungen beschäftigen, war zur mittleren Jurazeit in den Meeresgebieten von Nord- und Mitteleuropa verbreitet und recht häufig. Die ersten, noch primitiv organisierten Vertreter finden sich im Untercallovien; im mittleren und oberen Callovien ist die Gruppe sehr formenreich entwickelt und stellt eine Anzahl bekannter Zonenfossilien, dann aber erlöschen die Kosmoceraten fast völlig und nur ganz seltene Nachläufer treten noch im untersten Malm auf. Die folgende Übersichtstabelle mag die Verbreitung nochmals erläutern. (Siehe Tabelle 1, S. 5.)

Diese Arbeit beschäftigt sich jedoch nicht mit allen Arten, — es sind etwa 30 bekannt, — und auch nicht mit dem gesamten Lebenszeitraum der Gattung, sondern sie ist etwa auf die *Jason*-, die *Castor-Pollux*- und den älteren Teil der *spinosum*-Zone in der üblichen Fassung beschränkt und umfaßt den Formenkreis, der durch die Untergattungen und Arten:

Tabelle 1. Übersicht über die Stratigraphie des Callovien und die Verbreitung der Kosmozeraten.

Formations- abteilungen	Stufen	Zonen	Artenzahl	Häufigkeit der Kosmozeraten	Stratigraphische Einteilung in		
					Nord- England	Süd- Nordwest- deutschland	Süd- deutschland
↑ Oberer (Weiser) Jura	↑ Oxford	Zone des <i>Cardioceras cordatum</i>	0	—	Coral rag	Heersumer Schichten	Impressa- Mergel
		Zone des <i>Cardioceras tenuicostatum</i>	1	äußerst selten	Oxford clay		?
↑ Malm	Ober-  Mittel-  Unter- Bathonien	Zone des <i>Quenstedticeras Lamberti</i>	1	sehr selten		Kello- way rock  Cornbrash  Upper Estuarine series	Ornatenton
		Zone des <i>Kosmoceras spinosum</i> ( <i>ornatum</i> aut.)	10	häufig			
		Zone des <i>Kosmoceras Castor</i> und <i>Pollux</i>	8	sehr häufig			
		Zone des <i>Kosmoceras Jason</i>	7	sehr häufig			
		Zone des <i>Macrocephalites macrocephalus</i>	6	nicht selten			
↓ Dogger	↓ Bathonien	Zone der <i>Oppelia aspidoides</i>	0	—		Aspidoides- Schichten	Varians- Schichten

1. Untersuchte Tiergruppe.

<u>Zugokomoceras</u>	<u>Anakosmoceras</u>	<u>Spinikosmoceras</u>	<u>Kosmoceras s. str.</u>
<i>Proniae</i>	<i>compressum</i>	<i>aculeatum</i>	<i>Duncani</i>
<i>Grossouvrei</i>	<i>Gulielmii</i>	<i>ornatum</i>	<i>pollucinum</i>
<i>Jason</i>		<i>Pollux</i>	n. sp.
<i>enodatum</i>		<i>Castor</i>	

umschrieben wird. Die genannten Arten sind nun nicht beliebig zusammengefaßt, sondern jede Untergattung stellt, wie späterhin eingehend gezeigt wird, eine Stammreihe dar, die von der ältesten Art (unten) bis zur jüngsten (oben) verfolgt wurde. Meine Untersuchungen erstrecken sich somit auf vier Äste der Gattung *Kosmoceras*, die sich gleichzeitig nebeneinander entwickelten und wohl auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen. Nicht behandelt wurden dagegen die ältesten Vorläufer (die Untergattung *Keplerites*) und die jüngsten Nachläufer, die dem obersten Callovien angehören; es sind ferner eine Anzahl von Arten ausgelassen, die zwar gleichzeitig mit den untersuchten lebten, in England aber fehlen und nur sehr selten in Innerrußland vorkommen.

Die Gründe, die zu einer derartigen Beschränkung auf einen Teil der Arten der Gattung *Kosm.* führten, waren im wesentlichen technischer Natur. Nur die Sedimente der genannten Zeitspanne sind in Mittelengland so gut und in so fossilreicher Ausbildung aufgeschlossen, daß es überhaupt möglich war, eine Zahl von über 3000 Exemplaren zusammenzubringen, die für statistische Untersuchungen unbedingt erforderlich ist.

Die genauen Diagnosen der Gattung, der Untergattungen und der Arten, sowie alle Ausführungen über Namengebung, Literatur, Artabgrenzung und Verbreitung sind in den Teil V verwiesen, um die fortlaufende Darstellung nicht mit systematischen Erörterungen zu belasten.

## 2. Untersuchte Eigenschaften.

Allgemeines. Die Ammoniten gehören einer ausgestorbenen Gruppe von Cephalopoden an, als deren nächster lebender Vertreter der *Nautilus* zu gelten hat. Wie dieser, besitzen die Ammoniten eine spiral aufgewundene Schale, die durch Scheidewände in Kammern geteilt ist und von einem Siphon durchzogen wird. Unterschiede bestehen allerdings darin, daß die Kammerwände der Ammoniten sehr kompliziert in Loben und Sättel gefaltet, die der Nautiliden im allgemeinen nur leicht gewellt sind; ferner sind die Ammonitenschalen sehr mannigfaltig verziert, die *Nautilus*gehäuse

dagegen meist völlig glatt. Diese Merkmale — Lobenlinien und Verzierungen — bedingen im Verein mit der Gehäusegröße und dem Windungsquerschnitt die große Mannigfaltigkeit der Ammonoideen.

Die Ammonitenschale besteht aus einer Anzahl spiralig umeinandergelegter Windungen, die von einem Ausgangspunkt, dem Nabel, beginnen; je ein Spiralausschnitt von  $360^\circ$  wird als ein Umgang bezeichnet. Die einzelnen Windungen umfassen einander und die außen sichtbare Verwachsungslinie mit dem vorhergehenden Umgang heißt Naht. Die Form des Windungsquerschnittes der Kosmoceraten ist etwa die eines unten eingestülpten Trapezes, dessen Ecken von den Nabelkanten (Umbonalkanten) und Außenkanten (Externkanten) gebildet werden. Auf einer Windung lassen sich somit abgrenzen: die Innenseite zwischen den beiden Nähten, das Nabelband zwischen Naht und Nabelkante, die Flanke zwischen Nabelkante und Außenkante und die Außenseite zwischen den Außenkanten.

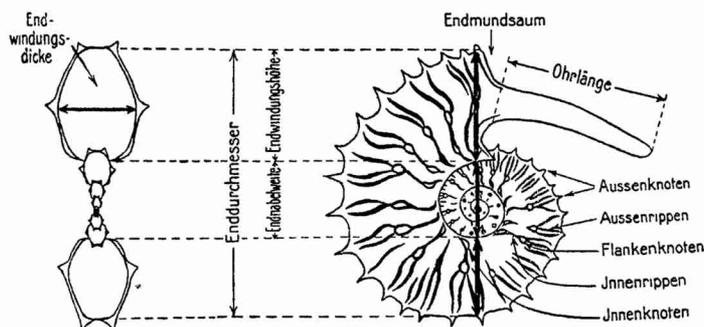


Abb. 1. Umriß-, Querschnitts-, und Skulpturschema eines *Kosmoceras*.

**Merkmale der Schalenform.** Die Wachstumsspirale, die auf den jüngeren und mittleren Stadien sehr genau innegehalten wird, verliert späterhin ihre Regelmäßigkeit, indem sich die Windungen, die sich anfangs ziemlich stark umfassen, lockerer umeinander legen und einen mehr gerundeten Querschnitt erhalten. Diese „Ausrollung“ ist ein sicheres Zeichen dafür, daß das Altersstadium des Individuums erreicht ist und das Weiterwachsen der Schale bald aufhört. Der letzte atypische Windungsteil stellt die Alterswohnkammer dar, die bei unsern Formen etwa  $\frac{4}{5}$  Umgang einnimmt. Der Mundsaum dieser letzten Wohnkammer (Altersmundsaum oder Endmundsaum) ist außerdem an einem abweichenden Schwunge der Anwachsstreifen kenntlich, der bei manchen Stämmen der Gattung *Kosm.* nicht sehr auffällig ist, bei andern aber zur Ausbildung von langen Mündungsfortsätzen („Ohren“) führt. Schließ-

lich liefert auch die Skulptur Anzeichen für den Wachstumsabschluß; bei den Formen ohne Ohr ist sie zumeist in der Nähe der Mündung verstärkt, bei den andern sind Skulptur und Anwachsstreifen auf dem letzten Teile der Schlußwindung gewissermaßen in die Ohren hinein vorgezogen. Mit Hilfe der angeführten Merkmale kann man in allen Fällen mit Sicherheit entscheiden, ob eine vorhandene Mündung einen Altersmundaum darstellt oder nicht, mit andern Worten, ob die Schale ausgewachsen ist oder ob es sich um das Gehäuse eines jüngeren Tieres handelt, bzw. um einen Schalenrest, dessen übrige Windungen nach dem Tode des Tieres abgebrochen sind. Daraus ergibt sich die Berechtigung, den Schalendurchmesser am Endmundaum (vorstehende Knoten nicht mitgerechnet) als Größenmaß zu verwenden. Er ist im folgenden als Enddurchmesser bezeichnet, (gemessen in mm) zum Unterschied vom Durchmesser (Schalengröße auf beliebigem Wachstumsstadium). Der einzige Einwand, den man gegen die zuverlässige Messung des Enddurchmessers ins Feld führen könnte, wäre die Vorstellung, daß Wachstums- und Resorptionsperioden beim Schalenbau miteinander wechselten, daß also etwa auf jedem Wachstumsstadium ein Ohr vorhanden wäre, dieses aber jedesmal beim Weiterbau wieder eingeschmolzen und später erneut gebildet würde. Derartige Vorgänge sind ja in kleinem Ausmaße bei manchen Ammonitengruppen bekannt und durch Untersuchung der Skulptur und der Anwachsstreifen leicht zu erkennen (sogen. Parabeln als Resorptionsränder). Bei *Kosm.* ist derartiges jedoch nicht festzustellen.

Die Durchmesserlänge setzt sich aus drei Teilen zusammen, der Höhe der letzten Windung, der Höhe der Windung  $\frac{1}{2}$  Umgang vor dem Endmundaum und dem mittleren Teil, in dem die Spirale der älteren Windungen freiliegt, der sog. Nabelweite. Die Windungshöhe wird von der Naht bis an die Außenseite gemessen, während die Nabelweite die Entfernung zwischen den beiden äußersten Nähten umfaßt. Wir sprechen im besonderen von Endwindungshöhe und Endnabelweite, wenn es sich um Teilstrecken des Enddurchmessers handelt, andernfalls einfach von Windungshöhe und Nabelweite. Die genannten Größen werden in Prozenten des Durchmessers gegeben. Es ist nach dem Gesagten klar, daß die Endnabelweite infolge der Ausrollung besonders groß ist und nicht als Norm für frühere Wachstumsstadien gelten darf; umgekehrt ist die Endwindungshöhe kleiner als die Windungshöhe von Schalen mittleren Alters, da die Alterswohnkammer sich aufbläht und dabei niedriger wird. Es sei noch bemerkt, daß die von mir an flachgedrücktem Material ermittelten Durchmesser- und Windungshöhen-

werte nicht mit denen von körperlich erhaltenen Kosmoceraten ohne weiteres verglichen werden können. Infolge der Kompression ist die ehemals gewölbte Flanke abgeplattet und das Nabelband zum Teil zerbrochen, zum Teil umgeklappt; dadurch vergrößern sich Durchmesser und Windungshöhe etwas und zwar bei stark gewölbten Windungen mehr als bei flachen, doch sind erhebliche Messungsfehler dadurch nicht bedingt.

Ganz analog ist die Endwindungsdicke und die Windungsdicke definiert, die die Breite der Windung an der dicksten Stelle angeben. Auch sie sind in Prozenten des Durchmessers ausgedrückt, konnten allerdings nur sehr selten gemessen werden, da weitaus der größte Teil der Schalen plattgedrückt ist. Eine noch bessere Vorstellung vom Schalenquerschnitt gibt das Mündungsverhältnis

$$= \frac{\text{Windungshöhe}}{\text{Windungsdicke}}, \text{ das deshalb zumeist verwandt ist.}$$

**Skulpturmerkmale.** Neben Schalengröße und Schalenform liefert die Skulptur die wichtigsten quantitativ faßbaren Kennzeichen. Die Anfangswindungen sind glatt, nur durch feine Anwachslineien gegliedert. Bald aber wird diese sog. Primärskulptur von der Sekundärskulptur überlagert, die aus langgestreckten Rippen und rundlichen stachelartigen Knoten besteht, wobei die länglichen Sekundärelemente, wie Rippen oder ovale Knoten, den Anwachslineien parallel zu verlaufen pflegen. Im Altersstadium kann die Berippung und Beknotung erhalten bleiben oder auch teilweise bis völlig wieder verloren gehen, sodaß nur die Anwachsstreifen übrig bleiben. Als Regel darf bei *Kosm.* gelten, daß die geohrten Formen ihre Skulptur behalten, während diese bei den übrigen mit nur leicht geschwungenem Mundsaum im Alter nicht selten verschwindet. Rippen und Knoten stellen Verdickungen der Schale dar, die außerdem noch vorgewölbt sind, sie sind also nur teilweise massiv und daher auch auf dem Schalenausguß abgeschwächt zu erkennen.

Die Schale von *Kosm.* trägt drei paarige Reihen von Knoten: die Nabel- (oder Innen-)knoten stehen auf der Nabelkante dicht an der inneren Naht und sind oft nur als längliche Verstärkungen der Rippen entwickelt, die Flankenknoten sind zumeist sehr deutlich und sitzen auf  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  der Flankenhöhe, die Außenknoten sind der Außenkante aufgesetzt, sie bleiben bei den phylogenetisch älteren Formen klein und sitzen gegenständig, während sie später größer und oft unregelmäßig gegeneinander versetzt sind.

Unter der Zahl der Rippen oder Knoten ist stets die Anzahl auf einem Umgang verstanden, doch sind bei den Innenrippen nur diejenigen gezählt, die sowohl Innen- wie Flankenknoten

besitzen, nicht aber die, welche erst kurz unterhalb eines Flankenknotens beginnen.

In manchen Fällen ist auch die Größe

$$\frac{\text{Außenrippenzahl auf dem letzten Umgang}}{\pi \times \text{Enddurchmesser}}$$

bezw.  $\frac{\text{Außenknotenzahl auf dem letzten Umgang}}{\pi \times \text{Enddurchmesser}}$ , also der Quo-

tient von Rippen oder Knoten und dem ungefähren Außenumfang der Schale verwandt, die demgemäß als Außenrippenabstand oder Außenknotenabstand bezeichnet wurde.

An den Flankenknoten findet ein Ersatz der Innenrippen durch eine meist beträchtlich größere Zahl von Außenrippen statt, ein Vorgang, der sich teils durch Aufspaltung der Innenrippen, teils durch unabhängige Einschaltung von Außenrippen vollzieht. Der

Quotient  $\frac{\text{Zahl der Außenrippen auf 1 Umgang}}{\text{Zahl der Innenrippen auf 1 Umgang}}$  ist demgemäß als

Teilungsziffer bezeichnet und besagt, wieviel Außenrippen durchschnittlich auf eine Innenrippe kommen.

Der Aufspaltung der Flankenknoten entspricht bei vielen jüngeren Gliedern der Stammreihen (z. B. bei Abb. 1) eine Wiederausammenfassung der Außenrippen an den Außenknoten, die als Bündelung bezeichnet wird. Durch die

$$\text{Bündelungsziffer} = \frac{\text{Zahl der Außenrippen auf 1 Umgang}}{\text{Zahl der Außenknoten auf 1 Umgang}}$$

wird ausgedrückt, wieviel Außenrippen durchschnittlich in einem Außenknoten zusammenlaufen.

Alle die eben genannten Skulpturzahlen sind auf dem letzten Umgang der vollständig erhaltenen Schale gemessen, beziehen sich also auf die Windung vor dem Endmundsaum. Dies ist aus dem Grunde notwendig, weil die Zahlen und die Quotienten der Rippen und Knoten mit der ontogenetischen Entwicklung starken Veränderungen unterworfen sind und deshalb nur die Schlußwindung vergleichbare Werte zu liefern vermag.

Es wurde bereits erwähnt, daß im Alter bei einem Teil der Arten die Knoten und Rippen wieder schwächer werden oder auch ganz verschwinden. So verlieren *Kosm. enodatum* und *Jason* ihre Skulptur fast völlig, wobei sich besonders gut der Punkt fassen läßt, bei dem die Außenknoten verstreichen. Gleichzeitig damit verlieren sich die Außenrippen, auch die Außenkanten verschwinden und der Windungsquerschnitt wird durch die Zurundung der ehemals flachen Außenseite oval (vgl. Taf. II, Abb. 1 u. 2). In ähnlicher

Weise, nur nicht ganz so genau, läßt sich bei *Kosm. obductum* angeben, wo die Außenrippen ihre Schärfe und ihren regelmäßigen Abstand verlieren und in flache Wellen von ungleicher Entfernung übergehen (vgl. Taf. II, Abb. 3 u. 4). Beide Stichpunkte werden durch den Durchmesser bezeichnet, bei dem die Außenknoten, bzw. die Außenrippen verschwinden (ausgedrückt in mm).

Meßgenauigkeit. Der mittlere Fehler, der den Messungen an den einzelnen Individuen anhaftet, dürfte  $1\frac{1}{2}$  bis 2% nicht überschreiten, nur für den Durchmesser, bei dem die Außenrippen verschwinden, ist die Genauigkeit etwas geringer, etwa 3%. Eine genauere Längenmessung und Zählung ist wegen der Verdrückung der Fossilien und wegen des Erhaltungszustandes, der bei einigen Exemplaren hier und da kleine Ergänzungen nötig macht, nur schwer zu erreichen. Sie dürfte aber auch völlig genügen, umsomehr, als durch die Mittelbildung die Messungsfehler weitgehend herausfallen. Selbst kleinere systematische Fehler, wie sie bei der Ermittlung des Enddurchmessers und der Endwindungshöhe infolge der Erhaltung in Kauf genommen werden müssen, vermögen die Ergebnisse nicht wesentlich zu beeinflussen, da sie ja in die Mittelwerte des gesamten Zeitraumes und aller behandelten Stämme gleichmäßig eingehen und dadurch bei Vergleichen nicht stören.

### 3. Überblick über die Methoden der Variationsstatistik.

Allgemeines. Bereits eingangs wurde darauf hingewiesen, daß alle Organismen variieren, da ja die Anlagen, die die Individuen im Erbgange mitbekommen, von Fall zu Fall ein wenig wechseln und die Lebensbedingungen ein übriges tun, die Entwicklung nach dieser oder jener Richtung abzulenken; auch innere Vorgänge mögen dabei schließlich eine Rolle spielen. Das Einzeltier kann daher in der Regel nicht als typischer Vertreter für den gesamten Formenkreis gelten, zu dem es gehört, denn es mag ja in einer Umwelt gelebt haben, die für die Ausprägung seiner Eigenschaften besonders förderlich oder hinderlich war. Daraus entspringt die Notwendigkeit, die Kennzeichen einer Tiergruppe oder Art durch Vergleich einer größeren Anzahl von Individuen induktiv zu ermitteln, was um so sicherer möglich ist, je umfangreicher das Material wird. Damit aber die Übersichtlichkeit nicht leidet, müssen Verfahren ausgebildet werden, die die Ordnung und durchsichtige Darstellung großer Mengen ermöglichen, was nur angängig ist, wenn die einzelnen Daten quantitativ gegeben sind. Die Wissenschaft der großen Zahlen ist die Variationsstatistik, die von

FRANCIS GALTON in die Biologie eingeführt wurde. Die folgenden Bemerkungen wollen keine Einführung in das Gesamtgebiet, vor allem nicht in den technischen Teil der Berechnung sein, sondern nur die Bedeutung einiger Grundbegriffe klarlegen. Eine eingehende und sehr klare Darstellung findet man bei W. JOHANNSEN (1926), eine kurze tabellarische Zusammenfassung mit weiteren Literaturangaben bei P. HERTWIG (1927).

Variationskurven. Ein Organismus wird häufiger geringen, seltener dagegen starken Beeinflussungen unterliegen, und die bleibenden Veränderungen, die er dadurch erleidet, werden kleine Abweichungen vom Typus häufig, größere selten, ganz beträchtliche sehr selten bedingen. Die Verteilung der Abweicher oder Varianten, wie man die Individuen im Hinblick auf die betrachtete Eigenschaft nennt, ist also eine gesetzmäßige, sie scharen sich um einen mittleren Wert und werden nach beiden Seiten hin immer spärlicher. Man stellt das in üblicher Weise in einem Koordinatennetz dar, auf dessen Abszisse die Eigenschaft, auf dessen Ordinate die Anzahl der Abweicher aufgetragen ist, und erhält damit die ideale Variationskurve, der sich, wie Abb. 2 zeigt, die

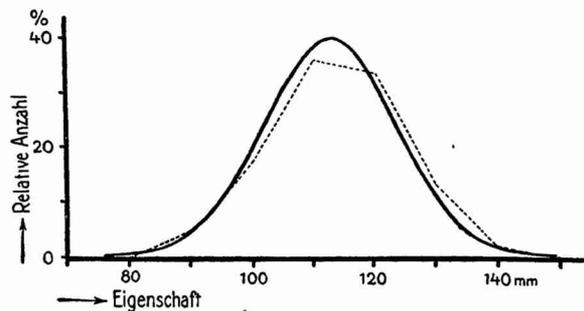


Abb. 2. Ideale Variationskurve (ausgezogen) und natürliches Variationspolygon (gestrichelt).

Die Eigenschaft (Enddurchmesser von *Zugokosmoceras* in der Schichtgruppe 540—559 cm) zu Klassenvarianten zusammengefaßt als Abszissen, die prozentuale Klassenfrequenz als Ordinaten. Gesamtzahl aller Varianten = 48.

natürlichen Verhältnisse oft recht gut anschmiegen. Da sich viele Eigenschaften ganz kontinuierlich ändern, müßte man eigentlich die Abszisse in unendlich viele Abschnitte teilen und über jedem Punkte die Anzahl auftragen. Da das wegen des praktisch beschränkten Materials nicht möglich ist, faßt man die Eigenschaften gruppenweise in Klassen zusammen und trägt die Zahl der in jede Klasse fallenden Abweicher über dem Klassenmittelpunkt ab. Um Kurven, zu deren Konstruktion verschiedene Gesamtzahlen ver-

wandt wurden, miteinander verglichen zu können, berechnet man die Summe der Klassenfrequenzen, d. h. also die Gesamtzahl aller Abweicher, auf 100 %, sodaß die Ordinatenlängen die relative Individuenanzahl angeben.

Mittelwert und Variabilität. Nahe dem Gipfel der Variationskurve inmitten der Mehrzahl der Varianten liegt der Typus der untersuchten Eigenschaft, der durch den Mittelwert, das arithmetische Mittel aller Abweicher, ausgedrückt wird. In Tabelle 2 enthält die linke Spalte die einzelnen Enddurchmesserwerte  $V$ , die unten summiert sind. Teilt man diese Summe durch die Anzahl der Abweicher  $n$ , so erhält man den Mittelwert  $M$ :

$$M = \frac{\Sigma V}{n} = \frac{617}{14} = 44,07 \text{ mm.}$$

Tabelle 2.

Beispiel für die Berechnung des Mittelwerts,  
der Standardabweichung, der Schiefheitsziffer und des Exzeß.  
(Enddurchmesserwerte des *Anakosmoceras*-Stammes in der Schichtgruppe 46—50 cm).

1 $V$ Varianten- werte mm	2 $a$ Abweichungen vom Mittelwert mm		3 $a^2$ Ab- weichungs- quadrate	4 $a^3$ Abweichungskuben		5 $a^4$ Vierte Po- tenzen der Ab- weichungen
	—	+		—	+	
38	6,07		36,8	223,7		1358
41	3,07		9,4	28,9		89
42	2,07		4,3	8,9		18
43	1,07		1,1	1,2		1
43	1,07		1,1	1,2		1
43	1,07		1,1	1,2		1
44	0,07		0	0		0
44	0,07		0	0		0
45		0,93	0,9		0,8	1
45		0,93	0,9		0,8	1
46		1,93	3,7		7,2	14
46		1,93	3,7		7,2	14
47		2,93	8,6		25,2	74
50		5,93	35,2		208,6	1237
617	— 14,56	+ 14,58	106,8	— 265,1	+ 249,8	2809
= $\Sigma V$	$\Sigma a = 0$		= $\Sigma a^2$	— 15,3 = $\Sigma a^3$		= $\Sigma a^4$

Die Größe der Variabilität kommt dadurch anschaulich zum Ausdruck, mit welcher Streuung die Abweicher um den Mittelwert verteilt liegen. Bei beträchtlicher Variationsbreite entfernen sich die Einzelwerte durchschnittlich weit vom Mittelwert, die Kurve

ist flach und an der Basis lang ausgezogen, während wenig variierende Eigenschaften durch steile, schmale Kurven dargestellt werden. Man wird daher zweckmäßig die Variabilität durch den mittleren Abstand der Einzelwerte vom Mittelwert ausdrücken; das geschieht auch mit der Abänderung, daß man die Wurzel aus dem mittleren Abstandsquadrat benutzt, um die + und - Vorzeichen der Abweicher rechts und links vom Mittelwert nicht berücksichtigen zu müssen. Die zweite Spalte der Tabelle 2 enthält die Differenzen gegen den Mittelwert  $a$ , die dritte Spalte die Quadrate derselben  $a^2$  und die Gesamtsumme  $\Sigma a^2$ . Daraus erhält man die sog. Standardabweichung  $\sigma$

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma a^2}{n}} = \sqrt{\frac{106,8}{14}} = \sqrt{7,63} = 2,76 \text{ mm.}$$

Bei einer Anzahl von  $n$ , die kleiner als 10 ist, wurde dagegen die Formel

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma a^2}{n-1}}$$

benutzt, die eigentlich die mathematisch korrekte ist; bei großen  $n$ -Werten ist der Unterschied aber nicht erheblich.

Wenn wir die Zahl der oben in Tabelle 2 aufgeführten Exemplare durch weitere Aufsammlungen ergänzen würden, so besteht eine hohe Wahrscheinlichkeit dafür, daß wir Schalen finden, die die einen Enddurchmesser von  $M+\sigma$  oder  $M-\sigma$  haben, noch häufiger solche, die innerhalb dieses Spielraums liegen, sehr viel seltener aber Exemplare, die herausfallen, denn da die Standardabweichung die mittlere Entfernung der Varianten vom Mittelwert darstellt und der größte Teil der Gesamtzahl in dem Bereiche  $M \pm \sigma$  zusammengedrängt ist, so kann man ziemlich sicher darauf rechnen, daß auch weitere Funde sich dieser Verteilung anpassen. Der einzelne Wert einer Eigenschaft  $V$  ist also im Mittel mit Wahrscheinlichkeit um den Betrag  $\sigma$  falsch und wird häufiger einen geringeren, seltener einen größeren Fehler aufweisen, mit anderen Worten,  $\sigma$  ist der mittlere Fehler des Einzelwertes. Hat man mehrere Varianten, so nimmt der mittlere Fehler mit der Wurzel aus der Anzahl ab, er sinkt auf die Hälfte bei der vierfachen, auf ein Drittel bei der neunfachen Menge der Exemplare. Der mittlere Fehler  $m_n$  des Mittelwertes, der aus  $n$  Individuen berechnet ist, beträgt demnach

$$m_n = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{2,76}{\sqrt{14}} = \frac{2,76}{3,74} = 0,74 \text{ mm.}$$

Das Ergebnis unserer Betrachtungen ist die vollständige Angabe des Mittelwertes mit angefügtem mittlerem Fehler  $M \pm m_M$ , in unserm Falle

$$\text{Mittlerer Enddurchmesser} = 44,1 \pm 0,7 \text{ mm}$$

Prinzipiell die gleichen Rechnungen lassen sich auch bei alternativer Variation durchführen, bei der die Eigenschaften nicht über den ganzen Bereich kontinuierlich verteilt sind, sondern entweder der einen oder der andern Gruppe angehören. Als Beispiel möge die von mir gesammelte Individuenzahl der einzelnen Stämme zu einer bestimmten Zeit dienen, die ein ziemlich zutreffendes Bild ihrer Häufigkeit gibt:

Tabelle 3.

Die Häufigkeit der *Kosmoceras*-Stämme in der Schichtgruppe 79—135 cm.

Stamm:				Insgesamt
<i>Zugo-</i> <i>kosmoceras</i>	<i>Ana-</i> <i>kosmoceras</i>	<i>Spini-</i> <i>kosmoceras</i>	<i>Kosmoceras</i> s. str.	
140	47	3	2	192 Exemplare
$72,9 \pm 3,2$	$24,5 \pm 3,1$	$1,6 \pm 2,9$	$1,0 \pm 2,2$	100 %

Die Wahrscheinlichkeitsrechnung lehrt, daß der wahre Mittelwert, den man aus einem unendlich großen Material erhalten würde, innerhalb der Grenzen  $M + m_M$  und  $M - m_M$  mit mehr als 68 %

" " "  $M + 2m_M$  "  $M - 2m_M$  " " " 95,3 "

" " "  $M + 3m_M$  "  $M - 3m_M$  " " " 99,7 "

" " "  $M + 4m_M$  "  $M - 4m_M$  " " " 99,99 "

Wahrscheinlichkeit liegt. Man kann also mit mehr als 2 zu 1 wetten, daß der wahre Zahlenwert einer Eigenschaft innerhalb der einfachen Fehlergrenzen liegt, und darf mit einer Wahrscheinlichkeit mehr als von 1000 zu 3, also praktisch mit Gewißheit annehmen, daß er in den dreifachen Fehlerspielraum fällt. Daraus leitet sich die Regel ab, daß zwei Mittelwerte mit Sicherheit voneinander verschieden sind, wenn ihre Differenz mehr als das Dreifache der Summe der mittleren Fehler beträgt. Die beiden Enddurchmesserwerte  $M_1 = 112,7 \pm 2,5$  mm und  $M_2 = 126,0 \pm 1,5$  mm z. B. sind sicher nicht ident, denn  $M_2 - M_1 = 126,0 - 112,7 = 13,2$  mm ist größer als  $3(m_1 + m_2) = 3(2,5 + 1,5) = 3 \cdot 4,0 = 12,0$  mm.

In ähnlicher Weise errechnet sich der mittlere Fehler  $m_\sigma$  der Standardabweichung

$$m_\sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}} = \frac{2,76}{\sqrt{28}} = \frac{2,76}{5,29} = 0,50 \text{ mm.}$$

Unsere Standardabweichung ist also

$$\sigma \pm m_\sigma = 2,8 \pm 0,5 \text{ mm}$$

und gerade so wie der Mittelwert eine benannte Zahl.

Wertvoller als der absolute Betrag der Variabilität ist das Verhältnis zum Mittelwert. Daher ist im folgenden zumeist die Standardabweichung nebst ihrem mittleren Fehler in Prozenten des Mittelwertes angegeben, die dann die Bezeichnung Variationskoeffizient  $v$  führt.

$$v = \frac{\sigma \cdot 100}{M} \qquad m_v = \frac{m_\sigma \cdot 100}{M}$$

$$v = \frac{2,76 \cdot 100}{44,07} = 6,3 \% \qquad m_v = \frac{0,50 \cdot 100}{44,07} = 1,1 \%$$

Dies relative Maß der Variationsbreite ist für Vergleiche besser geeignet, denn verschieden große Mittelwerte können eine verschiedene Standardabweichung, trotzdem aber den gleichen Variationskoeffizienten besitzen, z. B.:

Mittelwert	Standardabweichung	Variationskoeffizient
$38,7 \pm 1,1 \text{ mm}$	$4,5 \pm 0,8 \text{ mm}$	$11,7 \pm 2,0 \%$
$70,2 \pm 1,1 \text{ mm}$	$7,9 \pm 0,8 \text{ mm}$	$11,3 \pm 1,1 \%$

**Schiefheit und Exzeß.** Außer der Mehrspitzigkeit, die für uns kaum in Betracht kommt, können die empirischen Variationskurven noch andere Abweichungen von der Idealgestalt zeigen. So kann die Variabilität nach der einen Richtung größer sein als nach der andern, und die Folge ist, daß der Fußteil der Kurve nach beiden Seiten verschieden weit ausläßt, die Kurve ist schief. Eine derartige Asymmetrie findet sich z. B. bei der Bündelungsziffer. Da an jedem Außenknoten beliebig viele Rippen endigen können, aber nie weniger als eine, so kann die Bündelungsziffer nicht kleiner als 1 werden, im übrigen aber alle Werte annehmen; dementsprechend hat die Variabilität auch nur nach einer Seite hin freien Spielraum (vgl. Abb. 3). Mathematisch wird die Schiefheit durch einen Ausdruck gegeben, in dem der mittlere Kubus  $a^3$  der Abweichung vom Mittelwert eine Rolle spielt, der zum Kubus der Standardabweichung ins Verhältnis gesetzt ist. Die Schiefheitsziffer  $S$  berechnet sich nach der Formel

$$S = \frac{\Sigma a^3}{n \cdot \sigma^3}$$

in unserm Falle (vgl. Spalte 4 in Tabelle 2):

$$S = \frac{-15,3}{14 \cdot 21,1} = -0,05$$

Ist die Variationskurve nach links übergelegt, so wird die Summe der dritten Potenzen der Abstände vom Mittelwert auf der rechten Seite viel größer als auf der linken, beide addiert geben eine positive Schiefeit, da ja die dritten Potenzen dasselbe Vorzeichen haben wie die ersten. Umgekehrt geben nach rechts geneigte Kurven eine negative Kennziffer, ideal symmetrische den Wert Null. Schiefeitsziffern von weniger als 0,2 sind unbedeutend, solche von mehr als 0,5 aber schon recht merklich, wie auch aus Abb. 3 hervorgeht.

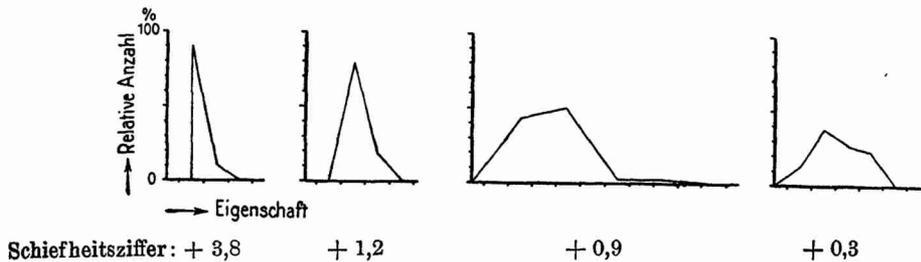


Abb. 3. Einige Variationskurven mit Schiefeitsziffern von verschiedener Größe.

(Bündelungsziffer von *Zugokosmoceras* zu verschiedenen Zeiten).

Es kommen ferner Fälle vor, bei denen sich die Varianten sehr viel enger um den Mittelwert scharen, als es der zufälligen Verteilung entspricht, bei denen also eine bestimmte Mode aus irgend einem Grunde sehr bevorzugt ist. Andererseits können die Abweicher aber auch mehr zerstreut sein, wobei insbesondere die vielen kleinen Varianten, die die zentrale Anhäufung bedingen, sehr viel seltener als im Idealfall auftreten. Im ersteren Beispiel würde eine ganz steile „hochgipflige“ Kurve, im andern eine gewissermaßen breitgedrückte „tiefgipflige“ entstehen, die so niedrig werden kann, daß sie durch eine zentrale Einsenkung zwei Gipfelpunkte erhält. Der Exzeß  $E$ , der als Maß für diese Formverhältnisse dient, berechnet sich aus der mittleren vierten Potenz  $a^4$  des Abstandes vom Mittelwert, den man wieder zur Standardabweichung in Beziehung setzt.

$$E = \frac{\sum a^4}{n \cdot \sigma^4} - 3$$

$$E = \frac{2809}{14 \cdot 58,2} - 3 = 3,45 - 3 = +0,45 \text{ (nach Tabelle 2, Spalte 5).}$$

Der Exzeß ist positiv bei Hochgipfligkeit, negativ bei Tiefgipfligkeit;  $E$ -Werte bis +0,4 sind unbedeutend, dagegen solche von -0,2 schon recht merklich, und  $E = -2$  bedeutet das Vorhandensein von zwei fast völlig getrennten Kurven. Positiven Exzeß zu-

sammen mit positiver Schiefeit zeigt Abb. 4 (über die Deutung vgl. unten S. 48).

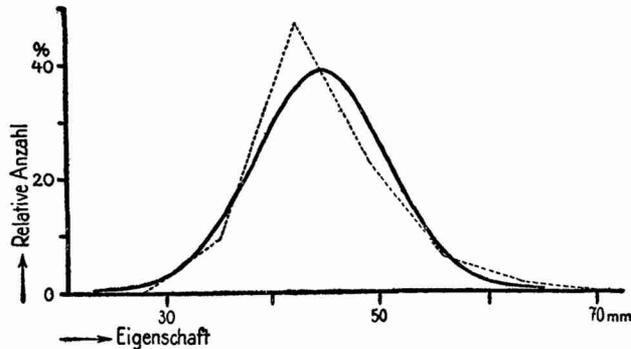


Abb. 4. Eine hochgipflige und schiefe Variationskurve mit positivem Exzeß sowie positiver Schiefeitsziffer.

(Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, bei *Zugokosmoceras* im Horizont 51 cm). Ideale Variationskurve zum Vergleich (ausgezogen).

**Korrelation.** An die quantitative Feststellung der verschiedenen Eigenschaften schließt sich die weitere Frage an, ob nicht zwischen ihnen irgend ein Zusammenhang bestehe, in dem Sinne, daß zwei gleichzeitig wachsen oder die eine abnimmt, wenn die andere größer wird. Man kann diesen Beziehungen bei den Eigenschaften derselben wie auch verschiedener Arten nachgehen und dabei einerseits nur gleichzeitig lebende Individuen in die Betrachtung einbeziehen, andererseits aber auch die Zusammenhänge durch die geologischen Zeiten verfolgen.

Man will z. B. feststellen, ob zwischen dem Enddurchmesser und der Ohrlänge im *Anakosmoceras*-Stamme irgend eine Beziehung vorhanden ist. In solchen Fällen teilt man die beiden Eigenschaften, die man untersuchen will, in Größenklassen ein und stellt sie in einer sog. Korrelationstabelle dar, die angibt, wieviel Individuen jeweils das gleiche Eigenschaftspaar innerhalb des Klassenspielraums aufweisen; so besitzen nach Tabelle 4 11 Individuen von einem Enddurchmesser zwischen 47 und 49 mm eine Ohrlänge von 22 bis 24 mm. Ein Blick auf die Tabelle erweist ferner, daß eine gewisse Regelmäßigkeit in der Anordnung der Häufigkeitszahlen nicht zu verkennen ist, die besagt, daß im Durchschnitt die größeren Schalen auch längere Ohren tragen. Einen kurzen Ausdruck für die ganze Tabelle liefert die Korrelationsziffer  $r$ , deren mittlerer Fehler  $m_r$ ,

$$m_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}$$

beträgt. Analog der Bedeutung der übrigen mittleren Fehler darf die Korrelation erst als gesichert gelten, wenn  $r$  den dreifachen Wert von  $m_r$  übersteigt. Bei der genannten Tabelle ist diese Anforderung gerade erfüllt, die Korrelation beträgt nämlich

$$r = +0,23 \pm 0,07.$$

Tabelle 4.

Korrelationstabelle für die Beziehungen zwischen Enddurchmesser und Ohrlänge im *Anakosmoceras*-Stamm in der Schichtgruppe 136—539 cm.

Korrelation gering,  $r = +0,23 \pm 0,07$

Ohrlänge in mm:	Enddurchmesser in mm:											Anzahl	
	35—37	38—40	41—43	44—46	47—49	50—52	53—55	56—58	59—61	62—64	65—67		68—70
7—9			1		1	1							3
10—12				2	1	2	1						6
13—15	2	4	3	4	4	4	3	1	1	2			28
16—18	1	2	2	4	5	8	5	5	1				33
19—21			6	2	7	8	7	4	4	1			39
22—24			6	7	11	7	7	7		1			47
25—27			3	2	4	4	5	6	1	2		1	27
28—30					1	2	2						5
31—33				1			3	2	1				7
34—36							1						1
Anzahl	3	6	21	22	34	36	34	25	8	6	—	1	196

Die nähere Angabe der Berechnungsweise der Korrelationsziffer mag hier unterbleiben, nur so viel sei gesagt, daß ihr Wert ausschließlich zwischen  $-1$  und  $+1$  schwanken kann, und zwar ist er positiv, wenn beide Eigenschaften gleichsinnig zunehmen, wie in dem genannten Beispiel, im andern Falle negativ. Man kann sich die Korrelationsziffer anschaulich als die Wahrscheinlichkeit vorstellen, mit der im Einzelfalle die strenge lineare Beziehung zwischen den beiden Eigenschaften  $E_1$  und  $E_2$

$$E_1 = k \cdot E_2$$

erfüllt ist, wobei  $k$  eine beliebige positive oder negative Konstante darstellt. Besteht die von der Gleichung geforderte Abhängigkeit in allen Fällen, so ist die Korrelation  $+1$  oder  $-1$  und alle Punkte der Tabelle liegen auf der Diagonalen. Ordnet sich nur die Hälfte aller Werte der Gleichung ein, so wäre die Korrelationsziffer  $+0,5$  oder  $-0,5$  und die Streuung auf der Tabelle wird größer; ist die Gleichung in keinem Falle erfüllt, so errechnet sich die Korrelation  $0$  und auf der Tabelle ist keinerlei regelmäßige Anordnung zu erkennen. Die drei Korrelationstabellen (Tabelle 4—6)

mögen anschaulich erläutern, in welchem Verhältnis die tabellarische Anordnung und der kurze ziffernmäßige Ausdruck zueinander stehen und wie einer schärferen Zusammendrängung der Werte auch höhere Korrelationsziffern entsprechen.

Tabelle 5.

Korrelationstabelle für die Beziehungen zwischen Enddurchmesser und Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, im *Zugokosmoceras*-Stamm in der Schichtgruppe 136—539 cm.

Korrelation von mittlerer Größe,  $r = +0,55 \pm 0,06$

Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, in mm:	Enddurchmesser in mm:										Anzahl
	78—83	84—89	90—95	96—101	102—107	108—113	114—119	120—125	126—131	132—137	
45—50	4	4	2								10
51—56	5	6	15	4	5	1					36
57—62		6	14	13	11	10	4	4			62
63—68	1		4	9	5	8	2	1	2		32
69—74			1			1	1	1			4
75—80						1				1	2
Anzahl	10	16	36	26	21	21	7	6	2	1	146

Tabelle 6.

Korrelationstabelle für die Beziehungen zwischen Enddurchmesser und Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoceras*-Stamm in der Schichtgruppe 0—135 cm.

Korrelation hoch,  $r = +0,85 \pm 0,02$

Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, in mm:	Enddurchmesser in mm:										Anzahl
	52—59	60—67	68—75	76—83	84—91	92—99	100—107	108—115	116—123	124—131	
22—29	1	1	1								3
30—37	2	6	6	5	2						21
38—45	2		8	20	12	4					46
46—53			3	11	11	6					32
54—61				4	2	3	2	1			12
62—69			1				5	5	8	2	21
70—77							3	8	3	1	15
78—85								3	3	1	5
86—93								1	2		2
Anzahl	5	7	19	40	27	13	10	16	16	4	157

Unter Umständen ist es wissenswert, um wieviel sich die Größe  $E_1$  ändert, wenn  $E_2$  um einen bestimmten Betrag wächst. Beispielsweise, wieviel länger durchschnittlich das Ohr von *Anakosmoceras* wird, wenn der Enddurchmesser um 1 mm wächst. Doch ist es

hier nicht mit einem Proportionalitätsfaktor zwischen  $E_1$  und  $E_2$ , der der Größe  $k$  in der oben genannten Gleichung entsprechen würde, getan, sondern man erhält zwei Verhältniszahlen, die die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, und umso mehr voneinander abweichen, je geringer die Korrelation ist, während sie bei  $r = \pm 1$  zusammenfallen. Es kommt nämlich nicht auf dasselbe hinaus, ob man  $E_1$  auf  $E_2$  oder  $E_2$  auf  $E_1$  bezieht; man kann sich das dadurch veranschaulichen, daß man wie in Tabelle 7 einmal die Mittelwerte der Horizontalreihen, zum andern die der Vertikalsäulen auf der Korrelationstabelle bildet und je durch einen Linienzug verbindet. Im Idealfalle müßte das eine Gerade sein, deren Neigung das Proportionalitätsverhältnis darstellt, das man als Regreß  $R$  bezeichnet. Die Tabelle 6 liefert demnach 2 Regresse,  $R_1$  und  $R_2$ ;  $R_1$  ist gleich dem Ohrzuwachs auf 1 mm Enddurchmesserzunahme,  $R_2$  entspricht der Enddurchmesservergrößerung auf 1 mm Ohrverlängerung und zwar sind die Zahlenwerte

$$R_1 = +0,19 \pm 0,06 \text{ mm} \quad R_2 = +0,27 \pm 0,08 \text{ mm.}$$

Tabelle 7.

Die gleiche Korrelationstabelle zwischen Enddurchmesser und Ohrlänge wie Tabelle 4.

Die Zeilen-, bzw. Kolonnenschwerpunkte als kleine Kreise. Ihre Verbindung ergibt die empirischen Regreßlinien (gestrichelt), deren mittlerer Lage die beiden berechneten Regreßgeraden (ausgezogen) folgen.

Ohrlänge in mm	Enddurchmesser in mm:													Anzahl
	35-37	38-40	41-43	44-46	47-49	50-52	53-55	56-58	59-61	62-64	65-67	68-76		
7-9			1		1									3
10-12				2	1	2	1							6
13-15	2	4	3	4	4	4	3	1	1	2				28
16-18	1	2	2	4	5	8	5	5	1					33
19-21			6	7	7	8	7	4	4	1				39
22-24			6	7	11	7	7	7	1					47
25-27			3	2	4	4	5	6	1	2				27
28-30					1	2	2							5
31-33				1				2	1					7
34-36														1
Anzahl:	3	6	21	22	34	36	34	25	8	6		1		196

#### 4. Die Anwendung der Variationsstatistik in der Paläontologie.

R. WEDEKIND (1916) gebührt wohl das Verdienst, zuerst in konsequenter und umfassender Weise die Variationsstatistik vom biologischen auf das paläontologische Gebiet übertragen zu haben. Er erkannte, daß es mit Hilfe der Biometrik in vielen Fällen möglich sei, eine objektive Begründung und Kennzeichnung fossiler Arten zu geben, erörterte die Bedeutung schiefer und doppelgipfliger Variationskurven und machte auch einen Versuch, das Auftreten monohybrider Mendelspaltung bei Goniatiten nachzuweisen, in welchem letzterem Punkte ich ihm allerdings in Übereinstimmung mit v. BUBNOFF (1921) und KLÄHN (1920, S. 56) nicht folgen kann. Von Interesse sind WEDEKINDS Berechnungen, die die zeitlichen Veränderungen der Mittelwerte einer bestimmten Eigenschaft und damit die Umwandlung der Arten erweisen. In manchen Fällen vollzog sich das sehr schnell im Laufe weniger Generationen, sodaß man fast von einer Mutation im Sinne von DE VRIES sprechen könnte, in andern Fällen kommt WEDEKIND zu dem Schlusse, daß die neue Art ganz allmählich aus der Variationsbreite der alten herausgewachsen sei.

Ziemlich zu gleicher Zeit erschien die Arbeit von R. RICHTER (1916), der an dem Beispiel der mitteldevonischen Koralle *Calceola sandalina* klarlegte, welche Deutung mehrgipflige Variationskurven erfahren können, wenn man das Material zeitlich genau auseinander hält. Es zeigt sich da, daß die älteren Formen relativ breite, die jüngeren relativ spitze Kelche besitzen, sodaß sich der doppelgipflige Linienzug des unhorizontierten Materials in zwei transgredierende Variationskurven auflöst. Da RICHTER keine intermediären Populationen auffinden konnte, neigte er der Annahme einer mutativen Entstehung der schmalen Form aus der breiten zu, betonte allerdings, daß eine völlige Klarstellung nicht möglich war. Neue Untersuchungen von F. LOTZE (1928) haben ergeben, daß über der schmalen Form wieder eine breite auftritt, die der älteren fast völlig gleicht. Das kompliziert die Sachlage erheblich und läßt die beiden Möglichkeiten offen, daß entweder die Stammesentwicklung nicht einsinnig verlief, oder aber, daß es sich gar nicht um eine phylogenetische Stufenfolge handelt, sondern nur um Standortvarianten, die an festen oder mehr schlammigen Untergrund angepaßt waren.

WEDEKIND und RICHTER haben allerdings in der Verwendung der Biometrik schon eine Reihe von Vorläufern. Bereits GOSSELET (1894) berechnete Mittelwerte, um die verschiedenen Varietäten des

Brachiopoden *Spirifer Verneuli* zu kennzeichnen und sie gegen nahe verwandte Arten abzugrenzen. H. S. WILLIAMS (1910) verfolgte auf diese Weise die allgemeinen phylogenetischen Entwicklungstendenzen der Brachiopodengattung *Rhipidomella*, ohne allerdings bestimmte Stammlinien herauszuarbeiten.

Aus den letzten Jahren sind vor allen Dingen die Untersuchungen von v. BUBNOFF, KLÄHN und GRÜNEBERG zu nennen. v. BUBNOFF (1921) bearbeitete ein sehr reiches, zeitlich im wesentlichen homogenes Material von mitteltriadischen Ammoniten, legte die Mittelwerte und die Korrelationsverhältnisse zwischen Schalengröße, Schalenform und Skulptur fest und kam dabei wie WEDEKIND zu dem Schlusse, daß in der quantitativen Erfassung der Eigenschaften und ihrer kurvenmäßigen Darstellung ein wichtiges Kriterium für die Begrenzung der Arten gegeben ist. v. BUBNOFF wies darauf hin, daß ontogenetische und phylogenetische Korrelation keineswegs dasselbe sind, vielmehr kann ein Merkmalspaar, das innerhalb einer Population regellos miteinander kombiniert ist, innerhalb einer Artgruppe sehr wohl gesetzmäßig korrelativ verknüpft sein. Dadurch scheint sich ihm die Möglichkeit zu eröffnen, eine natürliche Gruppierung der Arten und Gattungen durchzuführen, die in der paläontologischen Literatur leider allzu freigebig aufgestellt werden und oft auf unzureichendes Material gegründet sind.

KLÄHN (1920) gesteht zwar zu, daß statistische Berechnungen eine exaktere Basis für paläontologische Untersuchungen darstellen mögen, ist aber der Meinung, daß objektive Ergebnisse damit nicht zu erzielen wären, da man ja mittels der Variationsstatistik keine Arten aufstelle, sondern letzten Endes nur eine bessere Begrenzung der schon bekannten gebe. Dies absprechende Urteil ist wohl im wesentlichen darin begründet, daß KLÄHN zumeist Fossilien benutzte, die nicht streng nach Horizonten getrennt waren; die Brauchbarkeit der Variationsstatistik läßt sich eben nicht an Sammlungsmaterial erproben, sondern nur im Aufschluß, dessen Fossilinhalt man unbeeinflusst untersuchen muß.

GRÜNEBERG (1927) hat bislang nur einen kurzen Vorbericht über seine Untersuchungen an der Schnecke *Murchisonia* geliefert, aus dem zu entnehmen ist, daß es ihm vor allem auf den Nachweis von Kreuzungen ankam. Wie weit seine Kriterien stichhaltig sind, läßt sich vorerst nicht entscheiden; rein statistische Werte können eben sehr verschieden ausgelegt werden und GRÜNEBERG gibt selbst zu, daß weder bestimmte Zahlenverhältnisse, noch ein ständiges Zusammenvorkommen der Hybriden erwartet werden dürfe.

Rückblickend darf man wohl feststellen, daß die Wichtigkeit

der Variationsstatistik für die Paläontologie von vielen Seiten anerkannt ist. Sie ist nicht nur geeignet, exakte Methoden für die Abgrenzung der Arten und vielleicht auch der höheren Kategorien zu liefern, sondern auch dazu berufen, objektive Unterlagen beizubringen, die das Hauptproblem der Paläontologie, den Ablauf und die Ursachen der Stammesentwicklung, zu fördern vermögen. Freilich ist dazu ein großes Fossilmaterial von genau bekanntem Alter erforderlich, das nur durch eigne ausgedehnte Aufsammlungen zusammenzubringen ist. Zieht man weiter in Betracht, daß Modifikationen, die durch Faziesverhältnisse bedingt sind, nicht immer leicht von phylogenetischen Entwicklungsstufen zu unterscheiden sind und daß man Ablagerungen mit „kontinuierlicher Faunenfolge“ nur selten antrifft, so erklärt sich zur Genüge, weshalb die paläontologische Variationsstatistik bislang nicht viel über Arbeitsprogramme hinausgekommen ist, wohingegen eingehende Spezialuntersuchungen noch fast völlig fehlen.

### 5. Fundort und Fundschichten.

Fundort (Hierzu vgl. Abb. 5). Alle Aufsammlungen, die in dem biostratigraphischen Teil verwandt sind, wurden in der näheren Umgebung von Peterborough, Northamptonshire, durchgeführt, einer Stadt, die etwa 120 km nördlich London gelegen ist. Die Landschaft, die das Hinterland des jungen Senkungsgebietes des Washbusens bildet, ist sehr flach, auf viele Kilometer fast tischeben. Das Gebiet ist von einer nur wenigen Meter mächtigen Decke von diluvialem Kies, dem sog. Fen gravel, überschüttet, unter dem der Oxford clay ansteht, der nicht selten auch unmittelbar bis zu Tage durchstößt. Dieser Tonkomplex ist bei Peterborough recht mächtig und dabei fast völlig frei von harten Einlagerungen, wie Geoden und dergl. und hat daher Veranlassung zur Begründung einer sehr ausgedehnten Ziegelindustrie gegeben. An Aufschlüssen ist somit kein Mangel, aber nur wenige waren für meine Zwecke geeignet, da die neuartigen Abbaumethoden mit Baggern eine glatte Wand von 10 bis 20 m Höhe schaffen, an der man nicht arbeiten kann. Ich mußte mich daher auf drei Aufschlüsse beschränken und konnte das umso eher tun, als die übrigen nichts Neues bieten; liegen doch die Schichten auf viele Kilometer völlig horizontal und lassen keinen Wechsel in der Ausbildung erkennen.

Die Sammelplätze waren:

1. Die Tongrube der London Brick Company südlich Fletton bei Peterborough, die die Ziegeleien 2—4 der genannten Gesell-

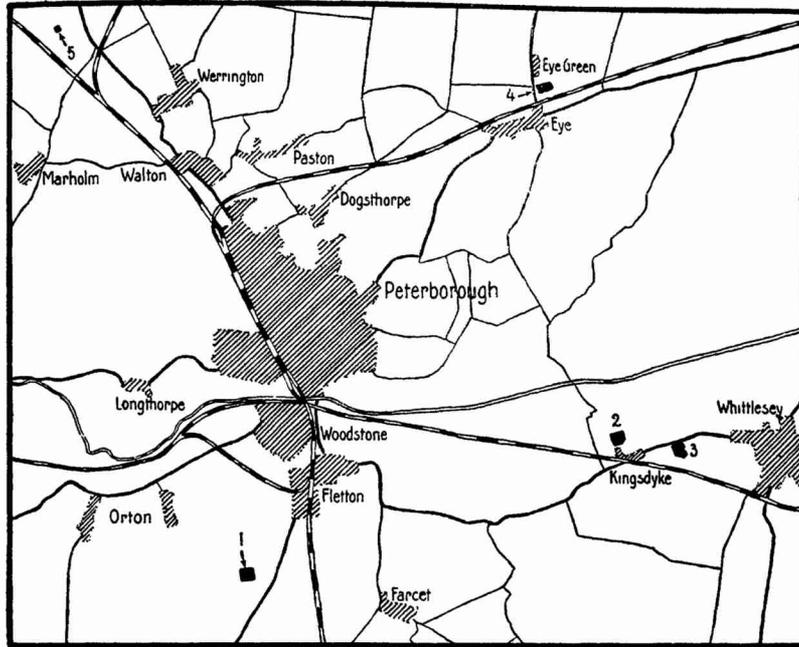


Abb. 5. Übersichtskärtchen der Umgebung von Peterborough mit Angabe der Fundpunkte.

- 1 = Fletton, London Brick Company 2/4.
- 2 = Kingsdyke, Itter Brick Works.
- 3 = Kingsdyke, London Brick Company.
- 4 = Eye Green, Northam Brick Works.
- 5 = Werrington, kleine Ziegelei.

schaft beliefert. Der Aufschluß liegt etwa  $3\frac{1}{4}$  km südlich von Peterborough und 200 m westlich der Straße nach London, zwischen der Cow Pastures Farm und Woodstone Lodge. In dieser Tongrube wurden nur die ältesten Horizonte untersucht, und die Fossilien der Schichten 0—135 cm (über die Bezeichnung siehe unten) stammen fast ausschließlich von hier.

2. Die Tongrube der Itter Brick Works in Kingsdyke, etwa  $5\frac{1}{2}$  km östlich von Peterborough, die unweit nördlich der Kreuzung der Bahnlinie und der Straße Peterborough—Whittlesey gelegen ist. Hier wurde vor allem in den Schichten 100—565 cm gesammelt, die eine mittlere Altersstellung haben.

3. Die Tongrube der London Brick Company zwischen Kingsdyke und Whittlesey, etwa  $6\frac{1}{2}$  km östlich Peterborough, die un-

mittelbar südlich der Straße Peterborough—Whittlesey liegt. Von hier stammen im wesentlichen die jüngeren Formen, aber auch einige ältere; insgesamt wurden die Schichten 300—1310 cm berücksichtigt.

Die Aufsammlungen in den drei Aufschlüssen überschneiden sich also etwas, sodaß man der Schichtbezeichnung nicht in allen Fällen die Herkunft entnehmen kann. Trotzdem sind im Folgenden keine speziellen Fundorte angegeben, und auch in den Mittelwerten und Kurven ist Material von verschiedenen Punkten zusammengefaßt worden. Das rechtfertigt sich durch die außerordentliche Gleichmäßigkeit der Ablagerungen, — ändern sich doch auf die Entfernung von 8 km zwischen Fletton und Kingsdyke weder die Gesteinsbeschaffenheit noch der Fossilinhalt oder die Mächtigkeit, wie eingehende Nachprüfungen ergaben. Aus diesem Grunde ist auch nur ein Gesamtprofil mitgeteilt, das aus Beobachtungen in allen Aufschlüssen zusammengestellt wurde.

**Methode der Aufsammlung.** Die Arbeiten in den drei obengenannten Aufschlüssen um Peterborough begannen mit der Wahl des Profinullpunktes, der willkürlich etwa  $\frac{3}{4}$  m unter der Sohle der Tongrube bei Fletton angenommen wurde. Die nächste Aufgabe war die Festlegung weiterer Fixpunkte, für die sich die Schalenpflasterlagen ganz besonders gut eigneten, da sie durchgehende, oft nur wenige mm dicke Horizonte darstellen und leicht wiederzuerkennen sind. Auf diese Weise wurde eine große Zahl von Marken gewonnen, die über das ganze Profil von 13 m verteilt sind, und deren Abstand von der Basis so genau wie möglich mit dem Meßband bestimmt wurde. Die Maßeinheit für die Profilingaben ist das Centimeter, wobei von der Basis = 0 cm fortlaufend nach oben weitergezählt wird, sodaß die Zahlen um so größer werden, je jünger die Schichten sind. Die ganze Schichtfolge wurde so in mehr als 1300 Horizonte geteilt, die bei der späteren statistischen Bearbeitung je nach Erfordernis zu „Schichtgruppen“ von wechselnder Dicke zusammengefaßt wurden.

Nach dieser Vorbereitung begann die eigentliche Sammelarbeit. Die Fossilien wurden selbstverständlich ausschließlich unmittelbar dem Anstehenden entnommen und dabei sofort stratigraphisch eingemessen. Die Festlegung ihres relativen Alters wurde auf 1 cm genau durchgeführt und zwar naturgemäß nicht jedesmal von der Basis aus, sondern von dem nächstgelegenen sekundären Fixpunkt. Die unvermeidlichen Fehler der Längenmessung wurden damit auf ein Mindestmaß herabgedrückt, nach meinen Erfahrungen dürfte der mittlere Fehler der Horizontangaben etwa 3, höchstens 5% be-

tragen. Vergegenwärtigt man sich, daß die Meßmarken, d. h. die Schalenpflaster oft sehr dicht, in 20 bis 50 cm Abstand aufeinander folgen, und nur in einem Falle 400 cm Entfernung haben, so ergibt sich, daß die Maximalfehler in den allermeisten Fällen einen oder höchstens wenige cm betragen und nur ganz selten auf  $\pm 10$  cm gestiegen sein können.

Nach der Auffindung eines Fossils und seiner Einhorizontierung war die nächste Aufgabe die Bestimmung der Stammes- und Artzugehörigkeit. Das machte eigentlich niemals Schwierigkeiten und wurde dadurch noch besonders erleichtert, daß das allmähliche Vorarbeiten von den liegenden zu den hangenden Schichten mit den Wandlungen der Formen besonders gut vertraut machte, sodaß Verwechslungen trotz der vielfachen Konvergenzen in der Stammesentwicklung so gut wie ausgeschlossen waren. Einzig in den Schichten 1093 — 1135 cm ist die Unterscheidung von *Kosm. compressum* und *aculeatum* manchmal nicht ganz einfach, weil sich beide Formen während dieser Zeit sehr ähnlich werden, doch dürfte auch hier meistens das Richtige getroffen sein, da die Variationskurven beider Arten nicht sehr stark transgredieren. Auf eine restlose Durchbestimmung der gefundenen Kosmoceraten wurde ganz besonderer Wert gelegt, denn jedes Zurückstellen des einen oder anderen Individuums von der weiteren Bearbeitung bedeutet ja eine willkürliche und subjektive Auswahl aus dem fossil überlieferten Material, die unbedingt vermieden werden muß, wenn man zu allgemeingültigen, von Einseitigkeit freien Ergebnissen kommen will. Daher sei ausdrücklich betont, daß alle 3000 Schalen bei einer der oben (S. 5) genannten 12 Arten untergebracht wurden. In der Zuteilung zu bestimmten Arten bereits eine willkürliche Auswahl zu sehen, geht keinesfalls an, denn abgesehen von dem einen oben erwähnten Falle unterscheiden sich die gleichzeitig lebenden und auf einer Schichtfläche fossilisierten Vertreter der 4 bis 5 Stämme derartig grundlegend und alternativ in ihren Merkmalen, daß Verwechslungen völlig ausgeschlossen sind, daß es aber andererseits auch ganz unmöglich ist, etwa alle Formen in einen Topf zu werfen, wovon eine Betrachtung der Tafeln und der statistischen Tabellen, sowie die Einsichtnahme in den systematischen Teil V leicht zu überzeugen vermag.

Nach der Bestimmung von Alter und Art ging es an die Vermessung der Schale, wofür als Einheit das Millimeter gewählt wurde. Durchmesser, Nabelweite usw. wurden notiert, die Erhaltung des Endmundsaumes, bzw. die Ohrlänge vermerkt, Rippen und Knoten auf dem letzten Umgang abgezählt und irgendwelche

Besonderheiten verzeichnet. Maße und Zahlen sind naturgemäß bei der Verdrückung und der gelegentlich unvollständigen Erhaltung der Fossilien stets ein wenig ungenau; der mittlere Fehler, der den gemessenen Eigenschaften eines Einzelexemplares anhaftet, dürfte etwa 2—3% betragen. Da es sich hierbei wie auch bei der profilmäßigen Einmessung um unsystematische und zufällige Fehler handelt, so fallen sie bei der Zusammenfassung und Mittelwertbildung im wesentlichen heraus und können das statistische Ergebnis nur wenig beeinflussen. Nach der Vermessung wurde die Schale meist wieder fortgeworfen und nur ein geringer Bruchteil des gesamten Untersuchungsmaterials wurde mit heimgebracht. Die durchschnittliche Tagesleistung, die wir zu zweit erreichten, betrug etwa 80 Exemplare.

Profil der Fundschichten. Die Bezifferung des Profils und damit der Fossilien, die darin gefunden wurden, ist in der Weise durchgeführt, daß als Nullpunkt der Zählung willkürlich die tiefste untersuchte Schichtebene gewählt wurde. Von dieser Marke ab, die im Aufschluß keinerlei besondere Beschaffenheit aufweist, ist dann fortlaufend nach oben gemessen worden, sodaß ähnlich wie bei unserer Zeitrechnung nach Jahren kleine Zahlen ältere, größere jüngere Schichten, bzw. Organismenreste bedeuten. Das relative Alter zweier Fossilien oder Fossilgesellschaften zueinander ist somit den Schichtzahlen unmittelbar zu entnehmen. Die Zählung erfolgt bei allen Schichtangaben in Centimeter, doch sollen die in dem untenstehenden Profil auf halbe Centimeter angegebenen Werte nicht den Eindruck einer größeren Genauigkeit machen. Es sind vielmehr aus rein praktischen Gründen die natürlichen lithologischen Schnitte auf halbe Centimeter gelegt, um Fossilien, die dicht oberhalb oder unterhalb eines solchen Schnittes gesammelt sind, einfach horizontieren zu können. Liegt z. B. eine solche Trennungsfuge bei 28,5 cm, so sind Ammoniten aus 28 cm älter, solche aus 29 cm jünger.

Das Profil lautet:

- 0 — 5,5 cm Graugrüner, kaum schiefziger, feinsandiger Ton mit einzelnen stärker sandigen Schlieren und Linsen.
- 6,5 cm schwach ausgeprägtes Pflaster von Ammonitenbruchstücken.

Bei 6,5 cm scharfe Grenze.

- 20 cm Ton wie oben, darauf mit deutlicher, etwas welliger, ausgewaschener Grenze:

- 22,5 cm Breccienlage, unten feingrusig, nach oben gröber werdend, als Dach ein Pflaster von Ammonitenschalen, die mit Austern bewachsen sind.

Bei 22,5 cm scharfe Grenze.

- 24,5 cm Ton wie oben, doch weniger sandig.
- 25,5 cm schwach ausgeprägtes, dünnes Ammonitenpflaster.

Bei 25,5 cm scharfe Grenze.

- 27 cm Ton wie vorher, darauf mit unscharfem Übergange:
- 28,5 cm Breccienlage, unten feiner, oben in ein mit Austern bewachsenes Ammonitenpflaster übergehend.

Bei 28,5 cm scharfe Grenze.

- 37 cm Graugrünlicher, schwach schiefriger, fetterer Ton.
- 38,5 cm Graugrünlicher Ton mit höherem Sandgehalt, darüber:
- 39,5 cm Fossilpflaster von Ammoniten und großen Austern.

Bei 39,5 cm scharfe Grenze.

- 45 cm Grünlichgrauer, schwach schiefriger Ton, übergehend in:
- 50 cm Bräunlicher, bituminöser, pappiger Schiefer-ton, sehr fossilreich, zu oberst mit gewundenen Adern von grünlichem Ton, darüber mit deutlicher Grenze:
- 51,5 cm Breccienlage, unten feiner Bruchschill, in grünlichem Ton eingebettet, oben ein Pflaster von meist verletzten Ammoniten.

Bei 51,5 cm scharfe Grenze.

- 54 cm Lage von bräunlichem, etwas schiefrigem Ton mit grünlichen Adern, nur undeutlich abgesetzt gegen:
- 55,5 cm Unten Bruchschill in grünlichem Ton, darüber ein Pflaster von z. T. zerbrochenen Ammonitenschalen als Dach.

Bei 55,5 cm scharfe Grenze.

- 60 cm Grünlichgrauer, schwach schiefriger, fetter Ton, übergehend in:

- 74 cm Bräunlicher, bituminöser, pappiger Schiefertton, sehr fossilreich, zu oberst mit Adern von grünlichem Ton, der allmählich herrschend wird.
- 76 cm Grünlichgrauer Ton, übergehend in:
- 78,5 cm Breccienlage, unten fein, oben mit Pflaster von beschädigten Ammoniten.

Bei 78,5 cm scharfe Grenze.

- 95 cm Grünlichgrauer, schwach schiefriger, fetter Ton, übergehend in:
- 133 cm Bräunlicher, bituminöser Schiefertton, recht fossilreich, übergehend in:
- 134 cm Dunkelgrauer, fetter Ton, deutlich abgesetzt gegen:
- 135,5 cm Breccienlage, unten feiner Schill in grünlichgrauem Ton, oben mit Pflaster von zerbrochenen Ammoniten.

Bei 135,5 cm scharfe Grenze.

- 390 cm Dunkelgrauer, fetter, etwas schiefriger Ton, fossilarm.
- 410 cm Gleicher Ton mit *Pseudomonotis*-Bruchschill, der allmählich häufiger wird.
- 430 cm Tonige *Pseudomonotis*-Breccie.
- 450 cm Ton wie vorher, allmählich mit weniger *Pseudomonotis*-Schalen.
- 520 cm Dunkelgrauer Ton wie vorher.
- 530 cm Gleicher Ton, wieder stärkere Einstreuung von *Pseudomonotis*-Bruchstücken.
- 539,5 cm Grobe *Pseudomonotis*-Breccie in toniger Matrix, nach oben in eine *Nucula*-Bank (meist zweiklappige Exemplare) übergehend. Vollständige Ammoniten nicht selten.

Bei 539,5 cm wenig deutliche Grenze.

- 540 cm Schalenpflaster von oft gut erhaltenen Ammoniten.
- 556 cm Dunkelgrauer Ton wie oben, die untersten 3 cm mit viel *Nucula*-Schalen, die sich nach oben rasch verlieren.
- 559,5 cm *Nucula*-Breccie, die sich rasch aus dem Liegenden entwickelt.

Bei 559,5 cm deutliche Grenze.

- 560 cm Schalenpflaster mit z. T. gut erhaltenen Ammoniten.

- 680,5 cm Schwärzlicher, dickbankig brechender, etwas schiefriger Ton mit einzelnen eingesprengten doppelklappigen *Nucula*-Schalen, die gegen die Basis und in den obersten 10 cm etwas häufiger werden.

Bei 680,5 cm unscharfe Grenze.

- 690 cm *Nucula*-Breccie in toniger Matrix.
- 740 cm Dunkelgrauer Ton mit einzelnen *Nucula*-Schalen, scharf gegen das Liegende, undeutlich gegen das Hangende abgegrenzt.
- 759,5 cm Gleicher Ton mit viel Schalen.

Bei 759,5 cm wenig deutliche Grenze.

- 765 cm Schalenbreccie mit *Nucula*, *Pseudomonotis* und zerbrochenen Ammoniten, nach oben verklingend.
- 792 cm Ton wie oben, fossilarm.
- 793 cm Ammonitenpflaster mit oft gut erhaltenen Schalen.

Bei 793,5 cm deutliche Grenze.

- 854,5 cm Dunkelgrauer, schwach schiefriger Ton, sehr fossilarm, in den untersten 5 cm mit *Pseudomonotis*-Schill.

Bei 854,5 cm scharfe Grenze.

- 855 cm Schalenpflaster mit oft gut erhaltenen Ammoniten, rasch übergehend in:
- 864,5 cm Ton wie oben, fossilreich.

Bei 864,5 cm scharfe Grenze.

- 865 cm Schalenpflaster wie oben, rasch übergehend in:
- 880,5 cm Ton wie oben, Fossilien nicht selten.

Bei 880,5 cm scharfe Grenze.

- 894,5 cm Dunkelbräunlicher, etwas bituminöser Schiefer-ton mit Schalengrus, fossilreich, im oberen Teil mit Adern von grünlichem Ton.
- 895,5 cm Pflaster von Ammonitenschalen und Bruchschill in grünlichgrauem Ton eingebettet.

Bei 895,5 cm scharfe Grenze.

- 910 cm Grünlichgrauer, fetter Ton, allmählich übergehend in:
- 930,5 cm Dunkelbräunlicher, bituminöser Schiefer-ton, zu oberst mit Adern von grünlichem Ton.

Bei 930,5 cm unscharfe Grenze.

- 940 cm Grünlichgrauer Ton mit viel Muschelbruchstücken, übergehend in:
- 945,5 cm Dunkelbräunlicher Ton wie vorher.

Bei 945,5 cm unscharfe Grenze.

- 960 cm Grünlichgrauer Ton, an der Basis mit viel *Nucula*-Schalen, die sich nach oben verlieren. Übergehend in:
- 981 cm Dunkelbräunlicher, schwach schiefriger Ton, mit einzelnen *Nucula*- und *Pseudomonotis*-Schalen, übergehend in:
- 990,5 cm Bräunlicher, bituminöser, pappiger Schiefertone mit viel Ammoniten, zu oberst von grünlichen Adern durchsetzt, als Dach ein schwaches Ammonitenpflaster.

Bei 990,5 cm wenig deutliche Grenze.

- 1030 cm Grünlichgrauer, fetter, massiger Ton, an der Basis mit viel *Pseudomonotis*- und *Nucula*-Schill, nach oben übergehend in:
- 1054,5 cm Bräunlicher, bituminöser Schiefertone wie vorher.

Bei 1054,5 cm scharfe Grenze.

- 1060 cm *Nucula*-Breccie, nach oben rasch verklingend.
- 1090 cm Bräunlicher, bituminöser Schiefertone wie vorher, reich an Ammoniten, in den obersten 4 cm von grünlichen Tonadern durchsetzt und dadurch übergehend in:
- 1092 cm Grünlichgrauer, ungeschichteter Ton mit Schalenbreccien.
- 1093,5 cm Deutliches Ammonitenpflaster.

Bei 1093,5 cm scharfe Grenze.

- 1097 cm Feine Schalenbreccie in grünlichgrauem Ton, übergehend in:
- 1135,5 cm Bräunlicher, bituminöser Schiefertone wie vorher, zu oberst mit grünlichen Tonadern.

Bei 1135,5 cm wenig deutliche Grenze.

- 1160 cm Grünlicher, massiger, fetter Ton, übergehend in:
- 1310 cm Dunkelbräunlicher, etwas schiefriger Ton mit einzelnen Lagen von Schalenbruchstücken.

Dies Spezialprofil sei noch durch folgende Angaben nach unten und oben ergänzt:

In Fletton war bei Ausschachtungen auch das Liegende dieses Profiles aufgeschlossen, das folgendermaßen zusammengesetzt war:

0—ca. 120 cm unter unserm Nullpunkt: Grünlicher, kaum geschichteter, sandiger Ton mit einzelnen Lagen von Schalengrus, nach unten stärker sandig und mit feinen Sandlinsen wechsellagernd.

Bei ca. 120 cm Sehr fossilreiche Breccie aus Austern und Ammonitenschalen, die zu einzelnen Knollen von sehr zähem, grauem Kalksandstein verkittet ist.

Unterhalb 120 cm Lockere graue und gelbliche fein- bis mittelkörnige Sande mit einzelnen tonigen Lagen.

Über dem Horizont 1310 cm folgen nach Beobachtungen in den Ziegeleien um Whittlesey (etwa 9 bis 10 km östlich Peterborough), vor allem aber in der Tongrube der Northam Brick Works unmittelbar nördlich des Bahnhofs Eye Green (6  $\frac{1}{4}$  km nordöstlich Peterborough; Nr. 4 auf dem Kärtchen Abb. 5):

1310 cm—ca. 1600 cm Bankweiser Wechsel von dunkelbräunlichem, etwas bituminösem Schiefertone und grünlichgrauem, ungeschichtetem Ton, wobei letzterer mehr und mehr überwiegt.

—ca. 2100 cm Grünlichgrauer, ungeschichteter Ton, äußerst fossilarm.

—ca. 2700 cm Bläulichgrauer Ton mit einzelnen Austern.

—ca. 2950 cm Gleicher Ton mit viel Austern und pyritisierten Ammoniten.

—ca. 3000 cm Gleicher Ton mit grauen Mergelgeoden.

—ca. 3100 cm Gleicher Ton mit eingestreuten Austernschalen.

Im Großen ist somit das Profil petrographisch sehr einfach gebaut. Im Liegenden finden sich sandige Schichten, deren letzte Spuren bis 39 cm hinauf zu verfolgen sind, dann kommen Tone von sehr erheblicher Mächtigkeit, die mit relativ dünnen Lagen von Fossilbreccien wechsellagern, und zwar halten die einzelnen Horizonte auf viele Kilometer Entfernung mit bemerkenswerter Regelmäßigkeit aus. Welche Bedeutung diese Erscheinungen haben, soll späterhin erörtert werden. (Abschnitte 6 u. 7).

Um für spätere Arbeiten die Identifizierung und Nachprüfung des Profiles zu erleichtern, sei auf drei Leitschichten hingewiesen, die in den Aufschlüssen leicht wiederzufinden sind. Die erste ist der Horizont 56—78 cm, in dem häufig große, ellipsoidische Mergel-

konkretionen mit Septariensprüngen und körperlich erhaltenen, von gelblichem Calcit erfüllten Ammoniten auftreten. Es ist dies die einzige Geodenlage, die um Peterborough im tieferen Oxfordton vorkommt. Da die großen Knollen beim Abbau sehr störend sind und bald darunter technisch nicht verwendbare sandige Tone und Sande folgen, so bildet dieser Horizont in vielen Gruben die Abbausohle und ist daher meist nur in Entwässerungsgräben angeschnitten. Die zweite Leitschicht ist der Ton 560—680 cm, der merklich dunkler ist und viel dickbankiger bricht als die übrigen Schichten. Dies schwärzliche, etwa  $1\frac{1}{4}$  m dicke Band, das unten und oben von weißen, oft rostig verwitterten *Nucula-breccien* eingefast ist, ist überall leicht wiederzufinden. Drittens ist der grüne Ton 1130—1160 cm recht bezeichnend, da eine Schicht von dieser Mächtigkeit und so intensiver Farbe, vor allem in frischem Zustande, nicht wieder vorkommt.

Ältere Literatur. Der Oxford clay, bereits vor mehr als 100 Jahren von W. SMITH und BUCKLAND als besonderes Schichtglied des englischen Jura benannt, ist verhältnismäßig selten, vor allem in der Gegend von Peterborough, zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden. Die Reptilien sind von ANDREWS (1910—13) in einer großen Monographie beschrieben, deren Material fast ausschließlich aus der Umgebung von Peterborough stammt; die Evertebraten dagegen haben sehr wenig Beachtung gefunden, vor allem ist die reiche Ammonitenfauna, die der bekannte Bahneinschnitt von Christian Malford (Wiltshire) lieferte, nie bearbeitet, und nur einige Formen sind durch PRATT (1842) sehr unzureichend beschrieben worden. Erst in neuester Zeit hat es S. S. BUCKMAN unternommen (1921—26), eine Anzahl bezeichnender Formen abzubilden und eine stratigraphische Neugliederung der Schichten zu geben.

Die Erforschung unseres engeren Gebietes beginnt mit den Arbeiten von J. W. JUDD (1875), dem wir die erste Kartierung und stratigraphische Gliederung des Oxford clay verdanken. Die weiteren Erkenntnisse bis 1895 sind von H. B. WOODWARD gesammelt. Die Literatur aus neuerer Zeit ist außerordentlich spärlich; außer einer stratigraphischen Arbeit von A. M. DAVIES (1916), die benachbarte Gebiete betrifft, ist nur der Aufsatz von NEAVEYSON (1924) zu nennen, mit dessen stratigraphischen Feststellungen ich mich allerdings keineswegs einverstanden erklären kann.

Stratigraphische Einstufung. Die genauere Altersstellung des Profiles ergibt sich aus dem Vorkommen und der Ver-

breitung der Leitfossilien, wobei naturgemäß auch das Liegende und das Hangende zu berücksichtigen sind.

Die liegenden Sande, die in mehr als 120 cm Tiefe unter unserm Nullpunkt lagern, lieferten bei Fletton selbst infolge ihrer lockeren Beschaffenheit keine Leitformen, doch wurden die gleichen Schichten 7 km nordwestlich Peterborough in einer ganz kleinen Sand- und Tongrube  $2\frac{1}{4}$  km nordwestlich Werrington zwischen den beiden Bahnlinien nach Doncaster und Spalding (Nr. 5 des Kärtchens Abb. 5) angetroffen, die bereits von NEAVERSON erwähnt ist. Hier fand ich

*Macrocephalites cf. macrocephalus*,

woraus hervorgeht, daß diese Schichten dem Unter-callovien angehören und mit dem typischen Kelloway rock von Wiltshire, dem sie auch petrographisch weitgehend ähneln, zu parallelisieren sind.

Erheblich im Hangenden der Schichtfolge liegen einige Horizonte mit pyritisierten Fossilien, die vor allem bei Eye Green (Nr. 4 des Kärtchens Abb. 5) gut aufgeschlossen sind, und die folgende Fauna lieferten:

Bei + 26 m: *Kosm. aculeatum*

„ + 27 m: *Kosm. m. f. gemmatum-spinosum*, *Kosm. spinosum*,  
*Kosm. compressum*

„ + 28 m: *Kosm. spinosum*, *Kosm. Proniae*, *Quenst. Lamberti*,  
*Quenst. Sutherlandiae*, *Perisph. bernensis*, *Hect. Matheyi*, *Aspid. perarmatum*

„ + 29,5 m: *Quenst. Lamberti*, *Quenst. Sutherlandiae*

und damit dem höheren Obercallovien angehören, ja fast bis an die Grenze des Oberen Jura reichen.

Schon aus dieser Eingrenzung ergibt sich, daß die genauer untersuchten Tonschichten 0 bis 13 m dem Mittel- und dem unteren Obercallovien angehören müssen, was durch das Vorkommen bezeichnender Leitformen, wie *Kosm. Jason*, *Castor*, *Pollux*, *Proniae*, *Duncani* bestätigt wird. Im einzelnen ergibt die Parallelisierung folgendes Bild:

(Siehe Tabelle 8 auf der nächsten Seite.)

Aus der Tabelle erhellt, daß NEAVERSONS Stratigraphie infolge des Verkennens von *Kosm. Castor*, der in Wirklichkeit viel tiefer vorkommt, nicht völlig geglückt ist. BUCKMANS Einteilung stimmt im Großen und Ganzen, wenn ihm auch kleinere Irrtümer unterlaufen sind: so liegt *Catasigaloceras* an der Grenze von Kelloway rock und Oxford clay, also weit über *Sigaloceras*, und nicht darunter, wie BUCKMAN meint. Auch gegen das von ihm angenommene Reineckian age, das normalerweise zwischen Proplanulitan und

Tabelle 8.

Die faunistische und stratigraphische Gliederung des Oxford clay bei Peterborough nach JUDD, NEAVEYERSON, BUCKMAN und dem Verfasser.

Horizont- angabe	R. BRINKMANN 1928			S. S. BUCKMAN 1926/27		E. NEAVEYERSON 1925	J. W. JUDD 1875	Stufen- bezeichnungen					
	Gestein	Zonen und Subzonen		Agas	Genera								
cm		Nicht aufgeschlossen			Cardio- ceratan		Clays with ammonites of the group of the <i>Cor- dati</i>	↑	↑	↑	Ox- for- dien	↑	Oberer Jura
+3000—	Blaugraue Tone mit Aустern und Pyrit- fossilien		<i>Kosm. spinosum</i>	<i>Quenst. Lamberti</i>	Vertumni- ceratan	<i>Kuklokosmokeras</i>	Lamberti-zone						
+2500—	Blaugraue Tone, fossilarm		<i>Kosm. gem- matum</i>			<i>Bikosmokeras</i> <i>Lobokosmokeras</i> <i>Kosmocerat</i> <i>Katakosmokeras</i>	<i>Athleta</i> -zone <i>Duncani</i> -zone				↑		
+1600— +1300—	Blaugraue Tone, fossilarm	<i>Kosm. Promiae</i>	<i>Kosm. Duncani</i>	<i>Kosm. ornatum</i>	Kosmo- ceratan	<i>Zugokosmokeras</i> <i>Hoplikosmokeras</i> <i>Spimikosmokeras</i>	<i>Castor</i> -zone <i>Coronatum</i> -zone <i>Elizabethae</i> -zone				Ox- ford clay		Mitt- lerer Jura
+900— +800—	Bräunliche bituminöse Tone mit Bruchschil- lagen und flach- gedrückten Fossilien	<i>Kosm. obductum</i>	<i>Kosm. pollu- cinum</i>	<i>Kosm. Castor</i>									
+100— 0—	Grüngraue sandige Tone	<i>Kosm. Jason</i>	<i>Kosm. Gulielmii</i>	<i>Kosm. Castor</i>		<i>Gulielmies</i> <i>Anakosmokeras</i>	<i>conlacatum</i> -zone						
—100—	Lockere Sande mit Knauern und Tonlagen	<i>Kosm. enodatum</i>		<i>Macr. macrocephalus</i>	(Rei- neckian) (fehlt) Propla- nultan								
						<i>Syaloceras</i> <i>Gulielmies</i> usw.							Kello- way sands and rock ↓

Kosmoceratan liegen soll, in England aber angeblich fast überall fehlt, ließen sich mancherlei Bedenken vorbringen. Prinzipiell sei hier nur eingewandt, daß man die Gattungen doch nicht in dieser Weise zu Stufenbezeichnungen verwenden darf, da sie vielfach nebeneinander leben und keineswegs scharf abgesetzt aufeinander folgen.

Überblick über Fauna und Flora. In den 13 m Oxfordton, die ich eingehend untersuchte, wechseln zwar die Arten von Schicht zu Schicht, und es bestehen beträchtliche Unterschiede in der Besiedlung der verschiedenen Fazies — bräunlicher Ton, grünlicher Ton, Breccienhorizonte — im Ganzen betrachtet aber ändert sich der biologische Aspekt so gut wie gar nicht. Weitans das häufigste Faunenelement sind die Ammoniten, voran die Gattung *Kosmoceras*, dann folgen Zweischaler, insbesondere *Nucula*, *Pseudomonotis* und *Ostrea*, Belemniten, Schnecken, Krebse, Fische und Reptilien. Zu Gagat fossilisiertes Treibholz ist in allen Lagen, besonders aber in den pappig bituminösen recht häufig, während zartere pflanzliche Reste fehlen.

Die Aufschlüsse um Peterborough sind berühmt wegen der reichen Reptilien- und Fischfauna, die im Ton in relativ guter Erhaltung vorkommt. Vollständige Skelette sind selten, häufiger findet man von Sauriern Stücke der Wirbelsäule mit anhängenden Rippen, aber ohne Kopf oder Paddeln, von Fischen plattgedrückte Köpfe und Flossenstacheln. Die Reptilien sind, wie bereits erwähnt, von ANDREWS (1910—13) monographisch bearbeitet worden, der näher ausgeführt hat, wie die treibenden Leichen zum Teil von Räufern zerfetzt wurden und daher oft unvollständig erhalten sind. An der gleichen Stelle findet sich eine Liste der häufigsten Fische; weitere Angaben sind dem Katalog von SMITH-WOODWARD (1889 bis 1901) zu entnehmen.

Die Krebse, die überwiegend der Gattung *Mecochirus* angehören, sind vor allem in den Lagen um 200 cm recht häufig. Vollständige Erhaltung in flachgedrücktem Zustand ist die Regel. Über die Macruren erscheint z. Zt. eine Monographie von H. WOODS (1925 ff.).

Die Belemniten, die von PHILLIPS (1870) bearbeitet sind, gehören überwiegend zu *Bel. Owenii* und sind in den Tonen, vor allem zwischen 150 und 300 cm gelegentlich prachtvoll mit vollständigem flachgedrücktem Phragmocon erhalten. In den Schalenbreccien, z. B. 135 cm sind sie zwar bedeutend häufiger, doch sind hier alle zarteren Skeletteile bis auf das solide Rostrum fortgebrochen. Außer den echten Belemniten kommt noch der eigenartige

*Belemnotheutis antiquus* vor; meist ist er recht selten, doch kann man um 740 cm öfters gute Exemplare finden.

Unter den Ammoniten überwiegen die Kosmoceraten weitaus, dann folgen die Perisphincten, die vor allem in der oberen Hälfte des Profils durch *Perisph. Comptoni*, seltener *Perisph. mosquensis* vertreten sind und so häufig werden können, daß sie in den Breccienlagen ganze Fossilpflaster bilden, wie z. B. 1093 cm. Auch die Hectoceraten, meist *Hecticoc. pseudopunctatum*, finden sich mehr in den höheren Schichten, während sich *Erymnoc. coronatum*, das fast  $\frac{1}{2}$  m Schalendurchmesser erreichen kann, im wesentlichen auf 0—1100 cm beschränkt, und vor allem um 850 cm verbreitet ist. Viel spärlicher als die genannten sind Cadoceraten, während *Peltoceras* und *Reineckia* (*Rein. ex. aff. Stübeli*<sup>1)</sup> aus 70 cm) zu den größten Seltenheiten gehören.

Gastropoden fehlen fast völlig, nur die kleine langgedornte Schnecke *Spinigera*, die wohl treibende Tanggeflechte bewohnte, ist auf manchen Schichtflächen nicht selten.

Die Muschelfauna trennt sich in mehrere biologische Gruppen, die selten zusammen vorkommen. In den Bruchschillhorizonten findet man ausschließlich dickschalige Formen; so hat sich *Ostrea dilatata* nicht selten auf den Ammonitenpflastern angeheftet und trägt auf der linken Klappe das Negativ, auf der rechten das durchgeformte Positiv der Art, der sie aufsaß, z. B. in 51 cm, 55 cm usw. Auch *Trigonia clavellata* trifft man gelegentlich in diesen Schichten an. Unter etwas anderen Bedingungen kommt *Nucula ornata* vor. Hier handelt es sich in der Regel um doppelklappige, geschlossene Exemplare, die ganz unregelmäßig im Ton verstreut sind, vor allem in den Schichten über 500 cm und sich von Zeit zu Zeit in dicht gepackten Schillbändern anreichern können. Eine dritte Gruppe schließlich wird durch die dünnschaligen Arten *Pseudomonotis echinata* und *Posidonomya Buchi* gebildet, von denen vor allen Dingen erstere häufig ist. Auch diese sind oft doppelklappig, liegen dann aber mit gespreizten Schalen auf den Schichtflächen des Tones. Gerade so wie *Nucula* kann auch *Pseudomonotis* gesteinsbildend auftreten, doch ist es auffällig, wie selten beide Arten zusammen vorkommen. Öfters ist das Verhältnis so, daß sich zu unterst *Pseudomonotis*bruchschill aus dem normalen Ton entwickelt und darüber eine *Nuculabreccie* einsetzt, die allmählich ins Hangende verklingt. Die Grenze zwischen beiden ist recht scharf und durch ein Pflaster von gut erhaltenen Ammoniten gekennzeichnet (z. B. bei 540 cm).

1) Nach freundlicher Bestimmung von Herrn L. F. SPATH.

Erhaltung und Verbreitung der Kosmoceraten<sup>1)</sup>. Der große Vorteil, den der Oxfordton Mittelenglands bietet, liegt darin, daß die Kosmoceraten durch das ganze Profil hindurchgehen. Zwar sind sie nicht überall gleich häufig, aber sie setzen doch an keiner Stelle völlig aus, sodaß man bei genügend langem Sammeln aus allen Horizonten ausreichendes Material gewinnen kann, ohne daß unüberbrückbare Lücken in der Überlieferung in Gestalt von ammonitenfreien Schichtpaketen dazwischen lägen. Das gilt nicht nur für die individuenreichen Stämme, wie *Zugokosmoceras*, sondern auch die ganz seltenen, z. B. *Kosmoceras* s. str. und *Spinikosmoceras* sind kontinuierlich durch alle Schichten verbreitet.

Am reichsten sind naturgemäß die Fossilbreccien, die oft fast völlig aus ganzen und zerbrochenen Kosmoceratenschalen bis hinab zum feinsten Bruchschill bestehen. In den meisten Fällen liegen hier die feinsten Schalrümpfer zu unterst, dann folgen gröbere, und darüber liegt ein Dachpflaster von großen Schalen mit häufig zerbrochener Mündung; Beispiele hierfür bieten die Lagen 20, 51, 78, 895 cm usw. Doch gilt diese Regel keineswegs ohne Ausnahme, es gibt auch Schalenhorizonte mit überwiegend vollständig erhaltenen Ammoniten, wie 540, 793 cm u. a., die zumeist mit *Nucula*- oder *Pseudomonotis*bruchschill verknüpft sind.

Nächst den Breccien findet man die meisten Kosmoceraten in den bräunlichen, bituminösen und schiefrigen Abarten des Tons, die ganz zäh und pappig werden können, also in den Lagen 46 bis 50, 60 bis 70, 1080 bis 1093 cm usw. Dann folgen die grünlichen Tone, wie etwa 0 bis 20, 56 bis 60 cm, und zuletzt als ungünstigste Fazies die nur wenig bituminösen graubraunen Tone. In den letzteren gibt es manche sehr arme Schichten, wie 135 bis 220, 570 bis 660, 795 bis 850 cm, in denen man lange suchen muß, um ein paar Individuen zusammenzubringen. Als ungefähre Maßstab möge die Angabe dienen, daß wir zu zweit in den Breccienlagen auf 300, im braunen Ton auf 150, im graubraunen Ton auf 50 bis 70 Exemplare täglich kamen.

Gegenüber dem zwar ungleichmäßigen, aber doch niemals aussetzenden Auftreten der Ammoniten, das ja überhaupt erst die Möglichkeit für statistische und stammesgeschichtliche Arbeiten eröffnete, konnte die relativ ungünstige Erhaltung eigentlich nicht mehr besonders ins Gewicht fallen. Fast im gesamten Profil sind die Ammoniten plattgedrückt erhalten, gerade so wie bei Christian Malford oder im Posidonienschiefer, mit dem der Oxfordton auch sonst manche Ähnlichkeit hat. Zumeist liegen die Schalen in Seitenlage auf den Schichtflächen, die ursprünglich gewölbten

1) Hierzu vgl. Taf. I, insbes. Abb. 1.

Flanken sind flachgepreßt, das Nabelband ist entweder nach außen umgeklappt oder in seiner ursprünglichen Lage zerdrückt, die platte Außenseite oft auf einem Teil des Umgangs nach oben, auf dem andern nach unten herumgedreht. Die Knoten und Rippen sind bei der Kompression natürlich auch etwas niedriger geworden, da sie ja nur teilweise massiv sind. In seltenen Fällen sind auch Schalen, besonders von geblähten Formen, in senkrechter Lage im Schlamm stecken geblieben und in dieser Stellung zusammengedrückt. Nie hat sich in den Kammern der im Ton erhaltenen Ammoniten Calcit oder Schwefelkies abgesetzt, der die Schale gegen den Druck des überlagernden Sediments abgestützt und damit körperlich erhalten hätte. Auch Schlamm ist nicht durch den Siphon in die Luftkammern gelangt, sondern nur bis in die Wohnkammer, wo er zu einer 1 bis 3 mm dicken Tonlage zusammengepreßt wurde.

Körperlich erhaltene Kosmoceraten kommen nur in 3 Horizonten vor: einmal in den Kalksandsteinknollen 120 cm unter dem Nullpunkt, wo sie teilweise mit Sediment und Schalengrüs erfüllt, teilweise mit Calcit ausgekleidet sind. Zweitens in den grauen Mergelseptarien, die im Horizont 56 bis 78 cm eingelagert sein können. Diese  $\frac{1}{2}$  bis 1 m breiten und 0,30 m dicken laibförmigen Knollen liegen in ziemlich regelmäßigen Abständen im Ton verteilt und enthalten im Innern Ammoniten, deren Luftkammern mit gelblichem Kalkspat gefüllt sind, während in die Wohnkammer die graue Mergelmasse eingedrungen ist. Doch gilt das nur für die Schalen, die sich im inneren Teil der Septarie befinden; Ammoniten, die über den Rand der Knolle hinausreichen, sind in dem angrenzenden Ton flachgedrückt. Drittens finden sich gut erhaltene Pyritsteinkerne in den nur noch flüchtig untersuchten Schichten 2600 bis 3000 cm, denen allerdings die Wohnkammer und der Altersmundsaum fehlt.

#### 6. Postmortale Auslese — Population und Plete.

Von grundlegender Bedeutung für unsere Untersuchungen ist die Frage, ob die Fossilgesellschaften, die uns im Sediment eingebettet erhalten sind, auch als typische Vertretungen der ursprünglichen, lebenden Gemeinschaften gelten dürfen, oder ob uns durch irgendwie gerichtete Auslesevorgänge ein falsches Bild überliefert ist. Eine ganz exakte Beantwortung ist naturgemäß unmöglich, da wir von keiner Stelle eine Fossilgesellschaft kennen, von der man mit voller Sicherheit sagen kann, daß sie die ehemals lebende Population darstellt; es kann sich vielmehr immer nur darum handeln, solche Fossilien, die nach der Fazies des umhül-

lenden Sediments und nach ihrem Erhaltungszustande wahrscheinlich relativ wenig ausgelesen sind, mit andern zu vergleichen, die Anzeichen starker Selektion aufweisen. Derartige Untersuchungen werden auch mit einer gewissen Sicherheit erlauben, durch Extrapolation Rückschlüsse auf die Eigenschaften der ursprünglichen Population zu ziehen.

Lebensraum der Ammoniten. Von Belang für diese Dinge ist die Frage, wo der Lebensraum und wie die Lebensweise der Ammoniten, im besonderen der Kosmoceraten war, denn je näher Lebensort und Einbettungsort räumlich beieinander lagen, in desto geringerem Maße können die Schalen nach dem Tode ausgelesen sein. Betreffs der Lebensweise haben sich heute wohl die meisten Autoren (ABEL, DACQUÉE, DEECKE, POMPECKJ, M. SCHMIDT, WEDEKIND) der Ansicht DIENERS (1912) angeschlossen, daß die Ammoniten (mit Ausnahme der anormalen Formen) nektonisch-planktonische Tiere waren, die selten zum Meeresboden herabstiegen, und daher nur geringe Beziehungen zur Fazies haben. Je nach der Gehäuseform und Skulptur ist man geneigt, ihnen größere oder geringere Fähigkeiten als Schwimmer zuzutrauen; die Kosmoceraten mit ihrem abgeflachten Rücken und der starken Verzierung dürften somit keine sehr starke Eigenbeweglichkeit besessen haben. Mit dieser Ansicht stimmen aufs Beste die Beobachtungen über Faziesabhängigkeit und geographische Verbreitung überein, die ich an meinem Material machen konnte (vgl. Teil V).

Nekroplanktonische Verfrachtung. Es fragt sich weiter, ob die Ammonitenschalen bald nach dem Tode des Tieres niedersanken, oder in luftgefülltem Zustande durch die Meeresströmungen mehr oder weniger weit vertragen wurden. J. WALTHER ist für die letztere Möglichkeit eingetreten und begründet sie mit dem weltweiten, zeitlich aber engbegrenzten Vorkommen der Leitformen. Dagegen hat man mit Recht eingewandt, daß doch nur wenige Ammonitenarten eine derartig große Verbreitung besitzen, während weitaus die meisten ziemlich eng an bestimmte tiergeographische Provinzen und Grenzen gebunden sind. Gerade die Kosmoceraten liefern ausgezeichnete Beispiele für diese Tatsache, wie die Karte (S. 83) lehrt. Von dem nordeuropäischen Kerngebiet ihrer Verbreitung bestanden breite Verbindungen gegen das arktische Meer, nach dem mediterranen Südeuropa und Mittelasien, an jeder dieser Pforten aber hören die Kosmoceraten auf, und nach keiner Richtung sind die Gehäuse in beträchtliche Entfernungen vertrifft. Was für die Gattung als Ganzes gilt, trifft für die Untergattungen und Arten in noch höherem Maße zu. Auf Einzel-

heiten soll hier nicht eingegangen werden, da das Material ja im systematischen Teil V jeweils im Abschnitt „Geographische Verbreitung“ gesammelt ist, es sei nur darauf hingewiesen, wie stark sich der Artenbestand des innerrussischen Callovien vom litauischen, des litauischen vom nordwestdeutschen, und dieses wieder vom süddeutschen unterscheidet, trotzdem doch nachweislich breite Meeresverbindungen zwischen den einzelnen Gebieten bestanden. Wären Meeresströmungen an der Verbreitung der Schalen wesentlich beteiligt, so müßten sie in der einen oder andern Richtung eine Ausgleichung der faunistischen Differenzen bewirkt haben.

**Auslese der Schalengröße im Ton.** Biologische und tiergeographische Betrachtungen zwingen also keineswegs zu dem Schlusse, daß beträchtliche postmortale Verfrachtungen der leeren Ammonitenschalen eingetreten sind, sondern lassen durchaus die Möglichkeit offen, daß die Gehäuse sehr bald nach dem Tode des Tieres auf den Meeresgrund sanken und dort eingebettet wurden, sodaß der Lebensraum der Kosmoceraten im wesentlichen die Wassersäule war, die über ihrem Begräbnisplatz stand. Aber dieser Fall dürfte doch nur unter sehr günstigen Umständen eingetreten sein, meist machten die Schalen wohl eine kürzere Reise, auf der eine beträchtliche Anzahl beschädigt und nicht wenige ganz zertrümmert wurden. Bei Peterborough findet man auf jeder Schichtfläche Bruchstücke der verschiedensten Größe: Exemplare, von denen nur die innersten Windungen erhalten sind, abgebrochene Ohren, Stücke der Alterswohnkammer usw., und das kann sich zeitweise so steigern, daß mehrere cm dicke Breccienlagen entstehen, die fast ausschließlich aus feinem und größerem Ammonitenbruchschill aufgebaut sind.

Sind nun diese Zerstörungsvorgänge irgendwie gerichtet, oder haben sie wahllos gewirkt; folgten sie ferner ständig der gleichen Tendenz, oder waren sie von Zeit und Fazies abhängig, dergestalt, daß für die Tone andere Ausleseregeln gelten als für die Breccien und Schalenpflaster? Für die Zerstörung kommen wesentlich mechanische Ursachen in Frage, die durch die Schalengröße und die Wanddicke der Gehäuse, ihre Versteifung durch Skulptur und ihre statische Konstruktion gegeben sind. Die meisten Angriffspunkte bietet naturgemäß der Schalenmundsaum, der sehr häufig durch Einrisse, Abbrechen des Ohres usw. beschädigt ist, von da schreitet die Zerstörung auf die inneren Windungen fort, bis schließlich die ganze Schale zu Bruchschill verarbeitet ist. Es fragt sich, bestehen irgendwelche Beziehungen zum Durchmesser, dergestalt, daß größere Schalen, die ja relativ öfter mit andern in bewegtem

Wasser in Kollision kommen, und an denen die Hebelwirkung größer ist, leichter zerbrochen werden? Dann müßte der Enddurchmesser der zerbrochenen Gehäuse durchschnittlich größer gewesen sein als der der unversehrten, was sich zahlenmäßig ohne weiteres nachweisen ließe, wenn es gelänge, die beschädigten Schalen wieder bis zum Endmundsaum zu ergänzen oder sie auf andere Weise mit den heilen in Vergleich zu setzen.

Das ist in der Tat bei den älteren Arten des Stammes *Zugokosmoceras*, *Kosm. enodatum*, *Jason* und *obductum* möglich. Diese Arten verlieren ihre Skulptur, und zwar läßt sich bei den beiden erstgenannten Arten recht genau angeben, bei welchem Durchmesser die Außenknoten verloren gehen, bei der letzteren, wann die Außenrippen verstreichen. Dadurch gewinnt man neben dem Enddurchmesserwert, der bei zerbrochenem Endmundsaum nicht mehr meßbar ist, eine zweite Durchmesserzahl, die die erste gewissermaßen kontrollieren kann, und das umso mehr, als zwischen Enddurchmesser und dem Durchmesser, bei dem die Knoten, bzw. Rippen verschwinden, eine ziemlich enge positive Korrelation besteht, die besagt, daß bei größeren Schalen die Skulptur im Durchschnitt später verstreicht, und umgekehrt.

Hierfür zunächst einige Beispiele. Die Fossilien, die einer Schichtgruppe entstammen, wurden in zwei Anteile zerlegt, solche mit und solche ohne erhaltenen Endmundsaum. Erstere sind die unversehrt gebliebenen Schalen, die letzteren die teilweise zerstörten, unter denen auch unausgewachsene Exemplare stecken mögen, doch bin ich geneigt, den Jugendformen keine große Bedeutung zuzumessen, da ich unter den mehr als 3000 Exemplaren, die durch meine Hände gingen, niemals ein Stück gesehen habe, das mit Sicherheit in unerwachsenem Zustande eingebettet worden war. Innerhalb jeder Gruppe ist der Mittelwert für den Durchmesser berechnet, bei dem die Außenknoten verschwinden, und man erkennt, daß die Differenz, um die der Durchmesser der zerstörten Schalen den der unversehrten übertrifft, häufig in dem geforderten Sinne liegt, und daß der Unterschied in manchen Fällen, wo durch genügendes Material der mittlere Fehler sehr niedrig gehalten ist, als durchaus gesichert gelten darf (vgl. Tab. 9, folgende Seite). Da nun der Enddurchmesser und der Durchmesser, bei dem die Knoten verschwinden, in naher Korrelation zueinander stehen, deren jeweilige Größe aus der Tabelle zu entnehmen ist, so ist damit nachgewiesen, daß in den betreffenden Schichten größere Schalen häufiger als kleine zerstört wurden, wie das in bewegtem Wasser, in dem die triftenden Gehäuse öfters zusammenstoßen, zu erwarten ist. Die Ermittlung

Tabelle 9.  
Die selektive postmortale Zerstörung der großen Schalen im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schicht- gruppe cm	Durchmesser, bei dem die Außen- knoten verschwinden			$r$ Korrelation zwischen Enddurch- messer und Durch- messer, bei dem die Außenknoten verschwinden	$R$ Regreß. Enddurchmesser- zunahme auf 1 mm Zuwachs des Durch- messers, bei dem die Außenknoten verschwinden mm	Enddurchmesser					
	Unverletzte Schalen		Beschädigte Schalen			Unverletzte Schalen		Beschädigte Schalen			
	Anzahl	Mittelwert mm	Anzahl			Mittelwert mm	Anzahl	Mittelwert (berechnet) mm	Anzahl	Mittelwert mm	
7—20	9	34,7 ± 1,4	26	40,5 ± 1,0	ca. + 0,4	ca. + 0,7	12	61,6 ± 1,5	26	65,7 ± 3,2	64,4 ± 2,1
26—27	8	45,2 ± 1,7	11	45,5 ± 1,0	+0,42 ± 0,17	+ 0,8 ± 0,3	8	81,8 ± 2,8	11	82,0 ± 2,9	81,9 ± 2,0
29—38	31	41,7 ± 1,0	40	46,6 ± 0,7	+0,85 ± 0,15	+ 0,3 ± 0,1	31	78,3 ± 0,9	40	79,9 ± 1,6	79,2 ± 1,1
40—50	25	46,8 ± 1,3	49	53,0 ± 0,8	+0,30 ± 0,18	+ 0,4 ± 0,2	25	86,2 ± 1,4	49	88,4 ± 1,8	87,7 ± 1,5
56—77	21	63,8 ± 2,3	126	58,3 ± 0,7	+0,66 ± 0,15	+ 1,2 ± 0,3	22	102,0 ± 3,8	126	95,3 ± 5,3	96,3 ± 4,4
79—134	32	70,5 ± 1,3	64	69,4 ± 1,0	+0,24 ± 0,17	+ 0,3 ± 0,2	32	114,6 ± 1,4	64	114,3 ± 1,2	114,4 ± 1,0

des mittleren Enddurchmessers, den die zerbrochenen Schalen hatten, macht keine Schwierigkeit, da hierfür die aus der Korrelationsziffer errechenbaren Regreßwerte zur Verfügung stehen. Wie groß der Einfluß der Auslese auf den Mittelwert ist, wird am deutlichsten, wenn man sich die beschädigten Schalen wieder ergänzt denkt, sie mit den heilen zusammenfaßt und nun aus sämtlichen den korrigierten Mittelwert bildet (Siehe Tab. 9, letzte Spalte!), der mit dem früher unmittelbar aus den Funden errechneten zu vergleichen ist. Der Unterschied ist zuweilen nicht unbeträchtlich und warnt davor, den Dezimalstellen und den einzelnen Millimetern, auch wenn sie statistisch als gesichert gelten müssen, allzuviel Glauben zu schenken. Aber auch dieser korrigierte Mittelwert ist sicherlich immer noch kleiner als der wahre, denn man muß ja bedenken, daß nur die teilweise zerbrochenen Schalen erfaßt werden konnten. Eine nicht geringe Zahl ist wahrscheinlich bis auf die inneren Windungen oder auch gänzlich zerstört, und gerade das werden, nach dem Gange der Auslese zu schließen, die größten gewesen sein, die den Mittelwert noch höher gerückt hätten.

Auslese der Schalengröße in den Bruchschillhorizonten<sup>1)</sup>. Die dünnen Lagen von Schalenbreccien, die in unregelmäßigen Abständen in die Tone eingelagert sind, unterscheiden sich von diesen eigentlich nur quantitativ, nicht aber qualitativ. In beiden Fazies kommen Bruchschill, zerbrochene und ganze Ammoniten vor; während jedoch in den Tonen letztere überwiegen und in ein feinkörniges terrigenes Sediment eingebettet sind, bestehen die Breccienhorizonte fast ausschließlich aus zerriebenem Schalengrus und unvollständigen Gehäusen, die zu einem rein organogenen Gestein fast ohne klastische Beimengung zusammengehäuft sind. Demnach darf man erwarten, daß auch die Auslesevorgänge in den Bruchschillagen nur graduell von denen im Ton verschieden sind, umso mehr, als die Intensität der Schalenzerstörung schon im Ton von Schicht zu Schicht stark wechselt und allmähliche Übergänge zwischen Ton und Breccie gar nicht selten sind. Aus der Tatsache, daß man in vielen Schalenpflastern fast gar keine heilen Schalen mehr findet, ist ferner zu schließen, daß selektive Zerstörungsvorgänge hier sehr stark gewirkt haben müssen, was sich bei der statistischen Durcharbeitung des Materials durchaus bestätigt.

Bei der Seltenheit vollständiger Schalen in den Breccien muß die Methode des Größenvergleichs etwas abgeändert werden, indem hierzu nicht mehr die Individuen aus der Breccie selbst, sondern

1) Hierzu vgl. das typische Bild eines Bruchschillpflasters auf Taf. I, Fig. 2.

die aus der unmittelbar darunter folgenden Tonschicht herangezogen werden. Daß dies Verfahren korrekt ist, ergibt sich aus den Betrachtungen in Abschnitt 7 (S. 73), denen hier nicht vorgegriffen werden soll, und geht anschaulich schon aus dem Diagramm Abb. 6 hervor, in dem die Fußpunkte der Variationskurven aus den Schichten 40 bis 50 cm (liegender Ton) und 51 cm (Breccie) fast völlig zusammenfallen, während die Kurve 56 bis 78 cm (hangender Ton) weit nach rechts herausgerückt ist. Noch augenfälliger, wengleich nur schwierig graphisch darzustellen, ist die Zugehörigkeit der Lage 135 cm (Abb. 7) zum Liegenden, da in den höheren Schichten eine jüngere Art des gleichen Stammes in überwiegender

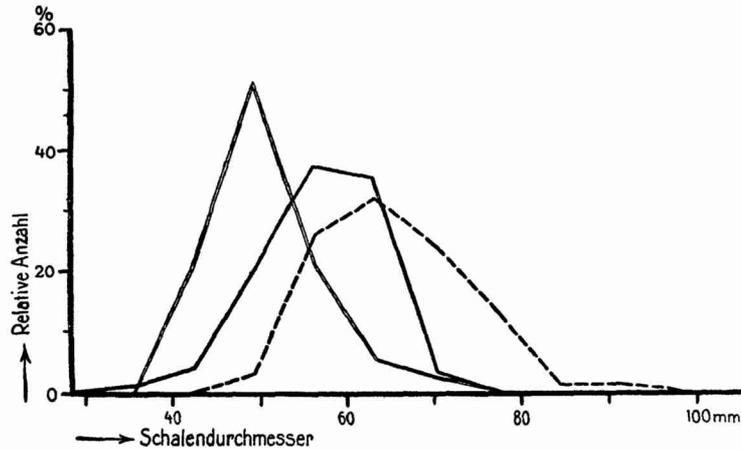


Abb. 6. Variationskurven für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoceras*stamm.

- Im liegenden Ton (Schichtgruppe 40—50 cm)
- In der Bruchschillage (Schichtgruppe 51 cm)
- Im hangenden Ton (Schichtgruppe 56—78 cm)

Tabelle 10.

Biostratigraphischer Nachweis für die zeitliche Zugehörigkeit der Bruchschillage 135 cm zum Liegenden.

Schichtgruppe cm	Prozentualer Anteil der	
	älteren Art ( <i>Kosm. Jason</i> )	jüngeren Art ( <i>Kosm. obductum</i> )
79—134	100	0
135	100	0
136—180	15,4 ± 5,8	84,6 ± 5,8

Anzahl verbreitet ist, die jedoch in 135 cm und darunter noch mit keinem Exemplar vertreten ist.

Die Mittelwerte für den Durchmesser (vgl. Tabelle 11), bei dem die Außenknoten verloren gehen, zeigen die starke Größenre-

Tabelle 11.

Größenreduktion des Durchmessers in den Bruchschillhorizonten durch postmortale Schalenzerstörung bei den Stämmen *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras*.

Gestein	Schicht- gruppe  cm	<i>Zugokosm. Jason</i>		<i>Anakosm. Gulielmii</i>
		Mittelwert für den Durch- messer, bei dem die Außenknoten verschwinden mm	Schief- heits- ziffer	End- durchmesser- mittelwert mm
Liegender Ton	40—50	50,9 ± 0,8	— 0,7	44,6 ± 0,7
Bruchschill	51	44,4 ± 0,8	+ 1,1	31,5 (2 Ex.)
Hangender Ton	56—77	59,0 ± 0,7	+ 0,4	49,0 ± 0,9
Liegender Ton	79—134	69,8 ± 0,8	+ 0,1	64,5 ± 1,6
Bruchschill	135	65,5 ± 0,9	+ 1,5	50,5 (2 Ex.)
Hangender Ton	136—180	76,5 ± 1,9	— 0,1	50,5 ± 1,0

duktion, die die Schalen in der Breccie erlitten haben, und die sich infolge der bereits erläuterten Korrelationsbeziehungen auch auf den ehemaligen Enddurchmesser bezieht. Im Schalenpflaster und Bruchschill stecken also durchschnittlich viel kleinere Kosmoceratengehäuse als im Ton. Dies Ergebnis ist in der gleichen Weise wie oben nicht durch biologisch bedingte Größenänderungen des Tieres zu deuten, sondern durch postmortale Auslese, d. h. selektive Zerstörung der größeren Schalen, derart, daß die Bruchschillhorizonte einen noch viel stärker gesiebten Restbestand von kleinen Schalen aufweisen als die Tone. In engem Zusammenhange damit steht die Tatsache, daß in den Breccien fast 100% aller Schalen einen zerbrochenen Mundsaum besitzen, während im Ton doch immerhin 20—50% erhaltene Endmündungen zu finden sind. Hierfür gibt Tabelle 12 (auf der folgenden Seite) einige Zahlen.

Aber nicht nur der Mittelwert, sondern auch die Form der Variationskurve ist in den beiden Fazies verschieden, und zwar liegt die Schiefheitsziffer im Ton um 0 herum, während die Fossilien der Breccien stark positive Werte ergeben (vgl. Tab. 11, Spalte 4). Das bedeutet, daß die Fossilgesellschaften im Ton fast

Tabelle 12.

Anteil der unversehrten und der beschädigten Schalen in Ton- und Bruchschillhorizonten bei den Stämmen *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras*.

Schichtgruppe cm	Prozentualer Anteil der Schalen mit beschädigtem Endmund- saum bei <i>Zugokosm. Jason</i> .		Prozentualer Anteil der Schalen mit abgebrochenem Ohr bei <i>Anakosm. Gulielmi</i>	
	im Ton	im Bruchschill	im Ton	im Bruchschill
26—27	58 ± 11		100	
28		71 ± 7		100
29—38	56 ± 6		79 ± 9	
39		90 ± 9		—
40—50	66 ± 6		92 ± 6	
51		98,2 ± 1,7		82 ± 12
55		100		—
56—77	86 ± 3		56 ± 4	
79—134	67 ± 5		76 ± 6	
135		100		100
136—539	50,8 ± 2,9		18,7 ± 2,5	
Im Mittel:	63,1	91,8	70,0	93,9

oder ganz symmetrische Kurven besitzen, wie sie normalen Populationen zukommen, daß dagegen in den Bruchschillhorizonten der linke Hang der Kurve gegen die kleinen Varianten steil abfällt, während der rechte in langer flacher Neigung gegen die großen Abweicher ausläuft. Diese Unsymmetrie bewirkt es, daß die Spitze der Bruchschillkurve weit links von der der Tonkurve liegt, trotz-

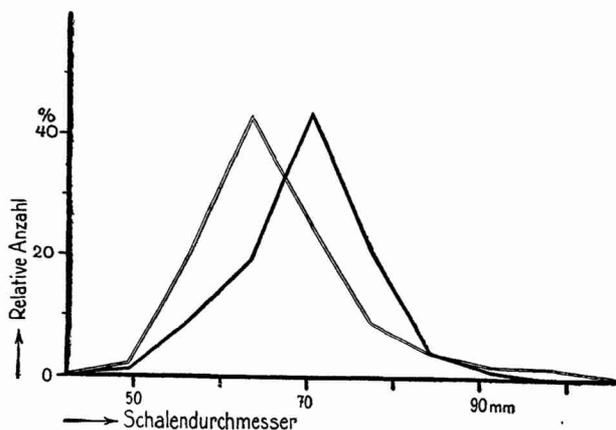


Abb. 7. Variationskurve für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoceras*stamm.

— Im liegenden Ton (Schichtgruppe 91—134 cm)  
 = In der Bruchschillage (Schichtgruppe 135 cm)

dem die Fußpunkte beider nahe zusammenfallen, wie in Abb. 6 u. 7. Auch hier ist m. E. eine Erklärung durch biologische Faktoren, etwa in der Weise, daß die Art zeitweilig und zwar gerade in dem Breccienhorizont zur asymmetrischen Variabilität übergegangen wäre, unmöglich. Vielmehr ist die Kurvenform eine direkte Folge der Schalenauslese: die kleinen Gehäuse sind nur in geringem Maße

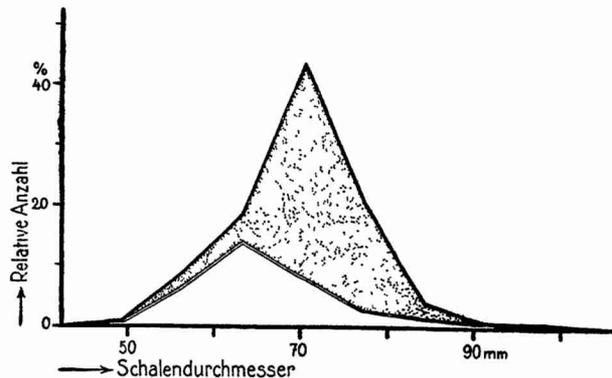


Abb. 8. Die Variationskurve der Durchmesser, bei denen die Außenknoten verschwinden, im Bruchschillhorizont als Restkurve.

— Im liegenden Ton (Schichtgruppe 91—134 cm)

— Im Bruchschillhorizont (Schichtgruppe 135 cm), jedoch gegenüber Abb. 7 auf  $\frac{1}{3}$  verkleinert.

Die punktierte Fläche repräsentiert die Menge der zerstörten, die weiße die der erhaltenen Schalen. Die kleinen Gehäuse sind wenig, die größeren überwiegend zerbrochen.

zerstört worden, die großen dagegen fast ausnahmslos zerbrochen und zu Schill verarbeitet. Wenn man die Kurve der Breccie recht verstehen will, so muß man sich darüber klar werden, daß sie eine Restkurve darstellt und nur den der Zerstörung entgangenen Bruchteil der ursprünglichen Population repräsentiert. Verkleinert man dementsprechend diese asymmetrische Kurve, wie das in Abb. 8 geschehen ist, sodaß sie in die große hineinpaßt, so läßt sich eine anschauliche Vorstellung darüber gewinnen, wieviel Schalen zerstört, wie viele erhalten geblieben sind, und wie ferner die Intensität der Auslese von den kleinen gegen die großen Varianten zunimmt. In der Abbildung ist die Bruchschillkurve auf  $\frac{1}{3}$  verkleinert worden, d. h. es ist angenommen, daß  $\frac{2}{3}$  aller Schalen vollständig zerbrochen sind. Das ist wohl der Mindestbetrag, der in Frage kommt, doch wären nach der Kurvengestalt sehr wohl höhere Zahlen denkbar, für die aber heute noch keine genaueren Anhaltspunkte vorliegen.

Als weitere Bestätigung für die Richtigkeit dieses Gedanken-

ganges sei die Tatsache angeführt, daß die gleichzeitig lebende Untergattung *Anakosmoceras* ganz parallel verlaufende Größenschwankungen durchmacht (vgl. Tabelle 11), die sicherlich auf dieselben Gründe wie bei *Zugokosmoceras* zurückzuführen sind, wenn man es auch in diesem Falle bei der zu geringen Anzahl nicht durch die Form der Variationskurve nachweisen kann.

Anderweitige Auslesevorgänge. Gegenüber dem bisher Gesagten ist jedoch zu betonen, daß derartige vorwiegend gegen die großen Schalen gerichtete Zerstörungsvorgänge keineswegs in allen Schichten des Profils eine Rolle spielen, nicht einmal in allen Schillbänken. Zwischen 136 und 880 cm herrschen vielmehr ganz andere Verhältnisse. Trotzdem die korrelativen Beziehungen zwischen dem Enddurchmesser und dem Durchmesser, bei dem die Skulptur der Schale (in diesem Falle die Außenrippen) verstreicht, fortbestehen, ist dieser letztere Wert bei den vollständigen Schalen nicht kleiner, wie wir es bisher fanden, sondern eher ein wenig größer als bei den teilweise zerbrochenen ohne Endmundsaum (vgl. Tabelle 13). Das bedeutet, daß in diesen Schichten

Tabelle 13.

Geringe selektive Zerstörung der kleinen *Zugokosmoceras*-Schalen in den Schichten 136—880 cm.

Schicht- gruppe  cm	Petro- graphische Be- schaffen- heit	Mittelwert des Durch- messers, bei dem die Außenrippen verstreichen		Korrelation zwischen End- durchmesser u. Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen	Prozentualer Anteil der Schalen mit verletztem Endmund- saum  %
		bei den un- versehrten Schalen mm	bei den be- schädigten Schalen mm		
136—539	Ton	57,7 ± 0,6	55,8 ± 0,5	+ 0,58 ± 0,06	50,8 ± 2,9
540	Schill	68,8 ± 1,1	64,0 ± 2,2		+ 0,45 ± 0,12
541—559	Ton	69,1 ± 1,9	67,8 (4 Ex.)	+ 0,37 ± 0,14	
560	Schill	78,7 ± 1,0	80,3 (4 Ex.)		+ 0,49 ± 0,15
561—680	Ton	79,6 ± 1,6	77,4 ± 1,3	+ 0,24 ± 0,16	
681—759	Ton	78,5 ± 1,3	76,1 ± 1,5		
793	Schill	92,3 ± 1,4	87,7 ± 3,6		18,9 ± 6,4

nicht die großen, sondern vorzugsweise die kleinen Schalen der Zerstörung anheimfielen, also gerade das Entgegengesetzte dessen, was früher festzustellen war. Der Größenunterschied ist zwar nur verhältnismäßig gering und der mittlere Fehler nicht klein genug, um volle Sicherheit zu verbürgen, trotzdem dürfte das regelmäßige Auftreten der Erscheinung für ihre Realität sprechen; dabei ist das gleichartige Verhalten der Fossilien aus dem

Bruchschill und dem Ton besonders bemerkenswert. Wodurch diese Auslese bedingt sein kann, ist schwierig zu beantworten. Man muß bei der Erklärung die Tatsache im Auge behalten, daß in dem besagten Schichtenkomplex einmal die Fazies des Tones eine andere ist, indem etwas weniger bituminöse graubraune Tone vorherrschen, daß zweitens die Breccienlagen insofern eine abweichende Stellung einnehmen, als sie zeitlich nicht mit ihrer Unterlage, sondern mit dem hangenden Ton eng verknüpft sind (hierüber siehe weiter S. 76), und daß drittens das Material der Bruchschillagen kaum mehr aus Ammonitenschalen, sondern überwiegend aus *Pseudomonotis* und *Nucula* besteht. Letztere Erscheinung besagt, daß in diesen Schichten überhaupt nur wenig Ammonitengehäuse zerbrochen wurden, und in der Tat ist der Prozentsatz der Schalen mit verletztem Endmundsaum sehr gering (vgl. Tabelle 13, letzte Spalte), sowohl in der Breccie wie im Ton. Unruhig wirbelnde Wasserbewegung, die die triftenden und niedersinkenden leeren Schalen wieder aufwühlte und zum Zusammenstoß brachte, kann hier also nur eine geringe Rolle gespielt haben; möglicherweise ist die Auslese der großen Schalen so zu erklären, daß ein stetiger Wasserstrom von bestimmter Geschwindigkeit über ein am Meeresboden liegendes Pflaster von Ammonitengehäusen hinstrich und die kleinen und leichteren fortführte, die großen und schweren dagegen liegen ließ.

Auslese der Ohrlänge. Man kann auch auf andere Weise zeigen, daß die leeren Schalen der beiden genannten Untergattungen den gleichen Auslesevorgängen in bewegtem Wasser unterlagen. *Zugokosmoceras* besitzt einen ganzrandigen Endmundsaum, während *Anakosmoceras* auf jeder Flanke einen mehr oder minder langen ohrförmigen Fortsatz trägt, der natürlich leicht abbrechen kann und in der Tat einer ganzen Anzahl von Gehäusen fehlt, — und zwar nicht etwa, weil das Tier schon in der Jugend, wo noch keine Ohren ausgebildet sind, gestorben ist, sondern durch nachträgliches Abbrechen, wie aus dem vorgezogenen Verlaufe der Rippen und Anwachsstreifen nahe der Endmündung mit Sicherheit zu erschließen ist. Ist das richtig, so darf man erwarten, daß das Fehlen des Endmundsaums bei der ersten und der Verlust des Ohres bei der zweiten Gruppe, prozentual auf die Gesamtzahl aller Exemplare berechnet, im ganzen parallel miteinander verlaufen, und daß vor allem in den Schalenbreccien sehr wenige Ohren erhalten sind, wie es die Tabelle 12 (S. 48) in der Tat bestätigt.

Da die Ohrlänge beträchtlich variiert, so kann man mit der Wahrscheinlichkeit rechnen, daß mehr lange als kurze Ohren ab-

gebrochen werden und damit die mittlere Ohrlänge, die sich aus den unversehrten Stücken berechnet, zu klein im Vergleich zur ursprünglichen Population ausfällt. Das ließe sich nachweisen, wenn es irgendwie gelänge, die abgebrochenen Ohren wieder zu ergänzen und zwar, da es direkt nicht möglich ist, auf dem Wege über eine Korrelation. Nun bestehen wohl gewisse Beziehungen zwischen Ohrlänge und Enddurchmesser, die besagen, daß mit wachsender Schalengröße auch das Ohr länger wird, aber sie sind doch nur sehr locker, sodaß man keine eindeutigen Ergebnisse erwarten darf. Aus dem Bestehen der Korrelation müßte man folgern, daß der Durchmesser der beschädigten Schalen im Mittel größer ist als der der unversehrten, denn erstere trugen ja ursprünglich die längeren Ohren. Die Durchrechnung zeitigt kein sicheres Resultat (vgl. Tabelle 14), wohl wegen der Kleinheit der Korrelation, möglicherweise waren die längeren Ohren auch stärker versteift.

Tabelle 14.

Fehlende postmortale Auslese nach der Ohrlänge im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schicht- gruppe cm	Korrelationsziffer zwischen Enddurch- messer u. Ohrlänge	Enddurchmessermittelwert der Schalen	
		mit unversehrtem Ohr mm	mit abgebrochenem Ohr mm
56—77	+ 0,26 ± 0,12	48,5 ± 1,0	48,5 ± 0,7
136—539	+ 0,23 ± 0,07	50,3 ± 0,4	50,9 ± 0,8
896—1310	+ 0,54 ± 0,10	55,4 ± 0,8	54,0 ± 0,5

An einzelnen Fällen kann man dagegen gelegentlich die selektive Zerstörung der langen Ohren ganz schön nachweisen, so besitzen 2 Exemplare aus dem Bruchschillhorizont 51 cm im Mittel 3,5 mm Ohrlänge, während im liegenden Ton 40—50 cm 11,0 mm und im hangenden Ton 56—77 cm 11,4 mm die Regel sind.

Population und Pleete. Die obengenannten Beispiele zeigen, daß uns in vielen Fällen nur ein Ausschnitt aus der lebenden Population in fossiler Form erhalten vorliegt, dessen Auswahl nach bestimmten Regeln erfolgt ist und dadurch merkliche systematische Fehler bei der statistischen Auswertung der Messung hervorrufen kann. In manchen Fällen ist es möglich, den Einfluß der Schalenauslese nach dem Tode des Tieres annähernd zahlenmäßig zu erfassen und zu berücksichtigen. Berechnet man z. B. den Enddurchmesser, den die Gehäuse des Bruchschillhorizontes 51 cm besaßen, so ergibt sich mit Hilfe der Regreßwerte

$$\text{Enddurchmessermittelwert} = 85,3 \pm 0,8 \text{ mm,}$$

dagegen für die darunter folgende Tonschicht 40—50 cm

Enddurchmessermitelwert =  $86,2 \pm 1,4$  mm,

ein Wert, der infolge der starken selektiven Zerstörung in der Breccie bereits 0,9 mm höher ist. Auch diese Zahl ist noch nicht korrekt, denn im Ton haben ebenfalls Auslesevorgänge stattgefunden, deren Berücksichtigung die ehemalige Gehäusegröße noch 1,5 mm höher, auf

Enddurchmessermitelwert =  $87,7 \pm 1,5$  mm

anzusetzen zwingt. Aber auch dies kann letzten Endes nur ein Minimalwert sein, da ja ein Teil der ganz großen Schalen völlig zerrieben ist und nicht mehr rechnerisch erfaßt werden kann.

In andern Fällen, wie bei der Ohrlänge, kann man sagen, daß eine Auslese stattfand, aber welches Ausmaß sie erreichte, ist mangels enger Korrelationen nicht festzustellen. Zieht man ferner in Betracht, daß bei diesen Vorgängen außer dem Mittelwert auch die Form der Variationskurve (Schiefheit und Exzeß) verändert wird, so erscheint es unbedingt notwendig, die Fossilgesellschaften, die als Material für statistisch-biostratigraphische Arbeiten dienen, von dem zoologischen Begriffe der Populationen zu unterscheiden, damit einer Verwechslung dieser beiden Dinge vorgebeugt wird. Es sei daher für das fossile Material, bei dem in vielen Fällen eine gerichtete Auslese nachzuweisen ist, — man erinnere sich nur der Sonderung der Muscheln nach Arten und Klappen am Meeresstrande — oder wo man eine Selektion der leeren Schalen wenigstens argwöhnen muß, der Begriff *Plete* eingeführt (die griechische Übersetzung von Population). Die Population bleibt auf diese Weise den lebenden Organismen vorbehalten, die gleichzeitig unter denselben Umweltsbedingungen existieren. Nach dieser Definition können zu jeder Population eine Reihe von Pleten gehören, die sich nach Auslesegrad und -Richtung unterscheiden (vgl. das obengenannte Beispiel); es können aus symmetrisch variierenden Populationen Pleten mit asymmetrischen Kurven entstehen u. ä. m.

### 7. Die Messung der Zeit.

Die geologische Zeitmessung ist eine relative und kennt nur die Begriffe gleichzeitig, früher oder später, während einer absoluten Bezifferung nach Jahren oder Jahrtausenden außerordentlich große Schwierigkeiten entgegenstehen. Streng genommen gelten die obigen Bezeichnungen auch nur für Schichten, die am gleichen Orte oder doch an ganz nahe gelegenen Stellen aufgeschlossen sind,

jede Parallelisierung über weitere Strecke enthält bereits Hypothesen petrographischer oder faunistischer Art, ein Einwand, der jedoch für die drei Aufschlüsse bei Peterborough mit ihren ganz gleichartigen Sedimenten wohl kaum in Frage kommt.

**Absolute Zeitdauer.** Um überhaupt einen Begriff für die Länge der Zeit zu geben, über die sich meine Aufsammlungen erstrecken, kann man davon ausgehen, daß die Länge der gesamten Juraformation etwa  $10^8$  Jahre beträgt. Nimmt man überschlägig mit aller Vorsicht an, daß die  $10^2$  Ammonitenzonen des Jura etwa gleich lang sind, so würde man zu dem Schlusse kommen, daß die 13 m Sediment unseres Profils, die etwa 2 Zonen entsprechen dürften, sich in einer Zeitspanne von der Größenordnung einer Million Jahre abgelagert haben.

**Proportionalität von Zeit und Sedimentation.** Man darf die Frage aufwerfen, ob sich nicht eine genauere Gliederung dadurch ermöglichen läßt, daß man die Mächtigkeit des abgelagerten Sediments als Relativmaß für die verflossene Zeit benutzt. Lagerte sich vielleicht 1 cm Tonschlamm in dem gesamten untersuchten Profil gleich schnell ab, sodaß man die Abänderungen, die die Kosmoceraten in dieser Spanne durchmachten, als Maßstab für die Schnelligkeit der phylogenetischen Entwicklung betrachten darf, oder hat man mit langsamen, ja etwa gar mit sprungweisen Veränderungen der Sedimentationsgeschwindigkeit zu rechnen? Eine schlüssige Antwort ist sehr schwierig zu geben, da man ja den Absatz durch den Entwicklungsfortschritt mißt und umgekehrt. Völlig im Kreise bewegt man sich deshalb aber doch nicht, denn man darf nicht vergessen, daß man die Geschwindigkeit und die Unterbrechungen der Sedimentation auch an lithologischen Kennzeichen, unabhängig von den Abänderungen der Leitfossilien, erkennen kann und so die Ergebnisse der Biostratigraphie zu überprüfen vermag.

**Kontinuität der Entwicklung.** Wenn wir Zeiten messen wollen, so bedarf es zu Beginn der Untersuchung, ob unsere Uhr, die Entwicklung der Organismen, hier im Besonderen der Kosmoceraten, gleichmäßig geht, ob sie nicht etwa zuweilen stockt oder gar rückläufige Bewegungen ausführt. Das Problem der Kontinuität oder Sprunghaftigkeit der Stammesentwicklung läßt sich durch statistische Untersuchungen der Schichten lösen, in denen man vor Unregelmäßigkeiten der Sedimentation verhältnismäßig sicher ist, also in erster Linie der Tonkomplexe, die keinerlei Einlagerungen von Breccien, Fossilpflastern u. dergl. enthalten. Man bedient sich hierbei zweckmäßigerweise der Korrelationsrechnung, wobei man den Horizont, d. h. die Lage des Fossils über dem an-

genommenen Nullpunkt als die eine und die zahlenmäßig festgelegten Eigenschaften der Ammonitenschale als zweite Variable zu wählen hat. Eine positive Korrelation bedeutet demgemäß, daß die betreffende Eigenschaft in jüngeren Sedimenten höhere Werte erreicht, und entsprechend umgekehrt, während die absolute Größe der Korrelationsziffer, die ja bestenfalls = 1 sein kann, einen Maßstab dafür liefert, mit welcher Genauigkeit Sedimentabsatz und organische Entwicklung einander parallel verlaufen. Man erkennt aus der Tabelle 15, daß positive Korrelationen, die in vielen Fällen das Dreifache des mittleren Fehlers überschreiten und damit als gesichert gelten dürfen, häufig sind, dagegen sind die Werte der Korrelationsziffern meist nicht sehr hoch, im allgemeinen liegen sie zwischen 0,2 und 0,6, in manchen Fällen sogar nahe 0, d. h., es ist keine Beziehung zwischen Eigenschaft und Horizont vorhanden, mit andern Worten, eine phylogenetische Abänderung findet nicht statt. Die Annahme, daß Sedimentmächtigkeit und Eigenschaft in linearer Korrelation miteinander stehen, darf also als bestätigt gelten, zumindest lassen sich die beobachteten Verhältnisse sehr gut in dieser Weise darstellen. Das bedeutet, daß in einer gleichförmigen Schichtfolge von Ton Entwicklung und Absatz kontinuierlich verliefen und nicht durch plötzliche Sprünge unterbrochen waren. Das gleiche Ergebnis ist anschaulich aus den Abb. 9 und 14 (S. 64 u. 67) zu entnehmen, in denen die Individuen als Punkte in einem Koordinatensystem aus Zeit (= Horizont) und Eigenschaft erscheinen<sup>1)</sup>. Man sieht, wie sich in den untersuchten Tonkomplexen die Punktschar von links nach rechts ein wenig höher schiebt, d. h., wie die betreffenden Eigenschaften in den jüngeren Schichten ein wenig größer werden. Da aber die Variabilität, die in der Streuung der Punkte zum Ausdruck kommt, im Vergleich zur phylogenetischen Veränderung recht beträchtlich ist, so kann naturgemäß die Korrelationsziffer nur klein sein.

Auch die mittlere Geschwindigkeit der Entwicklung relativ zur Sedimentation läßt sich angeben und zwar durch Berechnung des Regreß, der Veränderung der Eigenschaft auf 1 cm Ton. Die Tabelle gibt auch hierfür eine Reihe von Zahlen, die zeigen, wie stark die scheinbare Geschwindigkeit von Schicht zu Schicht und von Merkmal zu Merkmal wechselt. Ob sich auch die wahre Geschwindigkeit ändert, muß durchaus dahingestellt bleiben, denn es ist nicht zu vergessen, daß man ja nur den Quotienten

---

1) Wobei vorläufig nur die Räume zwischen den Vertikallinien in Betracht gezogen seien.

wahrer Entwicklungsfortschritt  
Schnelligkeit der Sedimentation

berechnen kann und schwer zu entscheiden vermag, ob Zähler oder Nenner schwankt.

Der Regreß gibt noch eine weitere Möglichkeit, die Frage des Entwicklungsablaufs zu untersuchen. Man kann mit seiner

Tabelle 15.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit verschiedener Stämme und Eigenschaften  
im Vergleich zum Sedimentabsatz.

Stamm (Unter- gattung)	Abändernde Eigenschaft	Schicht- gruppe cm	Korrelation zwischen Se- dimentation und Entwick- lungshöhe	Regreß, Durch- schnittliche Eigen- schaftsverände- rung während der Sedimentation von 1 cm Ton
<i>Zugo- kosmoceras</i>	Größe des Enddurchmessers	26—28	+ 0,32 ± 0,19	+ 3,0 ± 1,8 mm
		29—39	+ 0,34 ± 0,16	+ 0,55 ± 0,26 mm
		40—50	+ 0,24 ± 0,19	+ 0,58 ± 0,46 mm
		56—78	+ 0,45 ± 0,16	+ 1,6 ± 0,6 mm
		79—134	+ 0,47 ± 0,14	+ 0,22 ± 0,06 mm
	Größe des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden	7—20	+ 0,08 ± 0,17	+ 0,10 ± 0,22 mm
		26—28	+ 0,07 ± 0,12	+ 0,40 ± 0,70 mm
		29—39	+ 0,34 ± 0,10	+ 0,55 ± 0,16 mm
		40—50	+ 0,14 ± 0,11	+ 0,33 ± 0,28 mm
		56—78	+ 0,52 ± 0,06	+ 0,96 ± 0,11 mm
	Größe des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen	540—559	- 0,01 ± 0,13	- 0,02 ± 0,22 mm
		560—680	+ 0,02 ± 0,13	+ 0,002 ± 0,01 mm
	Zahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang	855—864	+ 0,43 ± 0,12	+ 2,9 ± 0,8
		865—880	+ 0,21 ± 0,14	+ 2,0 ± 1,3
	Stärke der Bündelung der Außenrippen	1094—1135	+ 0,06 ± 0,16	+ 0,0006 ± 0,0017
<i>Ana- kosmoceras</i>	Größe des Enddurchmessers	56—78	+ 0,59 ± 0,08	+ 1,2 ± 0,2 mm
	Stärke der Bündelung der Außenrippen	1250—1310	- 0,08 ± 0,16	- 0,16 ± 0,33
<i>Spini- kosmoceras</i>	Stärke der Bündelung der Außenrippen	1080—1093	+ 0,13 ± 0,16	+ 0,004 ± 0,005
		1094—1135	+ 0,22 ± 0,14	+ 0,005 ± 0,003
		1250—1320	- 0,22 ± 0,18	- 0,005 ± 0,004

Hilfe berechnen, wie groß der Mittelwert in den einzelnen Horizonten einer Tonbank sein müßte, wenn die Entwicklung linear und kontinuierlich verlief, und kann diesen Wert dann mit dem beobachteten vergleichen. Die folgenden Tabellen bieten eine Auswahl aus den diesbezüglichen Berechnungen, die sich nach Möglichkeit über verschiedene Stämme, Eigenschaften und Zeiträume erstrecken. Die oberste Zeile enthält die Bezifferung des Schichtpaketes, dessen Inhalt an Organismen (die Anzahl in der zweiten Zeile) zu einem Mittelwert zusammengefaßt wurde. Das beobachtete Mittel in Zeile 3 wurde verglichen mit dem berechneten Werte (in Zeile 4), den die organische Entwicklung des betreffenden Merkmals unter der Annahme der Kontinuität und Gleichförmigkeit durchlaufen müßte. Das Ergebnis (in Zeile 5) ist eine mehr oder weniger große Abweichung von dem Idealfalle, wie das bei der verhältnismäßig geringen Individuenanzahl nicht anders zu erwarten ist. Es fragt sich aber, reichen diese Abweichungen aus, um die Annahme der Kontinuität zu widerlegen. Zu diesem Zwecke wurden die dreifachen mittleren Fehler berechnet (Zeile 6), die nach den Gesetzen der Statistik die praktisch höchstzulässige Abweichung zwischen beobachtetem und berechnetem Mittelwert darstellen. Der Vergleich der beiden letzten Spalten zeigt, daß diese Grenze nur in einem Falle überschritten wurde, in der ein einziges, sehr abweichendes Individuum auftritt. In den weitaus meisten Fällen jedoch liegen die beobachteten Werte noch nicht einmal um den Betrag des einfachen mittleren Fehlers von dem berechneten entfernt, womit die Richtigkeit der Kontinuität der Entwicklung mit einer Genauigkeit erwiesen ist, die weit größer ist, als man es nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung überhaupt erwarten durfte.

Ein Teil der Tabellen ist nochmals in den Diagrammen Abb. 9—13 (S. 65) veranschaulicht. Die Entwicklungsbahn unter Annahme der allmählichen Abänderung ist durch die starke Regreßgerade dargestellt. Um diesen idealen Verlauf scharen sich die Gruppennittelwerte, die durch kleine Kreispunkte dargestellt sind. Um jeden beobachteten Wert ist ein Kreis mit dem dreifachen mittleren Fehler geschlagen, denn um diese Strecke dürfen ja die Mittelwerte höchstens von der Regreßlinie entfernt sein, wenn sie noch mit unserer Annahme verträglich sein sollen. Mit der einen schon erwähnten Ausnahme ist diese Anforderung in der Tat erfüllt.

Tabelle 16 (vgl. Abb. 9 u. 10).

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung des Enddurchmessers im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 5,0 \pm 0,6$  mm.

Eigen- schaftswerte in mm:	Schichtgruppe in cm:					
	29	30—31	32—33	34—35	36—37	38—39
Anzahl der Exemplare	9	7	6	4	4	2
M <sub>beob.</sub> (Beobachtet. Mittelwert)	76,1	77,9	77,5	80,2	81,2	81,0
M <sub>ber.</sub> (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	76,5	77,3	78,4	79,5	80,6	81,7
Differenz M <sub>beob.</sub> —M <sub>ber.</sub>	— 0,4	+ 0,6	— 0,9	+ 0,7	+ 0,6	— 0,7
Dreifacher mittlerer Fehler	5,5	6,2	6,7	8,3	8,3	11,7

Tabelle 17 (vgl. Abb. 9 u. 10).

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung des Enddurchmessers im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 7,2 \pm 1,0$

Eigen- schaftswerte in mm:	Schichtgruppe in cm:				
	40—41	42—43	44—45	46—47	48—50
Anzahl der Exemplare	7	4	5	4	5
M <sub>beob.</sub> (Beobachtet. Mittelwert)	81,7	85,2	89,2	92,5	85,2
M <sub>ber.</sub> (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	84,1	85,2	86,4	87,6	89,0
Differenz M <sub>beob.</sub> —M <sub>ber.</sub>	— 2,4	0	+ 2,8	+ 4,9	— 3,8
Dreifacher mittlerer Fehler	8,1	10,7	9,6	10,7	9,6

Tabelle 18.

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 5,5 \pm 0,7$  mm.

Eigen- schaftswerte in mm:	Schichtgruppe in cm:						
	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16	17—18	19—20
Anzahl der Exemplare	5	4	8	3	6	4	5
M <sub>beob.</sub> (Beobachtet. Mittelwert)	37,6	38,7	39,2	40,7	38,8	38,8	40,0
M <sub>ber.</sub> (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	38,4	38,6	38,8	39,0	39,2	39,4	39,6
Differenz M <sub>beob.</sub> —M <sub>ber.</sub>	— 0,8	+ 0,1	+ 0,4	+ 1,7	— 0,4	— 1,1	+ 0,4
Dreifacher mittlerer Fehler	7,3	8,2	5,8	9,4	6,7	8,2	7,3

Tabelle 19 (vgl. Abb. 9 u. 10).

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoceras*-Stamm.  
Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 5,5 \pm 0,4$  mm.

Schichtgruppe in cm:		29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Eigen- schaftswerte in mm:												
Anzahl der Exemplare		12	13	11	7	8	4	4	5	2	5	10
Mbeob. (Beobachtet. Mittelwert)		40,9	44,5	43,9	42,1	44,7	49,5	43,3	47,0	44,0	50,0	46,8
Mber. (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .		42,4	43,0	43,5	44,1	44,6	45,2	45,7	46,3	46,8	47,4	47,9
Differenz Mbeob.—Mber.		-1,5	+1,5	+0,4	-2,0	+0,1	+4,3	-2,4	+0,7	-2,8	+2,6	-1,1
Dreifacher mittlerer Fehler		4,3	4,1	4,5	5,6	5,2	7,4	7,4	6,6	10,5	6,6	4,7

Tabelle 20 (vgl. Abb. 9 u. 10).

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoceras*-Stamm.  
Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 6,6 \pm 0,5$  mm.

Schichtgruppe in cm:		40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Eigen- schaftswerte in mm:												
Anzahl der Exemplare		3	15	6	6	9	9	9	6	6	4	1
Mbeob. (Beobachtet. Mittelwert)		49,0	49,3	49,2	51,3	48,9	54,7	51,7	54,7	52,0	52,3	31
Mber. (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .		49,5	49,8	50,1	50,5	50,8	51,1	51,5	51,8	52,1	52,4	52,8
Differenz Mbeob.—Mber.		-0,5	-0,5	-0,9	+0,8	-0,9	+3,6	+0,2	+2,9	-0,1	-0,1	-21,8
Dreifacher mittlerer Fehler		11,4	5,1	8,1	8,1	6,6	6,6	6,6	8,1	8,1	9,9	19,8

Tabelle 21 (vgl. Abb. 11).

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoeceras*-Stamm.  
Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 8,1 \pm 0,5$  mm.

Schichtgruppe in cm:												
Eigenschaftswerte in mm:		56—57	58—59	60—61	62—63	64—65	66—67	68—69	70—71	72—73	74—75	76—78
Anzahl der Exemplare		3	9	4	14	31	3	3	75	4	1	5
Mbeob. (Beobachtet. Mittelwert)	48,7	49,7	52,5	54,0	59,9	51,7	65,3	60,8	68,0	85	70,4	
Mber. (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	49,1	51,0	52,9	54,8	56,7	58,6	60,6	62,5	64,4	66,3	68,7	
Differenz Mbeob.—Mber.	-0,4	-1,3	-0,4	-0,8	+3,2	-6,9	+4,7	-1,7	+3,6	+18,7	+1,7	
Dreifacher mittlerer Fehler	14,2	8,2	12,3	6,6	4,4	14,2	14,2	2,8	12,3	24,3	11,0	

Tabelle 22 (vgl. Abb. 12).

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoeceras*-Stamm.  
Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 7,5 \pm 0,5$  mm.

Schichtgruppe in cm:														
Eigenschaftswerte in mm:		79—84	85—89	90—94	95—99	100—104	105—109	110—114	115—119	120—124	125—129	130—134		
Anzahl der Exemplare		14	6	1	10	2	12	16	8	8	13	6		
Mbeob. (Beobachtet. Mittelwert)	66,9	67,5	77	72,0	64,5	66,8	71,4	69,8	72,2	72,1	71,5			
Mber. (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	67,0	67,6	68,2	68,7	69,3	69,8	70,4	70,9	71,5	72,1	72,6			
Differenz Mbeob.—Mber.	-0,1	-0,1	+8,8	+3,3	-4,8	-3,0	+1,0	-1,1	+0,7	0	-1,1			
Dreifacher mittlerer Fehler	6,0	9,2	22,5	7,1	16,0	6,5	5,6	8,0	8,0	6,2	9,2			



Tabelle 25.

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der  
Veränderung der Außenrippenzahl im *Zugokosmoceras*-Stamm.  
Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 20,4 \pm 2,1$

Schichtgruppe in cm:	855	857	858	859	860	863	864
<b>Eigenschaftswerte:</b>							
Anzahl der Exemplare	23	1	3	2	11	5	1
M <sub>beob.</sub> (Beobachtet. Mittelwert)	109,2	115	101,0	119,0	113,6	141,4	142
M <sub>ber.</sub> (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	106,7	112,6	115,5	118,4	121,3	130,0	132,9
Differenz M <sub>beob.</sub> —M <sub>ber.</sub>	+ 2,5	+ 2,4	— 14,5	+ 0,6	— 7,7	+ 11,4	+ 9,1
Dreifacher mittlerer Fehler	12,8	61,2	35,4	43,2	18,5	27,4	61,2

Tabelle 26.

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der  
Veränderung des Enddurchmessers im *Anakosmoceras*-Stamm.  
Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 6,9 \pm 0,6$  mm.

Schichtgruppe in cm:	58—59	60—61	62—63	64—65	66—67	68—69	70—71	72—73
<b>Eigenschaftswerte in mm:</b>								
Anzahl der Exemplare	1	2	10	13	10	3	21	2
M <sub>beob.</sub> (Beobachtet. Mittelwert)	42	34,5	43,6	48,8	49,5	50,7	52,0	59,0
M <sub>ber.</sub> (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	39,2	41,6	44,1	46,5	48,9	51,3	53,7	56,2
Differenz M <sub>beob.</sub> —M <sub>ber.</sub>	+ 2,8	— 7,1	— 0,5	+ 2,3	+ 0,6	— 0,6	— 1,7	+ 2,8
Dreifacher mittlerer Fehler	20,7	14,8	6,5	5,7	6,5	12,0	4,5	14,8

Tabelle 27 (vgl. Abb. 13).

Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der  
Veränderung der Bündelungsziffer im *Spinikosmoceras*-Stamm.  
Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 0,12 \pm 0,02$

Schichtgruppe in cm:	1075—1083	1084—1088	1089—1093
<b>Eigenschaftswerte:</b>			
Anzahl der Exemplare	8	18	10
M <sub>beob.</sub> (Beobachtet. Mittelwert)	1,14	1,16	1,15
M <sub>ber.</sub> (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	1,13	1,15	1,17
Differenz M <sub>beob.</sub> —M <sub>ber.</sub>	+ 0,01	+ 0,01	— 0,02
Dreifacher mittlerer Fehler	0,12	0,08	0,11

Tabelle 28 (vgl. Abb. 13).  
 Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung der Bündelungsziffer im *Spinikosmocerar*-Stamm.

Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 0,26 \pm 0,03$

Eigenschaftswerte:	Schichtgruppe in cm:													
	1094—1098	1099—1103	1104—1108	1109—1113	1114—1118	1119—1123	1124—1128	1129—1135						
Anzahl der Exemplare	2	6	5	1	1	12	7	14						
Mbeob. (Beobachtet. Mittelwert)	1,64	1,56	1,61	1,51	1,44	1,63	1,75	1,71						
Mber. (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	1,54	1,56	1,59	1,61	1,64	1,66	1,68	1,71						
Differenz Mbeob.—Mber.	+ 0,10	0	+ 0,02	- 0,10	- 0,20	- 0,03	+ 0,07	0						
Dreifacher mittlerer Fehler	0,55	0,32	0,35	0,78	0,78	0,23	0,30	0,21						

Tabelle 29.  
 Vergleich der berechneten mit der beobachteten Entwicklungsbahn an der Veränderung der Bündelungsziffer im *Spinikosmocerar*-Stamm.  
 Standardabweichung der Gesamtanzahl:  $\sigma = 0,27 \pm 0,04$

Eigenschaftswerte:	Schichtgruppe in cm:									
	1256—1265	1266—1275	1276—1285	1286—1295	1296—1305	1306—1315				
Anzahl der Exemplare	2	4	6	10	4	2				
Mbeob. (Beobachtet. Mittelwert)	2,14	2,26	2,04	2,14	2,04	1,88				
Mber. (Aus dem Regreß berechneter Mittelwert) . .	2,22	2,17	2,13	2,08	2,04	1,99				
Differenz Mbeob.—Mber.	- 0,08	+ 0,09	- 0,09	+ 0,06	0	- 0,11				
Dreifacher mittlerer Fehler	0,57	0,40	0,33	0,26	0,40	0,57				

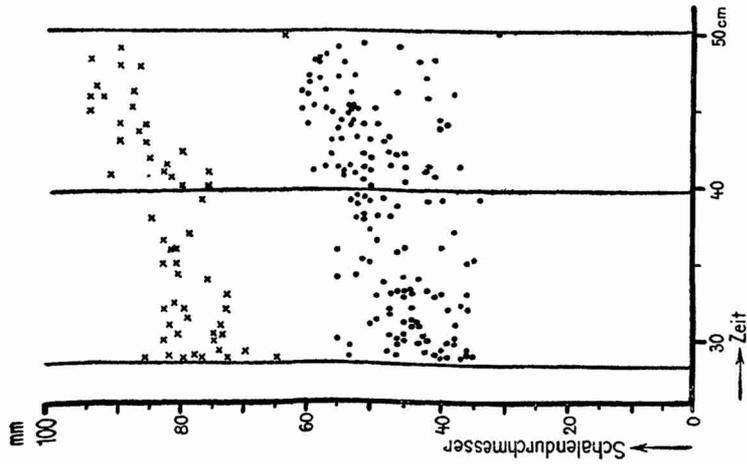


Abb. 9. Das langsame und kontinuierliche phylogenetische Wachstum des Enddurchmessers (Kreuze) und des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden (Punkte), im *Zugokosmoceras* stamm, in den Schichtgruppen 29—39 und 40—50 cm, veranschaulicht an den Einzelwerten.

Die Vertikallinien bedeuten Bruchschillhorizonte (Unterbrechungsfugen!), die Räume dazwischen Ton.

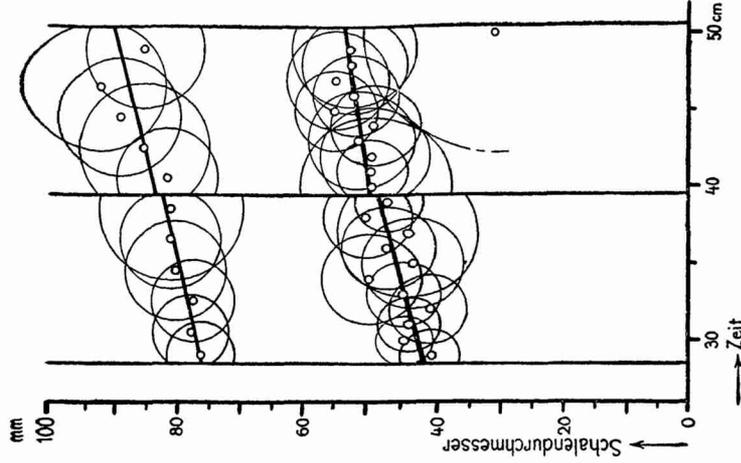


Abb. 10. Die gleichen Eigenschaften und dieselben Schichtgruppen wie in Abb. 9.

Die Individuen zu Gruppenmittelwerten (Schichtgruppenmächtigkeit 1 bzw. 2 cm) zusammengefaßt (kleine Kreise), jeweils mit dreifachem mittlerem Fehlerkreis. Die Regressgerade (dicke Linie) als mittlere Entwicklungsbahn.

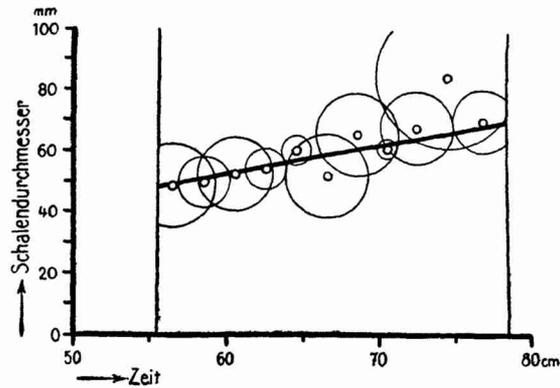


Abb. 11. Gruppenmittelwerte (kleine Kreise), dreifache mittlere Fehlerkreise und Regreßlinie (ausgezogen) für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, von *Zugokosmoceras* in der Schichtgruppe 56—78 cm. (Vgl. Tab. 21!)

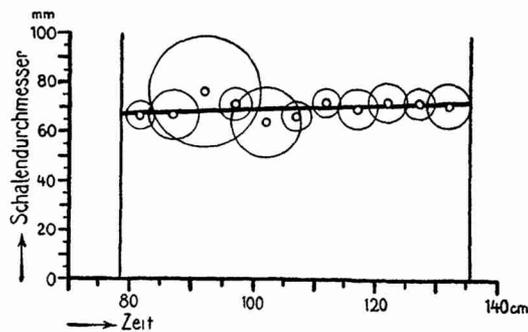


Abb. 12. Gruppenmittelwerte (kleine Kreise), dreifache mittlere Fehlerkreise und Regreßlinie (ausgezogen) für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, von *Zugokosmoceras* in der Schichtgruppe 79—135 cm. (Vgl. Tab. 22!)

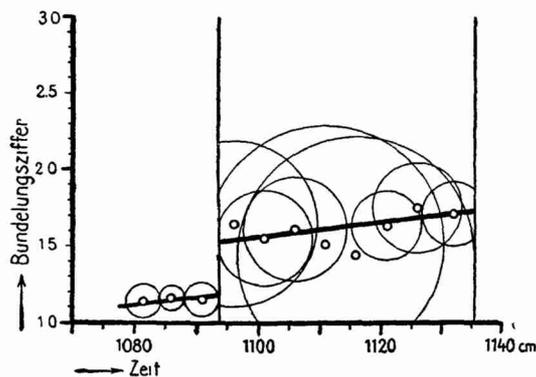


Abb. 13. Gruppenmittelwerte (kleine Kreise), dreifache mittlere Fehlerkreise und Regreßlinie (ausgezogen), für die Bündelungsziffer im *Spinikosmoceras*stamm (*Aculeatum*zweig) in den Schichtgruppen 1075—1093 und 1094—1135 cm. (Vgl. Tab. 27 und 28 sowie Abb. 14!)

**Sprünge in der Entwicklung.** Fast überall, wo statistische Untersuchungen angestellt wurden, ließ sich feststellen, daß die Eigenschaften der Kosmoceraten in stetiger Umbildung begriffen sind. Prinzipiell ließe sich somit jedes Merkmal zur Zeitmessung verwenden, doch wird man sich im praktischen Falle auf diejenigen beschränken, die sich im Vergleich zu den übrigen einsinnig und möglichst rasch verändern. An sich wäre also die Möglichkeit gegeben, die Entwicklung der Organismen von Stufe zu Stufe zu verfolgen, vorausgesetzt allerdings, daß keine Lücken in der Überlieferung der Fossilien bestehen. Dieser Punkt wurde bislang absichtlich umgangen, indem nur kontinuierliche Schichtserien von rein toniger Fazies herangezogen wurden. Es fehlt dagegen noch eine Einsicht in die Entstehung und Bedeutung der Fossilpflaster und Bruchschillagen, die in wechselnden Abständen als dünne Einlagerungen im Ton auftreten. Daß sich in diesen Horizonten oftmals, aber keineswegs immer, eine selektive Auslese und teilweise Zerstörung der Schalen vollzogen hat, wurde bereits im Abschnitt 6 (S. 45) eingehend nachgewiesen und zugleich gezeigt, daß diese Pletenbildung durch rein mechanische Einwirkungen auf die leeren Gehäuse zustande kommt. Man darf nun fragen, ob zu diesen Vorgängen, die ja in den Breccienlagen ein viel größeres Ausmaß als im Ton erreichen, nicht eine meßbare Zeit benötigt wurde, während der sich kein Sediment absetzte, eine Lücke, die bei der statistischen Auswertung als ein scheinbarer Sprung in der Entwicklung zum Vorschein kommen müßte.

Die Erörterung knüpft am besten wieder an konkrete Einzelfälle an. In Abb. 14 ist auf der Abszisse das Sediment, auf der Ordinate ein Merkmal abgetragen, sodaß die gesammelten Individuen im Koordinatenfelde je nach Alter und Eigenschaft als Punkte zur Darstellung kommen. Man sieht, daß in den älteren Schichten, bis 1093,5 cm, kleine Werte herrschend sind, daß aber dann mit einem Schlage beträchtlich größere auftreten, ohne daß man an der Grenze eigentliche Übergangsindividuen fände. Würde man die Individuen unter 1093,5 cm und die jüngeren je für sich zusammenfassen, so würde man zwei kaum transgredierende Variationskurven erhalten, die sich nur in den äußersten Ausläufern überdecken. Ein Sprung ist an dieser Stelle also zweifellos, das ergibt sich nicht nur aus der Verteilung der Punkte, sondern geht auch aus den Mittelwerten und den mittleren Fehlern hervor und kommt schließlich in dem Absetzen der Regreßlinie in Abb. 13, die in den beiden Schichtkomplexen eine langsam steigende Tendenz besitzt, zum Ausdruck. Man könnte ja meinen, daß diese Stufe

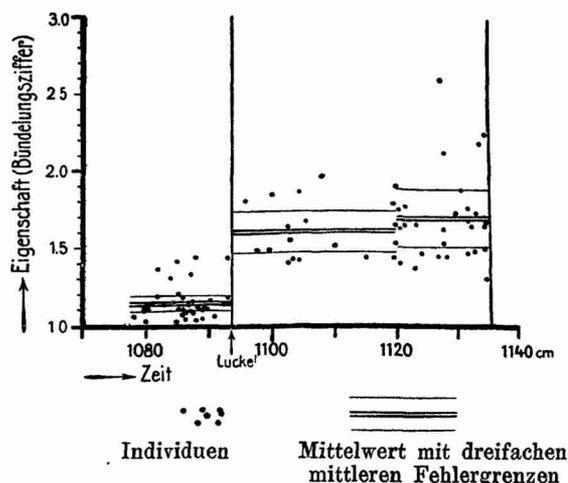


Abb. 14. Die zeitliche Verteilung der Bündelungsziffer beim *Spinikozmoceras*-stamm (*Aculeatum*-zweig) in der Schicht 1075—1135 cm, dargestellt durch die Einzelwerte.

Plötzliches Absetzen der Punktschar und der Mittelwerte an der Lücke 1093,5 cm (Vertikallinie), vgl. Abb. 13.

nur rechnerisch bedingt ist, und sich ebensogut durch den Gesamtkomplex eine Regreßlinie legen ließe, unbekümmert um die kritische Region um 1093,5 cm. Sicherlich ist das an sich möglich, aber die Anpassung der Rechnung an die beobachteten Verhältnisse wäre in diesem Falle sehr viel geringer — ja bei einem anderen Beispiel (vgl. Abb. 15) läßt sich zeigen, daß dies direkt falsch ist. Hier passen sich die Gruppenmittelwerte den Regreßlinien, die für die beiden Tonkomplexe 540—559,5 cm und 559,5 bis 680 cm gesondert berechnet sind, sehr gut an; wirft man aber alles zusammen, so erhält man natürlich auch eine Korrelation und Regreßgerade (Doppellinie), aber diese entspricht nicht den tatsächlichen Verhältnissen, da der Mittelwert des Horizonts 560 cm, in dem 29 Exemplare vereinigt sind, weit herausfällt.

Lücken in der Überlieferung. Sprünge in der Entwicklung kommen also vor und lassen sich, falls die Individuenzahl ausreicht, statistisch zweifelsfrei erfassen; manchmal sind sie so groß, daß sie schon beim Sammeln oder bei der Betrachtung der Diagramme (vgl. Abb. 14) und Tabellen ohne weiteres in die Augen fallen, zuweilen aber haben sie ein ziemlich geringes Ausmaß, wie bei den Abb. 9 und 10, wo die erste Figur die Individuen nach Alter und Eigenschaft, die letztere die Gruppenmittelwerte und Regreßlinien enthält, während der Horizont, in dem die

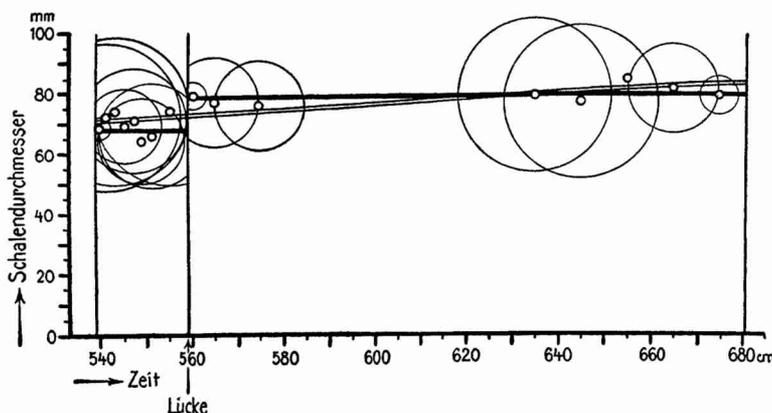


Abb. 15. Gruppenmittelwerte (kleine Kreise) und dreifache mittlere Fehlerkreise für den Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, von *Zugokosmoceras* in den Schichtgruppen 540—559 und 560—680 cm.

Die Regreßlinie, für beide Schichtgruppen gesondert berechnet, (starke Linie) paßt weit besser als die für den Gesamtkomplex 540—680 cm ermittelte (Doppellinie).

Werte springen, in allen Fällen durch eine vertikale Linie dargestellt ist. Für die Entwicklungssprünge bestehen zwei Erklärungsmöglichkeiten: entweder Saltationen, also ruckweise Entwicklung, oder Lücken in der Überlieferung durch Ausfall der Sedimente und damit der Fossilien, die sonst darin eingebettet wären.

Folgende Gründe bestimmen mich, für letztgenannte Deutung einzutreten. Erstens ließ sich in keinem Falle in einem homogenen Sediment, also im Ton ohne fremdartige Einlagerung ein Sprung in der phylogenetischen Entwicklung der Kosmoceraten aufzeigen. Kontinuierliche Sedimentation ist also in allen Fällen mit stetiger Evolution verbunden, ein Satz, dessen Nachweis ja gerade die Tabellen 16—29 dienen. Zweitens finden die Sprünge nicht nur in einer Stammlinie statt, sondern vollziehen sich in sämtlichen Zweigen der Gattung *Kosm.* und zwar gleichzeitig auf derselben Schichtstufe. Das wird uns in den Tabellen und auf den Diagrammen in Teil II immer wieder begegnen, sodaß wohl die Anführung von zwei Beispielen an dieser Stelle genügt. Die Tabelle 30 zeigt auszugsweise, wie sich in einer kontinuierlichen Schichtserie auch die Eigenschaften, hier die Enddurchmesser zweier *Kosmoceras*-zweige, stetig ändern, wie sich aber länger dauernde Unterbrechungen in einer ruckweisen Verschiebung der Mittelwerte zu erkennen geben, die beide Stämme zu gleicher Zeit betreffen und vielfach ein so beträchtliches Ausmaß erreichen, daß

Tabelle 30.

Die gleichzeitige sprunghafte Abänderung der Enddurchmesserwerte zweier Stammreihen an den Unterbrechungsfugen.

Schichtgruppe cm	Enddurchmesserwerte in mm	
	im <i>Zugokosmoceras</i> - Stamm	im <i>Anakosmoceras</i> - Stamm
79—90	110,8 ± 3,0	57,4 ± 1,7
91—120	114,7 ± 2,2	59,4 ± 1,3
121—135	119,0 ± 3,0	61,0 ± 3,4
136—160	95,6 ± 2,3	49,9 ± 1,3
⋮	⋮	⋮
441—460	99,8 ± 3,1	55,2 ± 0,9
⋮	⋮	⋮
521—539	103,5 ± 1,1	55,0 ± 2,8
540	112,8 ± 1,9	54,7 ± 2,5
541—559	112,7 ± 2,5	54,6 ± 1,9
560	128,0 ± 1,5	59,8 ± 3,3
561—660	127,0 ± 1,1	60,0 ± 2,1
661—680	126,6 ± 5,1	64,3 ± 1,8

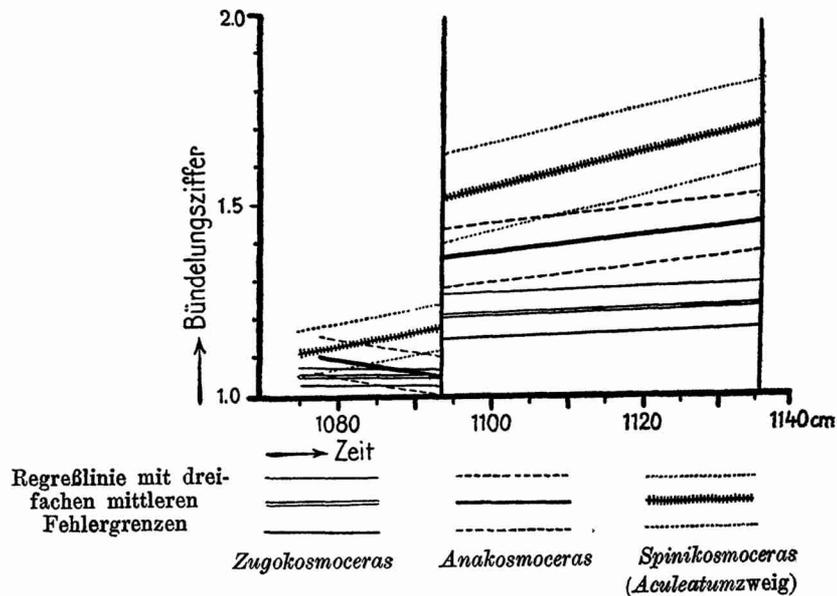


Abb. 16. Das gleichzeitige sprunghafte Absetzen der Regreßlinien dreier Stämme an derselben Unterbrechungsfuge 1093,5 cm.

sie weit außerhalb der zulässigen Fehlergrenzen liegen. Auf dem Diagramm Abb. 16 ist wieder die Schicht in der Horizontalen, die Eigenschaft in der Vertikalen abgetragen und in das Koordinatenfeld die Regreßlinien von drei Stämmen unterhalb und oberhalb der Überlieferungslücke bei 1093,5 cm eingezeichnet. Daß auf dieser Schichtfläche ein Sprung stattfindet, durch den sich die zahlenmäßigen Eigenschaften aller drei Gruppen gleichzeitig mehr oder weniger beträchtlich verschieben, geht mit Sicherheit daraus hervor, daß der dreifache Fehlerspielraum, der ebenfalls eingezeichnet ist, bei weitem überschritten wird.

Breccienlagen als Unterbrechungsmarken. Der dritte und wichtigste Grund aber ist die Tatsache, daß in keinem Falle die Unterbrechungen ausschließlich statistisch-biostratigraphisch nachgewiesen wurden, sondern jedesmal an einer Faziesänderung des Sedimentes kenntlich sind. Als Beleg hierfür mögen zunächst einige Profilausschnitte dienen, die sich auf die oben behandelten Schichtpakete beziehen.

1060—1090 cm Bräunlicher, bituminöser Schieferton, reich an Ammoniten, in den obersten 4 cm von grünlichen Tonadern durchsetzt und dadurch übergehend in:

—1092 cm Grünlichgrauer ungeschichteter Ton mit Schalenbreccien.

—1093,5 cm Deutliches Ammonitenpflaster.

Bei 1093,5 cm scharfe Grenze.

—1097 cm Feine Schalenbreccie in grünlichgrauem Ton, übergehend in:

—1135,5 cm Bräunlicher, bituminöser Schieferton, zuoberst mit grünlichen Tonadern.

Ein Vergleich dieses Profiles mit den Abb. 13 und 14 und den Tabellen 27 und 28 zeigt, daß sich gerade an der Stelle, an der sich im Ton eine dünne Breccienlage mit einem Fossilpflaster aus großen Ammoniten als Decke befindet, die Mittelwerte aller Stämme sprungweise verschieben. Die Schichtgruppe 1089—1093 cm mit dem Werte 1,15 (Tabelle 27) gehört zum Liegenden, während 1094—1098 cm mit der mittleren Eigenschaft 1,64 (Tabelle 28) ebenso zweifellos dem Hangenden zuzurechnen ist. Ja man kann noch mehr ins Einzelne gehen und an Hand der Tabelle 31 feststellen, daß das Ammonitenpflaster 1093 cm selbst zeitlich noch eng mit dem Liegenden verbunden ist, da die Eigenschaftswerte kaum von denen der älteren Schichten abweichen, daß aber der grünliche

Tabelle 31.

Die gleichzeitige sprunghafte Veränderung der Bündelungsziffer der drei Stämme *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* im Horizont 1093,5 cm.

Schichtgruppe cm	Stamm <i>Zugokosmoceras</i>		Stamm <i>Anakosmoceras</i>		Stamm <i>Spinikosmoceras</i>	
	Anzahl	Bündelungs- ziffer	Anzahl	Bündelungs- ziffer	Anzahl	Bündelungs- ziffer
1090	3	1,02	4	1,02	1	1,16
1091	2	1,04	1	1,06	1	1,06
1092	2	1,10	1	1,10	1	1,14
1093	2	1,03	—	—	2	1,31
						← Lücke
1094	1	1,35	—	—	—	—
1095	—	—	1	1,50	—	—
1096	—	—	1	1,34	1	1,80
1097	—	—	—	—	—	—
1098	—	—	—	—	1	1,49
1099	1	1,11	—	—	—	—
1100	1	1,22	—	—	2	1,62

Tabelle 32.

Die gleichzeitige sprunghafte Veränderung der Bündelungsziffer der drei Stämme *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* im Horizont 990,5 cm.

Schichtgruppe cm	Stamm <i>Zugokosmoceras</i>		Stamm <i>Anakosmoceras</i>		Stamm <i>Spinikosmoceras</i>	
	Anzahl	Bündelungs- ziffer	Anzahl	Bündelungs- ziffer	Anzahl	Bündelungs- ziffer
987	1	1,02	4	1,03	2	1,07
988	2	1,05	4	1,03	1	1,12
989	2	1,02	—	—	2	1,10
990	1	1,03	—	—	—	—
						← Lücke
991	—	—	—	—	1	1,13
992	2	1,06	—	—	1	1,19
993	1	1,05	—	—	—	—

Ton unmittelbar darüber ausweislich seines Fossilinhaltes schon nach der großen Lücke abgelagert ist. Ganz das gleiche ergibt sich aus der Tabelle 32, zu der das folgende Profil gehört.

960—981 cm Dunkelbräunlicher, schwach schiefziger Ton mit einzelnen *Nucula*- und *Pseudomonotisschalen*, übergehend in:

- 990,5 cm Bräunlicher, bituminöser, pappiger Schiefertton mit viel Ammoniten, zuoberst von grünlichen Adern durchsetzt, als Dach ein schwaches Ammonitenpflaster.

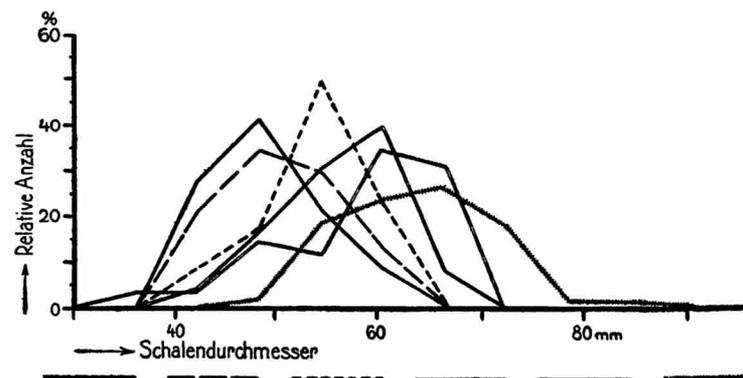
Bei 990,5 cm wenig deutliche Grenze.

- 1030 cm Grünlichgrauer, fetter, massiger Ton, an der Basis mit viel *Pseudomonotis*- und *Nuculaschill*, nach oben übergehend in:
- 1054,5 cm Bräunlicher, bituminöser Schiefertton.

Auch hier spricht wieder eine hohe Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Breccienlage 990 cm den zeitlichen Abschluß der liegenden Tonserie bedeutet und daß unmittelbar über ihrem Dach, also bei 990,5 cm das verlorene Zeitintervall liegen muß, das mangels Sedimentation zu einer bloßen Schichtfuge zusammengerückt ist.

Geringfügiger als in den genannten Beispielen ist die Sedimentationslücke bei 39,5 cm, die in Abb. 10 das Absetzen der beiden Regreßlinien, sowohl der für den Enddurchmesser, wie für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, verursacht, und auch in Abb. 9 an der Verteilung der Einzelwerte zu erkennen ist. Im Profil liegt dementsprechend bei 39 cm ein dünnes Bruchschillpflaster.

Der gleiche Schichtkomplex und außerdem noch die Tonbank 56—78 cm, die durch die eng beieinander liegenden Bruchschillhorizonte 51 und 55 cm vom Liegenden abgegrenzt ist, sind nochmals auf Abb. 17 dargestellt, diesmal in Form der Variationskurven.



Schichtgruppen } 29—31 32—35 36—39 40—45 46—50 56—78  
in cm:

Abb. 17. Die Variationskurven für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoceras*stamm in den durch Sedimentationsunterbrechung getrennten Schichtkomplexen: 29—39, 40—50, 56—78 cm.

Die drei Kurven aus dem kontinuierlichen Tonkomplex 29—39 cm (ganze und gerissene Linien) liegen sehr nahe beisammen und neigen sich nur, je jünger, desto mehr nach rechts herüber, worin das allmähliche Größerwerden der Durchmesser, bei denen die Außenknoten verschwinden, zum Ausdruck kommt. Eine zweite natürliche Gruppe bilden die Kurven der nächsten, nach der Unterbrechung bei 39,5 cm abgelagerten Tonschicht 40—50 cm (Doppellinien), gegen die sich abermals sehr scharf der Fossilinhalt der Schichtgruppe 56—78 cm (quergestrichelte Linie) absetzt.

In diesem Zusammenhang sei nochmals auf die Verhältnisse bei den Bruchschillhorizonten 51 und 135 cm hingewiesen, die im vorhergehenden Abschnitt (S. 45) eingehend behandelt wurden. Die Profile lauten:

- 39,5—40 cm Grünlichgrauer, schwach schiefriger Ton, übergehend in:
- 50 cm Bräunlicher, bituminöser pappiger Schieferton, sehr fossilreich, zuoberst mit gewundenen Adern von grünlichem Ton, darüber mit deutlicher Grenze:
- 51,5 cm Breccienlage, unten feiner Bruchschill, in grünlichem Ton eingebettet, oben ein Pflaster von meist verletzten Ammoniten.

Bei 51,5 cm scharfe Grenze.

- 54 cm Lage von bräunlichem, etwas schiefrigem Ton mit grünlichen Adern.

sowie:

- 95—133 cm Bräunlicher, bituminöser Schieferton, recht fossilreich, übergehend in:
- 134 cm dunkelgrauer, fetter Ton, deutlich abgesetzt gegen:
- 135,5 cm Breccienlage, unten feiner Schill in grünlichgrauem Ton, oben mit Pflaster von zerbrochenen Ammoniten.

Bei 135,5 cm scharfe Grenze.

- 390 cm dunkelgrauer, fetter, etwas schiefriger Ton, fossilarm.

Die Pletenbildung macht es hier zwar schwierig, die nahen Zusammenhänge zwischen Bruchschillage und liegender Tonbank statistisch zu erweisen, aber die Tatsache (vgl. hierzu Abb. 6, S. 46), daß die Variationskurve der Schicht 51 cm der Lage ihrer Fußpunkte nach viel besser zu dem Ton 40—50 cm als zu dem

56—79 cm paßt, dürfte auch in diesem Falle eine zweifelsfreie Entscheidung ermöglichen. Bei 135 cm liegen die Verhältnisse noch viel klarer, denn hier ist die Lücke so lang, daß sich der *Zugokosmoceras*-stamm inzwischen merklich weiter entwickelt hat, sodaß man die Individuen über 135 cm — bereits bei 137 cm ist ein solches gefunden worden — größtenteils der jüngeren Art zuzählen muß, während sich im Horizont 135 cm und darunter ausschließlich Vertreter des phylogenetisch älteren Stadiums finden, wie dies bereits in Tabelle 10 (S. 46) zum Ausdruck kommt.

Damit ist zugleich erwiesen, daß die Bruchschillhorizonte tatsächlich während einer längeren Zeitspanne völlig frei von Sediment blieben und nicht nur etwa eine kondensierte Schicht mit stark verlangsamtem, aber nie ganz abreißendem Absatz darstellen, denn wenn sie einen dauernden, wenn auch ganz geringen Zuwachs an Mächtigkeit erhielten, so müßte man in dem Ammonitenpflaster bei 135 cm auch einige Exemplare der jüngeren Art oder doch Übergangsformen finden.

Auch die andere noch denkbare Möglichkeit, daß nämlich die Breccienlagen durch Aufarbeitung eines normalen Tonkomplexes entstanden und gewissermaßen dessen organischen Inhalt in konzentrierter Form darstellen, während alle feineren Partikel fortgespült sind, läßt sich statistisch widerlegen. Wenn die Schillpflaster durch nachträgliche Aufarbeitung entstanden wären, so müßten sie ungleichaltrige Faunen in sich vereinigen, da ja in den Tonbänken, wie früher (S. 54) gezeigt wurde, eine gewisse, meist nicht unbeträchtliche Entwicklung festzustellen ist. Faßt man aber verschiedenaltrige Populationen oder Pleten rechnerisch zusammen, so wird stets die Variationsbreite, die ja durch die Standardabweichung gemessen wird, größer. Dies kann man sich dadurch klar machen, daß man sich mehrere transgredierende Variationskurven summiert denkt; dabei wird die Basis sehr viel mehr verbreitert, als der Gipfel erhöht, die resultierende Kurve bleibt also relativ niedrig, d. h. ihre Variabilität ist größer geworden. Zwei Beispiele (Tabelle 33) lassen die Wirkung solcher Zusammenfassungen übersehen: die Standardabweichung des Gesamtkomplexes liegt jedesmal erheblich über dem Mittel der Werte, die man bei gesonderter Berechnung kleinerer Schichtgruppen erhält. Da nun die Aufarbeitung gewissermaßen eine natürliche Summation altersverschiedener Schichten vollziehen würde — das selbe gilt übrigens auch für die oben behandelte Kondensation —, so müßte die Wirkung, ganz wie beim künstlichen Beispiel, die sein, daß die Standardabweichung in den Breccien-

Tabelle 33.

Vergrößerung der Standardabweichung durch Zusammenfassung ungleichaltriger Faunen.

Schichtgruppe cm	Standardabweichung $\sigma$		Schichtgruppe cm	Standardabweichung $\sigma$	
	in d. Einzel- schicht- gruppen	im Gesamt- komplex		in d. Einzel- schicht- gruppen	im Gesamt- komplex
56—60	$3,8 \pm 0,7$	} $8,1 \pm 0,5$	79— 90	$7,2 \pm 1,1$	} $7,5 \pm 0,5$
61—69	$7,3 \pm 0,7$		91—120	$7,9 \pm 0,8$	
70—77	$8,1 \pm 0,6$		121—134	$6,5 \pm 1,0$	

Tabelle 34.

Größe der Standardabweichung im Ton und im Bruchschillhorizont.

Schicht- gruppe cm	$\sigma$ Standardabweichung der Fossilien aus dem Ton mm	Horizont cm	$\sigma$ Standardabweichung der Fossilien aus dem zugehörigen Bruchschillhorizont mm
26—27	$3,7 \pm 0,6$	28	$6,0 \pm 0,6$
29—38	$5,1 \pm 0,5$	39	$6,7 \pm 1,5$
40—45	$5,8 \pm 0,6$	51	$6,1 \pm 0,6$
46—50	$8,0 \pm 1,1$		
52—54	$3,9 \pm 0,7$	55	$4,7 \pm 0,9$
56—60	$3,8 \pm 0,7$	78	$3,5 \pm 1,1$
61—69	$7,3 \pm 0,7$		
70—77	$8,1 \pm 0,6$		
79— 90	$7,2 \pm 1,1$	135	$6,2 \pm 0,7$
91—120	$7,9 \pm 0,8$		
121—134	$6,5 \pm 1,0$		
Im Mittel:	6,1		5,5

lagen größer ist als im Ton. Von dieser Wirkung zeigt sich aber nichts (vgl. Tabelle 34), und man darf daraus den Schluß ziehen, daß die Bruchschillhorizonte ein ebenso oder doch fast ebenso zeitlich homogenes Material enthalten wie die einzelnen Horizonte des Tones.

Ammonitenpflaster und Schillhorizonte können nun nicht nur als Dachbänke auftreten, d. h. den Abschluß einer Schichtfolge vor einer langdauernden Unterbrechung bilden, sondern auch als Sohlbänke die nach einer Lücke wieder neu beginnende Sedimen-

Tabelle 35.

Die gleichzeitige sprunghafte Veränderung des Enddurchmessers und des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen, bei *Zugokosmoceras* in den Horizonten 539,5 und 559,5 cm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Enddurch- messer mm	Anzahl	Durchmesser, bei dem die Außenrippen ver- streichen mm
530	7	101,6	8	59,6
531	1	107	2	63,0
532	6	108,3	9	58,7
533	—	—	—	—
534	2	111,5	2	60,5
535	—	—	—	—
536	2	104,5	3	63,3
537	1	90	2	54,0
—	—	—	—	—
540	38	112,8	43	68,2
541—550	8	112,4	11	68,7
551	1	118	1	67
552	—	—	1	65
—	—	—	—	—
556	1	110	1	74
—	—	—	—	—
560	27	128,0	29	78,9
561—620	2	122,0	6	76,5
621—660	3	130,3	4	80,2
661—680	10	126,6	19	78,5

tation einleiten. Sehr klar liegen diese Verhältnisse bei 540 und 560 cm, die daher an Hand des Diagramms Abb. 15 (S. 68) und der Tabelle 35 zuerst behandelt sein mögen. Vergleicht man die Tabelle mit dem zugehörigen petrographischen Profil:

450—520 cm Dunkelgrauer Ton.

—530 cm Gleicher Ton, mit stärkerer Einstreuung von *Pseudomonotis*bruchstücken.

—539,5 cm Grobe *Pseudomonotis*breccie in toniger Matrix, nach oben in eine *Nuculabank* (meist zweiklappige Exemplare) übergehend. Vollständige Ammoniten nicht selten.

Bei 539,5 cm wenig deutliche Grenze.

540 cm Schalenpflaster von oft gut erhaltenen Ammoniten.

—556 cm Dunkelgrauer Ton, wie oben, die untersten 3 cm mit viel *Nuculaschalen*, die sich nach oben rasch verlieren.

—559,5 cm *Nuculabreccie*, die sich rasch aus dem Liegenden entwickelt.

Bei 559,5 cm deutliche Grenze.

560 cm Schalenpflaster mit z. T. gut erhaltenen Ammoniten.

—680,5 cm Schwärzlicher, dickbankig brechender, etwas schiefriger Ton mit einzelnen eingesprengten, doppelklappigen *Nuculaschalen*, die an der Basis etwas häufiger sind,

so dürfte es keinem Zweifel unterliegen, daß die Schillpflaster 540 und 560 cm zeitlich eng an die hangenden Tonschichten anzuschließen sind, wohingegen sie vom Liegenden durch eine große Lücke, die unmittelbar unter dem Schalenhorizont liegen muß, getrennt sind, denn bereits 3—4 cm tiefer sind wir mit Sicherheit in viel älteren Schichten. Es sei an dieser Stelle auch nochmals auf die früheren Darlegungen (S. 67) und Abb. 15 verwiesen, aus denen hervorging, daß bei 559,5 cm unbedingt ein Sprung in der Entwicklung anzunehmen ist.

Ganz gleichartig liegen die Verhältnisse bei 865 cm:

855 cm Schalenpflaster mit oft gut erhaltenen Ammoniten.

—864,5 cm Dunkelgrauer Ton.

Bei 864,5 cm scharfe Grenze.

865 cm Schalenpflaster wie oben, rasch übergehend in:

—880,5 cm Ton wie oben.

Auch hier beginnt die Tonbank 866—880 cm mit einem Ammonitenpflaster, das keinesfalls das Dach des Komplexes 855 bis 864 cm darstellen kann, da die Eigenschaftswerte (hier der mittlere Abstand der Außenrippen, gemessen an der Außenkante des letzten Umgangs), den zeitlichen Anschluß der Schicht 865 cm an das Hangende verlangen, wie aus Tabelle 36 hervorgeht.

In der gleichen Weise wie es oben bei den Dachbänken geschehen ist, läßt sich auch bei den Sohlbänken die Darstellung mittels Variationskurven zur Veranschaulichung der Unterbrechungen verwerten. Noch deutlicher als in Abb. 17 tritt in Abb. 18 die gruppenweise Scharung der Kurven heraus. So liegen die Kurven für den Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, aus der in 7 Schichtgruppen unterteilten kontinuierlich abgelagerten Tonfolge 136—539 cm sehr nahe beieinander (ganze und gerissene Linien), dann folgen beträchtlich nach rechts gegen größere Durch-

Tabelle 36.

Die sprunghafte Veränderung des Außenrippenabstandes beim *Zugokosmoceras*-Stamm im Horizont 864,5 cm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittlerer Abstand der Außenrippen mm
860	11	3,46
863	4	2,90
864	1	3,3
← Lücke		
865	29	2,55
866	3	2,53
868	1	2,1

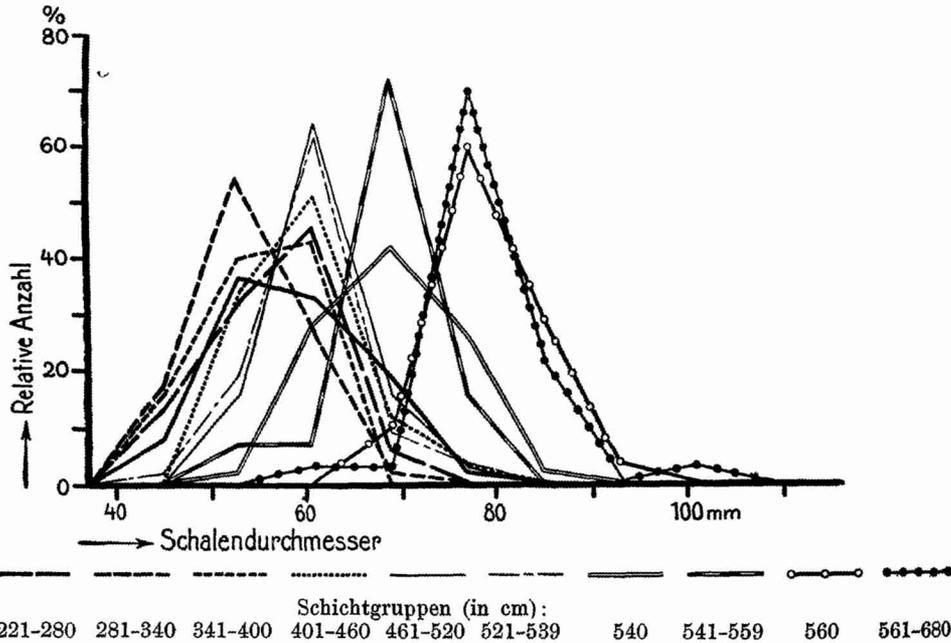


Abb. 18. Die Variationskurven für den Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, beim *Zugokosmoceras*-Stamm in den durch Sedimentationsunterbrechungen getrennten Schichtkomplexen: 136—539, 540—559, 560—680 cm.

messerwerte herausgeschoben, aber jeweils unter sich wieder gehäuft, die zwei Kurven des Komplexes 540—559 cm (Doppellinien) und der Schicht 560—680 cm (Kreis-Strichlinien). Man sieht an dem Diagramm deutlich, wie außerordentlich langsam in Wirklich-

keit die Entwicklung vorwärtsgeht, und wie erst durch die Unterbrechungsfugen bei 539,5 und 559,5 cm, die eine beträchtliche Zeit und damit Mächtigkeit an Sediment samt den darin eingebetteten Fossilien haben ausfallen lassen, ein scheinbar rascherer Fortschritt erzeugt wird.

**Dauer der Sedimentationslücken.** Die statistische Untersuchung eines zeitlich genau geordneten Materials ergibt also die Tatsache, daß Sedimentabsatz und Zeit keineswegs proportional sind, vielmehr treten lange Lücken auf, die biostratigraphisch durch einen scheinbaren Sprung in der Entwicklung, lithologisch durch dünne Horizonte von Bruchschill kenntlich sind. Wie lange dauerten nun diese Unterbrechungen? Die Dicke des Bruchschills, die Bewachsung mit Austern und andere fazielle Kennzeichen vermögen nur sehr ungenaue Anhaltspunkte zu bieten. Etwas bessere Angaben liefert uns die organische Entwicklung, indem man sich fragt, wie lange ein bestimmter Stamm brauchte, um einen scheinbaren Sprung in kontinuierlicher Umwandlung zu durchlaufen. Dabei muß man notwendigerweise die Voraussetzung machen, daß die phylogenetische Entwicklung während der ganzen ausgefallenen Zeit einsinnig und mit gleicher Geschwindigkeit verlief. Da aber diese Forderung, wie viele Beispiele zeigen, nur selten erfüllt ist, vielmehr Stockungen und kurze rückläufige Bewegungen in der Stammesgeschichte eigentlich die Regel sind, so erklärt sich zugleich die Tatsache, daß dies Verfahren nur ungenaue Werte zu liefern vermag. Die Methode läßt sich am besten graphisch an Hand der Abb. 9, 10, 19 und 20 (S. 64, 80 u. 81), erklären: man zeichnet in das Zeit-Eigenschaftskordinatenfeld die Regreßlinien ein, also die mittlere Entwicklungsgeschwindigkeit relativ zur Sedimentation. An den Unterbrechungsfugen (Vertikallinien) müssen diese mit einer Stufe aneinander absetzen, und es handelt sich nun um die Aufgabe, diese Fuge so weit zu erweitern, daß die beiden Regreßlinien in eine Gerade fallen. Auf diese Weise erhält man einen Ausdruck für die verlorene Zeitspanne, gemessen durch die Mächtigkeit der Tonschicht, die sonst unter gleichbleibenden Verhältnissen abgelagert wäre. Da der liegende und der hangende Regreß nie ganz gleich groß sind, so erhält man für die verflossene Zeit zwei Werte, die dadurch zustande kommen, daß man einmal von den älteren Schichten gegen oben verlängert, das andere Mal von den jüngeren gegen unten. In Tabelle 37 sind beide Zahlen angegeben, bei den Abbildungen ist dagegen der Mittelwert verwandt.

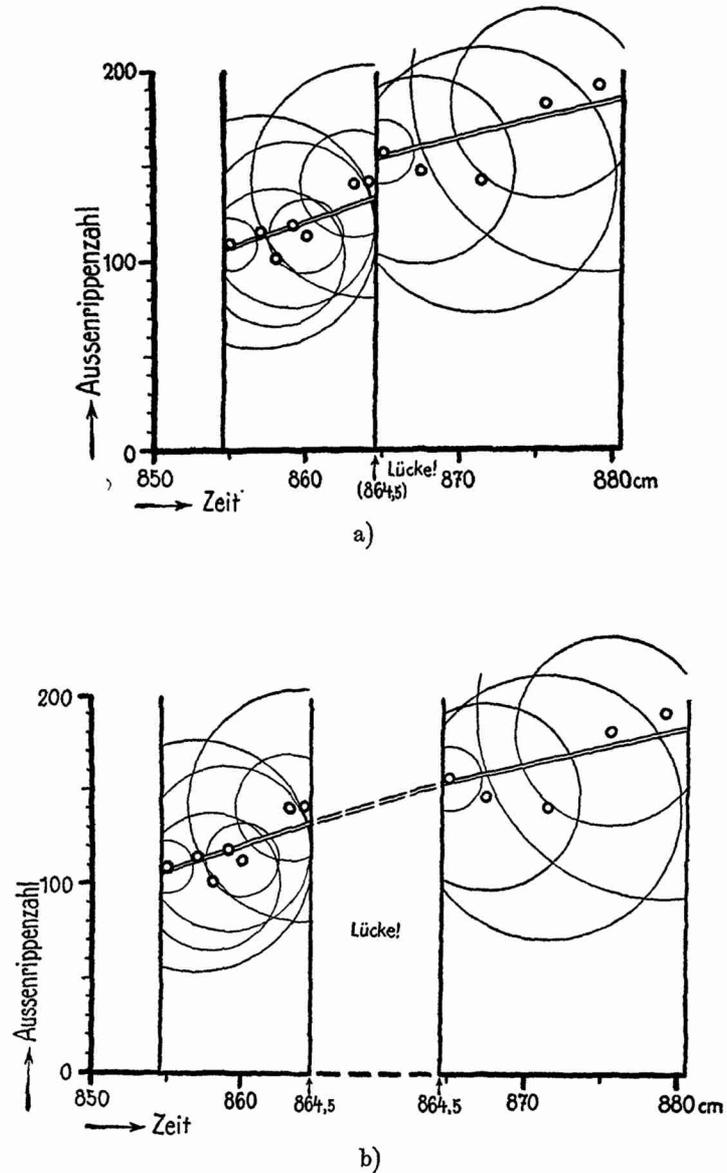


Abb. 19 a u. b. Ermittlung der Länge der Sedimentationsunterbrechung bei 864,5 cm mittels der phylogenetischen Entwicklung der Außenrippenzahl des *Zugokosmoceras*stamms.

Oben natürlicher Befund: Sprung in den Gruppenmittelwerten (kleine Kreise) und in der Regreßgeraden (Doppellinie).

Unten Deutung: Ausglättung des Entwicklungssprunges durch Einschub der verlorenen Zeitspanne.

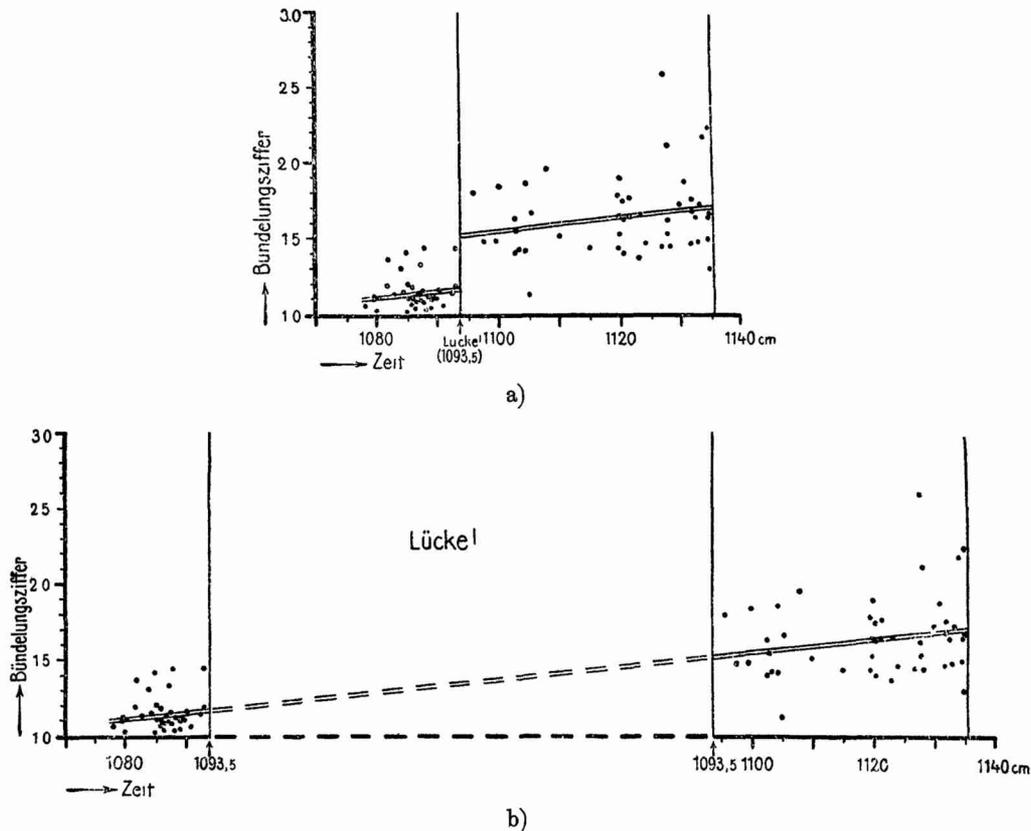


Abb. 20 a u. b. Ermittlung der Länge der Sedimentationsunterbrechung bei 1093,5 cm mittels der phylogenetischen Entwicklung der Bündelungsziffer im *Spinokosmocerastamm* (*Aculeatumzweig*).

Oben natürlicher Befund: Absetzen der Einzelwerte (Punkte) und der Regreßgeraden (Doppellinie).

Unten Deutung: Ausglättung des Entwicklungssprungs durch Einschub der verlorenen Zeitspanne.

Die Berechnung der Schichtlücke bei 39,5 cm — vgl. Tabelle 37 und Abb. 9 und 10 (S. 64) — aus dem Wachstum des Enddurchmessers und des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmocerastamm*, gibt ganz gut übereinstimmende Werte von etwa 3 cm Schichtausfall; doch soll nicht verschwiegen werden, daß die Auswertung der gleichen Lücke mit Hilfe des *Anakosmocerastamm* ganz unmöglich ist, da der Regreß in der liegenden Schicht fast gleich Null, in der hangenden Schicht negativ ist. In der gleichen Weise ist die Lücke bei 864,5 cm mit drei Merkmalen von *Zugokosmoceras* berechnet. Die Zahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang weist steigende,

Tabelle 37.

Die Berechnung der an den Sedimentationsunterbrechungen ausgefallenen Schichtmächtigkeit aus der phylogenetischen Entwicklung der Merkmale.

Schichtgruppe cm	R Regreß zwischen Sedimentation und Eigenschaftsab- änderung	Mittl. Eigen- schaftswert dicht unter- halb bzw. oberhalb der Unterbre- chungsfuge	Differenz (Größe des Sprun- ges)	Nicht überlie- ferte Zeit- spanne als Sediment- mächtig- keit cm	Benutzte Stämme und Eigenschaften
29—39,5 39,5—50	+ 0,55 ± 0,26 + 0,58 ± 0,46	82,3 83,5	+ 1,2	2,2 ± 1,0 2,1 ± 1,7	<i>Zugokosmoceras</i> Enddurchmesser in mm
29—39,5 39,5—50	+ 0,55 ± 0,16 + 0,33 ± 0,28	48,2 49,3	+ 1,1	2,1 ± 0,6 3,4 ± 2,9	<i>Zugokosmoceras</i> Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, in mm.
855—864,5 864,5—880	+ 2,9 ± 0,8 + 2,0 ± 1,3	134,3 154,3	+ 20,0	6,9 ± 1,9 10,0 ± 6,5	<i>Zugokosmoceras</i> Zahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang.
855—864,5 864,5—880	- 0,079 ± 0,021 + 0,011 ± 0,025	3,01 2,56	- 0,45	5,8 ± 1,5 —	<i>Zugokosmoceras</i> Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang in mm.
855—864,5 864,5—880	+ 0,45 ± 0,17 + 0,48 ± 0,19	31,9 33,1	+ 1,2	2,7 ± 1,1 2,5 ± 1,0	<i>Zugokosmoceras</i> Zahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang.
1075—1093,5 1093,5—1135	+ 0,0039 ± 0,0049 + 0,0047 ± 0,0030	1,18 1,53	+ 0,35	89 ± 112 75 ± 48	<i>Spinikosmoceras</i> Bündelungsziffer.
1075—1093,5 1093,5—1135	- 0,0004 ± 0,0002 + 0,0006 ± 0,0017	1,05 1,21	+ 0,16	— 262 ± 730	<i>Zugokosmoceras</i> Bündelungsziffer.
1075—1093,5 1093,5—1135	- 0,0031 ± 0,0033 + 0,0024 ± 0,0025	1,05 1,37	+ 0,32	— 135 ± 142	<i>Anakosmoceras</i> Bündelungsziffer.

ihr Abstand fallende Tendenz in der phylogenetischen Entwicklung auf, doch sind beide Größen keineswegs einfach reziprok, sondern es ist zu beachten, daß in den Rippenabstand außer der Anzahl noch der Schalendurchmesser eingeht. Als dritte Eigenschaft ist die Zahl der Innenrippen verwandt. Es ergibt sich einigermaßen übereinstimmend, daß etwa 4—10 cm Ton fehlen, abgesehen von einem Falle, wo der positive Regreß des Rippenabstandes eine Berechnung unmöglich macht. Für die Schichtlücke 1093,5 cm stehen drei verschiedene Stämme zur Verfügung, bei denen der Entwicklungssprung der Bündelungsziffer auf etwa 100 cm Schichtausfall hinweist, obwohl sich auch hier wieder einzelne Regreßwerte nicht in das allgemeine Bild fügen.

Wenn demnach auch die Ergebnisse der Rechnungen quantitativ nicht zu befriedigen vermögen, so dürften doch die Größenordnungen des ausgefallenen Schichtpakets richtig angegeben sein. Die Größe der übrigen Schichtlücken ließ sich teils aus Materialmangel, teils, weil die Regreßwerte nahe bei Null lagen oder entgegengesetztes Vorzeichen aufwiesen, nicht ermitteln.

### 8. Lithogenesis und Paläogeographie.

Die Grundlagen für die Beurteilung der Entstehungsbedingungen der Oxfordtonsedimente bieten die allgemeinen paläogeographischen Verhältnisse im oberen Dogger, sowie die Bio- und Lithofazies,

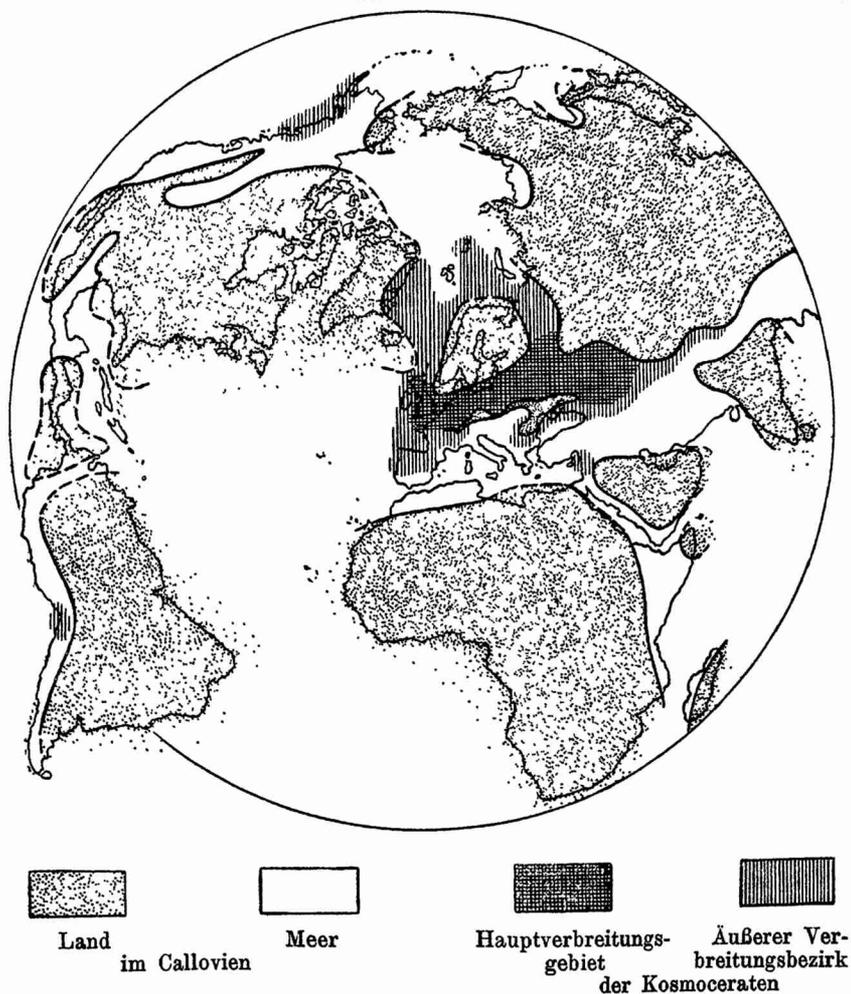


Abb. 21. Die tiergeographische Verbreitung der Kosmoceraten im paläogeographischen Rahmen.

wobei die statistisch ermittelten Gesetzmäßigkeiten bezüglich der Erhaltung und Verteilung der Organismen eine wertvolle Ergänzung zu liefern vermögen.

**Paläogeographisches Gesamtbild.** (Hierzu vgl. Abb. 21). Die geographische Karte des mesozoischen Europa ist beherrscht durch die große Ost-Westgeosynklinale der Tethys, an die sich nach Norden und Süden, zuweilen durch Inselzonen abgegrenzt, Schelfmeergebiete anschließen. Eine wichtige derartige Scheide stellt das vindelicische Festland dar, das im Callovien noch vom Montblancmassiv bis in die Dobrudscha reichte und das mitteleuropäische Flachseegebiet von der alpinen Geosynklinale abtrennte. Schon die Sedimente sind recht verschieden, in den Alpen und Karpathen finden sich an der Dogger-Malmgrenze Radiolarite und pelagische Kalke, in Mitteleuropa dagegen dunkle Tone, Kalksandsteine und Eisenoolithe —, aber auch tiergeographisch bildete das vindelicische Land eine trennende Barre, die sich gerade in der Verbreitung der Gattung *Kosm.* deutlich abspiegelt. Erst in der Dauphiné, bzw. am Schwarzen Meere war ja ein Austausch der Fauna zwischen Nord und Süd möglich, woraus sich einmal die großen Unterschiede zwischen Süddeutschland und den helvetischen Alpen, zwischen Krakau und den karpathischen Klippen erklären, zum andern aber auch das Hineinwandern der Kosmoceraten in das Krim-Kaukasus-Mangyschlak-system. Der oft betonte Gegensatz zwischen dem mitteleuropäischen und dem borealen Jura ist im Callovien weder in der Fazies noch in der Fauna sehr ausgesprochen, viel besser ließe sich aus der Verbreitung der Kosmoceraten und Cadoceraten die Abtrennung eines arktischen Areals von einem mitteleuropäisch-innerrussischen begründen, dessen Grenzen östlich und westlich von Fennoskandien, etwa im Petschoragebiet, bzw. zwischen Schottland und Spitzbergen zu suchen wären.

Die Sedimente für das nordeuropäische Callovienmeer wurden in der Hauptsache durch die große, epirogen aufsteigende Festlandsmasse des fennoskandischen Schildes geliefert, die noch von einem Kranze kleinerer, gegen Ende des Doggers versinkender Hochgebiete: Westrussische Insel, Ardenneninsel, Zentralplateau umgeben war. Auf der andern Seite des Atlantik lag das große laurentische Festland, das wohl ziemlich weit nach Osten, bis Island, vielleicht sogar bis an die Hebriden herüberreichte, sodaß nur ein relativ schmaler Durchlaß, die Shetlandstraße, gegen das arktische Meer blieb.

Unser besonderes Arbeitsgebiet, Mittelengland, liegt somit

nahe der Zugangsstraße zur Arktis, unweit des fennoskandischen Festlandes, das damals mit einem vorgeschobenen Teile, der cimbrischen Halbinsel (BRINKMANN 1924) bis in den Untergrund der heutigen Nordsee reichte. Bereits in Yorkshire macht sich die Küstennähe in der sandigen Entwicklung und der großen Lückenhaftigkeit des Callovien deutlich bemerkbar. Insbesondere ist auf die große Regression zur Zeit des Mittelcallovien hinzuweisen (zwischen B und C in Abb. 22), die in dem schon früher (BRINKMANN 1925) erläuterten schematischen Faziesprofil durch das englische Callovien in dem Fehlen des Sedimentes im Norden und dem starken Südwärtsgreifen der Sandschüttung zum Ausdruck kommt.

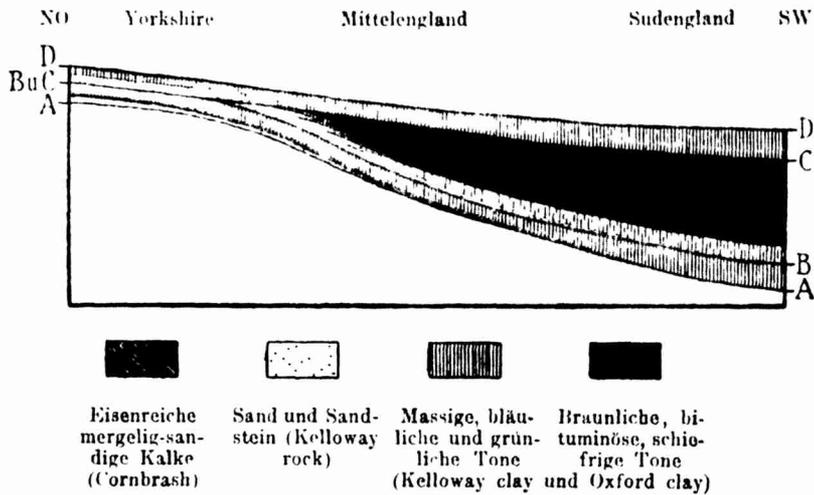


Abb. 22. Schematisiertes Faziesprofil durch das englische Callovien mit Einzeichnung von Isochronen (A—A usw.).

Diese Einengung des Sedimentationsraumes bedingte, daß die Zeitspanne B—C, der die 13 m Ton bei Peterborough angehören, an der Küste von Yorkshire nur durch eine Unterbrechungsfuge zwischen den Schichtkomplexen A—B und C—D vertreten ist, und hatte auch zugleich im Gefolge, daß Mittel- und Südengland, wie aus der Fazies der Sedimente zu entnehmen ist, eine besonders tiefe Absenkung erfuhr. Es handelt sich also um eine Kippbewegung, deren Achse gegenüber dem Unter-callovien beckeneinwärts verlagert war, wie dies bereits (1925 Abb. 4, S. 210) dargelegt wurde. Im Rahmen dieser paläogeographischen Verhältnisse und größeren tektonischen Ereignisse spielten sich Vorgänge von geringerem Ausmaße ab, die die fazielle und faunistische Gliederung des Profils im einzelnen bedingten.

Die Fazies. Bereits bei der Beschreibung des petrographischen Profils (S. 33) wurde darauf hingewiesen, daß nur eine beschränkte Anzahl von Faziestypen an dem Aufbau der Schichtfolge beteiligt sind. Sehen wir von unbedeutenden sandigen Einlagerungen im tiefsten Teile des Profils ab, so sind es:

Tone	{ Bräunlicher, pappiger Schieferton Dunkelgrauer Ton Grünlicher Ton Bläulichgrauer Ton mit pyriterfüllten Ammoniten	{ mit flachgedrückten Ammoniten
Schille		
und		
Bruchschille		

wozu noch seltene Einlagerungen von Geoden treten.

Die Tone. Die bräunlichen und die graubraunen Tone unterscheiden sich voneinander eigentlich nur durch ihren Gehalt an Bitumen:

Bräunlicher Ton: 9 % C, 1,5 % H, entsprechend etwa 11 % Bitumen,  
 Graubrauner Ton: 5,5 % C, 1,2 % H, entsprechend etwa 7,5 % Bitumen,

womit sicherlich in Zusammenhang steht, daß Fossilien im allgemeinen in der ersten Varietät viel häufiger sind als in der zweiten. Die Schichtung ist bei beiden sehr fein und bei dem gleichmäßigen klastischen Material fast unmerklich; es handelt sich im wesentlichen um Primärschieferung, insbesondere liegen die Ammoniten fast stets in Seitenlage im Sediment. Zartere Fossilien, wie Krebse und Fische sind oft überraschend gut und vollständig erhalten und weisen nur die Wirkungen der Fäulnis, aber keine Spuren von Leichenfraß auf. Bemerkenswert ist das Fehlen oder doch weitgehende Zurücktreten des Benthos, nur *Nucula* und *Pseudomonotis*, auch *Posidonomya* und *Spinigera* kommen gelegentlich und dann oft in doppelklappigen Exemplaren vor, von denen man wohl annehmen muß, daß sie zumeist aus seitlich gelegenen günstigeren Lebensgebieten durch die Strömungen eingespült wurden, während die langgedornte Schnecke auch im treibenden Tang gesessen haben mag. Im übrigen aber findet man nur Nekton und Plankton, wie Ammoniten, Belemniten, diese nicht selten mit erhaltenem Phragmokon, und Wirbeltierleichen.

Aus allen diesen Merkmalen ergibt sich, daß wir es mit einem guten Beispiel der „anäroben“ Sedimentation, wie ich sie (1927) nannte, zu tun haben, einem Schlammabsatz in sauerstoffarmen, z. T. wohl durch  $H_2S$  vergifteten Teilen des Meeres. Deshalb fehlt die Bodenfauna, durch die sonst die Feinschichtung und die nieder-

sinkenden vielgliedrigen Fossilien zerstört wären, deshalb andererseits der Bitumengehalt, der aus den nicht oxydierten organischen Resten entstanden ist.

Wie sich der Absatz des Tonschlammes im einzelnen vollzog, davon können die Geoden berichten, die gewissermaßen den ehemaligen Meeresboden in fossilisierter Form darstellen. Schon oben (S. 40) wurde erwähnt, daß die großen Knollen körperlich erhaltene Kosmoceraten führen, ja man kann nicht selten eine Schale aus der Geode in den Ton daneben verfolgen und feststellen, wie sie in der Randzone der Geode ihre Kalkspatfüllung verliert und zusammengepreßt wird. Daraus folgt, daß die Geoden ganz frühdiagenetisch verfestigt sind, zu einer Zeit, wo das überlagernde Sediment noch nicht mächtig genug war, um die eingebetteten leeren Schalen zu zerdrücken. Daß sie sehr nahe unter dem Meeresboden entstanden sein müssen, ergibt sich auch daraus, daß die ca. 30 cm mächtigen Geoden seitlich in eine etwa 8 cm dicke Tonbank übergehen. Daraus folgt, daß zur Zeit der Geodenerhärtung der Ton etwa 70—80% Wasser enthielt, ja man kann direkt sagen, daß der Kalk der Geoden den gleichen Raum einnimmt, den das Wasser im Ton daneben hatte, wozu recht gut stimmt, daß die Geoden zu etwa 65% aus Kalk bestehen. Auf Zahlen ähnlicher Größe kommt man auch von der Feststellung aus, daß Kosmoceratenwohnkammern, die nach Funden von anderen Stellen etwa eine Dicke von etwa 30 mm gehabt haben müssen, heute von einem Tonblatt von rund 4 mm Stärke erfüllt sind. Die Fossilien wurden also in einem ganz dünnflüssigen Tonbrei eingebettet, der wohl fast unmerklich in das Bodenwasser übergang und erst in größerer Tiefe stärker komprimiert und entwässert wurde.

Unter ganz andern Verhältnissen entstanden die grünlichen Tone, die immer in enger Verbindung mit den Breccienlagen stehen. Sie enthalten sehr wenig Bitumen, etwa  $4\frac{1}{4}\%$  (3,3% C und 0,8% H), sind ungeschichtet und führen im allgemeinen viel mehr Schalenbruchstücke und Bruchschill als die bräunlichen Tone, während ihnen gut erhaltene Krebse, Fische, Belemnitenphragmokone usw. völlig fehlen. Die Fauna besteht aus Belemniten, Ammoniten, nicht selten Austern und oftmals dickgepackten Lagen von *Nucula* und zeigt schon damit, daß es sich um Absätze im gutdurchlüfteten Flachwasser handelt, dessen organischer Gehalt vom wühlenden Benthos verzehrt wurde, wobei zugleich die Feinschichtung bereits bei der Entstehung der Zerstörung verfiel und gar keine Möglichkeit zur Einbettung vollständiger Leichen bestand. Die grünlichen

Tone ähneln in dieser Hinsicht durchaus den bläulichen mit Pyritfossilien in den höchsten Teilen des Profils über 1600 cm. Nahe dieser Grenze kann man verfolgen, wie bräunliche, pappige, feingeschichtete Tonbänke mehrfach mit blaugrauen, massigen wechsellagern, die biologischen Verhältnisse am Meeresgrunde also wiederholt zwischen anärob und durchlüftet wechselten, bis schließlich letztere die Oberhand behielten und die massenhafte Ansiedlung von großen Austern gestatteten.

Die Schill- und Bruchschillagen. Diese Fazies tritt quantitativ gegenüber dem Ton sehr zurück und bildet nur schmale, dafür aber viele Kilometer aushaltende Einlagerungen. Fassen wir zusammen, was uns die statistischen Daten über die Entstehung dieser Horizonte sagen, so ist es das Folgende: In allen Fällen sind die Schillagen mit kürzer oder länger dauernden Sedimentationsunterbrechungen verknüpft, sodaß man sie geradezu als Anzeichen für Schichtlücken verwerten darf. Hinsichtlich ihrer zeitlichen Stellung zu den Lücken zerfallen sie in zwei auch petrographisch unterscheidbare Gruppen, Dachbänke und Sohlbänke.

Die Dachbänke gehen durch allmähliche Zunahme des Bruchschills aus dem liegenden Ton hervor, werden nach oben gröber und schließen mit einem Ammonitenpflaster ab. Dieser räumlichen Verknüpfung entspricht ihre stratigraphische Stellung, denn sie führen stets die gleiche Fauna wie die liegenden Schichten, während in dem Ton unmittelbar über dem Deckpflaster plötzlich die neuen Formen auftreten. In der Dachbank fanden in der Regel starke postmortale Auslesevorgänge durch bewegtes Wasser statt, die die ursprüngliche Population zu ausgesiebten Pleten reduziert haben (S. 45). Damit steht die Tatsache in engem Zusammenhange, daß in dem Fossilpflaster fast ausschließlich beschädigte Schalen auftreten, während die Breccien überwiegend aus feinzerriebenen Ammonitengehäusen aufgebaut sind. Nach den ruhigen Epochen der tonigen Sedimentation folgten also periodisch Zeiten, in denen die Strömung allmählich zu stark wurde, um noch den Absatz von feinerem Detritus zuzulassen, sodaß sich die Sedimentpartikel stetig von Ton zu feinem und groben Bruchschill vergrößerten, bis es schließlich zur Ausbildung eines Ammonitenpflasters kam, einer submarinen Lesedecke im Sinne WEIGELTS, die zwar in ihrer mosaikartigen Verteilung einen gegen die Angriffe der Strömung verhältnismäßig widerstandsfähigen Panzer des Meeresbodens bildete, trotzdem aber nicht selten aufgewirbelt wurde. Zugleich sorgte die kräftige Wasserbewegung für eine genügende Zufuhr von

Sauerstoff, sodaß sich im Gegensatz zu den anäroben Verhältnissen im bräunlichen Ton ein reiches Benthos entfalten konnte. *Pseudomonotis*- und *Nuculas*schalen sind gelegentlich in Menge angehäuft, auch Trigonien finden sich, vor allem aber besiedeln Austern die leeren Ammonitengehäuse und zeigen damit, daß auf der Oberfläche der Schillbank während langer Zeit kein Sediment liegen blieb.

Das Profil der Sohlbank ist gerade umgekehrt aufgebaut: Hier entwickelt sich aus dem liegenden Ton eine meist nur dünne und unscheinbare Lage von *Pseudomonotis*bruchsill mit einzelnen Austern ohne besondere Beteiligung von Ammoniten, dann folgt die große zeitliche Lücke und erst mit dem Wiedereinsetzen der Sedimentation bildet sich ein Ammonitenpflaster, das nach oben durch eine *Nucula*-bank in den Ton verklingt. Die Zunahme des Benthos und die Bruchschillbildung spricht auch hier dafür, daß Wasserbewegung und Durchlüftung stärkeres Ausmaß erreichten und die Absatzunterbrechungen letzten Endes wieder als Strömungslücken zu deuten sind. Trotzdem bleiben eine Reihe von Erscheinungen schwierig zu erklären, nämlich einmal die Tatsache, daß die Unterbrechung selbst kaum gekennzeichnet ist, da doch das Schillpflaster schon ans Hangende anzuschließen ist und zweitens die abweichende Zusammensetzung der organogenen Komponente. Zwar läßt sich das Zurücktreten von Ammonitenbruchsill damit erklären, daß das Pflaster bald durch weitere Eindeckung der Zerstörung entzogen wurde und daher auch überwiegend unversehrte und nicht ausgelesene Schalen enthält, aber das Zurücktreten der Ostreen und das Vorherrschen von *Nucula* und *Pseudomonotis* findet damit noch keine befriedigende Deutung.

Verknüpfung der Fazies. Die obigen Erörterungen führen zu dem Schlusse, daß die Intensität der Wasserbewegung und der Durchlüftung die Hauptfaktoren darstellen, die für die vertikalen Fazies- und Faunenänderungen im Oxford clay verantwortlich zu machen sind, also der Wechsel von anäroben zu äroben Bedingungen mit seinen Wirkungen auf Lebewelt und Sediment, der Übergang vom stetigen zum verlangsamten oder gar auf lange Zeit stockenden Absatz, der sich in der Korngröße ausdrückt. Tiergeographische und rein biologische Ursachen oder Veränderungen im paläogeographischen Rahmen kommen dagegen nur untergeordnet in Betracht.

Ordnet man in diesem Sinne die Faziestypen in einer Reihe an, zu Anfang die anäroben Stillwassersedimente, am Ende die in stark bewegtem Wasser abgesetzten, so erhält man nachstehende Stufenfolge:

Bräunlicher pappiger Schiefertone  
 Graubrauner Schiefertone  
 Grünliche und graublau Töne  
 Feiner und grober Bruchschill  
 Schill und Schalenpflaster,

die aber nicht nur theoretische Bedeutung hat, sondern sich in fast der gleichen Anordnung vielfach in unserm Profil wiederholt, so daß man zu der Annahme gezwungen wird, daß die Lebens- und Faziesverhältnisse mehrfach in zyklischer Folge gewechselt haben.

Ein bezeichnendes derartiges Normalprofil, das man in den Schichten 0—135 cm und 880—1310 cm oftmals antreffen kann, ist der Dachbankzyklus, wie ich ihn nennen will, von oben nach unten (vgl. Abb. 23):

Kontinuierlich abgelagerte Schichtserie	{	2. Bräunlicher pappiger Schiefertone, allmählich übergehend in: 1. Grünlichen Töne.
Längere Sedimentations- unterbrechung	{	---- scharfe Grenze.
Kontinuierlich abgelagerte Schichtserie	{	6. Schalenpflaster, von Austern bewachsen. 5. Bruchschill, oben ganz grob, unten feiner und übergehend in: 4. Grünlichen Töne. 3. Bräunlicher Töne, durchzogen von Adern von grünlichem Töne, nach unten verklingend. 2. Bräunlicher pappiger Schiefertone, allmählich übergehend in: 1. Grünlichen Töne.
Längere Sedimentations- unterbrechung	{	---- scharfe Grenze.

u. s. w.

Beginnt man vom Liegenden, so bedeutet das Profil ein allmähliches Übergreifen anärober Bedingungen, das sich in der Zunahme des Bitumengehalts, dem Auftreten der Feinschichtung und den Besonderheiten der Fossilerhaltung ausspricht. Sodann folgt ziemlich rasch eine Besserung der biologischen Verhältnisse, die in dem Faziesübergang von Töne zu Schill und schließlich im langdauernden Abreißen der Sedimentation zum Ausdruck kommt. Besonderes Interesse verdienen dabei die Adern von grünlichem Töne, die von der Dachbank aus in den bräunlichen Töne eingreifen.

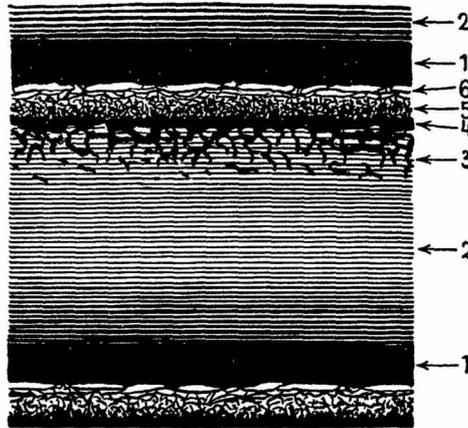


Abb. 23. Schematisiertes Faziesprofil des Dachbankzyklus.  
Zahlenerklärung im Text.

Es sind Schläuche von elliptischem, vor der Entwässerung jedenfalls kreisförmigem Querschnitt, die unregelmäßig gewunden und gelegentlich mit Bruchschill austapeziert sind, also Spuren von wühlenden benthonischen Tieren, in erster Linie wohl von Würmern, die zur Zeit der Sedimentationsunterbrechung das unter der Schilldecke geschützt lagernde Sediment durchfraßen und aufarbeiteten, sodaß in den obersten Zentimetern die Tone in der Regel völlig homogen und ungeschichtet, grünlich und fast frei von Bitumen wurden, während sich nach der Tiefe zu die Bohrgänge einzeln verfolgen lassen, bis sie sich schließlich etwa 5 cm unterhalb des Schalenpflasters ganz verlieren. An dieser sich oft wiederholenden Erscheinung läßt sich ausgezeichnet nachweisen, wie die Bildung bituminöser „Ölschiefer“ in anäroben Zeiten fällt, und wie andererseits eine bessere Durchlüftung durch kräftig bewegtes Wasser, das auch die Zunahme der Korngröße und die Auslesevorgänge in der Dachbank verursacht, eine Durcharbeitung des Sediments durch das wiedererscheinende Benthos ermöglicht, wobei zugleich mit der Entbituminierung die Feinschichtung beseitigt wird. Schließlich ist noch die dazu notwendige Zeit, während der die Dachbank offen lag, auf statistisch-biostratigraphischem Wege zu bestimmen. Nach einem beträchtlichen Intervall begann dann die erneute Sedimentation, anfangs noch unter äroben Bedingungen, wie sich aus der grünlichen Farbe und dem gelegentlichen Auftreten von *Nuculaschill* ergibt, allmählich aber vollzieht sich infolge der Verarmung an Sauerstoff wieder ein Übergang in bräunlichen Ton.

Der Sohlbankzyklus, der zwischen 136 und 880 cm häufig auftritt, ist folgendermaßen gebaut (vgl. Abb. 24):

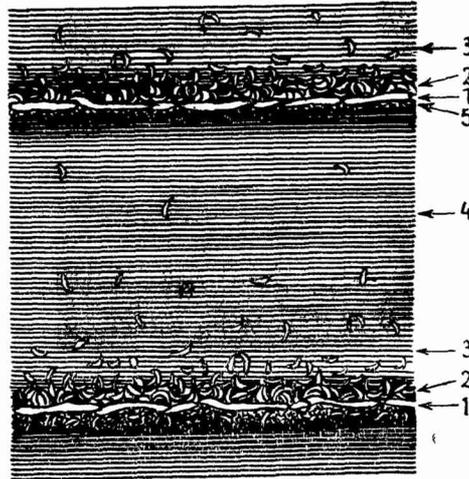


Abb. 24. Schematisiertes Faziesprofil des Sohlbankzyklus.  
Zahlenerklärung im Text.

- |   |   |  |
|---|---|--|
| Kontinuierlich abgelagerte Schichtserie | } | 4. Graubrauner schiefriger Ton, allmählich übergehend in:<br>3. Gleichen Ton mit <i>Nuculaschalen</i> , die unten zu einer<br>2. Schillbank angereichert sind.<br>1. Schalenpflaster von Ammoniten.  |
| Längere Sedimentationsunterbrechung     | } | ---- scharfe Grenze.   |
| Kontinuierlich abgelagerte Schichtserie | } | 5. Dünne <i>Pseudomonotisbreccie</i> , rasch übergehend in:<br>4. Graubraunen schiefrigen Ton, allmählich übergehend in:<br>3. Gleichen Ton mit <i>Nuculaschalen</i> , die unten zu einer<br>2. Schillbank angereichert sind.<br>1. Schalenpflaster von Ammoniten. |
| Längere Sedimentationsunterbrechung     | } | ---- scharfe Grenze.   |

u. s. w.

Auch hier setzt nach einer Phase ruhigen Tonabsatzes eine kräftige Wasserbewegung und bessere Durchlüftung ein, die gelegentlich Austern die Ansiedlung gestattete, aber sehr stark können die Strömungen nicht gewesen sein, denn während der langen Zeit der Unterbrechung bedeckte nur eine dünne Lage von *Pseudomonotis*bruchschill den Meeresboden, während es zur Ablagerung eines richtigen Ammonitenschalenpanzers eigenartigerweise erst mit dem Einsetzen einer neuen Sedimentation kam. Mit diesem Basalpfaster ist zumeist eine dichtgepackte Bank aus *Nucula*-schalen verknüpft, mit dem Nachlassen der Strömung und dem Wiederbeginn des Absatzes von bituminösem Ton verliert sich jedoch sehr bald die benthonische Fauna wieder.

Zyklische Sedimentation und ihre Ursachen. Den beiden Zyklen ist gemeinsam die periodische Aufeinanderfolge und Verknüpfung von Bewegt- und Stillwasserbedingungen samt ihren Auswirkungen auf Fazies und Fauna. Welches waren die Ursachen dieses oft wiederholten Wechsels, genügten dazu Verlegungen der ozeanischen Strömungen oder ist die Annahme von Krustenbewegungen, die den Meeresboden zwischen Tief- und Flachwasser schwanken ließen, notwendig? Mit KLÜPFEL und H. FREBOLD bin ich bereits früher dafür eingetreten (1925), daß die Sedimentationszyklen durch periodische Undationen bedingt sind, und konnte dies sehr klar an der Küste von Yorkshire zeigen, wo eine posthume Hebungsachse, die lange Zeit im selben Sinne wirkte, die Verbreitung und Mächtigkeit der einzelnen episodischen Sedimentschüttungen regelte.

Für die Zyklen des Oxfordtons von Peterborough fehlt ein derartiger Nachweis noch und muß späteren regionalen Untersuchungen vorbehalten bleiben. Vieles aber spricht dafür, so die regelmäßige Aufeinanderfolge der Fazies im Dach- und Sohlbankzyklus, die weite flächenhafte Erstreckung der Schillhorizonte und die lithologischen Analogien mit dem Calloviem von Yorkshire, wo die Sedimentationslücken ebenfalls als scharfe petrographische Grenzen und Bankungsfugen in Erscheinung treten. Trifft die tektonische Deutung zu, so würde das heißen, daß die Fossilbreccien mit ihrer Konzentration von Ammoniten und Muscheln nicht biologisch, etwa durch reiches Leben oder plötzliches Sterben zu erklären sind, sondern rein tektonisch entstanden, indem die Bodenbewegungen einen zyklischen Wechsel der Wassertiefe zur Folge hatten<sup>1)</sup>. Diese Ansicht wird dadurch noch besonders gestützt,

1) Vgl. BRINKMANN 1927. Zu dem gleichen Schlusse ist inzwischen auch H. FREBOLD (1927) gekommen.



Abb. 25. Schematisches Diagramm zur Veranschaulichung der zyclischen Undationen des Meeresbodens im Calloviem Englands. Senkung unter die Denudationslinie bedeutet Sedimentablagerung, Hebung darüber Absatzlücke.

daß die Fossilien der Schillhorizonte keineswegs sofort nach dem Tode eingebettet wurden, sondern noch beträchtliche Umlagerungen und Auslesevorgänge durchmachten, wie sich statistisch erweisen läßt.

Sucht man auf dieser Grundlage die Bewegungsvorgänge diagrammatisch darzustellen, indem man annimmt, daß die Reihe: Bräunlicher Ton -Grünlicher Ton -Schill -Schalenpflaster im Sinne steigender Verflachung angeordnet ist, so kommt man etwa zu dem Bilde Abb. 25. Die epirogene Bewegungskurve von Sohl- und Dachbankzyklus dürfte nicht wesentlich verschieden sein, nur der Beginn der Absenkung verlief wohl im ersteren Falle etwas langsamer als im zweiten, während andererseits die Dachbänke anscheinend in noch erheblich flacherem Wasser abgelagert wurden als die Sohlpflaster. Die Auf- und Abbewegungen des Meeresbodens müssen randlich als Re- und Transgressionen in Erscheinung getreten sein, dazu stimmt sehr gut, daß die letzte gröbere terrigene Einschwemmung als Nachklang der sandigen Sedimentation der Macrocephalenschichten gerade in einer Dachbank zu finden ist (33,5 cm).

### 9. Zur Erklärung der Diagramme und Tabellen.

Die besondere Methodik der vorliegenden Untersuchungen besteht darin, an dem Beispiel der Kosmoceraten die Eigenschaften der Organismen in ihrem zeitlichen Wandel auf das Genaueste zu verfolgen. Damit erwächst die Notwendigkeit, für Zeit und Merkmal zahlenmäßige Werte einzuführen und die Ergebnisse auf der Koordinatenebene oder in Tabellen darzustellen.

Die Zeit wird durch die Mächtigkeit des abgelagerten Sediments von einem willkürlichen Nullpunkt ab gemessen, wobei als Einheit das cm dient. Jeder Horizont und damit auch die darin eingeschlossenen Fossilien innerhalb der Sedimentsäule tragen somit eine Längenmaßziffer, die ihre Stellung innerhalb des Profils festlegt, wobei größere Zahlen jüngeren, kleinere älteren Schichten und Fossilien entsprechen. Die gesamte, 1300 cm mächtige Tonfolge ist je nach den Erfordernissen in eine Anzahl von Einzelpaketen unterteilt, von einem bis mehreren Zehnern cm Mächtigkeit,

für die die Bezeichnung Schichtgruppe verwandt wird. Die Schichtgruppe 10—20 cm z. B. enthält alle Fossilien, die zwischen 9,5 und 20,5 cm gefunden wurden, die Schichtgruppe 21—35 cm diejenigen zwischen 20,5 und 35,5, wobei nochmals bemerkt sei, daß die halben cm ausschließlich rechnerische Bedeutung haben, gesammelt wurde nur auf 1 cm genau.

Daß Zeit und Sediment einander keineswegs proportional sind, sondern infolge der Lückenhaftigkeit des Absatzes in einem sehr verwickelten Verhältnis stehen (vgl. S. 53 ff.), braucht hier nicht noch einmal wiederholt zu werden.

Die Eigenschaften sind ebenfalls numerische Größen der Kosmoceratenschale und zwar entweder Längenmaße, wie Enddurchmesser u. dergl., die stets in mm als Einheit angegeben sind, oder benannte Zahlen, wie Rippenanzahl u. s. w., oder aber unbenannte Verhältnisgrößen, wie die Teilungsziffer, die z. T., wie etwa die Nabelweite, in % des Enddurchmessers gegeben sind. Die genauen Definitionen sind im Abschnitt 2 enthalten.

Die Tabellen vermitteln in der im Teil II meist benutzten Form die Beziehungen zwischen Zeit und Eigenschaft und zwar in einer Weise, die gegenüber dem im Felde geführten Tagebuch bereits sehr zusammengedrängt ist. Die einzelnen Horizonte sind je nach Bedarf zu Schichtgruppen zusammengefaßt, deren natürliche Begrenzungen in vielen Fällen die Unterbrechungsfugen bilden; so gut wie niemals wurden jedenfalls Schichten über eine Lücke hinweg vereinigt.

Die Eigenschaften der in dem betreffenden Komplex gefundenen Schalen, deren Anzahl Spalte 2 enthält, sind durch den Mittelwert mit beigefügtem mittleren Fehler dargestellt (Spalte 3). Die Variabilität ist einheitlich durch das relative Maß des Variationskoeffizienten, gleichfalls mit einfachem mittlerem Fehler angegeben worden (Spalte 4).

In ähnlicher Weise sind andere Tabellen, vor allem im Teil I, die die prozentuale Beteiligung einzelner Arten oder Stämme darstellen oder ganze und beschädigte Exemplare in Beziehung setzen usw., aufgebaut. Überall<sup>1)</sup> ist der einfache mittlere Fehler beigefügt, fehlt er und der Variationskoeffizient einmal, so geschah es deshalb, weil eine zu geringe Individuenanzahl vorlag, um einen richtigen Wert der Standardabweichung zu verbürgen. Die Sedimentationsunterbrechungen sind stets durch ausgezogene Horizontalstriche angegeben.

---

1) Mit alleiniger Ausnahme der Tab. 16—29.

Die Diagramme dienen als anschauliche graphische Ergänzungen zu den Tabellen. Auf der Abszisse wurde in der Regel als Zeitmaß die Sedimentmächtigkeit aufgetragen und zwar stets von links nach rechts von älteren Schichten gegen jüngere fortschreitend. Sedimentationslücken sind hierbei nicht ausgespart, da ihre Länge ja einstweilen noch zu schwierig abzuschätzen ist (vgl. S. 79). Sie sind aber in allen Fällen als vertikale Linien eingetragen. Dreht man also die graphische Darstellung um  $90^\circ$ , so erhält man ein maßstäbliches, verkleinertes Bild des Aufchlusses mit seiner Wechsellagerung von Bruchschillagen (Vertikallinien) und Tonbänken (Intervalle zwischen den Linien). Die Ordinatenlänge bezeichnet die Eigenschaftsgröße zu dem betreffenden Zeitpunkt, nur ist es schwierig, die stetige Entwicklung der Organismen sinngemäß und doch mit genügender Genauigkeit im Koordinatenfelde einzutragen. Am besten wäre naturgemäß die Darstellung durch eine gekrümmte Kurve, aber diese verlangt zu ihrer Konstruktion ein außerordentlich großes Material, für das selbst unsere 3000 Exemplare bei weitem nicht ausreichen würden. Stattdessen könnte man versuchen, überall Regreßlinien zu zeichnen, aber auch das stößt auf Schwierigkeiten, deren größte die Frage ist, einen wie dicken Schichtkomplex man zur Berechnung des Regresses zusammenfassen soll, mit andern Worten, auf wie lange Zeit es gestattet ist, die infolge der sich sicherlich ständig ändernden Entwicklungs- und Sedimentationsgeschwindigkeit gekrümmte Kurve durch eine Gerade zu ersetzen. Ohne Willkür wird man da kaum verfahren können, und deshalb erscheint es als das Richtigste, nur möglichst geringmächtige Schichtgruppen zusammenzufassen und anzunehmen, daß der Mittelwert während derselben konstant bleibt. Man erhält dann im Koordinatenfelde eine Kette kurzer Horizontalstriche, die sich treppenförmig aneinanderfügen, deren Länge der Mächtigkeit der Schichtgruppe, deren Höhe über der Basis der Eigenschaftsgröße entspricht, wie in Abb. 26. Um einen Begriff davon zu geben, wie genau ihre Lage feststeht, sind sie in vielen Fällen oben und unten von zwei gleich langen Horizontalstrichen, dem Abstände des dreifachen mittleren Fehlers, begleitet. Innerhalb des so gegebenen Spielraumes liegt bekanntlich der wahre Mittelwert mit mehr als 99,7 % Wahrscheinlichkeit. Aus der Konstruktion und ohne weiteres aus Abb. 26 geht hervor, daß die einzelnen Unstetigkeiten innerhalb der Treppenkurve durch zwei Ursachen bedingt sind: in einem Teil der Fälle handelt es sich um Sprünge, die nur rechnerisch durch die Zusammenfassung der Schichtgruppen bedingt sind, da einmal allen Mittelwerten eine

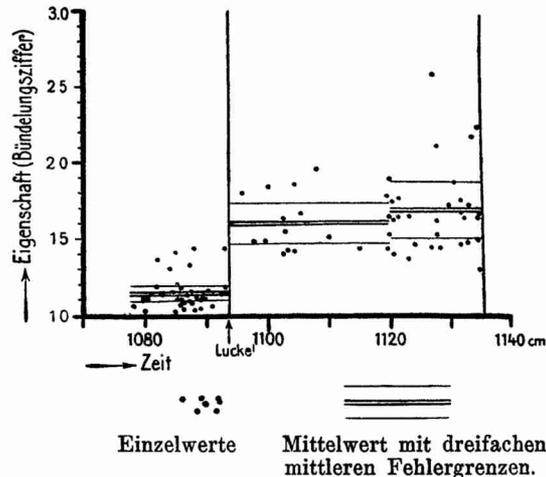


Abb. 26. Ein Beispiel für die Beziehungen zwischen den Einzelwerten und der Treppenkurve der Mittelwerte (mit dreifachen mittleren Fehlergrenzen als Genauigkeitskriterien).

Naturgegebene (bei 1093,5 cm) und errechnete (bei 1120 cm) Treppenabsätze.

gewisse Ungenauigkeit anhaftet und sich zweitens die betreffende Eigenschaft innerhalb des Schichtgruppenzeitraums bereits etwas geändert hat, so bei 1120 cm. Diese Sprünge würden also bei einer abweichenden Zusammenfassung an eine andere Stelle rücken. Sodann aber gibt es auch Diskontinuitäten, die in der Natur gegeben sind, wie bei 1093,5 cm und daher keine Verlegung zulassen, das sind die Entwicklungssprünge an den Unterbrechungsfugen, die durch den Ausfall an überlieferter Zeit entstanden sind. Die Diagramme sind demnach in der durch Abb. 27 dargestellten Weise zu deuten, d. h. rechnerische Sprünge sind durch eine Regreßlinie geglättet zu denken, während durch Unterbrechungen bedingte Unstetigkeiten durch Einschub einer ausreichenden Zeitspanne auszugleichen sind.

Außer den Zeit-Eigenschaftsdiagrammen sind auch Variationskurven verwandt, bei denen wie üblich auf der Abszisse die Eigenschaft, auf der Ordinate die Individuenzahl aufgetragen ist. In allen Fällen sind bestimmte Eigenschaftsgruppen zu Klassenvarianten zusammengefaßt, während der Vergleichbarkeit halber die Gesamtanzahl auf 100 % berechnet wurde, sodaß alle Variationskurven gleichen Flächeninhalt besitzen. Die erhaltenen Punkte mit dem Klassenmittelpunkt als Abszisse, der prozentualen Klassenfrequenz als Ordinate, sind durch einen Polygonzug verbunden. Wenn verschiedenaltige Faunen in dieser Weise verglichen werden

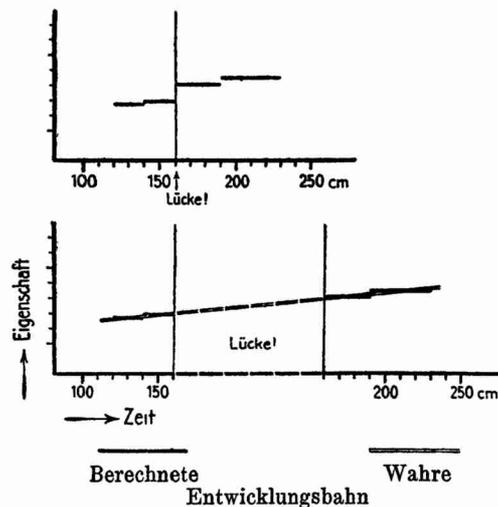


Abb. 27. Zwei schematische Diagramme zur Erklärung der Treppensprünge der Mittelwerte.

Oben: Aus den Beobachtungen berechnetes Bild.

Unten: Deutung.

sollen, sind entweder die einzelnen Variationskurven in zeitlicher Folge nebeneinander gezeichnet, oder aber sie sind in einem Felde dargestellt, und dann durch abweichende Liniensignatur unterschieden.

### 10. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil I.

Das Untersuchungsmaterial stellt die im Callovien (Ob. Braunem Jura) lebende Ammonitengattung *Kosmoceras* dar, im besonderen die 12 Arten des Mittel- und des unteren Obercalloviens, die sich auf 4 Stammreihen (= Untergattungen) verteilen. (S. 5). Von diesen wurden insgesamt über 3000 Exemplare in den Oxford clay-Aufschlüssen um Peterborough (etwa 120 km nördlich von London), deren petrographisches Profil auf S. 28 ff. angegeben ist, gesammelt. In der genauer untersuchten etwa 13 m mächtigen Tonfolge sind Kosmoceraten nicht selten und relativ gut, wenn auch flachgedrückt, erhalten (S. 39), daneben führen die Tone noch eine reiche andere Fauna. (S. 37).

Die Methode. Die vorliegende Arbeit verfolgt das Ziel, so exakt wie möglich die zeitlichen Veränderungen der Organismen festzustellen. Zu diesem Zwecke wurde das relative Alter der Fossilien durch Einmessung genau festgelegt und die gesammelten Kosmoceraten selbst in Bezug auf verschiedene Eigen-

schaften (Gehäusegröße und -form, Skulpturierung mit Rippen und Knoten, Mündungsform), die auf S. 5 ff. im einzelnen definiert sind, durchgemessen. Als Maßeinheit bei der Horizontfestlegung dient das cm, bei der Ausmessung der Fossilien das mm.

Die Verarbeitung der auf diese Weise gewonnenen rund 15000 Einzelwerte vollzog sich mittels der Variationsstatistik. Zu diesem Zwecke ist auf S. 11 ff. ein Überblick über die Rechenverfahren gegeben, die zur Gewinnung der konventionellen Werte führen. Häufig benutzt wird der Mittelwert, das arithmetische Mittel einer Anzahl von Individuen, während der Variationskoeffizient (= Standardabweichung in % des Mittelwertes) ein gutes Maß der Variabilität liefert. Schiefheitsziffer und Exzeß dienen in manchen Fällen zur Kennzeichnung der Form der Variationskurve. Die gegenseitigen Beziehungen zwischen zwei Größen lassen sich in kurzer Form durch die Korrelationsziffer und den Regreß ausdrücken. In allen Fällen ist von besonderer Bedeutung die Angabe des mittleren Fehlers, die erst eine kritische Beurteilung der Genauigkeit ermöglicht.

Beigefügt ist ein kurzer historischer Abschnitt über die Verwendung statistischer Methoden in der Paläontologie. (S. 22 ff.).

Fehlerquellen. Die Erörterungen der Genauigkeit, mit der sich die Zahlenwerte bei einer derartigen Untersuchung festlegen lassen, führt zu der Feststellung, daß die kleinen Fehler, die bei der Vermessung durch die Art der Fossilisation und möglicherweise auch durch nekroplanktonische Verfrachtung entstehen, zu vernachlässigen sind (S. 11, 39 u. 41). Größere Bedeutung dagegen beanspruchen systematische Fälschungen des ursprünglichen Bildes, die durch eine postmortale Auslese der leeren Gehäuse in bewegtem Wasser entstehen und die die Bildung von in bestimmter Richtung ausgesiebten Fossilgesellschaften, den Pleten, aus den ursprünglichen Populationen im Gefolge haben (S. 40 ff.).

Zeitmessung. Die Beziehungen zwischen der Mächtigkeit des abgelagerten Sediments und der Zeit sind derart, daß die Sedimentation diskontinuierlich erfolgte, indem während relativ langer Zeiten die Strömungen jeglichen Absatz unterbanden. Diese Sedimentationslücken sind nicht nur statistisch-biostratigraphisch durch einen scheinbaren Sprung in der an sich stetig (S. 54 ff.) verlaufenden Entwicklung kenntlich (S. 66), sondern machen sich auch lithologisch als dünne Schill- und Bruchschillagen bemerkbar (S. 70). Die verschiedenen Typen der Unterbrechungsfugen, Dachbänke und Sohlbänke, werden besprochen (S. 70 ff.), und die Länge der nicht überlieferten Zeit aus der Entwicklung abgeschätzt (S. 79 ff.).

Paläogeographie und Lithogenesis. Im Rahmen der gesamten paläogeographischen Verhältnisse wird geschildert, wie die großen Faziesänderungen durch tektonische Bewegungen am Rand des fennoskandischen Festlandes verursacht sind (S. 83 ff.). Das Alternieren zwischen Tonen und Schillschichten wird durch einen periodischen Wechsel zwischen stillem und bewegtem Wasser erklärt, wobei die bituminösen Tone alle Anzeichen anärober Entstehung tragen, während die Bruchschillhorizonte unter der Einwirkung rascher Strömungen in gut durchlüftetem Wasser entstanden (S. 86 ff.). Der Grund für die regelmäßige zyklische Wiederkehr der einzelnen Fazies (Dachbank- und Sohlbankzyklus) dürfte in epirogenen Hebungen und Senkungen des Untergrundes zu suchen sein, die einen Wechsel von tieferem und flacherem Wasser hervorriefen. (S. 93 ff.).

Die Darstellung des gesamten Materials erfolgt in Tabellen und Diagrammen. In beiden Fällen sind zumeist die Fossilien aus gewissen Sedimentkomplexen (= Schichtgruppen) vereinigt, für die Mittelwert, Variationskoeffizient usw. berechnet wurden. Für die graphische Veranschaulichung wurde zumeist das Zeit (Sediment)-Merkmalskoordinatenfeld gewählt, in dem die Sedimentationsunterbrechungen (Breccienlagen) als Vertikallinien, die Eigenschaftsmittelwerte als Treppenlinien erscheinen, die sich theoretisch, d. h. bei unendlich viel Material und lückenloser Sedimentfolge, zu stetigen Entwicklungskurven zusammenschließen müßten. In andern Fällen sind auch Variationskurven in der üblichen Form verwandt. Wo überhaupt angegeben, enthalten die Tabellen die einfachen, die Diagramme stets die dreifachen mittleren Fehler (S. 94 ff.).

---

## II. TEIL:

### Statistische Biostratigraphie der Einzelstämme.

Im ersten Teile sind die allgemeinen Grundlagen der Arbeitsmethodik erörtert, wobei zugleich eine Reihe von Ergebnissen gewonnen wurden, die für das Verständnis des Folgenden von Wichtigkeit sind, wie etwa die Kenntnis der nachträglichen Veränderungen, die die Populationen erleiden können, oder der Zusammenhänge zwischen Zeit und Sedimentabsatz. Die Aufgabe von Teil II wird darin bestehen, das Gesamtmaterial an statistischen Werten darzustellen und zwar in systematisch geordneter Weise. Man geht hier zweckmäßig von den Untergattungen des Genus *Kosmoceras*:

*Zugokosmoceras*

*Anakosmoceras*

*Spinikosmoceras*

*Kosmoceras* s. str.

aus, die ja zugleich phylogenetisch einheitliche Stammlinien darstellen, in denen sich kontinuierlich Art an Art kettet. Innerhalb jedes Stammes wird sodann jede Eigenschaft, über deren genauere Definition S. 5 ff. gesprochen ist, in ihrem zeitlichen Wandel verfolgt, wobei auf die Arten keinerlei Rücksicht genommen zu werden braucht, da sie ja nur sekundäre, rein konventionelle Ausschnitte aus der natürlichen Einheit der phylogenetischen Entwicklungslinie verkörpern. Überdies sind die Unterschiede der Arten und Untergattungen im systematischen Teil V eingehend auseinandergesetzt.

In der Hauptsache bringt Teil II die Tabellen und Diagramme der Eigenschaftsmittelwerte für die verschiedenen Schichtgruppen. Hieran schließen sich kurze Erläuterungen, die auf bemerkenswerte Erscheinungen hinweisen, Erörterung der Kurvenform (Schiefheit, Exzeß) oder der korrelativen Beziehungen, die zwischen den Eigenschaften einer Art bestehen.

A. Der Stamm *Zugokosmoceras*.

(Taf. II, Fig. 1—7; Taf. V).

Wir beginnen zweckmäßigerweise mit der Untergattung, die im Oxfordton um Peterborough in allen Schichten am häufigsten vertreten ist und von der daher das größte Material vorliegt. Die Glieder dieses Stammes, so weit er verfolgt wurde, bestehen aus 4 Arten, deren Unterschiede und deren vertikale Lebensdauer im Profil kurz aufgeführt seien (von der ältesten zur jüngsten).

Tabelle 38.

Die Unterscheidungsmerkmale und die Verbreitung der Arten des Stammes *Zugokosmoceras*.

Arten	Merkmale	Verbreitung (in cm)		
		Vorläufer ab	Größte Häufigkeit	Nachläufer bis
<i>enodatum</i>	Flankenknoten früh verschwindend, von den nächsten Umgängen überwachsen. Schale zum Schluß glatt. Enddurchmesser < 90 mm, Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, < 50 mm	?	?—60	78
<i>Jason</i>	Flankenknoten nicht vor der übrigen Skulptur verschwindend, nicht überwachsen. Schale zum Schluß glatt. Enddurchmesser > 90 mm, Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, > 50 mm	0	40—135	340
<i>obductum</i>	Außenknoten bleiben bis zum Schlusse, Außenrippen verstreichen	—	136—854	864
<i>Grossowrei</i>	Auch die Außenrippen bleiben bis zum Schlusse. Keine Bündelrippen	793	855—920	1000
<i>Proniae</i>	Außenrippen gebündelt	856	960—2900	—

## 1. Enddurchmesser.

Die phylogenetische Entwicklung, wie sie sich aus der Tabelle und den Diagrammen Abb. 28 u. 29 ergibt, zeigt, daß die Schale im Laufe der Zeit mehrfache beträchtliche Größenveränderungen durchmachte, auf die hier schon hingewiesen sei, da sie für spätere Betrachtungen von Bedeutung sind. In den ältesten Schichten wächst der Durchmesser ziemlich rasch von 62 auf 119 mm (Taf. II, Fig. 1 u. 2), dann folgt ein Abfall auf 96 mm (Taf. II, Fig. 3) und ein erneuter Anstieg (Taf. II, Fig. 4), der nach einer Reihe von kleineren, aber entwicklungsgeschichtlich nicht unwesentlichen Schwankungen zwischen 136 und 539 cm bei 793 cm zu der recht beträchtlichen Größe von 147 mm führt (Fig. 4). Nach diesem Maximum

Tabelle 39 (hierzu Abb. 28 u. 29)<sup>1)</sup>.  
Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient%
7—20	12	61,6 ± 1,5	8,7 ± 1,8
21—25	12	82,8 ± 1,5	6,2 ± 1,3
26—28	23	85,0 ± 1,9	10,6 ± 1,6
29—39	32	78,2 ± 0,9	6,4 ± 0,8
40—45	16	84,9 ± 1,4	6,6 ± 1,2
46—50	9	88,5 ± 3,4	11,6 ± 2,8
56—78	19	105,8 ± 3,7	15,4 ± 2,5
79—90	8	109,3 ± 3,1	7,9 ± 2,0
91—120	15	114,7 ± 2,2	7,5 ± 1,4
121—135	9	119,0 ± 3,0	7,5 ± 1,8
136—160	9	95,6 ± 2,2	7,2 ± 1,7
161—200	11	96,3 ± 2,4	8,2 ± 1,8
201—240	5	94,8 ± 2,9	6,8 ± 2,2
241—260	12	93,7 ± 2,1	7,6 ± 1,6
261—300	7	95,7 ± 3,2	9,0 ± 2,4
301—320	5	85,2 ± 4,0	10,5 ± 3,3
321—340	14	91,0 ± 2,0	8,3 ± 1,6
341—360	7	97,9 ± 3,7	10,0 ± 2,7
361—380	7	93,7 ± 2,1	5,9 ± 1,6
381—440	6	102,0 ± 2,8	6,7 ± 1,9
441—460	12	99,8 ± 3,1	10,9 ± 2,2
461—500	6	113,2 ± 4,5	9,7 ± 2,3
501—520	19	110,9 ± 3,6	14,2 ± 2,3
521—530	20	101,8 ± 2,0	9,0 ± 1,4
531—539	13	106,1 ± 2,5	8,4 ± 1,6
540	38	112,8 ± 1,9	10,3 ± 1,2
541—559	10	112,7 ± 2,5	7,1 ± 1,6
560	27	128,0 ± 1,5	6,0 ± 0,8
561—680	15	126,7 ± 3,5	10,6 ± 1,9
681—690	13	130,4 ± 2,2	6,2 ± 1,2
691—759	13	117,7 ± 4,4	12,4 ± 2,4
760—780	16	131,3 ± 3,3	10,0 ± 1,8
781—792	8	144,1 ± 4,5	8,8 ± 2,2
793	31	146,6 ± 2,0	7,5 ± 1,0
794—854	6	129,2 ± 10,3	19,5 ± 5,6
855	23	129,1 ± 2,0	7,3 ± 1,1
856—864	21	124,8 ± 3,1	11,3 ± 1,7
865	33	127,1 ± 2,5	11,1 ± 1,4
866—880	7	140,9 ± 9,2	17,4 ± 4,6
881—894	7	132,4 ± 6,4	12,3 ± 3,4
895	9	117,1 ± 3,7	9,6 ± 2,3
896—920	15	123,9 ± 3,0	9,4 ± 1,7
961—980	11	113,2 ± 2,4	7,1 ± 1,5
981—990	12	109,0 ± 2,7	8,6 ± 1,7
1080—1093	22	115,0 ± 2,2	7,3 ± 1,3
1094—1120	14	121,7 ± 4,0	12,3 ± 2,3
1121—1135	21	120,8 ± 2,9	11,0 ± 1,7
1270—1310	23	123,4 ± 3,2	12,4 ± 1,8

1) Die in den folgenden Tabellen nicht aufgeführten Schichten 921—960, 991—1080 u. 1136—1270 cm enthalten ebenfalls Kosmoceraten und wurden nur aus Zeitmangel nicht mehr abgesammelt.

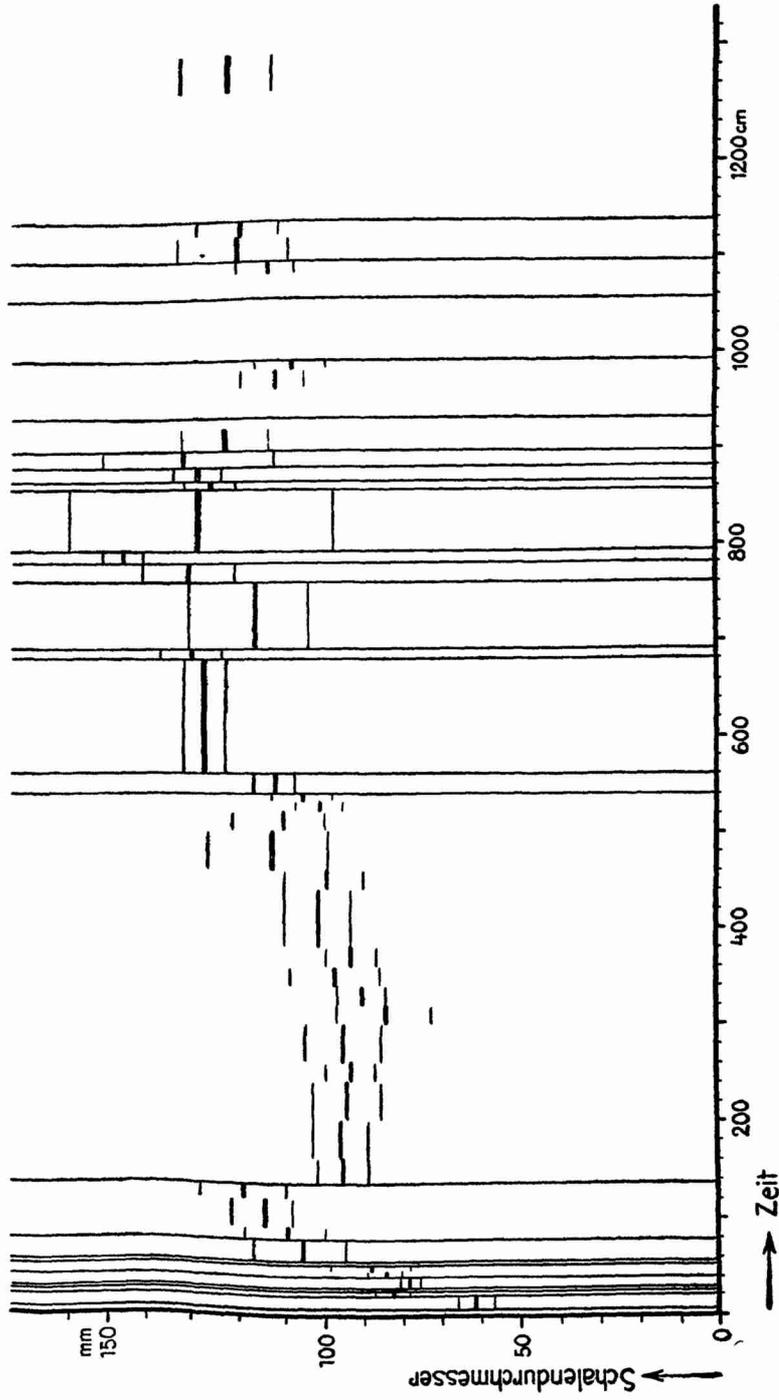


Abb. 28. Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers von *Zugokosmoeras* in Schichtgruppenmittelwerten mit dreifachen mittleren Fehlergrenzen.

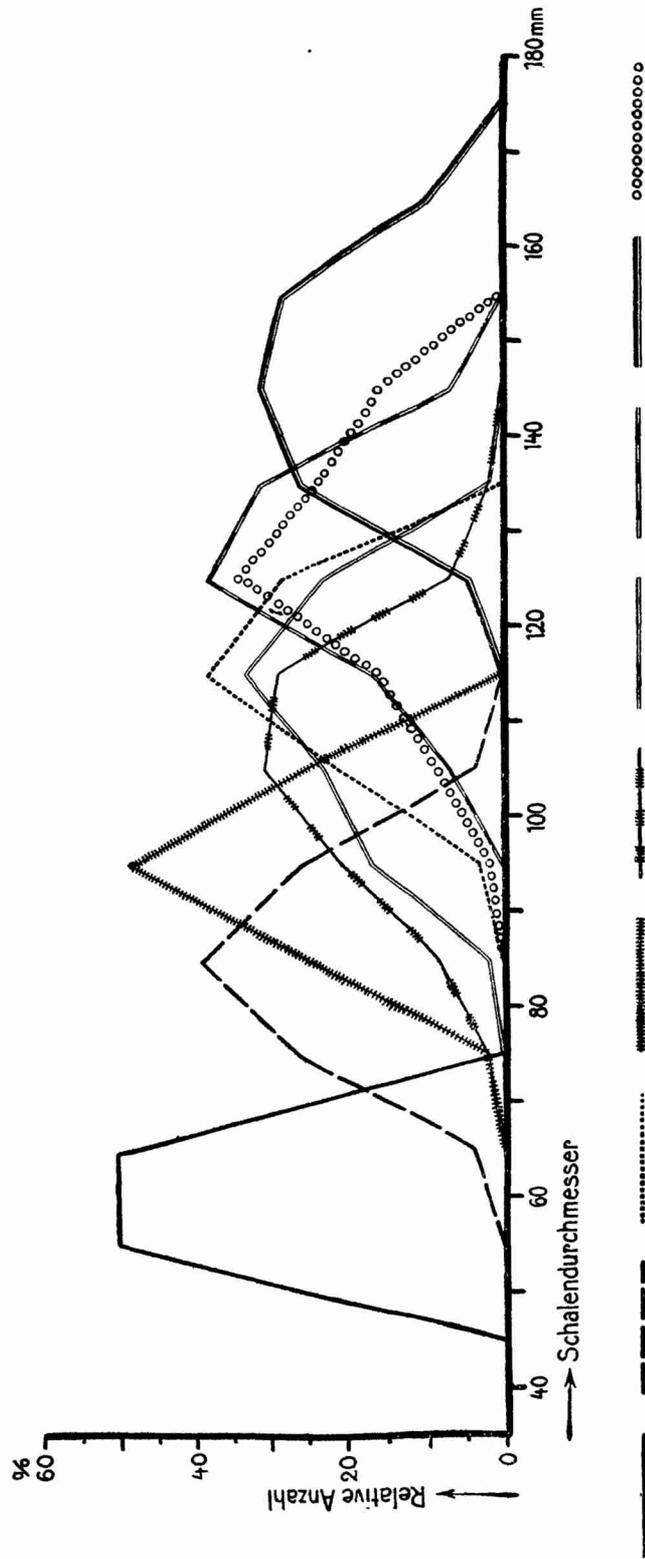


Abb. 29. Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers von *Zugokosmoceras* in Form von Variationskurven.

sinkt der Enddurchmesser wieder und bleibt bis zum Schlusse des Profiles auf etwa 120 mm (Taf. II, Fig. 5—7). Die Variabilität scheint während der ganzen Zeit ziemlich einheitlich um 8% zu liegen, abgesehen vielleicht von kleinen, kurzdauernden Schwankungen.

Ein Teil des in Tabelle 39 und in Abb. 28 niedergelegten Materials ist auf Abb. 29 nochmals auf andere Weise, in Variationskurven, dargestellt worden. Man ersieht daraus anschaulich, wie in dem Komplex 0—135 cm die Gehäuseentwicklung rasch zu großen Werten führt, (volle, lang- und kurzgerissene Linien), ab 136 cm aber einen starken Rückschlag erleidet, (quergestrichelte Kurve), von der sich der Stamm bis 539 cm nur wenig erholt hat (unterbrochen quergestrichelte Kurve); späterhin nimmt infolge der Sedimentationsunterbrechung die Schalengröße wieder rascher zu (Doppellinie und Eisenbahnsignatur), bis schließlich um 793 cm das Größenmaximum erreicht wird (starke Doppellinie). In den jüngeren Schichten wird der Durchmesser wieder kleiner (Kreispunktlinie) und bleibt mit kleinen Schwankungen auf diesem Werte.

Kurvenform. Soweit die geringen Daten eine Entscheidung zulassen, scheint in einer Reihe von Schichten schwache negative Schiefheit zu herrschen, während der Exzeß nahe bei Null liegen dürfte.

Tabelle 40.

Schiefheitsziffer und Exzeß des *Zugokosmoceras*-Enddurchmessers.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Schiefheits- ziffer <i>S</i>	Exzeß <i>E</i>
29—39	32	— 0,7	— 0,1
136—300	44	— 0,3	+ 0,2
540—559	48	— 0,1	+ 0,3
560—630	42	— 0,5	+ 0,2

Korrelation. Über die engen Beziehungen des Enddurchmessers zum Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, und zum Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, siehe S. 114, bzw. S. 120.

## 2. Endwindungshöhe.

Die phylogenetische Entwicklung weist keinerlei großzügigere Bewegungen auf, vielmehr offenbart die Tabelle nur ein unruhiges Fluktuieren um den Wert von 40% des Enddurchmessers, zu Beginn etwas mehr, am Ende etwas weniger. Der Variations-

Tabelle 41.

Die phylogenetische Entwicklung der Endwindungshöhe im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
7—20	12	42,2 ± 0,5	4,4 ± 0,9
23—25	10	40,2 ± 0,7	5,3 ± 1,2
26—28	22	40,5 ± 0,7	8,0 ± 1,2
29—39	32	40,3 ± 0,4	6,3 ± 0,8
40—50	25	39,7 ± 0,5	6,7 ± 1,0
56—78	23	39,8 ± 0,6	6,7 ± 1,0
79—135	30	40,2 ± 0,4	5,9 ± 0,8
136—260	37	41,9 ± 0,5	7,4 ± 0,9
261—420	40	41,2 ± 0,5	7,6 ± 0,9
421—539	72	40,4 ± 0,4	9,4 ± 0,8
540—559	48	38,9 ± 0,4	7,3 ± 0,7
560—680	41	38,9 ± 0,5	7,8 ± 0,8
681—759	26	38,3 ± 0,6	7,6 ± 1,0
760—780	15	39,1 ± 0,8	8,4 ± 1,5
793—854	37	37,0 ± 0,4	6,9 ± 0,8
855—864	44	37,7 ± 0,4	6,2 ± 0,7
865—880	40	38,2 ± 0,4	6,9 ± 0,8
881—895	16	38,3 ± 0,6	6,2 ± 1,1
896—920	15	37,7 ± 0,6	5,9 ± 1,1
961—990	22	38,0 ± 0,5	6,7 ± 1,0
1080—1093	22	38,5 ± 0,6	7,6 ± 1,1
1094—1135	34	38,4 ± 0,4	5,8 ± 0,7
1270—1310	22	38,0 ± 0,6	8,0 ± 1,2

Tabelle 42.

Schiefheitsziffer und Exzeß der Endwindungshöhe von *Zugokosmoceras*.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Schiefheits- ziffer <i>S</i>	Exzeß <i>E</i>
136—420	77	+ 0,5	— 0,6
421—539	72	+ 0,2	+ 0,3
540—559	48	+ 0,5	+ 0,1
855—864	44	+ 0,7	+ 1,1

koeffizient beträgt während der ganzen Zeit etwa 7% des Mittelwertes.

**Kurvenform.** Mehrere untersuchte Pleten weisen eine geringe positive Schiefheit auf, während der Exzeß wohl nahe bei Null liegt.

**Korrelation.** Über die Beziehung zur Endnabelweite siehe dort (S. 110).

### 3. Mündungsverhältnis.

Da die untersuchten Kosmoceraten fast sämtlich flachgedrückt sind, lassen sich für die Dicke der Windungen nur einige Daten beibringen, die von den wenigen körperlich erhaltenen Fossilien von Peterborough stammen oder aber auf Vergleichsmaterial beruhen, das anderswo gesammelt ist.

Bei den Exemplaren von *Kosm. enodatum* aus South Cave bei Hull, die einen Enddurchmesser von  $57,0 \pm 1,0$  und einen Durchmesser, bei dem die Außenknoten verloren gehen, von  $38,7 \pm 0,6$  mm besitzen und somit den Formen unseres Horizontes 0 cm morphologisch recht nahe stehen, findet man:

$$\text{Endmündungsverhältnis} = 1,38 \pm 0,04$$

Ferner bei 5 Exemplaren aus der Kalksandsteinknauerlage 120 cm unter dem Profilmittelpunkt bei Fletton mit einem Enddurchmesser =  $65,0 \pm 2,4$  mm und einem Durchmesser, bei dem die Außenknoten verlorengehen, von  $40,7 \pm 2,4$  mm ist das

$$\text{Endmündungsverhältnis} = 1,46 \pm 0,02.$$

3 Exemplare von *Kosm. Jason*, die in der Geodenlage im Horizont 65–70 cm körperlich erhalten sind, haben ein

$$\text{Endmündungsverhältnis} = 1,674$$

Schließlich besitzen die Schalen von *Kosm. Proniae*, die in Eye Green um 2800 cm vorkommen, ein

$$\text{Mündungsverhältnis} = 1,66 \pm 0,03,$$

wobei zu bemerken ist, daß es sich hier nur um Messungen an unvollständigen Schalen von etwa 70 mm Durchmesser handelt; die Endwohnkammer dürfte etwas geblähter sein und damit einen kleineren Wert aufweisen.

Aus diesen Zahlen ist zu entnehmen, daß die Windungen von *Zugokosmoceras* von 0 bis etwa 70 cm hochmündiger werden, sich in den jüngsten Schichten aber anscheinend wieder etwas zurunden, was wohl mit der abnehmenden Windungshöhe zusammenhängen mag.

### 4. Endnabelweite.

Phylogenetische Entwicklung. Ebenso wie die Umgangshöhe ist die Nabelweite nur sehr geringen Veränderungen unterworfen und liegt zumeist zwischen 25 und 30% des Enddurchmessers, wobei im Ganzen eine gewisse Zunahme von den ältesten bis zu den jüngsten Schichten bemerklich ist. Der Varia-

Tabelle 43.

Die phylogenetische Entwicklung der Endnabelweite im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
7—20	12	25,2 ± 1,0	14,4 ± 2,9
23—25	10	24,7 ± 1,2	15,7 ± 3,5
26—28	22	25,7 ± 0,7	13,7 ± 2,1
29—39	32	26,6 ± 0,6	13,3 ± 1,7
40—50	25	26,6 ± 0,7	14,0 ± 2,0
56—78	23	28,3 ± 0,8	12,7 ± 1,9
79—135	29	26,3 ± 0,7	13,8 ± 1,8
136—260	37	23,5 ± 0,6	14,3 ± 1,7
261—420	40	24,3 ± 0,5	13,6 ± 1,5
421—539	72	25,2 ± 0,4	15,6 ± 1,1
540—559	48	26,1 ± 0,5	11,9 ± 1,2
560—680	41	26,5 ± 0,6	15,2 ± 1,7
681—759	26	28,2 ± 1,0	17,4 ± 2,4
760—780	15	27,0 ± 0,9	12,9 ± 2,3
794—854	37	29,8 ± 0,7	14,0 ± 1,6
855—864	44	30,0 ± 0,5	10,5 ± 1,1
865—880	40	29,9 ± 0,5	11,1 ± 1,2
881—895	16	28,9 ± 0,7	9,1 ± 1,6
896—920	15	29,9 ± 0,8	10,1 ± 1,9
961—990	22	32,0 ± 0,6	9,1 ± 1,4
1080—1093	22	30,6 ± 0,8	11,8 ± 1,8
1094—1135	34	31,1 ± 0,4	7,9 ± 0,9
1270—1310	22	30,7 ± 0,7	11,2 ± 1,7

tionskoeffizient beträgt etwa 13 %, woraus zu ersehen ist, daß die Nabelweite der Kosmoceraten beträchtlich größeren Schwankungen unterliegt als die Windungshöhe.

Kurvenform. Bedeutende Abweichungen von der Form der idealen Variationskurve scheinen nicht vorhanden zu sein.

Tabelle 44.

Schiefheitsziffer und Exzeß der Endnabelweite von *Zugokosmoceras*.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Schiefheits- ziffer <i>S</i>	Exzeß <i>E</i>
29—39	32	+ 0,7	— 0,5
136—260	37	± 0,0	+ 0,5
261—420	40	+ 0,1	— 1,0
421—539	72	+ 0,1	+ 0,3
540—559	48	— 0,2	— 0,1
560—680	41	— 0,1	— 0,9
855—864	44	— 0,2	— 0,3

**Korrelation.** Wie zu erwarten und wie sich schon aus dem phylogenetischen Ansteigen der Nabelweite gegenüber dem gleichzeitigen Fallen des Windungshöhenwertes in den Tabellen 41 u. 43 ergibt, besteht eine negative Korrelation zwischen diesen beiden Größen, die besagt, daß das relative Höherwachsen der Windung zum großen Teil durch eine Verkleinerung der Nabelweite ausgeglichen wird und umgekehrt. Setzt man die in den Tabellen gegebenen Mittelwerte in Beziehung, so ergibt sich die Korrelation

$$r = -0,84 \pm 0,19.$$

### 5. Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden.

Tabelle 45 (hierzu Abb. 30 u. 31).

Die phylogenetische Entwicklung des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %	Bemerkungen
6	18	38,7 ± 1,1	11,7 ± 2,0	
7—20	35	39,0 ± 0,9	14,2 ± 1,7	
21—25	14	39,9 ± 1,0	9,8 ± 1,9	
26—27	19	45,2 ± 0,8	8,1 ± 1,3	
28	48	46,5 ± 0,9	12,9 ± 1,3	
29—38	70	44,5 ± 0,6	12,2 ± 1,0	
39	10	46,8 ± 2,1	14,3 ± 3,2	
40—45	48	50,4 ± 0,8	11,5 ± 1,2	
46—50	26	51,7 ± 1,6	12,6 ± 2,1	
51	57	44,4 ± 0,8	13,8 ± 1,3	
52—54	17	44,2 ± 1,0	8,8 ± 1,5	Auslesewirkung!
55	15	43,7 ± 1,2	10,8 ± 2,0	
56—60	14	50,2 ± 1,0	7,6 ± 1,4	
61—69	53	57,8 ± 1,0	12,6 ± 1,2	
70—78	80	61,4 ± 0,9	13,2 ± 1,0	
79—90	21	66,9 ± 1,6	10,7 ± 1,7	
91—120	55	70,2 ± 1,1	11,3 ± 1,1	
121—134	20	71,7 ± 1,5	9,1 ± 1,4	
135	44	65,5 ± 0,9	9,4 ± 1,0	Auslesewirkung!
136—160	4	78,5 ± 3,1	7,9 ± 2,8	
161—180	2	72,5		
181—200	—			
201—240	1	84		
241—260	12	72,2 ± 2,9	14,0 ± 2,9	
261—300	2	67,0		
301—320	—			
321—340	1	66		

**Phylogenetische Entwicklung.** Bei den ältesten Formen von *Zugokosmoceras* verschwindet die Skulptur auf dem letzten Umgang vollständig und vor allem der Punkt, an dem die Außen-

knoten unter Zurundung der Externseite verloren gehen, ist recht scharf faßbar (Taf. II, Fig. 1—2). In dem Zeitraum 7—135 cm steigt dieser Durchmesserwert relativ rasch und einsinnig ohne erhebliche Rückschritte von 39 auf 72 mm Größe, — eine Ausnahme machen natürlich die Bruchschillhorizonte 51 cm usw., die infolge Pletenbildung und intensiver Auslese (vgl. oben S. 45) durch erheblich kleinere Mittelwerte aus der Reihe heraustallen. Infolge des gleichmäßigen phylogenetischen Wachstums ist der Durchmesser, bei dem die Knoten verschwinden, für feinstratigraphische Zwecke besonders geeignet, und das umso mehr, als dieser Wert auch noch bei beschädigten Schalen meßbar ist, an denen man den Enddurchmesser nicht mehr feststellen kann. Der ziemlich niedrige Variationskoeffizient von etwa 10% verbürgt bereits bei geringem Material eine relativ hohe Genauigkeit des Mittelwertes.

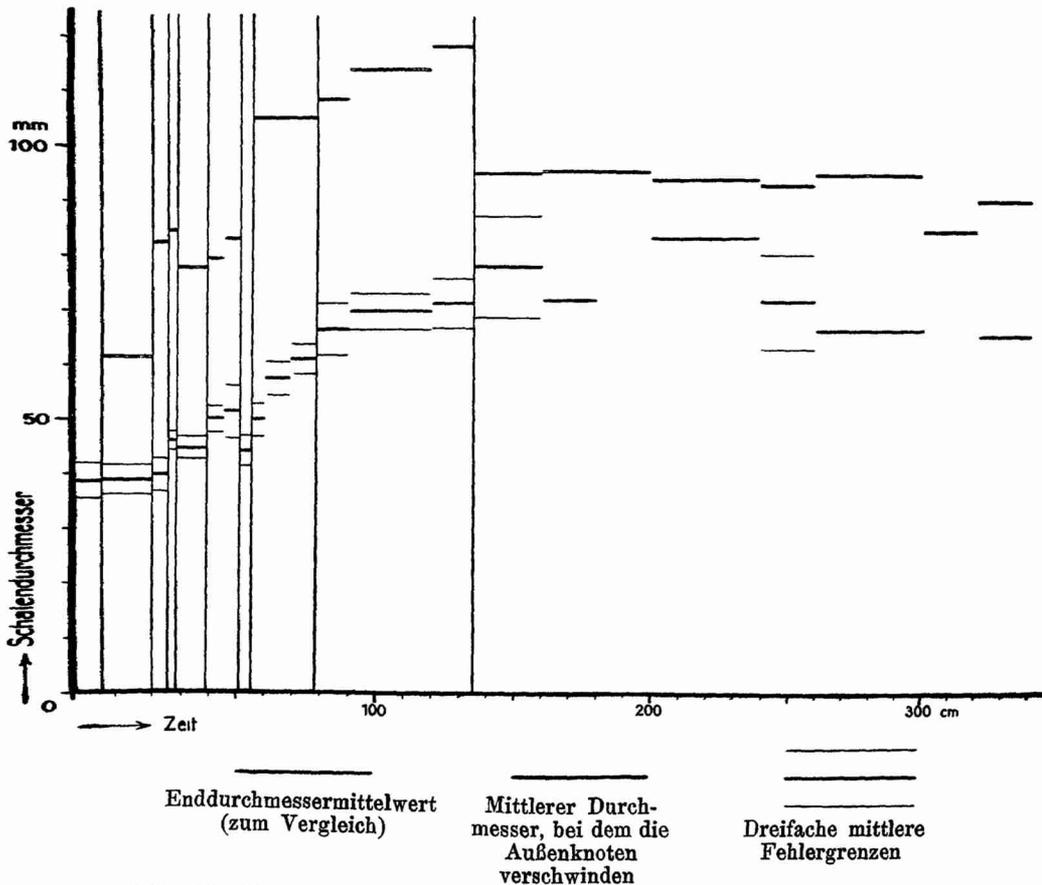


Abb. 30. Die phylogenetische Entwicklung des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, bei *Zugokosmoceras* in Schichtgruppenmittelwerten.

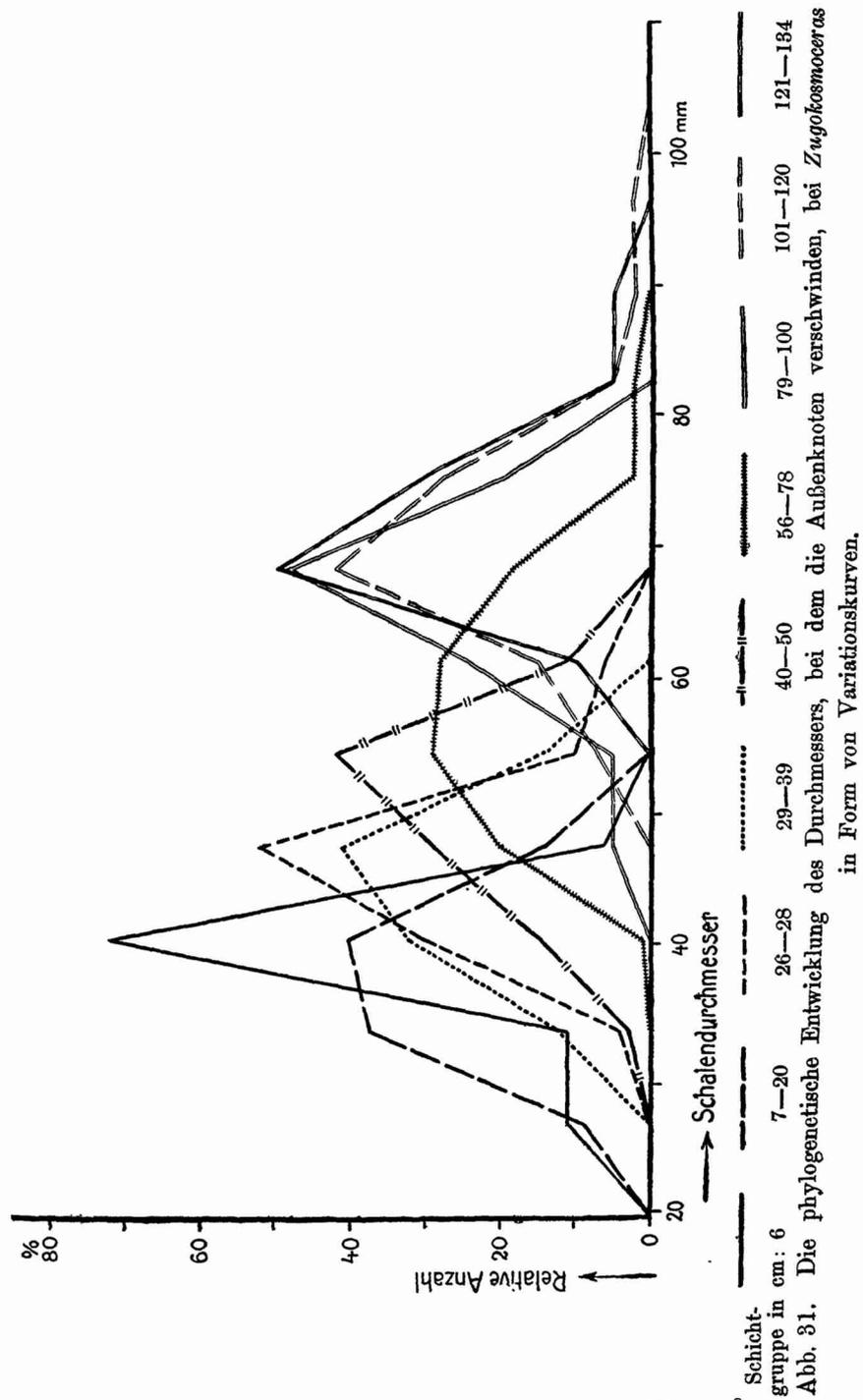
Das gleiche Material, das in der Tabelle 45 und dem Diagramm Abb. 30 niedergelegt ist, wurde in Abb. 31 nochmals in anderer Weise gruppiert, indem die Variationsdiagramme von jeder Schicht mit besonderer Liniensignatur gezeichnet wurden. Aus der Verlagerung der Kurven von links nach rechts ersieht man die zeitliche Zunahme des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, zugleich aber fällt auch auf, daß die Kurven keineswegs das ganze Feld lückenlos bedecken, sondern infolge der Absatzunterbrechungen sprunghaft gegeneinander verschoben sind. Jede Lücke zwischen den Kurvengipfeln stellt gewissermaßen die verlorene Zeit dar, aus der uns infolge des Fehlens von Sediment keine Fossilien überkommen sind. Wie groß die Lücken sind, sieht man besonders aus einem Vergleich der drei letzten Kurven mit den übrigen: während sonst zwischen jeder von ihnen eine Schichtlücke liegt, entstammen diese der in drei Schichtgruppen unterteilten kontinuierlichen Tonfolge 79—134 cm. Ihre Gipfel bleiben in der gleichen Klasse, und nur an der Rechtswanderung der Kurvenflanken erkennt man ein allmähliches Größerwerden des mittleren Durchmessers — ganz im Gegensatz zu den beträchtlichen und ruckweisen Verschiebungen, die sonst das Bild beherrschen.

Tabelle 46.

Der relative Anteil der *Zugokosmoceras*-Formen, bei denen die Außenknoten verloren gehen, und der völlig beknoteten in dem Schichtkomplex 135—380 cm.

Schichtgruppe cm	Gesamt- anzahl	Davon	
		die Knoten vor dem End- mundsaum verlierend %	bis zum Endmund- saum beknotet %
135	44	100	—
136—160	21	19,0 ± 8,6	81,0 ± 8,6
161—180	18	11,1 ± 7,4	88,9 ± 7,4
181—200	7	—	100
201—240	15	6,7 ± 6,4	93,3 ± 6,4
241—260	55	21,8 ± 5,6	78,2 ± 5,6
261—300	20	10,0 ± 6,7	90,0 ± 6,7
301—320	14	—	100
321—340	24	4,2 ± 4,1	95,8 ± 4,1
341—380	26	—	100

Jenseits der großen Schichtlücke 135,5 cm, an der der Enddurchmesser auf 96 mm fällt, sind nur noch wenige Werte für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, angegeben, und zwar liegt das daran, daß in diesen Schichten das



Merkmal nur noch selten meßbar ist, denn bei der überwiegenden Anzahl der Formen gehen die Knoten bis zur Endmündung durch. Die Mengenverhältnisse zwischen diesen beiden Entwicklungsstufen des *Zugokosmoceras*stammes gehen aus Tabelle 46 hervor, die zeigt, wie die ältere Form seltener und seltener wird, bis sie schließlich oberhalb 340 cm verschwunden ist. Entsprechend der allgemeinen phylogenetischen Tendenz, die Skulptur gegen den Endmundsaum vorzuschieben, sind die Werte für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, recht hoch, vor allem, wenn man den verkleinerten Enddurchmesser in Rücksicht zieht, und erreichen etwa 75 % des Enddurchmessers, während vordem 60 % die Regel waren (vgl. Tabelle 48).

Kurvenform. Wie bereits erwähnt, macht sich beim Durchmesser, bei dem die Außenknoten verloren gehen, die Deformation der Kurvenform durch die Pletenbildung ganz besonders stark geltend, so daß die in der Tabelle 47 gegebenen Werte von Schiefheit und Exzeß nur mit Vorsicht zu betrachten sind. Schließt man demgemäß die Schichtgruppen 51 und 135 cm aus, so weisen sowohl Schiefheit wie Exzeß keine systematischen Anomalien auf, und dürften wohl beide nahe an Null liegen.

Tabelle 47.

Schiefheitsziffer und Exzeß des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verloren gehen, bei *Zugokosmoceras*.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Schiefheits- ziffer <i>S</i>	Exzeß <i>E</i>
7—20	35	± 0,0	— 0,7
28	48	+ 0,4	+ 0,1
29—38	70	± 0,0	— 0,8
40—50	74	— 0,7	+ 0,1
51	57	+ 1,1	+ 1,4
56—78	147	+ 0,4	+ 0,1
79—134	96	± 0,0	+ 1,5
135	47	+ 1,5	+ 3,6

Korrelation. Schon aus dem gemeinsamen phylogenetischen Ansteigen des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verloren gehen, und des Enddurchmessers (vgl. Abb. 30) ergibt sich, daß jedenfalls ein enger Zusammenhang zwischen beiden Werten bestehen muß, der noch deutlicher wird, wenn man die erste Größe in % der zweiten ausdrückt, wie es in Tabelle 48 geschehen ist. Mit Ausnahme der Schichten über 135 cm, deren besondere Stellung bereits oben ihre Erklärung fand, endet die Skulptur fast regel-

Tabelle 48.

Die phylogenetische Entwicklung des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden, in % des Enddurchmessers beim *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	% des Enddurchmessers
7—20	63,3 ± 1,5
21—25	48,2 ± 1,2
26—28	54,5 ± 0,7
29—39	57,1 ± 0,8
40—45	59,4 ± 0,9
46—50	58,4 ± 1,8
56—78	57,8 ± 0,7
79—90	61,2 ± 1,5
91—120	61,2 ± 1,0
121—134	60,2 ± 1,3
136—160	82,1 ± 3,2
161—180	75
181—240	—
241—260	78,0 ± 3,1
261—300	70

mäßig bei etwa 60% des Enddurchmessers. Da die Außenknoten ziemlich gleichzeitig mit der letzten Lobenlinie, also mit dem Beginn der Alterswohnkammer aufhören, so bedeutet das gleichbleibende Verhältnis nichts weiter, als daß die Wohnkammer während fast der ganzen Zeit glatt bleibt und ungefähr die gleiche Länge und Höhe behält, mit Ausnahme der jüngeren Schichten über 135 cm, in denen sich die Skulptur auf die Endwohnkammer fortsetzt. Da diese Korrelation in den Formverhältnissen der Schale begründet ist, darf man erwarten, sie auch in den einzelnen Pleten wiederzufinden. Das ist nach Tabelle 49 auch der Fall, allerdings sind die Ziffern nicht ganz so hoch, wie man vielleicht von vornherein denken sollte, aber sie genügen doch, um den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, bei teilweise be-

Tabelle 49.

Ontogenetische Korrelation zwischen dem Enddurchmesser und dem Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, bei *Zugokosmoceras*.

Schichtgruppe cm	r Korrelationsziffer
26—28	+ 0,42 ± 0,17
29—39	+ 0,35 ± 0,15
40—50	+ 0,30 ± 0,18
65—70	+ 0,66 ± 0,15
79—134	+ 0,24 ± 0,17

schädigten Schalen gewissermaßen als Ersatz des Enddurchmessers zu verwenden und auf diese Weise die selektiven Zerstörungsvorgänge in den Verflachungsepochen der Bruchschillhorizonte klarzulegen (vgl. S. 42 ff.).

Die Beziehung zwischen den Eigenschaften bei Gliedern einer geologisch gesprochen fast gleichzeitig lebenden Plete, innerhalb welcher gar keine oder doch nur eine ganz geringe phylogenetische Entwicklung festzustellen ist, wird im Folgenden als ontogenetische Korrelation bezeichnet, denn sie stellt ja die Enge der Wechselbeziehung zwischen dem Enddurchmesser und dem Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, dar, die durchschnittlich für die Schalenentwicklung jedes Einzeltieres gilt. Der ontogenetischen steht die phylogenetische Korrelation gegenüber, die besagt, wie stark die Merkmale im Laufe der Stammesgeschichte gekoppelt sind. Beides ist keineswegs das gleiche, denn wenn man die Beziehungen zwischen den beiden eben genannten Werten durch den ganzen Schichtkomplex 0—135 cm hindurch verfolgt, so errechnet sich die phylogenetische Korrelation zu

$$r = + 0,85 \pm 0,02.$$

Das ist ein viel höherer Wert im Vergleich zu denen auf Tabelle 49, der dasselbe wie Tabelle 48, nur in abgekürzter Form, besagt, daß nämlich die beiden Eigenschaften in der Stammesgeschichte viel enger parallel gehen als es bei einer Schar gleichzeitig lebender Individuen der Fall ist. Setzt man nur die in den Tabellen 39 u. 45 genannten Mittelwerte in Beziehung, so erhält man naturgemäß eine noch höhere phylogenetische Korrelationsziffer, nämlich

$$r = + 0,96 \pm 0,03.$$

#### 6. Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen.

Phylogenetische Entwicklung. Nachdem die Außenknoten im Lauf der Stammesgeschichte auf der Alterswohnkammer mehr und mehr vorgerückt sind, bis sie schließlich den Endmundsaum erreichten, ist dies Merkmal statistisch nicht mehr verwertbar. Stattdessen bietet sich ein anderes dar, da die Außenrippen dort, wo sie auf die Endwohnkammer übertreten, ihren scharfen Grat und ihre regelmäßige, dichte Stellung verlieren und nur noch als seichte Wellen in ungleichen Abständen bis zum Schlusse zu verfolgen sind (vgl. Taf. II, Fig. 3—4). Diese Eigenschaft, die gleichfalls für feinstratigraphische Zwecke sehr gut verwendbar ist, tritt erstmalig bei den Individuen ab 136 cm auf und steigt

Tabelle 50 (hierzu Abb. 32 u. 33).

Die phylogenetische Entwicklung des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen, im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
136—160	17	56,9 ± 1,7	12,1 ± 2,1
161—180	16	58,7 ± 2,0	13,8 ± 2,5
181—200	7	56,9 ± 3,9	18,1 ± 4,8
201—240	14	56,0 ± 1,8	12,3 ± 2,3
241—260	43	55,7 ± 0,9	10,9 ± 1,2
261—300	18	56,2 ± 1,2	9,3 ± 1,5
301—320	14	56,1 ± 1,5	10,3 ± 1,9
321—340	23	52,4 ± 0,9	8,0 ± 1,2
341—360	13	56,5 ± 1,2	7,7 ± 1,5
361—380	13	53,0 ± 1,4	9,3 ± 1,8
381—400	11	54,1 ± 1,4	8,6 ± 1,8
401—440	8	57,5 ± 2,0	10,0 ± 2,7
441—460	25	59,0 ± 1,1	9,7 ± 1,4
461—500	9	60,4 ± 2,5	12,5 ± 2,9
501—520	22	61,6 ± 1,2	8,9 ± 1,3
521—530	27	61,0 ± 1,3	10,8 ± 1,5
531—539	18	59,6 ± 1,4	10,1 ± 1,7
540	43	68,2 ± 1,0	9,9 ± 1,1
541—559	14	68,7 ± 1,6	8,8 ± 1,7
560	29	78,9 ± 1,0	7,2 ± 0,9
561—660	10	78,0 ± 2,9	12,0 ± 2,7
661—680	19	78,5 ± 1,1	6,0 ± 1,0
681—690	19	80,7 ± 1,1	6,1 ± 1,0
691—720	13	73,9 ± 1,8	8,8 ± 1,7
721—759	12	77,6 ± 2,7	11,8 ± 2,4
760—780	13	85,2 ± 2,7	11,4 ± 2,2
781—792	12	88,7 ± 3,3	13,0 ± 2,6
793	37	91,4 ± 1,2	8,2 ± 1,0
794—854	10	89,5 ± 3,4	11,9 ± 2,7
855	—	—	—
856—864	1	70	—

Tabelle 51.

Der relative Anteil der *Zugokosmoceras*-Formen, bei denen die Außenrippen verstreichen, und der völlig berippten in dem Schichtkomplex 781—880 cm.

Schichtgruppe cm	Gesamt- anzahl	Davon	
		die Rippen vor dem End- mundsaum verlierend %	bis zum Endmund- saum berippt %
781—792	12	100	—
793	41	90,3 ± 4,6	9,7 ± 4,6
794—854	10	100	—
855	23	—	100
856—864	22	4,5 ± 4,4	95,5 ± 4,4
865—880	45	—	100

mit kleinen Schwankungen, unter denen ein Minimum bei 320 cm und zwei Maxima bei 180 und 510 cm besonders bemerkenswert sind, da die Schalengröße genau die gleichen Bewegungen ausführt, allmählich von 57 auf 60 mm und erreicht dann rascher, gefördert durch die vielen langdauernden Lücken und unterbrochen durch einige geringe Rückschläge bei 793 cm den Maximalwert von 91 mm, dem später anscheinend ein leichter Rückgang folgt. Bereits in diesem Horizont stellt sich in einigen Exemplaren (vgl.

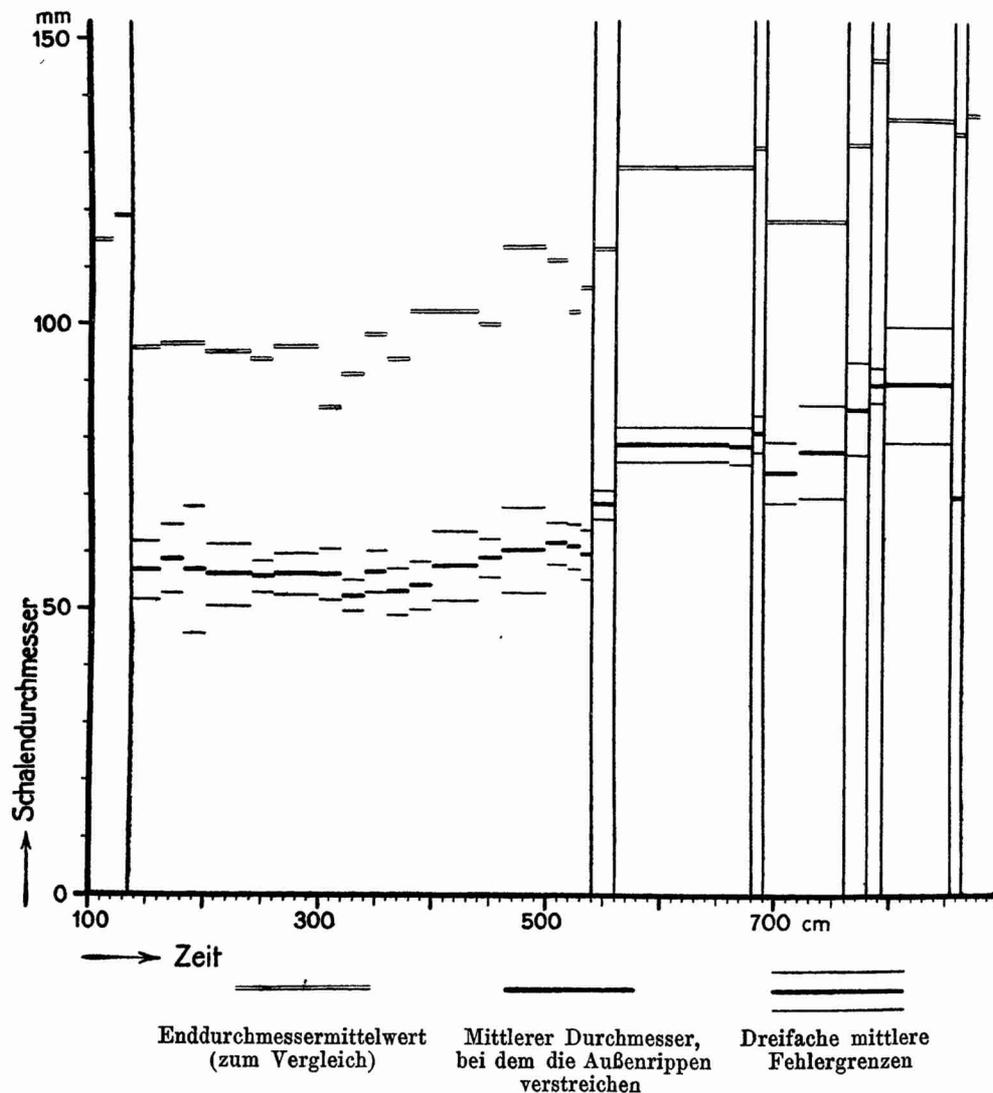


Abb. 32. Die phylogenetische Entwicklung des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen, von *Zugokosmoceras* in Schichtgruppenmittelwerten.

Tabelle 51) die neue Entwicklungsstufe ein, die dadurch ausgezeichnet ist, daß nicht nur die Außenknoten, sondern auch die Rippen bis zum Endmundsaum durchgehen. Dieser Vorgang vollzieht sich gerade so wie das Vorrücken der Knoten allmählich und ist in der Tab. 53, die die Durchmesser, bei denen die Außenrippen verstreichen, in % der Enddurchmesser angibt, an dem langsamen Ansteigen der Zahlen von etwa 57 auf 62% zu verfolgen, bis nach der langen Lücke bei 854,5 cm die neuen Formen in der Überzahl und bald darauf nur noch allein vertreten sind. Der Variationskoeffizient beträgt im Mittel etwa 10%.

Auch die stammesgeschichtliche Entfaltung des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen, läßt sich sehr gut als Variationsdiagramm darstellen (Abb. 33). Die Kurven aus dem kontinuierlichen Tonkomplex 136—539 cm (volle und successive kürzer gerissene Linien) liegen ziemlich nahe beieinander und lassen ein gewisses Ansteigen des Durchmesserwertes, unterbrochen durch einen zeitweiligen Rückgang im Horizont 301—380 cm, erkennen. Gefördert durch die Schichtlücken sind dann die Kurven der Schichtgruppen 540—559 cm, 560—680 cm usw. (quergestrichelte Linie, Doppellinie, Eisenbahnsignatur) mit kräftigem Rucke weiter nach rechts gegen größere Durchmesserzahlen geschoben, bis im Komplex 793—854 cm der Höchstwert erreicht wird (starke Doppellinie), nach welchem die Berippung über die ganze Schale herübersetzt.

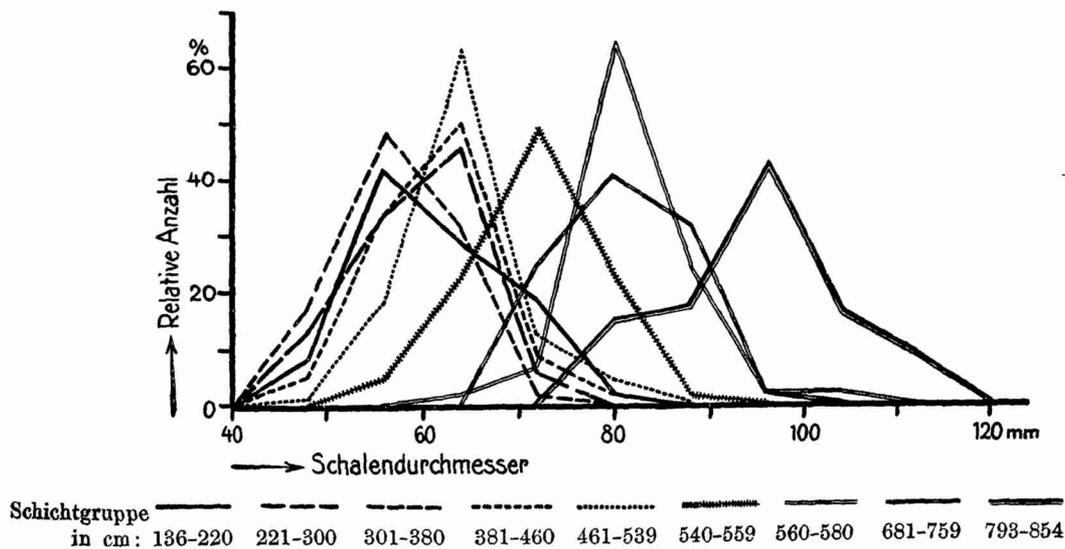


Abb. 33. Die phylogenetische Entwicklung des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen, von *Zugokosmoceras* in Form von Variationskurven.

**Kurvenform.** Aus den Schiefheits- und Exzeßziffern (vgl. Tab. 52) lassen sich, zumal auch bei dieser Eigenschaft Auslesewirkungen eine gewisse Rolle zu spielen scheinen, keine Schlüsse auf besondere Anomalien der Variationskurve ziehen.

Tabelle 52.

Schiefheitsziffer und Exzeß des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen, bei *Zugokosmoceras*.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Schiefheits- ziffer <i>S</i>	Exzeß <i>E</i>
136—300	115	— 0,1	+ 1,0
540—559	57	± 0,0	— 0,3
560—680	58	+ 0,4	+ 0,9

**Korrelation.** Da die Verschwächung der Außenrippen ebenso wie das Verschwinden der Außenknoten vom Beginn der Wohnkammer abhängig ist, so sind ähnliche Größenbeziehungen zwischen dem Enddurchmesser und dem Durchmesser, bei dem die

Tabelle 53.

Die phylogenetische Entwicklung des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen, in % des Enddurchmessers im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	% des Enddurchmessers
136—160	59,5 ± 1,8
161—200	60,4 ± 1,7
201—240	59,1 ± 1,9
241—260	59,4 ± 1,0
261—300	58,7 ± 1,3
301—320	65,9 ± 1,8
321—340	57,6 ± 1,0
341—360	57,7 ± 1,2
361—380	56,5 ± 1,5
381—440	54,5 ± 1,1
441—460	59,1 ± 1,1
461—500	53,3 ± 2,2
501—520	55,5 ± 1,1
521—530	59,8 ± 1,3
531—539	56,2 ± 1,3
540	60,4 ± 0,9
541—559	61,0 ± 1,4
560	61,6 ± 0,8
561—680	61,8 ± 0,8
681—690	61,9 ± 0,8
691—759	59,2 ± 1,2
760—780	64,9 ± 2,1
781—792	61,5 ± 2,3
793	62,3 ± 0,8

Rippen verstreichen, zu erwarten, wie in der Tat eine Betrachtung der Tab. 53, in der die zweite Größe in % der ersten angegeben ist, bestätigt. Wie in Tabelle 48 (S. 115) liegen die Werte ungefähr um 60%, wenn wir von dem schwachen, bereits erwähnten phylogenetischen Anstieg absehen. Darin kommt zum Ausdruck, daß die Formverhältnisse der *Zugokosmoceras*gehäuse in den Schichtkomplexen 0—135 und 136—854 cm ziemlich die gleichen geblieben sind, und daß insbesondere die Länge und Höhe der Endwohnkammer, die ja vor allem für die Größe dieser Prozentzahl verantwortlich ist, keinen erheblichen Veränderungen unterlag.

Tabelle 54.

Ontogenetische Korrelation zwischen dem Enddurchmesser und dem Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, bei *Zugokosmoceras*.

Schichtgruppe cm	<i>r</i> Korrelationsziffer
136—539	+ 0,58 ± 0,06
540—559	+ 0,45 ± 0,12
560—680	+ 0,37 ± 0,14
681—759	+ 0,48 ± 0,15
781—793	+ 0,24 ± 0,16

Die ontogenetische Korrelation innerhalb der nahezu gleichzeitig lebenden Pleten (vgl. Tabelle 54) hält sich in ähnlichen Grenzen wie die für die Durchmesser, bei denen die Außenknoten verschwinden (Tabelle 49) und zwar deutet sich hier noch ausgesprochener wie oben eine allmähliche Abnahme der Korrelation zwischen Enddurchmesser und Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, im Laufe der Zeit an. Das würde heißen, daß bei den jüngeren Schalen der Punkt des Umgangs, wo die Rippen verstreichen, stärkeren Lageschwankungen unterworfen ist als bei den phylogenetisch älteren Exemplaren, eine Erscheinung, die man wohl mit dem Hinstreben zum neuen Skulpturtypus, der bereits im Horizont 793 cm aufzutreten beginnt, in Zusammenhang bringen muß.

Die phylogenetische Korrelation ist natürlich wieder erheblich höher als die ontogenetische, da ja der Enddurchmesser und der Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, im Laufe der Stammesentfaltung recht genau parallel gehen, und erreicht gerade — ob zufällig? — den gleichen Betrag, wie diejenige für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden, also

$$r = + 0,85 \pm 0,02$$

bei Verwendung der Einzelwerte, während man

$$r = +0,96 \pm 0,02$$

erhält, wenn man die in den Tabelle 39 u. 50 (S. 103 u. 117) aufgeführten Mittelwerte in Beziehung setzt.

### 7. Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang.

Tabelle 55.

Die phylogenetische Entwicklung der Innenrippenzahl auf dem letzten Umgang im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
793	4	30,7 ± 1,7	10,9 ± 3,8
794—854	—	—	—
855	23	27,7 ± 0,6	10,6 ± 1,6
856—864	23	30,0 ± 1,0	15,5 ± 2,3
865	34	33,2 ± 0,8	14,5 ± 1,6
866—880	11	36,9 ± 1,7	15,0 ± 3,2
881—894	8	41,2 ± 2,9	19,6 ± 4,9
895	12	43,2 ± 2,3	18,6 ± 3,8
896—920	19	36,6 ± 1,7	19,9 ± 3,2
961—980	14	29,6 ± 1,1	14,0 ± 2,6
981—990	16	31,2 ± 1,0	12,7 ± 2,2
1080—1093	28	31,7 ± 0,7	11,9 ± 1,6
1094—1120	16	30,9 ± 1,4	18,0 ± 3,2
1121—1135	25	30,9 ± 1,1	17,4 ± 2,5
1270—1290	16	31,1 ± 1,8	23,4 ± 4,1
1291—1310	9	31,0 ± 2,3	22,7 ± 5,4

Die phylogenetische Entwicklung dieses Merkmals, das erst in den Schichten ab 793 cm in deutlicher Weise herauszutreten beginnt, zeigt, daß die orthogenetische Entfaltung einer Eigenschaft keineswegs die Regel ist, sondern daß rückläufige Bewegungen häufig vorkommen, wie wir es bei der Schalengröße bereits ebenfalls feststellen konnten. Die Zahl der Nabelrippen beginnt mit 31, steigt dann bald auf 43, um später wieder auf den ursprünglichen Wert zu sinken. Die Variabilität ist ziemlich groß und ziemlichen Schwankungen unterworfen, die wohl im wesentlichen durch die Ungenauigkeit der Werte bedingt sind.

### 8. Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. Die Außenrippen, die sich zwischen 793 und 855 cm durch allmähliche Verstärkung und regelmäßigeren Stellung der seichten Falten und Anwachsstreifen auf der Alterswohnkammer herausbilden, sind anfangs wenig zahlreich, etwa 110, nehmen aber rasch auf etwa 170 zu, auf welchem

Tabelle 56.

Die phylogenetische Entwicklung der Außenrippenzahl auf dem letzten Umgang im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
793	4	132,5 ± 10,7	16,2 ± 5,7
794—854	—	—	—
855	23	109,2 ± 3,0	13,4 ± 2,0
856—864	23	119,7 ± 5,2	20,9 ± 3,1
865	34	157,0 ± 5,6	20,8 ± 2,5
866—880	11	163,1 ± 11,1	22,5 ± 4,8
881—894	8	161,8 ± 8,5	14,9 ± 3,7
895	12	157,8 ± 7,7	16,9 ± 3,4
896—920	19	139,3 ± 6,0	18,6 ± 3,0
961—980	14	152,0 ± 6,7	16,6 ± 3,1
981—990	16	164,2 ± 6,4	15,6 ± 2,8
1080—1093	28	177,0 ± 3,8	11,2 ± 1,5
1094—1120	16	169,6 ± 5,0	11,7 ± 2,1
1121—1135	26	170,9 ± 4,4	13,3 ± 1,8
1270—1310	27	173,3 ± 5,5	16,6 ± 2,3

Werte sie in der Folgezeit ziemlich konstant stehen bleiben (vgl. Taf. II, Fig. 5—7). Feinstratigraphische Bedeutung kann daher nur der erste Anstieg der Kurve haben, den wir oben (S. 80) zur Ausmessung der Schichtlücke bei 864,5 cm verwenden konnten. Der Variationskoeffizient ist ziemlich groß, etwa 15—20% und erreicht anscheinend seinen höchsten Stand von 22% bald nach dem Neuauftreten der Außenrippen im *Zugokosmoceras*stamm, um mit dem längeren Bestehen des Merkmals allmählich wieder abzusinken.

#### 9. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. Noch bezeichnender als die Zahl der Außenrippen ist ihr mittlerer Abstand, gemessen nahe der Endmündung an der Außenkante, ein Wert, den man angenähert bei der Division der Außenrippenzahl durch  $\pi \times$  Enddurchmesser erhält. Das Zunehmen der Rippenzahl, das wir im vorhergehenden Abschnitt feststellen konnten, geht, wie Tab. 57 zeigt, mit einer Engerstellung und Verfeinerung Hand in Hand, ja der Abstand nimmt wegen der Verkleinerung des Enddurchmessers in den Schichten noch weiter ab, in denen sich die Zahl der Außenrippen nicht mehr systematisch verschiebt (vgl. Taf. II, Fig. 5—7). Man gelangt so von den Formen mit groben, weitstehenden Rippen von fast 4 mm Entfernung, die am Anfang herrschen, als das neue Merkmal gerade aufgetreten war, bis zu Exemplaren mit ganz feinen

Tabelle 57.

Die phylogenetische Entwicklung des Außenrippenabstandes auf dem letzten Umgang im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
793	4	3,17 ± 0,20	12,3 ± 4,3
794—854	—	—	—
855	22	3,75 ± 0,11	14,1 ± 2,1
856—864	19	3,33 ± 0,11	14,8 ± 2,4
865	29	2,55 ± 0,09	19,8 ± 2,6
866—880	8	2,65 ± 0,23	24,7 ± 5,2
881—894	7	2,56 ± 0,19	19,3 ± 5,1
895	9	2,44 ± 0,12	14,5 ± 3,4
896—920	13	2,69 ± 0,15	20,0 ± 3,9
961—980	11	2,26 ± 0,10	12,5 ± 2,7
981—990	12	2,12 ± 0,10	16,0 ± 3,3
1080—1093	22	2,05 ± 0,06	14,3 ± 2,1
1094—1120	14	2,28 ± 0,10	16,3 ± 3,1
1121—1135	20	2,27 ± 0,08	16,1 ± 2,6
1270—1310	21	2,20 ± 0,08	16,7 ± 2,6

und dichtgedrängten Rippen, deren Abstand nur noch wenig über 2 mm beträgt.

Wie bereits auf S. 117 f. erwähnt, treten bei 793 cm nur erst wenige völlig berippte Vorläufer auf, während bei der Hauptmasse (90% der Schalen) die Außenrippen noch verloren gehen. Die übrigen 10% stellen somit phylogenetisch frühreife und relativ weit fortgeschrittene Plusvarianten dar und haben deshalb bereits einen verhältnismäßig kleinen Rippenabstand von 3,2 mm, während die Mehrzahl bei 855 cm erst 3,7 mm erreicht.

Der Variationskoeffizient, zumeist etwa 15—20%, hat geradeso wie die Rippenzahl die Tendenz zu anfänglichem Steigen, während später, nachdem sich die neue Eigenschaft gewissermaßen eingespielt hat, die Variabilität wieder geringer zu werden scheint.

#### 10. Teilungsziffer.

Phylogenetische Entwicklung. Die Teilungsziffer, der Quotient von Außen- und Innenrippenzahl, wird im wesentlichen, da die Nabelrippen nur geringen Schwankungen unterliegen, durch das Zahlreicherwerden der Außenrippen bestimmt. Sehen wir von den wenigen Exemplaren bei 793 cm ab, die auch in bezug auf diese Eigenschaft wieder vorgeschrittene Abweicher darstellen und eine Teilungsziffer von einer Höhe besitzen, die von der Allgemeinheit erst viel später erreicht wird, so kann man sagen, daß sich die Nabelrippen anfangs in fast 4 ziemlich gerade und ent-

Tabelle 58.

Die phylogenetische Entwicklung der Teilungsziffer im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
793	4	4,32 ± 0,21	9,7 ± 3,4
794—854	—	—	—
855	23	3,97 ± 0,09	10,5 ± 1,5
856—864	23	3,98 ± 0,11	12,7 ± 1,9
865	34	4,74 ± 0,14	16,5 ± 2,0
866—880	11	4,40 ± 0,21	16,2 ± 3,5
881—894	8	4,03 ± 0,34	23,7 ± 5,9
895	12	3,71 ± 0,20	18,8 ± 3,8
896—920	19	3,88 ± 0,13	14,8 ± 2,4
961—980	14	5,17 ± 0,23	17,0 ± 3,2
981—990	16	5,28 ± 0,12	9,4 ± 1,7
1080—1093	28	5,61 ± 0,12	11,1 ± 1,5
1094—1120	16	5,56 ± 0,17	11,9 ± 2,1
1121—1135	26	5,58 ± 0,14	12,8 ± 1,8
1270—1290	18	5,63 ± 0,20	15,3 ± 2,6
1291—1310	9	5,88 ± 0,40	20,2 ± 4,8

fernt stehende, zum Schlusse in fast 6 feine, dichte und gesichelte Außenrippen aufteilen. Der Variationskoeffizient, der erheblichen, im wesentlichen wohl zufälligen Schwankungen unterliegt, bewegt sich um 15 %.

## 11. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang.

Tabelle 59 (hierzu Abb. 34 u. 35).

Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %	Schiefheits- ziffer	Exzeß
855—864	46	1,001 ± 0,0005	0,3 ± 0,04	+ 3,9	+ 16,0
865—880	45	1,005 ± 0,001	1,0 ± 0,1	+ 1,8	+ 1,8
881—895	20	1,003 ± 0,002	0,9 ± 0,1	+ 3,8	+ 12,9
896—920	19	1,000	—	—	—
961—980	14	1,036 ± 0,006	2,3 ± 0,4	} + 0,6	} — 0,1
981—990	16	1,031 ± 0,005	2,0 ± 0,3		
1080—1093	28	1,052 ± 0,008	3,9 ± 0,5	+ 1,2	+ 0,7
1094—1120	16	1,20 ± 0,03	9,2 ± 1,6	} + 1,0	} + 1,2
1121—1135	25	1,24 ± 0,02	10,0 ± 1,4		
1270—1290	18	1,34 ± 0,03	9,6 ± 1,6	} — 0,1	} + 0,5
1291—1310	9	1,43 ± 0,04	8,5 ± 2,0		

Phylogenetische Entwicklung. Die Zusammenfassung einer wechselnden Zahl von Außenrippen an einem Außenknoten ist ein Merkmal, dem wir in andern Stämmen um dieselbe Zeit

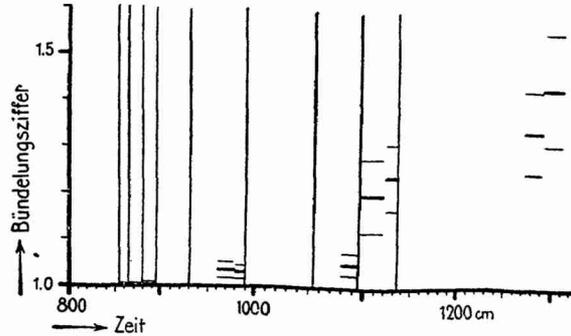


Abb. 34. Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer von *Zugokosmoceras* in Schichtgruppenmittelwerten mit dreifachen mittleren Fehlergrenzen.

wieder begegnet werden, und das deshalb besonderes Interesse verdient. Schon bald nachdem die Außenrippen zum erstenmale bis zur Endmündung durchgehen, treten bei einzelnen Exemplaren ab und zu gebündelte Rippen auf, aber noch so selten, daß die Bündelungsziffer kaum über 1,01 steigt. Ihre Zahl vermehrt sich ziemlich rasch und bei 1300 cm ist bereits die Ziffer 1,43 erreicht, d. h., fast an jedem zweiten Außenknoten vereinigen sich 2 Außenrippen (vgl. Taf. II, Fig. 7). Infolge des gleichmäßigen und ziemlich schnellen Anwachsens ist die Bündelungsziffer zur Feinstratigraphie des Obercallovien, das man zweckmäßig mit dem stärkeren Auftreten der Bündelung beginnen läßt und dessen Unterkante deshalb etwa bei 950 cm liegen würde, sehr geeignet, und hat ja auch bereits in Teil I (S. 71 u. 82) zu diesem Zwecke Verwendung gefunden.

**Kurvenform** (vgl. Abb. 35). Da die Bündelungsziffer an sich beliebig groß, aber nicht kleiner als 1 werden kann, weil ja bei *Kosmoceras* zu jedem Außenknoten mindestens eine Außenrippe gehört, so beginnen die Variationskurven der Bündelungsziffer nahe der Nullordinate in sehr einseitiger und zugleich hochgipflicher Ausbildung mit großer positiver Schiefheitsziffer, da sie ja nach links steil, nach rechts flacher abfallen. Im Laufe der Zeit jedoch lösen sich die Kurven von dem linken Rande des Koordinatenfeldes los, verlieren Schiefheit und Exzeß und werden schließlich ganz normal.

## 12. Abstand der Außenknoten auf dem letzten Umgang.

**Phylogenetische Entwicklung.** Den Abstand der Knoten, die der Außenkante der Schale aufsitzen, erhält man angenähert durch die Division der Knotenzahl des letzten Umgangs

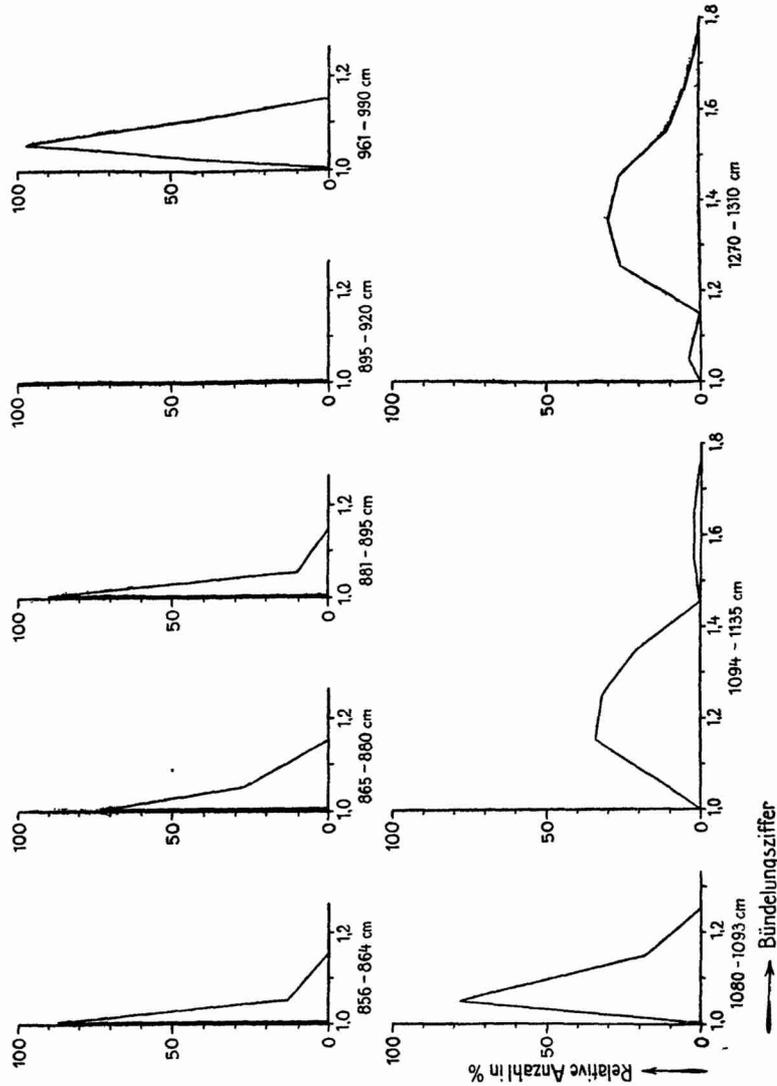


Abb. 35. Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer von *Zugokosmoceras* in Variationskurven der einzelnen Schichtgruppen. Allmählicher Übergang von asymmetrischer zu symmetrischer Variabilität.

durch den ungefähren Gehäuseumfang ( $\pi \times$  Enddurchmesser). An sich ist dieses Merkmal bereits von 136 cm ab faßbar, wo zum erstenmal die Außenknoten bis zum Schlusse durchlaufen, doch wurden Zählungen erst von 855 cm ab durchgeführt, deren Ergebnisse Tabelle 60 enthält. Die mittlere Entfernung der Knoten ist anfangs fast 4 mm, sinkt dann bis 1093 cm auf wenig mehr als 2 mm, um später wieder auf über 3 mm zu steigen. Dies eigentümliche Verhalten ist dadurch zu erklären, daß im Knotenabstand zwei widerstreitende Entwicklungstendenzen zum Ausdruck kommen, einmal

Tabelle 60.

Die phylogenetische Entwicklung des Außenknotenabstandes auf dem letzten Umgang im *Zugokosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
855	22	3,75 ± 0,10	13,0 ± 2,0
856—864	20	3,35 ± 0,10	13,9 ± 2,2
865	30	2,56 ± 0,09	19,0 ± 2,5
866—880	7	2,70 ± 0,22	21,7 ± 5,8
881—894	7	2,56 ± 0,15	15,8 ± 4,2
895	9	2,44 ± 0,09	10,7 ± 2,5
896—920	13	2,69 ± 0,13	17,8 ± 3,5
961—980	11	2,31 ± 0,08	11,9 ± 2,5
981—990	12	2,19 ± 0,10	15,4 ± 3,1
1080—1093	22	2,14 ± 0,06	14,1 ± 2,1
1094—1120	14	2,72 ± 0,12	16,5 ± 3,1
1121—1135	19	2,71 ± 0,09	15,2 ± 2,5
1270—1310	18	3,03 ± 0,12	17,2 ± 2,9

das allgemeine Bestreben zu Dichterstellung der Skulpturelemente auf der letzten Windung, das auch die Knoten enger zusammerrücken läßt, zweitens die zunehmende Bündelung, die die Zahl der Außenrippen im Verhältnis zu den Knoten vermehrt und letztere dadurch wieder auseinander treibt. Bis 1093 cm behält die erste Tendenz die Oberhand und die Außenknoten stellen sich geradeso wie die Rippen (vgl. Tabelle 57, S. 124) ständig enger. Dann aber nimmt die Bündelung sehr stark zu und der Zwischenraum wird wieder größer, zumal auch die Rippen etwas weiter auseinander rücken.

### 13. Rückblick.

(Hierzu Taf. II, Fig. 1—7 u. Taf. V).

Der *Zugokosmoceras*stamm beginnt an der Basis unseres Profils mit kleinen geblähten Gehäusen (*Kosm. enodatum*) (Taf. II, Fig. 1), die ihre Skulptur mit dem Beginne der Endwohnkammer verlieren, sodaß der letzte Teil der Windung nur von feinen Anwachsstreifen bedeckt ist, zu dem nahe dem Nabel, vor allem kurz vor dem Endmundsaum, noch seichte Falten hinzutreten. Die Veränderungen, die sich bis 135 cm vollziehen, bestehen im wesentlichen in einem beträchtlichen Größenwachstum auf fast das Doppelte und in dem Flacherwerden der Schale (*Kosm. Jason*) (Taf. II, Fig. 2), wobei die Skulptur dem Wachsen des Enddurchmessers im gleichen Schritte folgt, sodaß die phylogenetische Korrelation zwischen diesen beiden Eigenschaften recht hoch ist.

Auch in den Schichten über 135 cm bis 340 cm hinauf kommen noch spärlich ganz ähnlich geformte Gehäuse vor, aber sie spielen hier eigentlich die Rolle von — stammesgeschichtlich betrachtet — Minusvarianten, während die Hauptmenge der Formen bereits die nächste phylogenetische Stufe erklimmen hat. Immerhin sind uns diese wenigen Exemplare sehr wertvoll, denn sie helfen die lange zeitliche Lücke bei 135,5 cm, während der sich die Entwicklung zum neuen Typus in der Hauptsache vollzog, in ihrer Bedeutung erfassen und setzen uns instand, den sehr beträchtlichen statistischen Sprung zwischen 135 und 136 cm durch eine lückenlose Reihe von morphologischen Übergangsformen zu überbrücken und damit zugleich den Verlauf der Abänderungen zu beschreiben. Bereits oben wurde erwähnt, daß sich die Skulptur nahe dem Endmundsaum wieder etwas verstärkt. Mit der Zeit tritt das noch mehr hervor und führt dazu, daß die Außenknoten, die am Beginn der Wohnkammer verschwinden, etwa  $\frac{1}{6}$  Umgang vor dem Endmundsaum samt den Rippen wieder aufsetzen. Sowohl von dem inneren wie dem äußeren Differenzierungszentrum schreitet nun die Beknotung vor, bis sie sich schließlich auf der Mitte des letzten Umgangs trifft, sodaß die Außenknoten bis zum Schlusse durchgehen (*Kosm. obductum*) (Taf. II, Fig. 3). Der Beginn der Endwohnkammer ist aber auch jetzt noch gekennzeichnet und zwar durch das Verstreichen der auf den mittleren Windungen regelmäßig stehenden, scharfen Außenrippen, sodaß man diesen Punkt weiterhin als statistisches Merkmal verwerten kann. Gleichzeitig mit dieser Umbildung, deren Abschluß man in den Schichten 136—340 cm verfolgen kann, vollzieht sich eine starke Größenreduktion der Schale, sodaß der Enddurchmesser bei 136 cm wieder mit Werten beginnt, die er viel früher, bei 50 cm schon einmal durchlaufen hatte.

Der lange, kontinuierlich abgelagerte Tonkomplex 136—539 cm ist bemerkenswert durch die kleinen Schwankungen des Enddurchmessers, die im ganzen betrachtet zu einer gewissen Schalenvergrößerung führen und bis in die Einzelheiten von dem Durchmesser, bei dem die Rippen verstreichen, nachgeahmt werden. Nach einigen Sedimentationsunterbrechungen ist die Schale wieder erheblich gewachsen (Taf. II, Fig. 4) und erreicht schließlich im Horizont 793 cm, in dem einzelne Exemplare von fast 170 mm vorkommen, ihre maximale Entwicklung.

Im Laufe der Zeit haben sich die Andeutungen von Rippen und Knoten, die sich auf der Alterswohnkammer befinden, mehr und mehr verstärkt, haben sich dichter gestellt und an Schärfe gewonnen, vor allem in der Nähe des Endmundsaums. Schließlich,

im Zeitraum 793—854 cm vollzieht sich prinzipiell wieder der gleiche Vorgang wie früher: die Berippung beginnt, von außen und innen kommend, die Wohnkammer zu überdecken, bis schließlich die ganze Schale einheitlich berippt ist (*Kosm. Grossowrei*) (Taf. II, Fig. 5). Das Vordringen der Rippen von den inneren Windungen her kam ja schon in dem leichten Anwachsen der Prozentzahlen in Tabelle 53 (S. 120) zum Ausdruck, und war auch wohl der Grund für das stärkere, gewissermaßen labile Schwanken zwischen den Arealen mit scharfen und mit verstrichenen Rippen, das zu dem allmählichen Abnehmen der ontogenetischen Korrelation zwischen Enddurchmesser und Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, führte (vgl. Tabelle 54, S. 121). Zugleich mit den Außenrippen treten nun auch die Innenrippen und Flankenknotten, die bereits in den früheren Stadien als seichte Falten und flache Buckel vorhanden waren, scharf individualisiert hervor, so daß es von jetzt ab möglich ist, sie mit Sicherheit zu zählen und die Teilungsziffer zu berechnen.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen wird die Schale wieder etwas kleiner und bleibt dann für die Folgezeit auf etwa 120 mm Enddurchmesser. Die Rippen stellen sich allmählich enger (Taf. II, Fig. 6), verfeinern sich und sind stärker sichelförmig geschwungen, bis sie schließlich so dicht werden, daß an der Außenkante nicht mehr Platz genug ist, um jede in einem Außenknoten enden zu lassen. Damit wird gewissermaßen ein Zwang zur Bündelung ausgeübt, der sich mit der Zunahme der Rippenzahl und der Verkleinerung des Enddurchmessers noch steigern muß (*Kosm. Proniae*) (Taf. II, Fig. 7). Die Bündelrippen — bei *Zugokosmoceras* sind es stets nur Doppelrippen, im Gegensatz zu andern Stämmen, bei denen auch stärkere Bündelungen vorkommen — beginnen zuerst und am häufigsten auf den mittleren Umgängen zu erscheinen und breiten sich dann rasch nach innen und außen aus, wobei man, wenn auch undeutlich, das zweite Differenzierungszentrum am Endmundaum wieder an der stärkeren Häufung der Rippenbündel erkennen kann. Bei der allmählichen Zunahme der Bündelungsziffer ist an den Variationskurven sehr schön die phylogenetische Entwicklung von asymmetrischer zu symmetrischer Variabilität zu verfolgen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Entwicklung bei *Zugokosmoceras* einmal dahin strebt, das Gehäuse zu vergrößern, während zugleich die Windungen etwas hochmündiger werden, zum andern die Skulptur über die anfangs glatte letzte Windung bis zum Endmundaum auszudehnen, wobei zuerst die

Außenknoten und die Außenkanten vorgreifen und später die Flankenverzierung nachrückt. Die Bündelung läßt sich in diesem Zusammenhang als eine Erscheinung auffassen, die eine weitere Verdichtung der Rippen erlaubt, bezw. durch sie bedingt wird. Alle diese Skulpturveränderungen, mit Ausnahme der Bündelung, beziehen sich aber im wesentlichen nur auf die letzte Windung, die jugendlichen und mittleren Umgänge dagegen sehen sich auf allen Entwicklungsstufen fast völlig gleich und bieten damit ein vorzügliches Hilfsmittel für das Wiedererkennen des Stammes.

Eine der bemerkenswertesten Erscheinungen in der Geschichte der *Zugokosmoceras*-reihe ist die zweimalige Größenreduktion, die sich bei 135,5 und 793,5 cm vollzieht, und zwar jedesmal auffälligerweise gleichzeitig mit der Erwerbung einer neuen Eigenschaft. Wenn ein Zusammenhang zwischen dem Auftreten des Merkmals und der Schalenverkleinerung bestünde, so würde man erwarten, daß die Nachläufer in den Schichten 136—340 cm, die das neue Merkmal noch nicht erworben haben, auch in der Gehäusegröße ihren Vorfahren noch nahe kommen, bzw. das Entsprechende für die Vorläufer im Horizont 793 cm. Wenn auch

Tabelle 61 a, b.

Vergleich der Enddurchmesser bei phylogenetischen Vor- und Nachläufern im *Zugokosmoceras*-Stamm.

a)

Schicht- gruppe cm	Schalen			
	bei denen noch die Außenknoten verloren gehen		bei denen nur die Außenrippen ver- streichen	
	Anzahl %	Enddurch- messer mm	Anzahl %	Enddurch- messer mm
121—135	100	119,0 ± 3,0	0	—
136—340	20,6	97,0 ± 1,7	79,4	93,1 ± 1,0

b)

Schicht- gruppe cm	Schalen			
	bei denen noch die Außenrippen ver- streichen		bei denen die Außen- rippen bleiben	
	Anzahl %	Enddurch- messer mm	Anzahl %	Enddurch- messer mm
793	90,3	148,6 ± 1,8	9,7	133,2 ± 3,3
855—864	2,2	?	97,8	127,1 ± 1,8

9\*

die in Tabelle 61 zusammengestellten Werte die Frage nicht eindeutig zu entscheiden vermögen, so sprechen sie doch sehr in dem angegebenen Sinne, denn die Schalen aus der Schicht 136—340 cm, die noch die Außenknoten verlieren, nähern sich in der Größe den gleichgestalteten Exemplaren aus dem Komplex 121—135 cm, während die Gehäuse mit dem neuen Merkmal der durchlaufenden Außenknoten etwas kleiner sind. Ganz entsprechend haben die phylogenetisch vorschnell entwickelten Formen im Horizont 793 cm einen beträchtlich kleineren Enddurchmesser als die Mehrzahl, die noch der älteren Art angehört, und nähern sich damit in der Schalengröße den gleichfalls völlig berippten Exemplaren aus der Schichtgruppe 855—864 cm. Enddurchmesser und Erwerbung eines neuen Skulpturtyps dürften also in der Tat in einem gewissen Zusammenhang stehen, zugleich aber geht aus den mitgeteilten Zahlen hervor, daß das Neuaufreten der Beknotung bzw. Berippung nicht für die gesamte Größenabnahme verantwortlich zu machen ist. Spätere Überlegungen werden in der Tat den Nachweis erbringen, daß hierbei noch andere Ursachen mitwirken (siehe Teil III, Abschnitt 1).

### B. Der Stamm *Anakosmoceras*.

(Taf. III, Fig. 1—6 und Taf. V).

Nach *Zugokosmoceras* sei die nächsthäufige Untergattung besprochen, die zweckmäßigerweise nur in zwei Arten zerlegt wird:

Tabelle 62.

Die Unterscheidungsmerkmale und die Verbreitung der Arten des Stammes *Anakosmoceras*.

Arten	Merkmale	Verbreitung (in cm)		
		Vorläufer ab	Größte Häufigkeit	Nachläufer bis
<i>Gulielmii</i>	Rippen einfach, ungebündelt. Ohr meist kurz	?	?—920	1093
<i>compressum</i>	Gebündelte Außenrippen. Ohr lang	865	960—2700	—

#### 1. Enddurchmesser.

Phylogenetische Entwicklung. In dem tiefsten untersuchten Horizont beginnt *Anakosmoceras* mit ganz kleinen Schalen von etwa 39 mm Durchmesser (Taf. III, Fig. 1), die bis 135 cm langsam auf 61 mm anwachsen (Taf. III, Fig. 2), wobei aus der stetig zunehmenden Zahlenreihe in Tabelle 63 eigentlich nur die viel

Tabelle 63 (hierzu Abb. 36).

Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %	Bemerkungen
1—6	8	38,5 ± 1,9	13,2 ± 3,3	
7—20	17	40,1 ± 1,0	10,2 ± 1,7	
26—28	6	37,0 ± 1,2	7,8 ± 2,2	
29—39	14	37,0 ± 1,1	11,4 ± 2,2	
40—45	10	45,3 ± 1,4	9,6 ± 2,1	
46—50	14	44,1 ± 0,8	7,0 ± 1,3	
52—54	9	31,9 ± 1,2	10,9 ± 2,6	Auslesewirkung!
56—78	62	49,0 ± 0,9	14,0 ± 1,3	
79—90	14	57,4 ± 1,7	11,4 ± 2,1	
91—120	25	59,4 ± 1,3	10,7 ± 1,5	
121—135	8	61,0 ± 3,4	15,6 ± 3,9	
136—160	15	49,9 ± 1,3	10,1 ± 1,8	
161—200	17	51,6 ± 0,7	5,9 ± 1,1	
201—240	16	48,4 ± 1,2	9,7 ± 1,7	
241—260	37	46,7 ± 0,9	11,1 ± 1,3	
261—280	25	49,4 ± 0,9	8,7 ± 1,2	
281—300	13	50,7 ± 1,2	8,8 ± 1,7	
301—320	29	48,7 ± 0,9	9,9 ± 1,4	
321—340	10	45,9 ± 1,7	11,7 ± 2,6	
341—380	16	47,5 ± 1,3	11,0 ± 2,0	
381—440	14	50,5 ± 1,2	8,8 ± 1,6	
441—460	24	55,2 ± 0,9	8,0 ± 1,2	
461—500	10	57,7 ± 1,9	10,5 ± 2,3	
501—520	11	60,1 ± 2,0	10,8 ± 2,3	
521—539	6	55,0 ± 2,8	12,5 ± 3,6	
540	10	54,7 ± 2,5	14,4 ± 3,2	
541—559	10	54,6 ± 1,9	11,1 ± 2,5	
560—620	11	60,6 ± 2,2	11,8 ± 2,5	
621—680	26	63,2 ± 1,8	14,8 ± 2,9	
681—759	13	68,2 ± 2,2	11,7 ± 2,3	
760—792	2	65,0		
794—854	1	62		
855—864	10	57,3 ± 2,6	14,4 ± 3,2	
865	18	66,8 ± 2,0	12,6 ± 2,1	
866—880	10	62,4 ± 2,5	12,6 ± 2,8	
896—920	10	50,2 ± 1,9	11,8 ± 2,6	
955—990	38	55,1 ± 0,9	9,9 ± 1,1	
1075—1093	24	53,8 ± 1,0	9,4 ± 1,4	
1094—1120	25	52,4 ± 1,0	9,3 ± 1,3	
1121—1135	36	53,8 ± 1,0	11,7 ± 1,4	
1250—1280	11	57,1 ± 1,9	11,3 ± 2,4	
1281—1310	30	56,5 ± 1,1	10,8 ± 1,4	

zu kleinen Werte der Schichtgruppe 52—54 cm stärker herausfallen. Es ist dies eine dünne, an Bruchschill reiche Tonlage zwischen den zwei Breccienlagen 51 und 55 cm, in der, wie auch die Werte für den Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden,

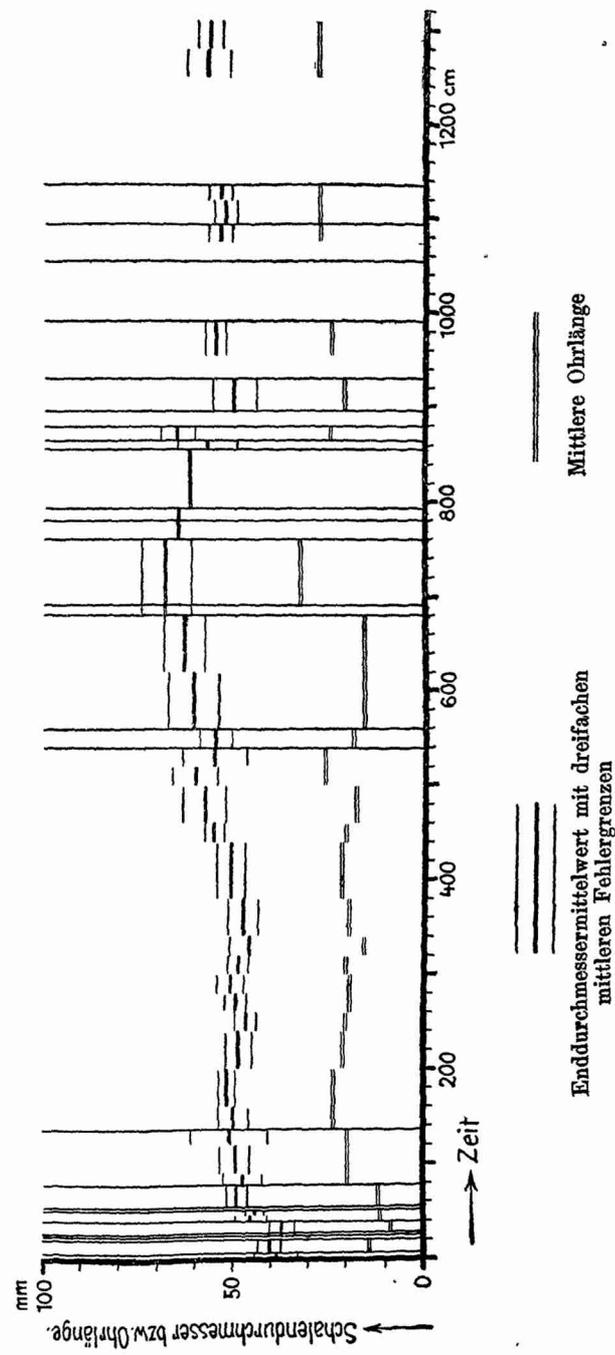


Abb. 36. Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers und der Ohrlänge von *Anakosmoeras* in Schichtgruppenmittelwerten.

in Tabelle 45 (S. 110) erweisen, eine starke Größenauslese der *Zugokosmocerasschalen* eingetreten ist, die wohl auch zugleich den abnorm kleinen Durchmesserwert von *Anakosmoceras* verursacht hat.

Nach dem Anstieg der Schalengröße bis 135 cm, den wir auch bei *Zugokosmoceras* feststellen konnten, folgt, gerade wie dort, ein beträchtlicher Abfall um 11 mm auf 50 mm (Taf. III, Fig. 3), der bis 539 cm in unregelmäßiger Aufwärtsbewegung zur Hälfte wieder wettgemacht ist, wobei wie bei dem ebengenannten Stamm ein Größenminimum bei 320 cm und zwei kleine Maxima nahe bei 180 und 500 cm auffallen. Im weiteren Verlaufe hält die Durchmesserzunahme an, bis schließlich in der Nähe von 760 cm — ganz genau läßt sich dies leider nicht feststellen, da der Stamm in diesen Schichten sehr selten ist —, ein Höchstwert von 68 mm erreicht wird (Taf. III, Fig. 4), wonach die Gehäusegröße erneut auf etwa 55 mm absinkt, wenn man von kleineren Schwankungen absieht (Taf. III, Fig. 5—6). Der Variationskoeffizient beträgt etwa 10%.

Kurvenform. Die Exzeß- und Schiefheitssziffern (Tabelle 64) lassen sich wohl dahin deuten, daß die Variationskurven des Enddurchmessers symmetrisch, aber teilweise etwas tiefgipflig sind.

Tabelle 64.

Schiefheitssziffer und Exzeß des *Anakosmoceras*-Enddurchmessers.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Schiefheitssziffer <i>S</i>	Exzeß <i>E</i>
56—78	145	+ 0,2	+ 0,2
221—260	46	— 0,2	— 0,8
1094—1135	61	— 0,1	— 0,8

Korrelation. Über die Beziehungen zur Ohrlänge siehe dort (S. 146).

## 2. Endwindungshöhe.

Phylogenetische Entwicklung. Die prozentuale Höhe der letzten Windung senkt sich im Laufe der Zeit unter kleinen unregelmäßigen Schwankungen von 42 auf etwa 39%, macht aber sonst keine bemerkenswerten Veränderungen durch (vgl. Tabelle 65).

Korrelation. Über die Beziehungen zur Endnabelweite siehe dort (S. 137).

## 3. Mündungsverhältnis.

Phylogenetische Entwicklung. Der Schalenquerschnitt ist, wie sich aus den folgenden Daten ergibt, nur sehr geringen

Tabelle 65.

Die phylogenetische Entwicklung der Endwindungshöhe im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
0—6	8	43,1 ± 1,1	7,3 ± 1,8
7—20	17	40,8 ± 0,4	4,1 ± 0,7
26—28	6	41,8 ± 0,7	4,0 ± 1,2
29—39	13	42,1 ± 0,9	7,3 ± 1,4
40—50	23	41,6 ± 0,5	6,2 ± 0,9
52—54	9	42,4 ± 1,1	7,6 ± 1,8
56—78	60	40,7 ± 0,5	8,7 ± 0,6
79—135	46	42,1 ± 0,4	7,0 ± 0,7
136—220	37	42,9 ± 0,5	7,1 ± 0,8
221—300	32	43,4 ± 0,3	6,2 ± 0,5
301—380	52	43,8 ± 0,4	6,1 ± 0,6
381—460	33	43,0 ± 0,4	5,3 ± 0,7
461—539	26	42,9 ± 0,7	8,0 ± 1,1
540—559	20	43,7 ± 0,5	4,9 ± 0,8
560—680	37	43,3 ± 0,5	7,4 ± 0,9
681—690	3	39,0	
691—759	10	38,6 ± 1,2	9,7 ± 2,2
781—792	2	40,0	
855—864	10	40,6 ± 1,2	9,0 ± 2,0
865—880	26	40,6 ± 0,5	6,2 ± 0,9
896—920	10	40,1 ± 1,3	10,0 ± 2,3
955—990	38	38,8 ± 0,4	5,6 ± 0,6
1075—1093	24	38,1 ± 0,5	6,1 ± 0,9
1094—1135	59	39,6 ± 0,3	5,5 ± 0,5
1250—1310	38	39,3 ± 0,5	7,2 ± 0,8

Wandlungen unterworfen. Die Exemplare von *Kosm. Gulielmii* von South Cave bei Hull, die mit den obengenannten *Kosm. enodatum* gleichaltrig sind und ebenso wie diese mit einem Enddurchmesser von  $35,4 \pm 0,6$  mm etwa den Formen nahe dem Profilmullpunkt entsprechen, besitzen ein

$$\text{Endmündungsverhältnis} = 1,62 \pm 0,02.$$

Eine Reihe weiterer *Kosm. Gulielmii* von verschiedenen Fundorten, deren Durchmesser etwa 45 mm betrug, hatten das sehr ähnliche

$$\text{Mündungsverhältnis} = 1,64 \pm 0,08,$$

doch konnten die Messungen nicht unmittelbar am Endmundsaum ausgeführt werden.

Eine Anzahl von *Kosm. compressum*, die dem Horizont 2700 cm oder analogen Schichten anderer Fundorte entstammen und im

Mittel etwa 45 mm groß waren, hatten ein

$$\text{Mündungsverhältnis} = 1,46 \pm 0,02,$$

d. h. die jüngeren Stufen innerhalb der Stammreihe besitzen gegenüber den älteren etwas dickere und mehr geblähte Windungen, ohne daß aber die Differenz sehr erheblich wäre.

#### 4. Endnabelweite.

Phylogenetische Entwicklung. Gleich den übrigen Formkonstanten der Schale schwankt die Nabelweite nur ganz wenig und nimmt im Laufe des untersuchten Zeitraums unter leichten Auf- und Abbewegungen von 27 auf 31 % zu. Die Variabilität der Nabelweite ist größer als die der Windungshöhe, da der Variationskoeffizient der ersteren etwa 12 %, der letzteren gegen 6 % beträgt.

Korrelation. Aus der Tatsache, daß die Veränderungen der Windungshöhe durch die Nabelweite und die Höhe des vorletzten

Tabelle 66.

Die phylogenetische Entwicklung der Endnabelweite im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
0—6	8	27,3 ± 1,4	14,5 ± 3,6
7—20	17	28,8 ± 0,9	12,6 ± 2,1
26—28	6	29,2 ± 0,3	
29—39	13	29,2 ± 1,0	11,9 ± 2,3
40—50	23	29,7 ± 0,8	12,9 ± 1,9
52—54	9	29,1 ± 1,5	15,2 ± 3,7
56—78	60	29,6 ± 0,5	12,7 ± 1,2
79—135	46	27,7 ± 0,5	12,0 ± 1,3
136—220	37	26,4 ± 0,6	14,3 ± 1,7
221—300	82	25,6 ± 0,4	13,4 ± 1,1
301—380	52	25,6 ± 0,4	12,0 ± 1,2
381—460	33	26,0 ± 0,4	9,6 ± 1,2
461—539	26	26,4 ± 0,6	11,3 ± 1,6
540—559	20	24,5 ± 0,8	14,9 ± 2,4
560—680	37	25,7 ± 0,5	10,7 ± 1,2
681—690	3	28,3	
691—759	10	30,5 ± 1,1	11,3 ± 2,5
781—792	2	29,0	
855—864	10	29,5 ± 1,2	12,9 ± 2,9
865—880	26	29,3 ± 0,7	12,8 ± 1,8
896—920	10	31,3 ± 1,3	12,9 ± 2,9
955—990	38	32,0 ± 0,5	9,2 ± 1,1
1075—1093	24	32,8 ± 0,7	10,3 ± 1,5
1094—1135	59	31,7 ± 0,4	9,6 ± 0,9
1250—1310	38	30,8 ± 0,6	12,8 ± 1,5

Umganges kompensiert werden müssen, ist das Bestehen einer Korrelation zwischen Windungshöhe und Nabelweite verständlich, die schon in der gegensinnigen phylogenetischen Bewegung der beiden Größen zum Ausdruck kommt. Die Korrelation zwischen den in den Tabellen 65 und 66 aufgeführten Mittelwerten ist wie bei *Zugokosmoceras* recht eng, nämlich

$$r = -0,87 \pm 0,05.$$

### 5. Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang.

Tabelle 67.

Die phylogenetische Entwicklung der Innenrippenzahl auf dem letzten Umgang im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
0—6	8	21,9 ± 0,6	8,1 ± 2,0
7—20	16	21,2 ± 0,4	6,8 ± 1,2
26—28	6	20,5 ± 0,6	6,8 ± 2,0
29—39	13	24,1 ± 1,2	17,7 ± 3,4
40—45	10	27,3 ± 1,1	13,2 ± 3,0
46—50	13	24,9 ± 0,9	12,9 ± 2,5
52—54	8	25,3 ± 1,3	14,3 ± 3,6
56—78	56	22,8 ± 0,4	13,2 ± 1,3
79—90	12	20,9 ± 0,5	8,4 ± 1,7
91—120	23	21,5 ± 0,5	11,0 ± 1,6
121—135	8	22,5 ± 1,7	21,2 ± 5,3
136—220	33	18,7 ± 0,3	8,6 ± 1,1
221—300	71	18,3 ± 0,3	12,1 ± 1,0
301—380	42	18,7 ± 0,3	9,6 ± 1,1
381—460	31	19,8 ± 0,3	9,6 ± 1,2
461—539	22	20,3 ± 0,6	13,2 ± 2,0
540—559	16	19,1 ± 0,9	13,8 ± 2,4
560—620	11	26,0 ± 1,3	16,5 ± 3,5
621—680	26	23,9 ± 0,6	12,0 ± 1,7
681—759	13	25,6 ± 1,0	15,3 ± 3,0
760—780	1	30	
781—792	2	32,0	
794—854	1	25	
855—864	10	28,9 ± 1,3	14,5 ± 3,3
865—880	25	36,2 ± 1,0	13,7 ± 1,9
896—920	9	29,9 ± 2,4	24,4 ± 5,7
955—990	38	29,8 ± 0,5	11,1 ± 1,3
1075—1093	23	25,8 ± 0,7	13,8 ± 2,0
1094—1120	23	26,7 ± 0,7	12,7 ± 1,8
1121—1135	34	24,9 ± 0,6	14,0 ± 1,7
1250—1280	10	22,5 ± 0,6	8,5 ± 1,9
1281—1310	29	26,6 ± 0,8	16,7 ± 2,2

Phylogenetische Entwicklung. Da die Arten des *Anakosmoceras*stammes zum Schlusse nicht glatt werden, sondern während der ganzen untersuchten Zeit bis zum Endmundsaum skulptiert sind, so lassen sich die Rippen- und Knotenzahlen vom Profilnullpunkt ab angeben. Die Zahl der Innenrippen steigt, wenn man den Anfangs- und Schlußmittelwert von Tabelle 67 betrachtet, nur in geringem Maße von 22 auf 26, was aber durch eine Reihe von Auf- und Abbewegungen kompliziert wird. Ein erstes Maximum wird zwischen 40 und 54 cm mit etwa 26 Rippen erreicht, dann geht die Zahl wieder auf 21 herunter, steigt erneut etwas an, um nach der Unterbrechung bei 135,5 cm auf 19 zu sinken, was wohl mit dem gleichzeitigen starken Abnehmen des Enddurchmessers von 61 auf 50 mm zusammenhängen dürfte. Ungefähr parallel mit der Schalengröße steigt die Innenrippenzahl erneut an und erreicht bei 790 cm, also fast gleichzeitig mit dem Durchmessermaximum, den recht hohen Wert von 32, der allerdings noch durch das Maximum von 36 Rippen in der Schichtgruppe 865—880 cm übertroffen wird. Darauf sinkt der Mittelwert wieder allmählich, geht jedoch nicht ganz auf den Anfangsstand zurück.

#### 6. Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. Im ganzen betrachtet, hat *Anakosmoceras* geradeso wie *Zugokosmoceras* die Tendenz, die Zahl seiner Außenrippen zu vermehren, aber der Weg zu diesem Ziele wird nicht geradlinig zurückgelegt, vielmehr vollzieht sich der Aufstieg von dem Anfangsmittelwert von rund 65 Rippen in Tabelle 68 bis zu der Schlußziffer von etwa 95 unter erheblichen auf- und abwärtigen Schwankungen.

Im Komplex 0—135 cm steigt die Rippenzahl ziemlich gleichsinnig mit dem Enddurchmesser von 65 auf 86 an, sinkt sodann während der Lücke 135,5 cm fast wieder auf den ursprünglichen Wert und erklimmt erneut bis 539 cm annähernd wieder die ehemalige Höhe, die weiterhin bis 680 cm noch überschritten wird. Die weitere Entwicklung bis 854 cm ist mangels ausreichenden Materials leider nicht völlig klar zu übersehen, es hat den Anschein, als wenn während dieser Zeit die Rippenzahl auf 79 fällt und wieder auf über 100 ansteigt. In jedem Falle sind die Außenrippen bei 855 cm ähnlich zahlreich wie bei 680 cm, streben sodann sehr rasch einem steilen Maximum von 120 zu, nehmen erneut auf 80 ab und werden zum Schluß langsam wieder etwas zahlreicher.

Tabelle 68 (hierzu Abb. 37).

Die phylogenetische Entwicklung der Außenrippenzahl auf dem letzten  
Umgang im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
0—6	8	68,2 ± 2,8	11,5 ± 2,9
7—20	17	64,1 ± 1,8	11,3 ± 2,0
26—28	6	64,3 ± 1,6	6,1 ± 1,8
29—39	13	74,8 ± 2,8	13,4 ± 2,6
40—45	10	85,7 ± 2,2	8,0 ± 1,8
46—50	13	78,4 ± 2,8	13,0 ± 2,5
52—54	8	77,4 ± 3,7	13,7 ± 3,4
56—78	56	85,7 ± 1,7	14,9 ± 1,4
79—90	12	83,2 ± 3,1	12,8 ± 2,6
91—120	23	86,0 ± 2,7	15,3 ± 2,3
121—135	8	86,0 ± 5,5	18,1 ± 4,5
136—160	12	67,3 ± 1,8	9,4 ± 1,9
161—200	14	70,1 ± 2,8	14,9 ± 2,8
201—240	16	69,0 ± 1,8	10,4 ± 1,8
241—260	34	70,5 ± 1,2	10,2 ± 1,2
261—280	21	70,3 ± 1,8	11,8 ± 1,8
281—300	9	77,8 ± 1,5	5,7 ± 1,4
301—320	23	77,2 ± 1,5	9,9 ± 1,5
321—340	8	79,4 ± 3,1	11,2 ± 2,8
341—380	13	71,9 ± 1,8	9,2 ± 2,5
381—440	11	74,8 ± 2,9	12,8 ± 2,7
441—460	20	76,6 ± 1,1	6,5 ± 1,0
461—500	8	78,2 ± 4,1	14,7 ± 3,7
501—520	10	80,9 ± 2,8	10,8 ± 2,4
521—539	5	84,8 ± 3,8	10,0 ± 3,2
540	9	79,2 ± 2,5	9,4 ± 2,2
541—559	7	80,6 ± 1,8	6,0 ± 1,6
560—620	10	85,4 ± 5,2	19,3 ± 4,3
621—680	26	93,6 ± 2,8	15,5 ± 2,1
681—690	3	93,7	
691—759	10	79,2 ± 5,0	19,9 ± 4,4
760—792	2	104,0	
794—854	1	78	
855—864	10	85,6 ± 5,7	21,1 ± 4,7
865	16	114,5 ± 5,5	19,0 ± 3,4
866—880	9	122,3 ± 9,2	22,4 ± 5,3
896—920	9	80,1 ± 5,8	21,9 ± 5,2
955—980	6	89,8 ± 6,8	18,5 ± 5,3
981—990	32	83,7 ± 1,9	13,1 ± 1,6
1075—1093	24	76,3 ± 2,0	12,7 ± 1,8
1094—1120	23	85,9 ± 2,3	13,1 ± 1,9
1121—1135	35	85,3 ± 2,2	15,0 ± 1,8
1255—1280	10	83,8 ± 2,8	10,6 ± 2,4
1281—1310	29	96,5 ± 2,5	14,1 ± 1,9

## 7. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang.

Tabelle 69 (hierzu Abb. 37).

Die phylogenetische Entwicklung des Außenrippenabstandes auf dem letzten Umgang im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient%
0—6	8	1,80 ± 0,06	10,0 ± 2,5
7—20	17	1,97 ± 0,05	11,0 ± 1,9
26—28	6	1,82 ± 0,07	9,7 ± 2,8
29—39	13	1,55 ± 0,07	16,2 ± 3,2
40—45	10	1,67 ± 0,05	9,3 ± 2,1
46—50	13	1,78 ± 0,07	13,9 ± 2,7
52—54	8	1,31 ± 0,07	15,8 ± 4,0
56—78	56	1,81 ± 0,04	15,0 ± 1,4
79—90	12	2,15 ± 0,06	10,3 ± 2,1
91—120	23	2,21 ± 0,06	13,5 ± 2,0
121—135	8	2,25 ± 0,09	10,9 ± 2,7
136—160	12	2,40 ± 0,08	11,9 ± 2,4
161—200	14	2,39 ± 0,08	12,7 ± 2,4
201—240	16	2,23 ± 0,07	12,3 ± 2,2
241—260	34	2,10 ± 0,06	16,1 ± 1,9
261—280	21	2,23 ± 0,07	14,7 ± 2,2
281—300	9	2,06 ± 0,07	10,3 ± 2,4
301—320	23	2,11 ± 0,05	10,9 ± 1,6
321—340	8	1,80 ± 0,08	12,1 ± 3,0
341—380	13	2,12 ± 0,07	12,7 ± 2,5
381—440	11	2,13 ± 0,09	14,5 ± 3,1
441—460	20	2,29 ± 0,05	10,6 ± 1,7
461—500	8	2,26 ± 0,07	8,2 ± 2,1
501—520	10	2,36 ± 0,10	13,9 ± 3,1
521—539	5	2,04	
540	9	2,19 ± 0,09	12,8 ± 3,0
541—559	7	2,13 ± 0,11	13,6 ± 3,6
560—620	10	2,36 ± 0,16	22,0 ± 4,9
621—680	26	2,16 ± 0,08	19,9 ± 2,8
681—690	3	2,27	
691—759	10	2,80 ± 0,16	17,7 ± 5,6
760—792	2	1,95	
794—854	1	2,5	
855—864	10	2,15 ± 0,10	15,3 ± 3,4
865	16	1,88 ± 0,09	18,8 ± 3,3
866—880	9	1,66 ± 0,11	19,1 ± 4,5
896—920	9	2,03 ± 0,14	20,8 ± 4,9
955—980	6	2,03 ± 0,15	18,4 ± 5,3
981—990	32	2,08 ± 0,04	11,8 ± 1,5
1075—1093	24	2,24 ± 0,06	14,0 ± 2,0
1094—1120	22	1,97 ± 0,07	15,9 ± 2,4
1121—1135	35	2,00 ± 0,05	14,8 ± 1,8
1255—1280	10	2,15 ± 0,11	15,6 ± 3,5
1281—1310	29	2,15 ± 0,07	16,9 ± 2,2

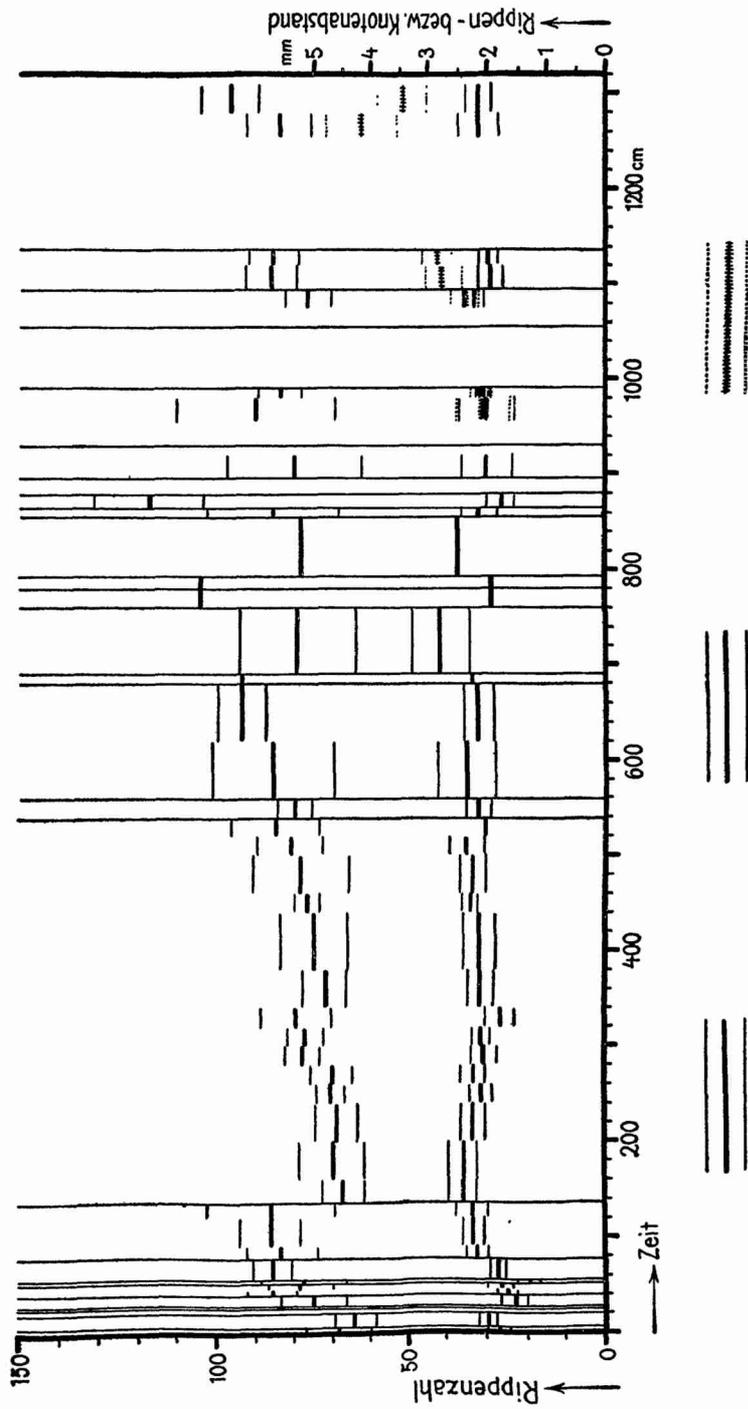


Abb. 37. Die phylogenetische Entwicklung der Außenrippenzahl, des Außenrippen- und Außenknotenabstandes von *Anacosmocerces* in Schichtgruppenmittelwerten.

Phylogenetische Entwicklung. Ebenso wenig wie in der Außenrippenzahl ist auch im Abstand der Rippen ein einheitlicher Zug der Entwicklung zu erkennen. Im großen und ganzen stellen sich die Rippen etwas weiter und rücken von 1,80 auf 2,15 mm auseinander und zwar deshalb, weil die zunehmende Rippenzahl durch die Vergrößerung des Enddurchmessers mehr als wettgemacht wird. Daß Enddurchmesser und Rippenzahl zwar im ganzen parallel gehen, die Berippung den Größenveränderungen jedoch nicht ganz nachkommt, zeigt sich auch vielfach im einzelnen und ist besonders gut am Rippenabstande zu ersehen, der beträchtlichen Schwankungen unterliegt, da die Rippenzahl die Durchmesseränderungen nur in abgeschwächtem Maße nachahmt.

So erweitert sich von 0—135 cm der Abstand von 1,80 auf 2,25 mm im gleichen Sinne wie die Rippen- und Durchmesserzunahme, wobei nur der Wert der Schicht 52—54 cm stärker herausfällt, der sich auf eine infolge starker Auslese sehr kleinwüchsige Plete bezieht. Nach dem Enddurchmesserabfall bei 135,5 cm rücken die Rippen jedoch nicht wieder zusammen, sondern behalten die verhältnismäßig weite Entfernung von etwa 2,2 mm; dabei bleibt es im wesentlichen bis 854 cm, wenn wir von dem unsicheren Intervall ab 680 cm absehen. In den jüngeren Schichten stellen sich die Rippen wieder beträchtlich enger und rücken um 870 cm infolge der sehr hohen Rippenzahl auf 1,7 mm zusammen, später weichen sie wieder etwas auseinander und halten zum Schluß einen Abstand von etwas über 2 mm.

### 8. Teilungsziffer.

Phylogenetische Entwicklung. Die bemerkenswerte Konstanz der Teilungsziffer, die eigentlich nur ziemlich unregelmäßigen Schwankungen zwischen 3 und 4 unterliegt, ist darin begründet, daß Außen- und Innenrippenzahl sich im Laufe der Stammesgeschichte zumeist gleichsinnig und in ziemlich enger Korrelation entwickeln. Infolgedessen treten die beträchtlichen Veränderungen in der Rippenzahl, z. B. im Horizont 52—54 cm, während der Lücke 135,5 cm oder in der Schichtgruppe 865—880 cm in der Tabelle der Teilungsziffer kaum hervor, dafür aber fallen die Zeiten auf, in denen Innen- und Außenrippenzahl nicht ganz miteinander konform gehen, wie zwischen 0 und 135 cm, wo letztere stärker zunehmen als erstere, oder in der Schichtgruppe 540—559 cm, in der *Anakosmoceras* abnorm wenig Innenrippen trägt, oder im Zeitraum 895—920 cm, in dem ihre Zahl umgekehrt sehr hoch ist. Die Va-

riabilität beträgt etwa 12% und ist damit ebenso groß wie die der Rippenzahl und des Rippenabstandes.

Tabelle 70.

Die phylogenetische Entwicklung der Teilungsziffer im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
1—6	8	3,06 ± 0,13	11,6 ± 2,9
7—20	16	3,03 ± 0,08	10,5 ± 1,9
26—28	6	3,17 ± 0,15	11,3 ± 3,3
29—39	13	3,13 ± 0,09	10,5 ± 2,0
40—45	10	3,15 ± 0,09	9,4 ± 2,1
46—50	13	3,13 ± 0,06	6,8 ± 1,3
52—54	8	3,06 ± 0,13	12,4 ± 3,1
56—78	56	3,77 ± 0,05	10,8 ± 1,0
79—90	12	3,98 ± 0,14	12,3 ± 2,5
91—120	21	3,98 ± 0,09	9,8 ± 1,5
121—135	10	3,95 ± 0,18	14,2 ± 3,2
136—160	12	3,64 ± 0,10	9,7 ± 2,0
161—200	14	3,74 ± 0,16	15,7 ± 3,0
201—240	16	3,69 ± 0,09	10,1 ± 1,8
241—260	33	3,86 ± 0,08	11,3 ± 1,4
261—280	21	3,98 ± 0,11	13,1 ± 2,0
281—300	8	4,27 ± 0,08	5,3 ± 1,3
301—320	22	3,91 ± 0,09	10,6 ± 1,6
321—340	8	4,01 ± 0,18	12,9 ± 3,2
341—380	12	4,03 ± 0,12	10,2 ± 2,1
381—440	11	3,85 ± 0,10	8,3 ± 1,8
441—460	20	3,86 ± 0,09	10,0 ± 1,6
461—500	7	4,39 ± 0,19	11,3 ± 3,0
501—520	10	3,86 ± 0,16	13,2 ± 2,9
521—539	5	4,02	
540—559	16	4,24 ± 0,13	12,6 ± 2,2
560—660	15	3,26 ± 0,11	13,0 ± 2,4
661—680	21	4,10 ± 0,10	11,0 ± 1,7
681—690	3	3,23	
691—759	10	3,23 ± 0,22	21,9 ± 4,9
760—792	3	2,93	
794—854	1	3,1	
855—864	10	2,97 ± 0,11	11,3 ± 2,5
865—880	25	3,24 ± 0,11	16,3 ± 2,3
896—920	9	2,72 ± 0,14	15,0 ± 3,5
955—990	38	2,86 ± 0,06	12,8 ± 1,5
1075—1093	23	2,93 ± 0,11	18,3 ± 2,7
1094—1120	23	3,24 ± 0,07	10,1 ± 1,5
1121—1135	34	3,45 ± 0,08	14,2 ± 1,7
1250—1280	10	3,74 ± 0,15	12,6 ± 2,8
1281—1310	29	3,66 ± 0,09	13,7 ± 1,8

**9. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang.**

Phylogenetische Entwicklung. Während die Merkmale der Schalenform sowie Rippenzahl und -abstände nur unregelmäßigen Schwankungen unterliegen und daher für Zwecke der Feinstratigraphie nicht brauchbar sind, trifft man in der Bündelungsziffer ein Merkmal, das sich fast einsinnig und relativ rasch entwickelt.

Tabelle 71 (hierzu Abb. 38 u. 39).

Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %	Schiefheits- ziffer	Exzeß
865—880	25	1,002 ± 0,001	0,7 ± 0,1	+ 3,3	+ 9,5
881—895	—	—	—	—	—
896—920	9	1,000	—	—	—
955—980	6	1,027 ± 0,015	3,5 ± 1,0	+ 1,5	+ 1,6
981—990	32	1,041 ± 0,009	4,7 ± 0,6		
1075—1093	24	1,074 ± 0,015	7,0 ± 1,0	+ 1,5	+ 1,3
1094—1120	23	1,45 ± 0,04	14,0 ± 2,1	+ 0,4	- 0,3
1121—1135	35	1,43 ± 0,03	11,2 ± 1,4		
1250—1280	10	1,91 ± 0,06	9,6 ± 2,1	+ 0,3	- 0,4
1281—1310	29	1,85 ± 0,05	14,4 ± 1,9		

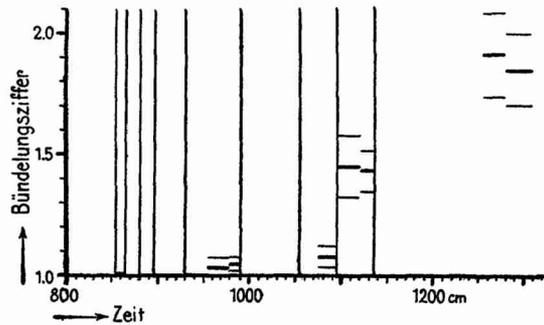


Abb. 38. Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer von *Anakosmoceras* in Schichtgruppenmittelwerten mit dreifachen mittleren Fehlergrenzen.

Ganz ähnlich wie bei *Zugokosmoceras* beginnen zuerst im Horizont 865—880 cm ab und zu zwei Rippen in einem Außenknoten zusammenzufießen. Dann verschwinden die Bündelrippen anscheinend wieder (896—920 cm), treten erneut auf, sind aber bis 1093 cm noch wenig zahlreich. Nach der Unterbrechung jedoch ist die Ziffer sehr emporgeschnellt und erreicht bei 1300 cm fast den Wert 2, d. h. es kommen auf jeden Außenknoten im Durchschnitt beinahe zwei

Außenrippen, was bei den jüngsten *Anakosmoceras*gehäusen in einem Wechsel von dreifachen, gelegentlich auch vierfachen, doppelten und einfachen Außenrippen in Erscheinung tritt (Taf. III, Fig. 6).

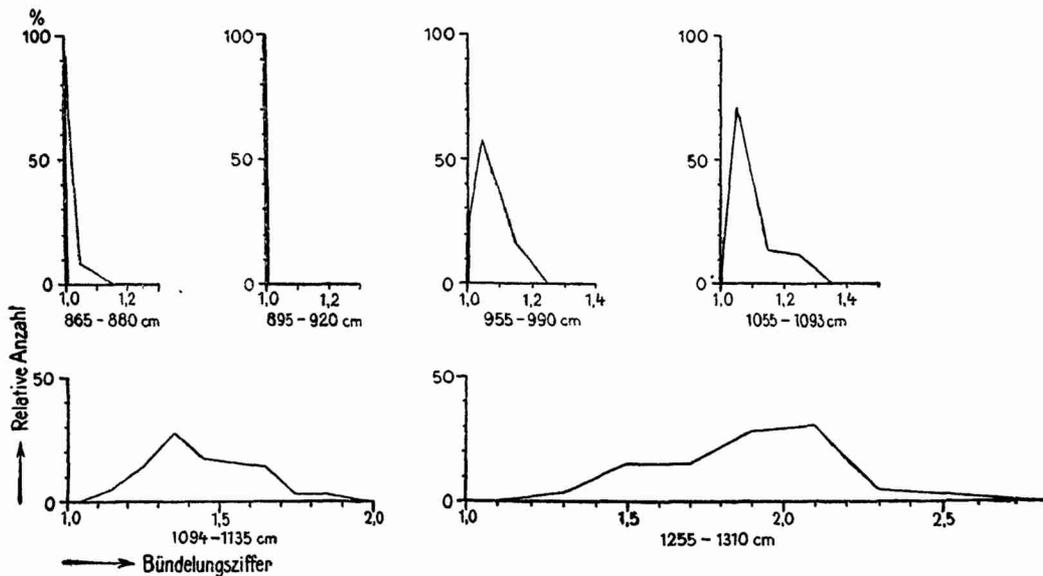


Abb. 39. Die phylogenetische Entwicklung der Bündelung bei *Anakosmoceras* in Variationskurven der einzelnen Schichtgruppen.

Übergang von asymmetrischer zu symmetrischer Variabilität (vgl. Tabelle 71).

**Kurvenform.** Da die Bündelung in den tieferen Schichten zuerst nur bei wenigen Exemplaren und in geringem Maße auftritt, so sind die Variationskurven wie bei *Zugokosmoceras* anfangs stark unsymmetrisch und hochgipflig und nähern sich erst allmählich der normalen und gleichseitigen Form (vgl. Abb. 39).

#### 10. Abstand der Außenknoten auf dem letzten Umgang.

**Phylogenetische Entwicklung.** Der Abstand der Außenknoten ist bei den Formen mit einfachen Rippen, die bis 864 cm ausschließlich herrschend sind, gleich dem Außenrippenabstand und macht die gleichen Schwankungen im Laufe der Stammesgeschichte. Erst mit dem Beginn der Bündelung trennen sich beide Größen, und zwar wächst der Knotenabstand allmählich von 2 auf etwa 4 mm, was durch die zunehmende Bündelungsziffer bei ziemlich gleichbleibendem Rippenabstand von 2 mm bedingt ist.

#### 11. Länge des Ohres.

**Phylogenetische Entwicklung.** Recht interessant ist die morphologische Entwicklung der Ohren, jener paarigen, langen

Tabelle 72 (hierzu Abb. 37, S. 142).

Die phylogenetische Entwicklung des Außenknotenabstandes auf dem letzten Umgang im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
0—854	—	gleich dem Außenrippen- abstand (Tab. 69)	
855—864	10	2,15 ± 0,10	15,3 ± 3,4
865	16	1,89 ± 0,09	18,6 ± 3,3
866—880	9	1,66 ± 0,11	19,1 ± 4,5
896—920	9	2,03 ± 0,14	20,8 ± 4,9
955—980	6	2,10 ± 0,14	16,5 ± 4,8
981—990	32	2,16 ± 0,05	12,0 ± 1,5
1075—1093	24	2,40 ± 0,08	15,3 ± 2,2
1094—1120	23	2,77 ± 0,11	18,3 ± 2,7
1121—1135	35	2,85 ± 0,08	17,2 ± 2,1
1255—1280	10	4,17 ± 0,21	16,2 ± 3,6
1281—1310	29	3,43 ± 0,14	22,6 ± 3,0

Tabelle 73 (hierzu Abb. 36, S. 134).

Die phylogenetische Entwicklung der Ohrlänge im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %	Bemerkungen
7—20	3	13,7		
29—39	3	8,3		
40—50	2	11,0		
52—54	2	3,5		Auslesewirkung!
56—78	65	11,4 ± 0,5	38,4 ± 3,3	
79—135	11	19,3 ± 1,9	32,5 ± 6,9	
136—160	11	23,3 ± 0,7	9,4 ± 2,0	
161—200	14	23,2 ± 1,4	22,9 ± 4,4	
201—240	8	20,9 ± 1,7	23,3 ± 5,8	
241—260	30	20,1 ± 0,8	21,0 ± 2,7	
261—300	33	19,1 ± 0,8	23,9 ± 2,9	
301—320	26	20,1 ± 0,9	23,9 ± 3,3	
321—340	7	15,6 ± 0,5	9,1 ± 2,4	
341—380	15	19,5 ± 1,6	31,5 ± 5,7	
381—440	12	21,3 ± 1,0	16,7 ± 3,4	
441—460	21	20,3 ± 1,1	25,4 ± 3,9	
461—500	9	17,8 ± 1,5	25,0 ± 5,9	
501—539	10	26,0 ± 1,9	22,7 ± 7,2	
540—559	10	18,4 ± 2,1	36,2 ± 8,1	
560—680	7	15,9 ± 1,8	29,2 ± 7,8	
691—759	3	32,7		
865—880	7	24,7 ± 2,5	27,0 ± 7,2	
896—920	4	21,0		
980—990	9	24,3 ± 1,6	20,2 ± 4,7	
1075—1093	6	27,3 ± 3,2	29,1 ± 8,4	
1094—1135	17	27,4 ± 2,1	31,1 ± 5,3	
1270—1310	11	27,8 ± 2,5	29,3 ± 6,3	

Endmündungsfortsätze, die *Anakosmoceras* gegenüber *Zugokosmoceras*, das einen leichtgeschwungenen Endmundsaum besitzt, auszeichnen. Leider ist die Verfolgung des Merkmals dadurch erschwert, daß die Ohren oftmals abgebrochen sind, sodaß nur ein verhältnismäßig geringes Material zur Verfügung steht. Aus Tabelle 73 ergibt sich, daß die Ohrlänge zu Anfang etwa 11 mm beträgt (Taf. III, Fig. 1), abgesehen von der Schicht 52—54 cm, wo, wie schon mehrfach erwähnt, postmortale Auslese im Spiele war. Mit dem wachsenden Schalendurchmesser steigt der Mittelwert bis 135 cm auf 19 mm (Taf. III, Fig. 2), sinkt aber mit der allgemeinen sodann folgenden Größenreduktion nicht wieder ab, sondern bleibt bis 539 cm auf durchschnittlich 20 mm (Taf. III, Fig. 3), wobei auf den verhältnismäßig hohen Stand um 160 cm, ein deutliches Minimum bei 330 cm und das kräftige Ansteigen gegen 539 cm besonders hingewiesen sei, da sich diese Schwankungen im Enddurchmesser wiederfinden. Zwischen 540 und 680 cm ist das Ohr wieder kürzer, dann aber steigt seine Länge von 16 mm zu einem absoluten Maximum von 33 mm und zwar in dem gleichen Schichtkomplex, in dem auch die Schalengröße am bedeutendsten ist. Späterhin folgt ein leichter Abfall auf etwa 27 mm (Taf. III, Fig. 5—6).

Zwei Tendenzen sind also klar zu erkennen, einmal ein ziemlich enges Zusammengehen mit dem Enddurchmesser, zum andern eine allgemeine Längenzunahme des Ohres, die aus einer Gegenüberstellung des Anfangs- (11 mm) und des Schlußwertes (27 mm) von Tabelle 73 ersichtlich ist. Noch besser geht das aus Tabelle 74 hervor, die die Mittelwerte der relativen Ohrlänge enthält. Man sieht, wie darin die erwähnten Maxima bei etwa 160, 520 und 700 cm, sowie die dazwischenliegenden Minima, besonders das bei 330 cm, im gleichen Sinne wie in Tabelle 73 erscheinen, d. h. also, wie die Ohrlänge parallel mit der Schalengröße, nur noch stärker als diese schwankt, wie aber insgesamt die Länge von  $\frac{1}{4}$  auf  $\frac{1}{2}$  des Schalendurchmessers steigt.

Kurvenform. Die Exemplare der Schichtgruppe 136—539 cm besitzen einen Exzeß von  $-0,4$  und eine Schiefheitsziffer von  $+0,1$ , gehören also einer fast normalen Variationskurve an.

Korrelation. Aus dem oben Gesagten ergibt sich, daß eine gesetzmäßige, aber nicht einsinnige Bindung zwischen Enddurchmesser und Ohr im Laufe der Stammesgeschichte besteht. Deshalb hat die Bildung einer phylogenetischen Korrelationsziffer für den gesamten Zeitraum nicht viel Sinn, vielmehr ist eine gesonderte Berechnung für die Schichten 0—759 cm und 865—1310 cm berechtigt, die bei Verwendung der Mittelwerte aus Tabelle 63 u. 73

Tabelle 74.

Die phylogenetische Entwicklung der Ohrlänge in % des Enddurchmessers im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	Ohrlänge %
7—20	34,2
29—39	22,4
40—50	24,7
52—54	11,0
56—78	23,2 ± 1,0
79—135	32,6 ± 3,2
136—160	46,7 ± 1,4
161—200	44,9 ± 2,7
201—240	43,2 ± 3,5
241—260	43,0 ± 1,7
261—300	38,3 ± 1,6
301—320	41,3 ± 1,8
321—340	34,0 ± 1,1
341—380	41,0 ± 3,4
381—440	42,2 ± 2,0
441—460	36,8 ± 2,0
461—500	30,8 ± 2,6
501—539	44,6 ± 3,3
540—559	33,6 ± 3,8
560—680	25,4 ± 2,9
691—759	48,0
865—880	37,9 ± 3,8
895—920	41,8
980—990	44,1 ± 2,9
1075—1093	50,7 ± 5,9
1094—1135	51,5 ± 3,9
1270—1310	49,0 ± 4,4

Tabelle 75.

Die phylogenetische Korrelation zwischen Enddurchmesser und Ohrlänge im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	<i>r</i> Korrelationsziffer
0—759	+ 0,76 ± 0,09
865—1310	+ 0,28 ± 0,38

die in Tabelle 75 angegebenen Ziffern ergibt. Von Interesse ist, wie sich die ontogenetische Korrelation unter diesen zeitlich wechselnden Bedingungen verhält. An Tabelle 76 ist auffällig, wie locker die Beziehungen zwischen Enddurchmesser und Ohrlänge, vor allem in den älteren Schichten sind, d. h. wie wenig Schale und Ohr aufeinander abgestimmt sind. Das ändert sich aber

Tabelle 76.

Die ontogenetische Korrelation zwischen Enddurchmesser und Ohrlänge im *Anakosmoceras*-Stamm.

Schichtgruppe cm	<i>r</i> Korrelationsziffer
56—78	+ 0,26 ± 0,12
136—539	+ 0,23 ± 0,07
560—680	+ 0,24 ± 0,24
1094—1310	+ 0,54 ± 0,13

augenscheinlich in den jüngeren Horizonten erheblich, da ja die letzte Korrelationsziffer mehr als doppelt so groß als die früheren ist. Ich möchte annehmen, daß die Erhöhung der Korrelation mit der Längenzunahme des Ohres in Zusammenhang steht, dergestalt, daß es bei durchschnittlich kleinen Ohren nicht darauf ankam, an wie großen Schalen sie saßen, daß aber später als die Ohrlänge gelegentlich auf 40 mm und mehr wuchs, eine gewisse Anpassung an die Gesamtgröße Platz greifen mußte. Aus dem Vergleich der Tabellen 75 und 76 ergibt sich ferner mit besonderer Klarheit, daß ontogenetische und phylogenetische Korrelation keineswegs dasselbe sind, denn in den älteren Schichten, in denen die ontogenetische Korrelation klein ist, ist die phylogenetische recht groß, wohingegen es in den jüngeren gerade umgekehrt ist.

## 12. Rückblick.

(Hierzu Taf. III, Fig. 1—6 und Taf. V).

Der Stamm *Anakosmoceras* beginnt in den tiefsten Schichten mit ziemlich kleinen Schalen, bei denen die kräftig sichelförmige Berippung wohl bis zum Schlusse durchgeht, jedoch auf der Endwohnkammer nicht sehr stark ausgeprägt ist. Das Ohr ist ebenfalls klein und schmal (*Kosm. Gubielmi*) (Taf. III, Fig. 1). Bis 135 cm findet ein allmähliches Wachsen der Schale statt, das von 40 auf über 60 mm Größe führt (Taf. III, Fig. 2). Gleichzeitig wird die Skulptur kräftiger, die Rippen verschärfen sich und stellen sich etwas weiter, die drei Reihen von Knoten treten als starke Kegel hervor, und die Ohren werden, absolut wie relativ gemessen, nicht unerheblich länger. Während der Lücke 135,5 cm wird der *Anakosmoceras*-Stamm gerade so wie *Zugokosmoceras* wieder erheblich kleinwüchsiger (Taf. III, Fig. 3), wobei mit dem Enddurchmesser in entsprechendem Maße die Zahl der Innen- und Außenrippen abnimmt, sodaß sich Rippenabstand und Teilungsziffer kaum ändern. Der Skulpturcharakter ist der gleiche geblieben, nur die Nabel-

rippen mit den Nabel- und Flankenknoten sind wieder etwas schwächer geworden. Die Ohrlänge dagegen macht diese rückläufige Entwicklung nicht mit, sondern bleibt während der Größenabnahme fast konstant und wächst damit, verhältnismäßig betrachtet, erheblich an.

Im weiteren Verlaufe nimmt der Schalendurchmesser wieder allmählich zu (Taf. III, Fig. 4), die Berippung und Beknotung gewinnt erneut an Stärke und auch das Ohr verlängert sich im gleichen Verhältnis, bis es zwischen 690 und 759 cm die bedeutendste Länge zugleich mit dem Maximum der Schalengröße erreicht. Die Außenrippen sind in dieser Zeit verhältnismäßig wenig zahlreich und weitgestellt, späterhin mehren sie sich wieder, werden feiner und stellen sich enger, zumal auch [das Gehäuse samt der Ohrlänge wieder kleiner wird. Besonders um 870 cm stehen die Rippen sehr dicht (Taf. III, Fig. 5) und beginnen sich bereits an den Außenknoten zu bündeln (*Kosm. compressum*). Im Laufe der Zeit verstärkt sich das (Taf. III, Fig. 6), und wir erhalten so in den jüngsten Schichten eine Stufenfolge, die bei ziemlich gleichbleibendem Enddurchmesser, Rippenabstand und Ohrlänge zu immer höheren Bündelungsziffern aufsteigt, wobei der Abstand der Außenknoten naturgemäß zunehmen muß.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß *Anakosmoceras* gerade so wie *Zugokosmoceras* eine maximale Schalengröße erreicht und daß beide Stämme zu gleicher Zeit gebündelte Außenrippen erwerben. Schalenform, -querschnitt und Skulpturcharakter dagegen ändern sich nur unerheblich. Bei der Ohrlänge überlagert sich die Tendenz zur allmählichen Längenzunahme mit der phylogenetischen Korrelation zum Enddurchmesser, doch geht die ontogenetische Korrelation keineswegs parallel damit.

Der Vollständigkeit halber sei noch auf einige nicht völlig geklärte Erscheinungen hingewiesen, die sich während der Zeit 560 bis 854 cm beobachten lassen und wahrscheinlich durch die ziemlich gleichzeitige Abspaltung zweier Seitenzweige verursacht sind, deren einer sehr weitstehende und grobe, deren anderer sehr feine und zahlreiche Rippen erwirbt, die viel enger als beim Hauptstamm stehen<sup>1)</sup>. Da die Schalengröße der Seitenzweige der des Hauptstammes im wesentlichen parallel geht, so lassen sich die Eigenschaften der beiden Sprosse besonders gut durch Außenrippenzahl und -abstand kennzeichnen. Bereits in der Schichtgruppe 560—680 cm ist die starke Vergrößerung der Variationsbreite<sup>2)</sup> auffällig (vgl.

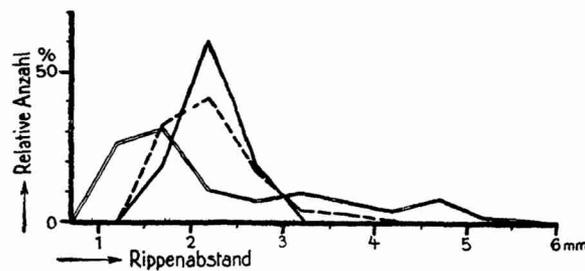
1) Vgl. auch Abbildungen u. Darstellung auf S. 207 ff.

2) Etwa 20% gegenüber dem durchschnittlichen Werte von 15%.

Tabelle 77.  
Die phylogenetische Entwicklung des Hauptstamms und der beiden Seitenzweige von *Anakosmoceras* in der Schichtgruppe 620—864 cm.

Schicht- gruppe cm	Grobrippiger Zweig				Hauptstamm				Feinrippiger Zweig			
	Anzahl	Enddurch- messer mm	Außen- rippenzahl	Außen- rippen- abstand mm	Anzahl	Enddurch- messer mm	Außen- rippenzahl	Außen- rippen- abstand mm	Anzahl	Enddurch- messer mm	Außen- rippenzahl	Außen- rippen- abstand mm
620—680	—				26	63,2 ± 1,8	98,6 ± 2,8	2,16 ± 0,08	—			
681—759	13	71,3 ± 2,6	55,8 ± 3,0	4,06 ± 0,22	13	68,2 ± 2,2	82,5 ± 4,5	2,68 ± 0,13	6	67,3 ± 1,7	112,7	1,82 ± 0,09
760—792	1	75	65	3,6	2	65,0	104,0	1,95	18	67,0 ± 1,0	133,3 ± 3,0	1,55 ± 0,04
793—854	—				1	62	78	2,5	15	65,3 ± 1,7	153,1 ± 3,2	1,35 ± 0,04
855—864	—				10	57,3 ± 2,6	85,6 ± 5,7	2,15 ± 0,10	—			

Tabelle 68 und 69), mit der sich augenscheinlich die doppelte Abspaltung einleitet. Nach der Lücke 680,5 cm finden wir bereits beide Äste (vgl. Tabelle 77) und zwar den Hauptstamm mit 80—90 und den grobgerippten Zweig mit 56 Außenrippen in etwa gleicher Zahl, während der feinrippige Ast mit durchschnittlich 110—120 Rippen noch selten ist (vgl. Taf. V). In den Seitenästen findet sodann eine orthogenetische Fortentwicklung statt, die weniger gut bei den grobgerippten Formen zu erkennen ist, die bereits bei 792 cm aussterben, dafür aber recht klar beim andern Zweig mit seiner auf über 150 zunehmende Außenrippenzahl und ihrem entsprechend sinkenden Abstand, der schließlich nur ca. 1,3 mm beträgt, zum Ausdruck kommt. Dieser feinrippige Ast, der ab 760 cm sehr häufig wird, nimmt damit bereits gewissermaßen in viel kürzerer Zeit die Entwicklung des Hauptstammes voraus, der später ebenfalls feinere und zahlreichere Rippen erhält; ja sogar die Bündelung tritt, wie ein Exemplar aus dem Horizont 800 cm erweist, hier schon verfrüht auf. Nach der Lücke 854,5 cm ist auch dieser Zweig ausgestorben; man findet nur noch den Hauptstamm in der alten Häufigkeit mit nahezu den gleichen Eigenschaften, die er vorher hatte. Stellt man das gesamte Material der kritischen Schichten zusammen, ohne überall Rücksicht auf die Sedimentationslücken zu nehmen, so erhält man Abb. 40, die am Rippenabstand die Vergrößerung der Variabilität und schließlich das breite Auseinanderfließen in eine dreigipflige Kurve entsprechend dem mittleren Hauptstamm und den beiden Seitenästen vor Augen führt.



Schichtgruppe in cm: 541—559      560—680      681—854

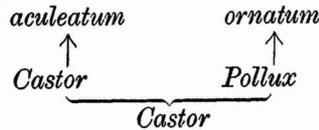
Abb. 40. Die Aufspaltung des *Anakosmoceras*stammes in drei Äste, dargestellt am Außenrippenabstand.

Man beachte die Verbreiterung und das Dreigipfligwerden der Variationskurven.

C. Der Stamm *Spinikosmoceras*.

(Taf. III, Fig. 7—12 und Taf. V).

*Spinikosmoceras*, das im ganzen seltener als die oben behandelten Stämme ist, spaltet sich im Laufe der Entwicklung in zwei Äste nach folgendem Schema auf:



sodaß man von einem *Castor*-Hauptstamm, einem *aculeatum*- und einem *ornatum*-Zweig zu sprechen hat. An dieser Stelle soll zuerst die *Castor-aculeatum*-Entwicklungslinie (Hauptstamm und Zweig), sodann der *Pollux-ornatum*-Ast besprochen werden, während der Vorgang der Abspaltung selbst in Teil III (S. 209) noch eingehender zu behandeln ist. Die beteiligten 4 Arten haben die folgenden Eigenschaften:

Tabelle 78.

Die Unterscheidungsmerkmale und die Verbreitung der Arten des Stammes *Spinikosmoceras*.

Arten	Merkmale	Verbreitung (in cm):		
		Vorläufer ab	Größte Häufigkeit	Nachläufer bis
<i>Castor</i>	Windungsquerschnitt hochrechteckig. Außenrippen einfach, Teilungsziffer 2-3	79	136—920	980
<i>aculeatum</i>	Windungsquerschnitt hochrechteckig. Außenrippen gebündelt	855	920—2600	—
<i>Pollux</i>	Windungsquerschnitt gleichseitig sechseckig. Außenrippen einfach. Teilungsziffer 1-1,5	—	681—920	1100
<i>ornatum</i>	Windungsquerschnitt gleichseitig sechseckig. Außenrippen undeutlich gebündelt.	960	1080—1600	?

a) *Castor-aculeatum*-Entwicklungslinie.

## 1. Enddurchmesser.

Phylogenetische Entwicklung. Die Schalengröße verändert sich im Laufe der Stammesgeschichte nur wenig und nimmt, im ganzen betrachtet, von 47 auf 55 mm zu, also sehr viel schwächer als die übrigen Stämme (Taf. III, Fig. 7—10). Auch das Größenmaximum zwischen 700—800 cm, das sonst auftritt, ist hier in keiner Weise angedeutet, eher könnte man aus dem Dia-

Tabelle 79 (hierzu Abb. 41).  
Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers im  
*Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
79—135	3	46,7	
136—160	6	47,0 ± 2,2	11,4 ± 3,3
161—200	9	44,1 ± 1,1	7,3 ± 1,7
201—240	17	41,2 ± 0,9	8,9 ± 1,5
241—260	15	44,4 ± 1,0	8,8 ± 1,6
261—300	7	46,6 ± 1,6	9,2 ± 2,4
301—320	7	41,1 ± 1,0	6,2 ± 1,7
321—340	5	40,8 ± 1,4	7,4 ± 2,3
341—440	2	47,0	
441—539	8	52,6 ± 2,3	12,5 ± 3,5
540—559	6	45,8 ± 2,0	10,9 ± 3,1
561—680	2	51,0	
681—759	4	51,3 ± 5,3	
794—854	3	46,3	
855—864	7	49,0 ± 2,3	12,4 ± 3,3
865	10	53,2 ± 2,4	14,2 ± 3,2
866—880	7	45,1 ± 2,8	16,5 ± 4,4
881—895	2	44,0	
896—920	17	47,1 ± 2,0	17,4 ± 3,0
955—990	25	49,9 ± 1,1	11,0 ± 1,5
1075—1093	37	53,8 ± 1,2	13,2 ± 1,5
1094—1120	21	54,6 ± 1,5	12,4 ± 1,9
1121—1135	28	52,6 ± 1,0	12,8 ± 1,3
1230—1280	10	54,7 ± 2,3	13,0 ± 2,9
1281—1310	20	54,6 ± 1,5	12,3 ± 2,0

gramm Abb. 41 eine gewisse Depression der Kurve um diese Zeit herauslesen. Gewisse Beziehungen zu *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* sind aber trotzdem vorhanden, allerdings nur in dem Zeitraum 136—539 cm, und machen sich in dem Größenmaximum bei 160 cm, dem Abfall gegen 330 cm und dem Wiederanstieg um 520 cm bemerklich. Der Variationskoeffizient beträgt etwa 11%.

Korrelation. Über die Beziehungen zur Ohrlänge siehe dort (S. 167).

## 2. Endwindungshöhe.

Phylogenetische Entwicklung. Die Höhe der Windungen sinkt unter unwesentlichen Schwankungen im Laufe der Zeit um 2—3% (s. S. 157).

Korrelation. Über die Beziehungen zur Nabelweite siehe dort (S. 158).

## 3. Mündungsverhältnis.

Phylogenetische Entwicklung. Die jüngeren Formen der Stammlinie besitzen etwas geblähtere Windungen als die

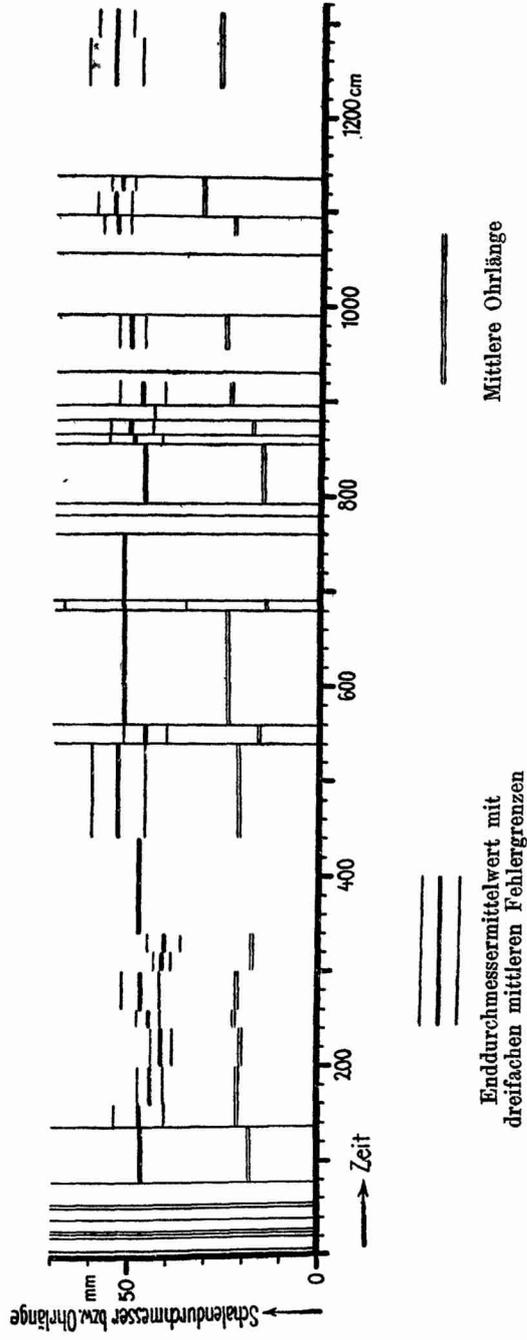


Abb. 41. Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers und der Ohrlänge von *Spinkosmoeras* (*Castor-aculeatum*-Linie) in Schichtgruppenmittelwerten.

Tabelle 80.

Die phylogenetische Entwicklung der Endwindungshöhe im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
79—135	3	44,3	
136—220	20	42,1 ± 0,5	5,8 ± 0,9
221—300	30	42,3 ± 0,5	6,2 ± 0,8
301—380	12	40,3 ± 0,9	8,1 ± 1,7
381—539	8	42,7 ± 0,9	5,8 ± 1,4
540—559	6	42,5 ± 1,5	8,9 ± 2,6
560—680	3	43,3	
681—759	4	42,2	
794—854	3	39,7	
855—864	7	42,3 ± 1,5	9,2 ± 2,5
865—880	17	41,4 ± 0,5	5,4 ± 0,9
881—895	2	37,5	
896—920	15	40,7 ± 0,5	5,1 ± 0,9
955—990	25	40,4 ± 0,5	6,5 ± 0,9
1075—1093	36	39,1 ± 0,5	7,4 ± 0,9
1094—1135	50	40,2 ± 0,4	6,3 ± 0,6
1255—1310	28	39,9 ± 0,5	6,6 ± 0,9

Tabelle 81.

Die phylogenetische Entwicklung der Endnabelweite im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
79—135	3	28,7	
136—220	20	28,4 ± 0,6	10,0 ± 1,6
221—300	30	28,4 ± 0,7	12,8 ± 1,7
301—380	12	29,5 ± 1,2	14,1 ± 2,9
381—539	8	25,6 ± 0,9	9,9 ± 2,5
540—559	6	27,0 ± 1,4	12,7 ± 3,7
560—680	3	25,7	
681—759	4	31,0	
794—854	3	29,7	
855—864	7	30,0 ± 1,2	10,8 ± 2,9
865—880	17	29,6 ± 0,6	9,8 ± 1,5
881—895	2	32,0	
896—920	15	30,8 ± 0,7	8,7 ± 1,6
955—990	25	30,9 ± 0,5	8,0 ± 1,1
1075—1093	35	31,7 ± 0,5	8,9 ± 1,1
1094—1135	50	30,9 ± 0,4	10,2 ± 1,0 <sup>1</sup>
1255—1310	28	30,3 ± 0,5	9,3 ± 1,2

älteren, wie sich aus folgenden Zahlen ergibt: *Kosm. Castor* von verschiedenen Fundorten, mittlerer Durchmesser 35 mm:

$$\text{Mündungsverhältnis} = 1,40 \pm 0,06.$$

*Kosm. aculeatum* von verschiedenen Fundorten, mittlerer Durchmesser 40 mm:

$$\text{Mündungsverhältnis} = 1,29 \pm 0,07.$$

#### 4. Endnabelweite.

Phylogenetische Entwicklung. Wie bei den andern Stämmen bewegt sich die Kurve der Nabelweite entgegengesetzt wie die der Windungshöhe und steigt von 28 auf 30 %. Die Variabilität ist mit 10 % wiederum größer als die der Endwindungshöhe, deren Variationskoeffizient etwa 7 % beträgt (s. S. 157).

Korrelation. Die phylogenetische Korrelation zwischen Nabelweite und Windungshöhe ist, wie auch sonst, negativ:

$$r = -0,78 \pm 0,10.$$

#### 5. Zahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. Zu Anfang stehen etwa 18 Rippen auf der Schlußwindung, sodann sinkt ab 136 cm ihre Zahl auf 16, was wohl in Zusammenhang mit der geringeren Schalen-

Tabelle 82.

Die phylogenetische Entwicklung der Innenrippenzahl auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
79—135	3	18,3	
136—220	18	15,4 ± 0,3	8,8 ± 1,5
221—300	30	16,0 ± 0,4	12,5 ± 1,6
301—380	11	15,9 ± 0,4	7,8 ± 1,6
381—539	6	15,2 ± 0,4	7,1 ± 2,0
540—559	6	15,5 ± 1,0	15,2 ± 4,4
560—680	3	19,7	
681—759	4	19,7	
794—854	3	22,3	
855—864	7	20,6 ± 1,3	17,3 ± 4,6
865—880	17	21,3 ± 0,9	17,6 ± 3,0
881—895	2	19,5	
896—920	15	19,9 ± 0,9	17,2 ± 3,2
955—990	25	23,3 ± 0,5	11,5 ± 1,6
1075—1093	36	20,8 ± 0,6	17,7 ± 2,1
1094—1135	48	20,6 ± 0,4	14,0 ± 1,4
1255—1310	28	19,8 ± 0,5	12,9 ± 1,7

größe zu bringen ist, und steigt dann wieder ungefähr parallel dem Enddurchmesser bis auf 20. Die Variabilität wächst augenscheinlich im Laufe der Entwicklung von ca. 10 auf 15 %.

### 6. Zahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. Auch die Außenrippenzahl läßt gewisse Beziehungen zum Enddurchmesser erkennen, die in dem Abfall bei 135,5 cm und den kleinen Schwankungen zwischen 136 und 539 cm, welche drei Maxima bei 140, 280, und 520 cm sowie ein sehr deutliches Minimum bei 310 cm aufweisen, ferner in dem beträchtlichen Wachsen der Rippenzahl in den jüngsten Schichten zum Ausdruck kommen. Aber sie sind nicht eindeutig, da die starke Abnahme der Rippen zwischen 681 und 854 cm, die auf Zahlen unter 40 führt, von keiner entsprechenden Größenreduktion der Schale begleitet ist. Zieht man in Betracht, daß diese Verringerung

Tabelle 83 (hierzu Abb. 42, S. 160).

Die phylogenetische Entwicklung der Außenrippenzahl auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
79—135	3	58,7	
136—160	4	46,7	
161—200	8	41,8 ± 2,6	17,5 ± 4,4
201—240	14	49,3 ± 1,6	12,0 ± 2,3
241—260	15	41,9 ± 1,8	16,9 ± 3,1
261—300	7	58,0 ± 3,4	15,5 ± 4,1
301—320	6	45,5 ± 1,8	9,7 ± 2,8
321—340	4	51,0	
341—440	2	52,0	
441—539	5	52,8 ± 3,5	14,9 ± 4,7
540—559	6	51,3 ± 4,1	19,7 ± 5,7
560—680	3	47,3	
681—759	4	37,5	
794—854	3	40,0	
855—864	7	50,4 ± 3,8	19,7 ± 5,3
865	10	45,0 ± 3,7	26,0 ± 5,8
866—880	7	42,6 ± 3,4	21,1 ± 5,6
881—895	2	43,5	
896—920	13	42,1 ± 2,6	22,2 ± 4,4
955—980	10	56,5 ± 4,6	25,8 ± 5,8
981—990	15	54,5 ± 1,9	13,4 ± 2,5
1075—1093	36	55,3 ± 2,4	25,6 ± 3,0
1094—1120	22	61,0 ± 2,8	21,4 ± 3,2
1121—1135	26	61,2 ± 2,1	17,6 ± 2,4
1255—1280	8	68,2 ± 2,9	11,9 ± 3,0
1281—1310	20	65,8 ± 2,5	17,3 ± 2,7

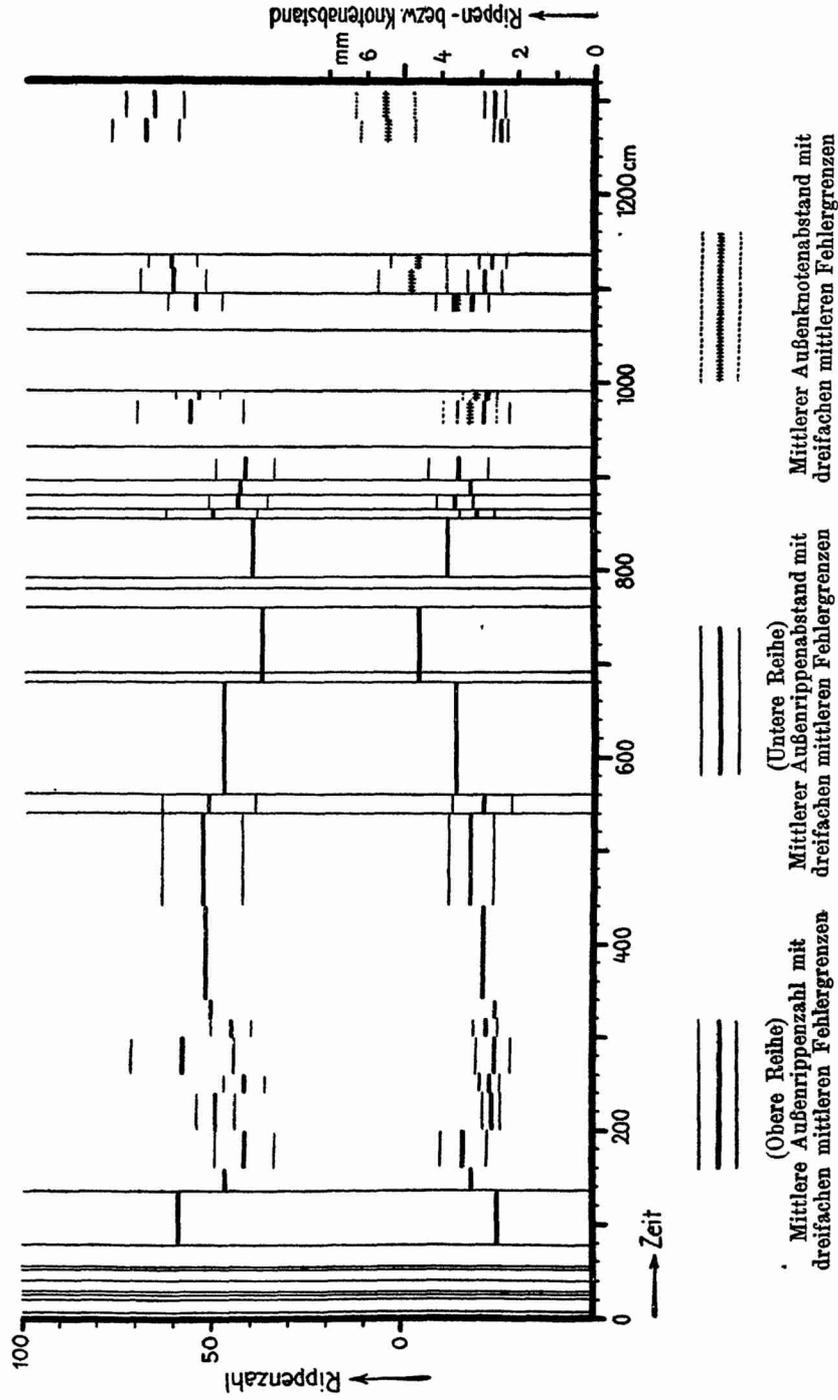


Abb. 42. Die phylogenetische Entwicklung der Außenrippenzahl, des Außenknoten- und Außenknotenabstandes von *Spinosmosceras* (*Castor-aculeatum*-Linie) in Schichtgruppenmittelwerten.

der Rippenzahl mit der Abspaltung der *ornatum*-Reihe in Zusammenhang steht (vgl. S. 209), so bestätigt sich auch hier wieder die Regel, daß eine Eigenschaft nicht nur mit einer andern korrelativ verbunden ist, sondern daß ihre morphologische Ausgestaltung von mehreren Tendenzen zugleich abhängt, die einander überlagern oder sich auch im Laufe der Zeit ablösen können.

### 7. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. In welcher Weise Enddurchmesser und Außenrippenzahl miteinander zusammenhängen, geht besonders gut aus dem Verhalten ihres Quotienten, des Rippenabstandes, hervor. Diese Größe schwankt in ziemlich regelloser Weise in dem Spielraum  $3 \pm \frac{1}{2}$  mm, wobei in den älteren Schichten Werte von 3 mm herrschend sind, während bei den jüngsten untersuchten Formen die Außenrippen etwa  $2 \frac{1}{2}$  mm entfernt stehen, da die Bündelung dann eine engere Stellung verlangt.

Tabelle 84 (hierzu Abb. 42).

Die phylogenetische Entwicklung des Außenrippenabstandes auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-acuteatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
79—135	3	2,50	
136—160	4	3,13	
161—200	8	3,38 $\pm$ 0,20	17,0 $\pm$ 4,3
201—240	14	2,63 $\pm$ 0,08	11,9 $\pm$ 2,2
241—260	15	2,70 $\pm$ 0,09	12,4 $\pm$ 2,3
261—300	7	2,59 $\pm$ 0,15	15,4 $\pm$ 4,1
301—320	6	2,83 $\pm$ 0,11	9,5 $\pm$ 2,8
321—340	4	2,58	
341—440	2	2,90	
441—539	5	3,24 $\pm$ 0,19	13,0 $\pm$ 4,1
540—559	6	2,92 $\pm$ 0,26	22,2 $\pm$ 6,4
560—680	3	3,63	
681—759	4	4,58	
794—854	3	3,83	
855—864	7	3,11 $\pm$ 0,15	12,6 $\pm$ 3,3
865	10	3,88 $\pm$ 0,22	17,7 $\pm$ 3,9
866—880	7	3,40 $\pm$ 0,13	13,8 $\pm$ 3,7
881—895	2	3,25	
896—920	13	3,59 $\pm$ 0,26	26,3 $\pm$ 5,2
955—980	10	2,94 $\pm$ 0,23	24,4 $\pm$ 5,4
981—990	15	2,89 $\pm$ 0,10	13,6 $\pm$ 2,5
1075—1093	35	3,25 $\pm$ 0,14	25,2 $\pm$ 3,0
1094—1120	22	2,93 $\pm$ 0,15	24,5 $\pm$ 3,7
1121—1135	26	2,73 $\pm$ 0,12	21,7 $\pm$ 3,0
1255—1280	8	2,49 $\pm$ 0,07	8,4 $\pm$ 2,1
1281—1310	20	2,66 $\pm$ 0,09	14,6 $\pm$ 2,3

Besonders herausgehoben ist nur die starke Abstandsvergrößerung, die bei 560 cm beginnt und erst bei 865 cm wieder abklingt. Sie ist durch die starke Verminderung der Rippen bedingt und führt bis auf  $4\frac{1}{2}$  mm Abstand (vgl. Taf. V). Wie bei der Außenrippenzahl beträgt der Variationskoeffizient 15–20 %, ist im Anfang etwas niedriger und erreicht besonders zwischen 896 und 1135 cm hohe Werte.

### 8. Teilungsziffer auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. Da die Zahl der Innenrippen nur sehr geringen und langsam verlaufenden Veränderungen unterliegt, so spiegelt sich in der Teilungsziffer im wesentlichen der Wechsel in der Außenrippenzahl wieder. Wir finden daher hier ebenfalls das Minimum bei 310 cm, den Anstieg gegen 539 cm und die starke Depression zwischen 560 und 854 cm (vgl. Taf. V), während der ein Sinken von 3 auf weniger als 2 eintritt. Später

Tabelle 85 (hierzu Abb. 51, S. 208).

Die phylogenetische Entwicklung der Teilungsziffer auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
79—135	3	3,20	
136—160	4	3,03	
161—200	8	3,05 ± 0,19	18,1 ± 4,5
201—240	14	3,12 ± 0,12	14,3 ± 2,7
241—260	15	3,17 ± 0,11	12,9 ± 2,4
261—300	7	3,80 ± 0,12	8,3 ± 2,2
301—320	6	2,75 ± 0,12	10,4 ± 3,0
321—340	4	3,20	
341—440	2	3,90	
441—539	5	3,44 ± 0,31	19,9 ± 6,3
540—559	6	3,32 ± 0,32	23,4 ± 7,0
560—680	3	2,60	
681—759	4	1,87	
794—854	3	1,80	
855—864	8	2,51 ± 0,13	15,0 ± 3,7
865	10	2,07 ± 0,12	17,8 ± 4,0
866—880	7	2,07 ± 0,06	8,0 ± 2,1
881—895	2	2,25	
896—920	15	2,11 ± 0,04	8,2 ± 1,5
955—990	25	2,41 ± 0,09	18,9 ± 2,7
1075—1093	35	2,68 ± 0,10	21,2 ± 2,5
1094—1120	22	2,88 ± 0,13	20,3 ± 3,1
1121—1135	26	3,04 ± 0,11	18,4 ± 2,5
1255—1280	8	3,54 ± 0,14	11,0 ± 2,7
1281—1310	20	3,27 ± 0,09	11,9 ± 1,9

folgt ein erneutes Wachsen, sodaß die Teilungsziffer am Kopfe und am Schlusse der Tabelle 85 fast gleich groß ist.

### 9. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. Analog wie bei den übrigen Stämmen beginnen sich die Außenrippen zuerst im Horizont 855—864 cm gelegentlich schwach zu bündeln (Taf. III, Fig. 9). Dann herrschen wieder eine Zeitlang ausschließlich einfache Rippen, bis bei 896 cm die Bündelung erneut einsetzt und nun sehr rasch, gefördert durch die Sedimentationslücken, zu recht hohen Werten über 2 ansteigt (Taf. III, Fig. 10), sodaß sich diese Größe gut für feinstratigraphische und lithogenetische Untersuchungen über Lücken und dergl. eignet. Der Variationskoeffizient ist anfangs sehr gering, steigt dann auf 16—18 %, um später wieder auf 13 % zurückzugehen, und bestätigt damit die schon öfter gefundene Regel, daß die Variabilität bald nach dem Auftreten einer neuen Eigenschaft am größten ist und später wieder kleiner wird.

Kurvenform. Wie aus Abb. 44 und Tabelle 86 ersichtlich, findet sich auch hier wieder der phylogenetische Übergang von schief- und hochgipfligen Kurven, die ganz an die linke Ordinate angelehnt sind, zu fast normalen, nur daß sich dies infolge der starken Zunahme der Bündelung sehr viel rascher als z. B. bei *Zugokosmoceras* vollzieht.

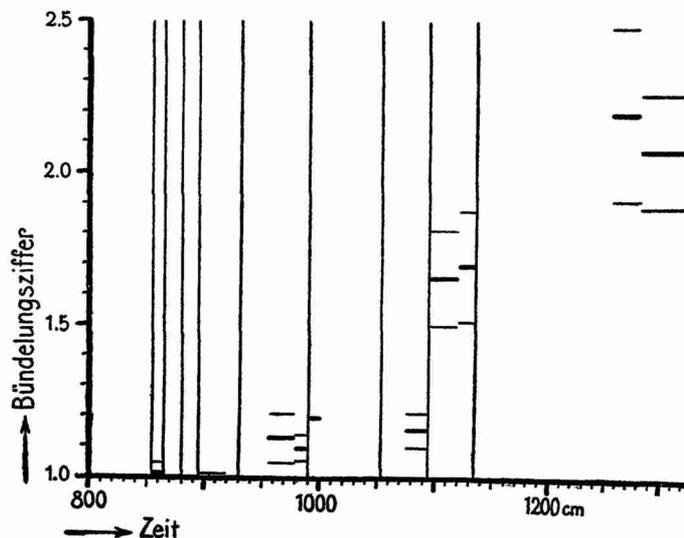


Abb. 43. Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer von *Spinikosmoceras* (*Castor-aculeatum*-Zweig) in Schichtgruppenmittelwerten mit dreifachen mittleren Fehlergrenzen.

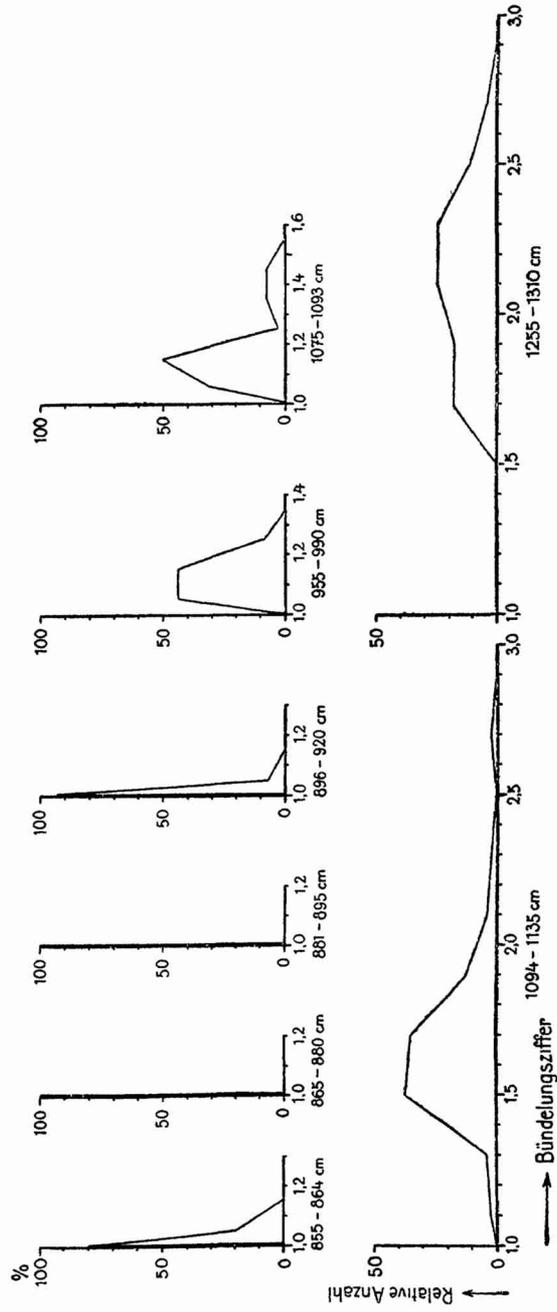


Abb. 44. Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer von *Spinikosmoceras* (*Castor-aculeatum*-Zweig) in Form von Variationskurven der einzelnen Schichtgruppen.  
Über Schiefheits- und Exzessziffern vgl. Tabelle 86.

Tabelle 86 (hierzu Abb. 43 u. 44).

Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %	Schiefheits- ziffer	Exzeß
855—864	5	1,012 ± 0,012	2,7 ± 0,9	+ 1,5	+ 0,3
865—880	17	1,000	—	—	—
881—895	2	1,000	—	—	—
896—920	15	1,001 ± 0,001	0,5 ± 0,1	+ 3,8	+ 10,0
955—980	10	1,13 ± 0,03	7,7 ± 1,7	} + 0,4	} - 0,7
981—990	15	1,09 ± 0,01	5,1 ± 0,9		
1075—1093	36	1,15 ± 0,02	10,0 ± 1,2	+ 1,3	+ 0,8
1094—1120	22	1,65 ± 0,06	15,8 ± 2,4	} + 1,3	} + 2,7
1121—1135	26	1,69 ± 0,06	18,1 ± 2,5		
1255—1280	8	2,19 ± 0,09	12,3 ± 3,1	} + 1,7	} - 0,6
1281—1310	20	2,07 ± 0,06	13,5 ± 2,1		

#### 10. Abstand der Außenknoten auf dem letzten Umgang.

Phylogenetische Entwicklung. Bis zum Beginn der Bündelung geht der Außenknotenabstand mit dem Außenrippenabstand parallel, dann aber werden die Außenknoten durch die wachsende Zahl der Rippen, die sich nur wenig dichter stellen und sich nicht selten zu 3 oder 4 an der Außenseite vereinigen, auseinandergedrängt. Ihr Abstand wächst mit der Zunahme der Bündelungsziffer von 3 auf 5 1/2 mm, und je entfernter sie stehen,

Tabelle 87 (hierzu Abb. 42, S. 160).

Die phylogenetische Entwicklung des Außenknotenabstandes auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
79—854	—	gleich dem Außenrippen- abstand (Tab. 84)	
855—864	7	3,14 ± 0,17	13,9 ± 3,7
865	10	3,88 ± 0,15	12,4 ± 2,8
866—880	7	3,40 ± 0,18	13,8 ± 3,7
881—895	2	3,25	—
896—920	13	3,59 ± 0,26	26,3 ± 5,2
955—980	10	3,30 ± 0,23	22,1 ± 4,9
981—990	15	3,17 ± 0,11	13,5 ± 2,5
1075—1093	35	3,73 ± 0,16	25,4 ± 3,0
1094—1120	23	4,81 ± 0,31	31,3 ± 4,6
1121—1135	26	4,64 ± 0,25	27,6 ± 3,8
1255—1280	8	5,46 ± 0,23	11,7 ± 2,9
1281—1310	20	5,51 ± 0,26	21,2 ± 3,4

desto stärker werden sie, sodaß sie zum Schlusse lange, spitze Dornen bilden.

### 11. Länge des Ohres.

Phylogenetische Entwicklung. Das Ohr besitzt in den ältesten Schichten etwa 18 mm Länge, wird während der Unterbrechung 135,5 cm noch etwas größer (Taf. III, Fig. 7—8) und führt sodann bis 539 cm kleinere Schwankungen aus, unter denen uns die Maxima nahe 160 und 520 cm, sowie das Minimum bei etwa 320 cm bereits von andern Eigenschaften von *Spinikosmoceras* und auch von andern Stämmen her bekannt sind. Zwischen 681 und 880 cm scheint das Ohr wieder beträchtlich kürzer zu werden, doch könnte hier, abgesehen von dem zu kleinen Material, auch postmortale Auslese eine Größenabnahme vortäuschen. Später jedenfalls nimmt die Ohrlänge wieder zu und wächst auf fast 30 mm (Taf. III, Fig. 9—10). Man trifft also bei *Spinikosmoceras* die gleiche Tendenz zur Ohrvergrößerung wie bei *Anakosmoceras*, nur daß ersterem Stamm das absolute Maximum zwischen 700 und 800 cm fehlt, was daraus verständlich wird, daß ja auch der Enddurchmesser dergleichen nicht durchmacht. Relativ ist das *Spini-*

Tabelle 88 (hierzu Abb. 41, S. 156).

Die phylogenetische Entwicklung der Ohrlänge im *Spinikosmoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
79—135	1	18	
136—200	12	21,3 ± 1,2	20,2 ± 4,1
201—240	12	20,3 ± 1,3	22,4 ± 4,6
241—260	13	22,1 ± 0,9	15,1 ± 3,0
261—300	6	21,5 ± 1,3	14,6 ± 4,2
301—340	9	17,3 ± 1,0	16,5 ± 3,9
341—440	—		
441—539	8	21,3 ± 2,1	27,6 ± 6,9
540—559	2	16,0	
560—680	2	24,5	
681—690	1	14	
794—854	1	15	
865—880	1	18	
896—920	4	24,0 ± 2,5	
955—990	7	25,4 ± 2,1	22,0 ± 5,9
1075—1093	11	23,2 ± 1,4	19,5 ± 4,1
1094—1135	17	31,1 ± 2,1	27,6 ± 4,7
1260—1310	16	27,4 ± 1,6	22,9 ± 4,1

*kosmoceras*ohr länger als das von *Anakoscoceras* und beträgt zu-  
meist  $\frac{2}{5}$  bis über die Hälfte des Enddurchmessers (vgl. Tabelle 89),

Tabelle 89.

Die phylogenetische Entwicklung der Ohrlänge in  $\%$  des Enddurchmessers  
im *Spinikoscoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Ohrlänge $\%$
79—135	39
136—200	47,0 $\pm$ 2,6
201—240	49,2 $\pm$ 3,2
241—260	49,8 $\pm$ 2,0
261—300	46,1 $\pm$ 2,8
301—340	42,2 $\pm$ 2,4
341—440	—
441—539	40,4 $\pm$ 4,0
540—559	35,0
560—680	44,1
681—690	27
794—854	32
865—880	36
895—920	50,9 $\pm$ 5,3
955—990	51,0 $\pm$ 4,2
1075—1093	43,1 $\pm$ 2,6
1094—1135	58,1 $\pm$ 3,9
1260—1310	50,1 $\pm$ 2,9

Korrelation. Aus Tabelle 89, die die Relativwerte der Ohr-  
länge enthält, geht der ziemlich enge Zusammenhang mit dem End-  
durchmesser hervor, der darin besteht, daß die Länge gleichsinnig  
mit der Schalengröße, aber noch stärker als diese schwankt. Die  
phylogenetische Korrelation ist ziemlich erheblich und beträgt

$$r = + 0,48 \pm 0,19$$

bei Verwendung der Mittelwerte der Tabellen 79 und 88. Die ontoge-  
netische Korrelation ist demgegenüber ziemlich klein und steigt  
erst in den jüngeren Schichten ein wenig an (vgl. Tabelle 90).  
Wir finden also ein analoges Verhalten wie bei *Anakoscoceras*,

Tabelle 90.

Die ontogenetische Korrelation zwischen Enddurchmesser und Ohrlänge  
im *Spinikoscoceras*-Stamm (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	$r$ Korrelationsziffer
136—539	+ 0,24 $\pm$ 0,12
1075—1310	+ 0,31 $\pm$ 0,14

doch wird die Korrelation hier nur wenig enger, was man dadurch erklären könnte, daß ja auch die Ohrlänge im Verlaufe der Stammesgeschichte relativ weniger zunimmt und daher eine Angleichung von Schalengröße und Ohr bei den jüngeren Formen nicht so nötig ist wie bei *Anakosmoceras*.

### b) *Ornatum*-Entwicklungslinie.

(Taf. III, Fig. 11—12 und Taf. V).

Von dem eben behandelten Stamm, der relativ individuenreich ist und sich fast geschlossen durch das Profil hindurch verfolgen läßt, zweigt sich augenscheinlich während der Sedimentationslücke 680,5 cm eine Seitenkette ab, deren Vertreter nur recht selten sind, sodaß sich ihre Eigenschaften nicht sehr genau ermitteln ließen. Der Vorgang der Abspaltung selbst wird später betrachtet (S. 209), hier handelt es sich nur um die Darlegung des Materials.

#### 1. Enddurchmesser.

Die Schalengröße entspricht mit 48 mm in der Schichtgruppe 681—759 cm noch ziemlich der der *Castor-aculeatum*-Linie, sinkt aber im Laufe der Zeit auf wenig über 40 mm (Taf. III, Fig. 11—12).

Tabelle 91.

Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig) (hierzu Abb. 45, S. 183).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
681—759	3	48,0	
865—880	4	42,0 ± 2,4	
896—920	4	34,5 ± 2,0	
960—990	7	44,3 ± 1,4	8,4 ± 2,2
1080—1093	3	44,0	
1094—1135	9	47,0 ± 1,5	9,3 ± 2,2
1250—1290	3	41,0	

#### 2. Endwindungshöhe.

Die Höhe scheint unter kleinen Schwankungen von 43 auf 39% abzunehmen, woraus zu schließen ist, daß das Gehäuse im Laufe der Zeit etwas geblähter wird (vgl. Tabelle 92).

#### 3. Mündungsverhältnis.

Nach Messungen an Angehörigen der Arten *Kosm. Pollux* und *ornatum*, die etwa 30 mm Durchmesser besaßen, sind die Windungen nur wenig höher als breit und besitzen ein

$$\text{Mündungsverhältnis} = 1,14 \pm 0,07,$$

doch sind die ältesten *Pollux*-formen anscheinend etwas hochmündiger.

Tabelle 92.

Die phylogenetische Entwicklung der Endwindungshöhe im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
681—759	3	42,7	
865—880	4	44,2 ± 0,9	
896—920	3	39,7	
960—990	7	40,4 ± 0,6	4,0 ± 1,1
1080—1093	3	40,3	
1094—1135	8	41,7 ± 1,2	8,3 ± 2,1
1250—1290	3	38,7	

#### 4. Endnabelweite.

Entsprechend dem Niedrigerwerden der Windungen nimmt die Nabelweite von 26 auf 34 % zu.

Tabelle 93.

Die phylogenetische Entwicklung der Endnabelweite im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
681—759	3	25,7	
865—880	4	28,7 ± 0,9	
896—920	3	30,7	
960—990	7	30,9 ± 0,7	6,3 ± 1,7
1080—1093	3	33,0	
1094—1135	8	29,8 ± 0,8	7,5 ± 1,9
1250—1290	3	34,0	

#### 5. Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang.

Die Zahl der Rippen verringert sich im Laufe der Zeit ein wenig und nimmt von 17 auf 14 ab.

Tabelle 94.

Die phylogenetische Entwicklung der Innenrippenzahl auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
681—759	3	16,7	
865—880	4	16,7 ± 0,8	
896—920	3	15,3	
960—990	7	17,4 ± 0,7	10,7 ± 2,9
1080—1093	3	15,3	
1094—1135	8	14,3 ± 0,6	11,9 ± 3,0
1250—1290	3	14,3	

**6. Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang.**

Die Außenrippen vermehren sich bis 990 cm von 20 auf 28 und nehmen dann wieder beträchtlich, auf 19, ab.

Tabelle 95.

Die phylogenetische Entwicklung der Außenrippenzahl auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
681—759	3	20,3	
865—880	4	23,8 ± 1,3	
896—920	3	23,0	
960—990	7	27,9 ± 1,9	17,8 ± 4,7
1080—1093	3	20,3	
1094—1135	8	19,6 ± 1,4	20,7 ± 5,1
1250—1290	3	19,0	

**7. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang.**

Die äußeren Rippen und entsprechend auch die Außenknoten stehen bereits bei den ältesten Formen sehr weit entfernt (Taf. III, Fig. 11). Um 950 cm rücken sie von 7 1/2 auf 5 mm zusammen, weichen aber in den jüngsten Schichten wieder beträchtlich auseinander.

Tabelle 96.

Die phylogenetische Entwicklung des Außenrippenabstandes auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
681—759	3	7,47	
865—880	4	5,63 ± 0,46	
896—920	3	4,87	
960—990	6	5,08 ± 0,39	19,0 ± 5,5
1080—1093	3	6,97	
1094—1135	8	7,84 ± 0,66	23,8 ± 6,0
1250—1290	3	7,10	

**8. Teilungsziffer auf dem letzten Umgang.**

Die Teilungsziffer ist im Vergleich zu den andern Stämmen außerordentlich niedrig und liegt im allgemeinen zwischen 1 und 1,5. Bei 980 cm läuft sie ähnlich wie die Außenrippenzahl über ein flaches Maximum.

Tabelle 97 (hierzu Abb. 51, S. 208).

Die phylogenetische Entwicklung der Teilungsziffer auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
681—759	3	1,20	
865—880	4	1,42	
896—920	3	1,50	
955—990	7	1,60 ± 0,12	20,4 ± 5,4
1080—1093	3	1,30	
1094—1135	8	1,35 ± 0,07	16,5 ± 4,1
1250—1290	3	1,33	

### 9. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang.

Die Bündelung der Außenrippen setzt erst ziemlich spät ein, wenn man die übrigen Stämme zum Vergleich heranzieht. Damit dürfte wohl zusammenhängen, daß sie im *ornatum*-Zweig überhaupt kein erhebliches Ausmaß erreicht und ziffernmäßig kaum bis 1,2 ansteigt (Taf. III, Fig. 12). Bei der Berechnung konnten nur die deutlichen Bündelrippen in der Nähe des Endmundsaums berücksichtigt werden, da die Bündelung vorher sehr verwaschen ist.

Tabelle 98 (hierzu Abb. 48, S. 196).

Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
955—990	5	1,04 ± 0,02	4,5 ± 1,4
1080—1093	2	1,10	
1094—1135	5	1,19 ± 0,07	12,5 ± 4,0
1250—1290	3	1,11	

### 10. Länge des Ohres.

Das Ohr erreicht im Laufe der Zeit im Vergleich zur Gehäusegröße eine außerordentliche Länge und wächst von 21 auf

Tabelle 99.

Die phylogenetische Entwicklung der Ohrlänge im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
865—880	2	21,5	
896—920	1	18	
960—990	4	27,3 ± 1,3	
1080—1093	2	28,0	
1094—1135	6	27,8 ± 1,0	9,0 ± 2,6

28 mm, d. h. von über  $\frac{1}{2}$  auf fast  $\frac{2}{3}$  des Enddurchmessers (vgl. Tabelle 100).

Tabelle 100.

Die phylogenetische Entwicklung der Ohrlänge in % des Enddurchmessers im *Spinikosmoceras*-Stamm (*ornatum*-Zweig).

Schichtgruppe cm	Ohrlänge %
865—880	51,2
896—920	52
960—990	61,6 ± 2,9
1080—1093	63,6
1094—1135	59,1 ± 2,1

### e) Rückblick.

(Hierzu Taf. III, Fig. 7—12 und Taf. V).

Die ältesten *Spinikosmoceras*-formen, die recht spärlich in der Schichtgruppe 79—135 cm auftauchen, besitzen ziemlich hochmündige, rechteckige Gehäuse mit dicht stehenden, rückgeneigten, jedoch noch etwas sichelig gebogenen Außenrippen, drei Reihen von spitzen Knoten und mittelgroßen Ohren (*Kosm. Castor*). Die Lücke 135,5 cm, während der sich bei *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* erhebliche Trachtveränderungen vollziehen, läßt *Spinikosmoceras* ziemlich unberührt, nur die Außenrippen sind jetzt ganz gerade gestreckt, etwas stärker retrokostat und stehen ein wenig weiter entfernt voneinander; auch das Ohr hat sich um ein Stück verlängert (Taf. III, Fig. 7). Im Zeitraum 136—539 cm pendelt der Stamm etwas hin und her, zwischen einem Extrem mit größerem Enddurchmesser, zahlreicheren und feineren Außenrippen, größerer Teilungsziffer und längerem Ohr, das bei etwa 140, 280 und 520 cm erreicht wird, und dem entgegengesetzten mit kleiner grobberippter Schale und kurzem Ohr, wie es sich bei 240 und besonders nahe 320 cm findet.

Im weiteren Verlaufe nimmt die Schalengröße augenscheinlich wieder ein wenig ab und man gelangt zu ziemlich kurzgeohrten Formen mit sehr wenigen kräftigen und weit stehenden Außenrippen, die in langen Knoten enden und bei denen die Teilungsziffer unter 2 sinkt (Taf. V). Gerade in diese Zeit fällt die Abspaltung der *ornatum*-Reihe, die ja durch eine sehr geringe Rippenzahl und niedrige Teilungsziffer ausgezeichnet ist. Nach der Abzweigung der Seitenkette wird die Berippung wieder dichter und erreicht bald den Zustand, der in den älteren Schichten

herrschte (Taf. V). Im Horizont 855 cm beginnt, ähnlich wie bei den andern Stämmen, zum erstenmale die Bündelung aufzutreten, bleibt aber noch einige Zeit ziemlich schwach ausgeprägt (Taf. III, Fig. 9), bis sie ab 1094 cm rasch zu hohen Werten steigt (Taf. III, Fig. 10). Gleichzeitig vermehren sich die Rippen, die Gehäuse- und Ohrgröße wächst etwas, sodaß die relativ kleinen und hochrechteckigen Schalen aus 860 cm, deren gerade, ziemlich entfernt stehende, kräftige Rippen nur ab und zu gebündelt sind, sich in den höchsten Schichten allmählich in etwas mehr geblähte Formen mit sehr langen Ohren verwandeln, deren enger gestellte, aber noch immer starke und gerade Rippen zu 2, 3 oder auch 4 an den Außenknoten gebündelt sind. Da die Verkleinerung des Rippenabstandes nicht mit der Zunahme der Bündelung Schritt hält, so rücken die Außenknoten mehr und mehr auseinander und werden ähnlich wie die Flankenknoten zu kräftigen, spitzen Dornen. So entstehen aus den relativ einfachen Gehäusen der ältesten Schichten extreme und stark skulptierte Formen, die mit Veranlassung zu der Gruppenbezeichnung der „Ornaten“ gegeben haben.

Noch einseitiger verläuft die Entwicklung der *Pollux-ornatum*-Linie, in der sich die Tendenz zur Verminderung der Rippenzahl fortsetzt. Die Exemplare bei 700 cm sind der Stammform in Enddurchmesser und Ohrlänge noch ziemlich ähnlich (Taf. III, Fig. 11), doch der Querschnitt ist während der Sedimentationslücke schon rundlich sechsseitig geworden und die Rippenzahl hat stark abgenommen, sodaß die geblähten Windungen von spitzen Flankenknöten und sehr kräftigen, geraden, stark rückgeneigten Außenrippen bedeckt sind, die noch deutlich mit den Flankenknöten in Verbindung stehen und außen in lange, spitze Externknöten ausgezogen sind; erst nahe der Endmündung stellen sich Rippen und Knöten etwas enger. Im Verlaufe der Zeit werden die Gehäuse immer kleiner, die Windungen mehr gerundet, das Ohr noch länger, und ziemlich spät im Vergleich zu den übrigen Entwicklungsreihen stellt sich auch eine schwache Bündelung ein, die aber schwierig festzustellen ist, da die Außenrippen ganz rudimentär werden und nur noch am Fuße der großen Außenknöten angedeutet sind. Erst nahe der Endmündung werden sie wieder deutlicher und genau zählbar (Taf. III, Fig. 12).

#### D. Der Stamm *Kosmoceras* (s. str.).

(Taf. III, Fig. 13—14, Taf. IV, Fig. 3 und Taf. V).

Der Stamm, dem aus Prioritätsgründen der Name der Gesamtgattung zukommt, geht durch das ganze Profil hindurch, ist

aber überall sehr selten. Er läßt sich zweckmäßig in die folgenden drei Arten teilen:

Tabelle 101.

Unterscheidungsmerkmale und Verbreitung der Arten des Stammes  
*Kosmoceras* (s. str.).

Arten	Merkmale	Verbreitung (in cm)		
		Vorläufer ab	Großte Häufigkeit	Nachläufer bis
sp. n. 1)	Außenknoten u. scharfe Außenrippen nicht bis zum Endmundsaum durchgehend	?	0—50	?
<i>pollucinum</i>	Rippen und Knoten bis zum Schlusse durchgehend, einfach	—	79—680	864
<i>Duncani</i>	Außenrippen gebündelt	681	865—ca. 2600	—

### 1. Enddurchmesser.

Wie die meisten übrigen Stämme beginnt *Kosmoceras* in den ältesten Schichten mit relativ kleinen Schalen von etwa 70 mm (Taf. III,

Tabelle 102.

Die phylogenetische Entwicklung des Enddurchmessers im  
*Kosmoceras*-Stamm (s. str.) (hierzu Abb. 45, S. 183).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
7—20	1	71	
40—50	1	93	
79—135	2	80,0	
136—220	7	85,9 ± 1,9	5,8 ± 1,6
221—300	11	87,9 ± 2,6	10,0 ± 2,1
301—539	3	101,0	
540—559	6	104,7 ± 4,9	11,4 ± 3,3
560—680	4	105,3 ± 4,3	
681—690	1	95	
691—759	1	113	
855—864	5	99,3 ± 3,3	7,3 ± 2,3
865—880	1	96	
881—895	3	92,0	
896—920	3	85,0	
1094—1135	1	117	

1) Wegen des zu geringen vorliegenden Materials noch nicht benannt.

Fig. 13), deren Durchmesser anscheinend ohne größeren Rückschlag langsam anwächst (Taf. III, Fig. 14) und einen Höchststand mit etwa 110 mm in dem Schichtkomplex erreichen dürfte, in dem auch *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* besonders groß werden. Dann folgt, ähnlich wie dort, ein leichter Abfall auf 80–90 mm und vielleicht zum Schlusse ein erneutes Größenwachstum.

## 2. Endwindungshöhe.

Die Höhe der Windungen scheint im Laufe der Zeit um etwa 4 % abzunehmen.

Tabelle 103.

Die phylogenetische Entwicklung der Endwindungshöhe im *Kosmoceras*-Stamm (s. str.).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
79—135	2	45,5	
136—220	7	42,6 ± 1,4	8,5 ± 2,3
221—300	11	42,1 ± 0,9	7,2 ± 1,5
301—539	3	38,7	
540—559	6	39,8 ± 1,1	6,7 ± 1,9
560—680	4	41,7 ± 2,4	
855—864	5	38,8 ± 0,7	3,8 ± 1,2
881—895	3	42,3	
896—920	3	40,3	

## 3. Mündungsverhältnis.

Über den Wechsel des Windungsquerschnitts lassen sich keine genauen Angaben machen, da von *Kosm. pollucinum* nur wenige körperlich erhaltene Exemplare bekannt sind, die ein Mündungsverhältnis von etwa 1,60 haben. *Kosm. Duncani* besitzt nach Messungen an Exemplaren von verschiedenen Fundorten bei etwa 70 mm Durchmesser ein

$$\text{Mündungsverhältnis} = 1,39 \pm 0,05.$$

Die älteren Arten waren also wahrscheinlich etwas hochmündiger, wozu ganz gut stimmt, daß ja auch ihre Windungshöhe größer ist.

## 4. Endnabelweite.

Der Nabel erweitert sich recht erheblich von 20 auf 30 % (vgl. Tabelle 104).

## 5. Anzahl der Innenrippen auf dem letzten Umgang.

Die Innenrippen vermehren sich unter kleinen Schwankungen langsam von 15 auf 23 und nehmen dann wieder bis fast auf den

Tabelle 104.

Die phylogenetische Entwicklung der Endnabelweite im  
*Kosmoceras*-Stamm (s. str.).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert %	Variations- koeffizient %
79—135	2	19,5	
136—220	7	23,9 ± 1,7	19,2 ± 5,1
221—300	11	24,2 ± 0,7	10,1 ± 2,2
301—539	3	27,7	
540—559	6	26,3 ± 1,2	11,1 ± 3,2
560—680	4	27,3 ± 1,9	
855—864	5	27,8 ± 0,3	2,0 ± 0,7
881—895	3	26,7	
896—920	3	30,7	

Anfangswert ab. Der Anstieg hängt möglicherweise mit der Enddurchmesserzunahme zusammen, doch läßt sich Sicheres nicht sagen.

Tabelle 105.

Die phylogenetische Entwicklung der Innenrippenzahl auf dem letzten  
Umgang im *Kosmoceras*-Stamm (s. str.).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
79—135	2	15,0	
136—220	6	17,2 ± 0,8	11,4 ± 3,3
221—300	11	16,9 ± 0,7	13,5 ± 2,9
301—539	4	15,8 ± 1,0	
540—559	6	18,3 ± 0,7	10,0 ± 2,9
560—680	5	18,2 ± 1,1	13,1 ± 4,2
681—690	3	22,0	
691—759	3	17,1	
855—864	8	20,5 ± 1,0	13,8 ± 3,5
865—880	2	21,5	
881—895	5	23,0 ± 1,5	15,0 ± 4,7
896—920	3	20,0	
1094—1135	2	17,0	
1270—1310	3	16,3	

#### 6. Anzahl der Außenrippen auf dem letzten Umgang.

Die Zahl der Rippen hält sich lange Zeit unter einzelnen Auf- und Abbewegungen auf etwa 55 und nimmt erst in den jüngsten Schichten in Zusammenhang mit der Bündelung erheblich zu (vgl. Tabelle 106).

#### 7. Abstand der Außenrippen auf dem letzten Umgang.

Beim Betrachten der Tabelle 107 fällt die starke Vergrößerung

Tabelle 106.

Die phylogenetische Entwicklung der Außenrippenzahl auf dem letzten Umgang im *Kosmoceras*-Stamm (s. str.).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
79—135	1	58	
136—220	5	58,4 ± 1,7	6,5 ± 2,1
221—300	10	51,1 ± 2,4	14,8 ± 3,3
301—539	4	52,8 ± 1,2	
540—559	6	54,7 ± 4,3	19,3 ± 5,6
560—680	5	40,6 ± 2,3	12,6 ± 4,0
681—690	3	52,0	
691—759	3	42,0	
855—864	8	54,1 ± 4,9	25,6 ± 6,4
865—880	2	56,5	
881—895	5	68,6 ± 10,9	35,5 ± 11,2
896—920	3	50,0	
1094—1135	2	83,0	
1270—1310	3	80,7	

Tabelle 107.

Die phylogenetische Entwicklung des Außenrippenabstandes auf dem letzten Umgang im *Kosmoceras*-Stamm (s. str.).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
79—135	1	4,5	
136—220	5	4,76 ± 0,15	6,8 ± 2,2
221—300	9	5,29 ± 0,25	14,4 ± 3,4
301—539	3	6,00	
540—559	6	6,12 ± 0,27	10,8 ± 3,1
560—680	4	8,63 ± 0,60	
681—690	1	4,6	
691—759	1	5,7	
855—864	6	5,45 ± 0,24	10,7 ± 3,1
865—880	1	4,6	
881—895	3	4,07	
896—920	3	5,73	
1094—1135	1	3,7	

der Rippen in den älteren Schichten auf, deren Abstand von 4,5 auf 8 mm wächst. Späterhin, beim stärkeren Einsetzen der Bündelung stellen sich die Außenrippen wieder erheblich enger, auf etwa 4 mm.

### 8. Teilungsziffer auf dem letzten Umgang.

Auch in der Teilungsziffer spricht sich die bis 759 cm beträchtlich abnehmende Rippenzahl aus, sodaß der Mittelwert von

3,3 allmählich auf 2,3 sinkt. In den jüngeren Schichten nehmen die Außenrippen wieder zu, die Nabelrippen ab, sodaß die Ziffer bis auf 5 steigt.

Tabelle 108.

Die phylogenetische Entwicklung der Teilungsziffer auf dem letzten Umgang im *Kosmoceras*-Stamm (s. str.).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
79—135	1	3,4	
136—220	5	3,32 ± 0,15	10,0 ± 3,2
221—300	10	3,10 ± 0,14	13,8 ± 3,0
301—539	4	3,37 ± 0,15	
540—559	6	2,97 ± 0,12	9,7 ± 2,7
560—680	5	3,24 ± 0,06	4,2 ± 1,5
681—690	3	2,40	
691—759	3	2,37	
855—864	8	2,60 ± 0,13	14,4 ± 3,6
865—880	2	2,65	
881—895	5	2,96 ± 0,36	27,3 ± 8,6
896—920	3	2,47	
1094—1135	2	4,85	
1270—1310	3	5,00	

### 9. Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang.

Ein merkwürdiges Verhalten zeigt die Bündelung, die bei *Kosmoceras* schon bei 681 cm beginnt und bis 759 cm bereits recht hohe Werte erreicht, also viel früher als bei den übrigen Stämmen. Dann geht die Eigenschaft anscheinend wieder zurück und setzt bei 855 cm, also in der auch sonst üblichen Zeit, erneut mit ganz kleinen Ziffern ein, die bis 1300 cm auf mehr als 2 steigen. Ob wir es bei der ersten vorschnellen Entwicklung mit einem abge-

Tabelle 109.

Die phylogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer auf dem letzten Umgang im *Kosmoceras*-Stamm (s. str.) (hierzu Abb. 48, S. 196).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert	Variations- koeffizient %
681—690	3	1,07	
691—759	3	ca. 1,13	
855—864	8	1,006 ± 0,004	1,2 ± 0,3
865—880	2	1,03	
881—895	5	1,11 ± 0,07	14,2 ± 4,5
896—920	3	1,00	
1094—1135	2	1,44	
1270—1310	3	2,10	

spaltenen, frühreifen Seitenast zu tun haben, oder ob es sich um eine Vorwegnahme der späteren Evolution im Hauptstamm handelt, erlaubt leider das spärliche Material nicht zu entscheiden.

#### 10. Abstand der Außenknoten auf dem letzten Umgang.

Der Abstand der Außenknoten ändert sich mit dem Einsetzen der Bündelung nicht wesentlich.

Tabelle 110.

Die phylogenetische Entwicklung des Außenknotenabstandes auf dem letzten Umgang im *Kosmoceras*-Stamm (s. str.).

Schichtgruppe cm	Anzahl	Mittelwert mm	Variations- koeffizient %
79—680	gleich dem Außenrippenabstand (vgl. Tab. 107)		
681—690	1	5,5	
691—759	1	5,7	
855—864	6	5,50 ± 0,24	10,6 ± 3,1
865—880	1	4,8	
881—895	3	4,37	
896—920	3	5,73	
1094—1135	1	4,6	

#### 11. Rückblick.

(Hierzu Taf. III, Fig. 13—14, Taf. IV, Fig. 3 u. Taf. V).

Die ältesten Vertreter des *Kosmoceras*stammes sind ziemlich hochmündige Schalen mit leichtgeschwungener Mündung, bei denen die scharfe Skulptur schon mit Beginn der Endwohnkammer aufhört, sodaß die Schlußwindung nur von seichten Innen- und Außenfalten bedeckt ist (*Kosm. n. sp.*) (Taf. III, Fig. 13). Im Laufe der Entwicklung scheinen Knoten und Rippen ähnlich wie bei *Zugokosmoceras* bis zum Schlusse vorzugreifen, aber das vollzieht sich hier sehr viel eher, bereits im Schichtkomplex 79—135 cm. Die nun etwas stärker geblähten Schalen sind in diesem Stadium von wenig zahlreichen, steif gesichelten, ziemlich breiten Rippen bedeckt, die einzeln an oft quer verlängerten Außenknoten enden (*Kosm. pollucinum*) (Taf. III, Fig. 14). Bis 680 cm werden die Gehäuse langsam größer und noch grobrippiger, dann aber setzt unter Rippenvermehrung eine gewissermaßen verfrühte Bündelung der Außenrippen ein, die bis 1,1 steigt, dann wieder abnimmt und zum zweiten Male bei 855 cm beginnt, um von da ab regelmäßig und ziemlich rasch zu wachsen (*Kosm. Duncani*) (Taf. IV, Fig. 3). Zum Schlusse werden die Schalen, nachdem sie eine Periode leichter Durchmesserabnahme

überwunden haben, wieder größer, sind ziemlich stark gebläht und von zu 2, 3 oder 4 gebündelten Rippen bedeckt, die fast gerade, kaum noch gesichelt sind und von starken dornigen Flanken- und Außenknoten begleitet werden.

### E. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil II.

Der Enddurchmesser des *Zugokosmoceras*stammes (mit den Arten *Kosm. enodatum*, *Jason*, *obductum*, *Grossouvrei*, *Proniae*) steigt im Laufe der Entwicklung mit einer größeren und mehreren kleineren Schwankungen auf einen Maximalwert und sinkt dann wieder etwas ab (S. 102 ff.). Endwindungshöhe und Endnabelweite ändern sich fast gar nicht (S. 106 ff.), dagegen werden die ursprünglich dickgeblähten Windungen sehr bald flach und hochmündig, runden sich später aber wieder etwas zu (S. 108). Gegenüber den geringen Veränderungen der Schalenform unterliegt die Skulptur beträchtlichen Wandlungen, die auf eine zunehmende Beknotung und Berippung der letzten Windung hinzielen, wobei auch gewisse Beziehungen zwischen Schalengröße und Skulpturtyp vorhanden sein dürften (S. 131). Anfangs ist die Alterswohnkammer ganz glatt (S. 110 ff.), dann ist sie nur außen beknotet, aber noch nicht berippt (S. 116 ff.), dann ist die ganze Schale locker und schließlich so dicht berippt, daß eine zunehmende Bündelung der Außenrippen eintritt (S. 122 ff.). Bei all diesen Veränderungen gehen die neuen Eigenschaften sowohl von den inneren Windungen aus vorwärts, als auch vom Endmundsaum aus rückwärts. Zwischen dem Enddurchmesser und dem Durchmesser, bei dem die Außenknoten bzw. -rippen aufhören, besteht eine ziemlich enge Korrelation, die sich aber bei den jüngeren Formen jeder Entwicklungsstufe kurz vor dem Auftreten der neuen Skulptur zu lockern pflegt (S. 115 u. 121).

*Anakosmoceras* (mit den Arten *Kosm. Gulielmii* und *compressum*) folgt der gleichen aufsteigenden und wieder ein wenig abfallenden Größenkurve der Gehäuse (S. 132 ff.). Höhe und Nabelweite bleiben fast konstant (S. 135 ff.), nur die Windungen werden etwas geblähter (S. 135). Der Skulpturtyp der von Anfang an ganz berippten Schale unterliegt keinen beträchtlichen Wandlungen, vielmehr vollziehen sich die Abänderungen im wesentlichen nur bei der Zahl und dem Abstand der Außenrippen, die sich im Laufe der Zeit unter mannigfachen Schwankungen enger stellen, vor allem in den jüngsten Schichten (S. 141), in denen rasch eine beträchtliche Bündelung einsetzt (S. 145). Die Ohrlänge wird von zwei Faktoren beeinflusst, einmal steht sie in Beziehung zum Enddurchmesser, mit dem sie gemeinsam das Größenmaximum erreicht, zum andern wird im Laufe

der Stammesgeschichte das Ohr überhaupt länger (S. 146 ff.). In den Schichten 681—854 cm findet man eine große Mannigfaltigkeit von *Anakosmoceras*-formen, die wahrscheinlich dadurch bedingt ist, daß sich zwei Seitenäste vom Hauptstamm abspalten, die aber bald wieder aussterben, ein extrem grobrippiger und ein sehr feinrippiger, der sogar schon verfrüht gebündelt ist (S. 151 ff.).

Beim *Spinikosmoceras*-stamm spaltet sich die älteste Form *Kosm. Castor* in zwei Zweige mit den Arten *Kosm. Castor* und *aculeatum* einerseits, *Kosm. Pollux* und *ornatum* andererseits, die sich wesentlich durch Querschnitt und Rippenzahl unterscheiden. Der Hauptstamm und der erstgenannte Entwicklungszweig haben anfangs ziemlich enge, später recht weite und schließlich wieder dichtere Rippen (S. 161 ff.). Der Enddurchmesser bleibt ziemlich konstant und nimmt nur zum Schluß etwas zu (S. 154 ff.), die Ohrlänge dagegen wächst nicht unerheblich (S. 166 ff.). Beim *ornatum*-Zweig nimmt die Außenrippenzahl etwas ab (S. 170); die gerundeten Windungen tragen schließlich nur entfernt stehende, lange, dornige Knoten. Das Ohr wächst zu bedeutender Länge (S. 171). Die Bündelung ergreift beide Äste, ersteren sehr stark und früh, letzteren erheblich später und nur in geringem Maße (S. 163 ff. u. 171).

Die Schale von *Kosmoceras* nimmt anscheinend wie die beiden erstgenannten Stämme langsam bis zu einem Maximum zu und wird dann wieder etwas kleiner (S. 174); der Querschnitt wird etwas geblähter (S. 175). Die deutliche Skulptur verliert sich anfangs noch vor dem Endmundsaum, aber ziemlich bald gehen die groben und weit stehenden Rippen bis zum Schlusse durch und bündeln sich bereits auffällig früh bei 681 cm. Später verschwindet die Bündelung wieder und tritt erneut zur üblichen Zeit auf (S. 178).

Von allgemeineren Ergebnissen seien die Begriffe der ontogenetischen und der phylogenetischen Korrelation hervorgehoben, erstere unter den Mitgliedern einer Plete, letztere ein Ausdruck für die Beziehungen im Laufe der Stammesentwicklung. An verschiedenen Eigenschaften (Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden; Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen; Ohrlänge) ließ sich zeigen, daß beide Korrelationen keineswegs von gleicher Größe und Richtung zu sein brauchen (S. 115, 121, 149, 167).

### III. TEIL:

#### Vergleichende Entwicklungsgeschichte.

Nachdem in Teil II das Zahlenmaterial, das die Entwicklung der vier einzelnen Stämme und ihrer Seitenäste betrifft, tabellarisch und graphisch dargestellt ist, wobei auf die Beziehungen zwischen den Eigenschaften innerhalb der Stämme vielfach hingewiesen wurde, sind in Teil III einige allgemeinere Probleme zu behandeln, die sich über mehrere Stämme zugleich erstrecken, in erster Linie die parallele und konvergente Entfaltung einer Eigenschaft in mehreren Reihen, ferner die Vorgänge bei der Aufspaltung von Stammlinien, die Beziehung zwischen Ontogenie und Phylogenie u. a. m.

##### 1. Parallelentwicklung des Enddurchmessers.

Das Material. Bereits in Teil II wurde an verschiedenen Stellen darauf aufmerksam gemacht, daß die Größenzu- und -abnahme der Schale in mehreren Stämmen miteinander zeitlich parallel verläuft. Stellt man das darauf bezügliche Material nochmals zusammen, so wäre unter Hinweis auf Abb. 45 Folgendes zu sagen:

*Zugokosmoceras* beginnt mit ganz kleinen Gehäusen von 60 mm, die bis 135 cm in schnellem Aufstieg auf 120 mm Durchmesser kommen. Die Entwicklung verläuft fast völlig einsinnig — nur im Horizont 29—39 cm tritt ein kleiner Rückschlag von 7 mm ein — und so rasch, daß sich vielfach noch in kontinuierlichen Sedimentkomplexen die allmähliche Entwicklung verfolgen läßt (vgl. Tabelle 15—17 und Abb. 9—10, S. 56 ff.). In der untenstehenden Tabelle 111 (S. 185) sind nochmals einige Werte zusammengestellt. Während der Lücke 135,5 cm wird die Schale wieder sehr viel kleiner, der Durchmesser beträgt nur etwa 96 mm und steigt bis 539 cm wieder um etwa 10—15 mm an, wobei eine Reihe von kleinen wellenförmigen Schwankungen, nämlich flache Maxima bei 180, 280 und 500 cm und dazwischenliegende seichte Minima bei 250 und 530 cm, sowie ein etwas tieferes bei 320 cm bemerkenswert sind. Nach der Unterbrechung 539,5 cm tritt ein schwacher, nach 559,5 cm ein beträchtlicher Anstieg auf fast 130 mm ein, und diese Höhe wird einige Zeit mit kleinen Schwankungen gewahrt, bis

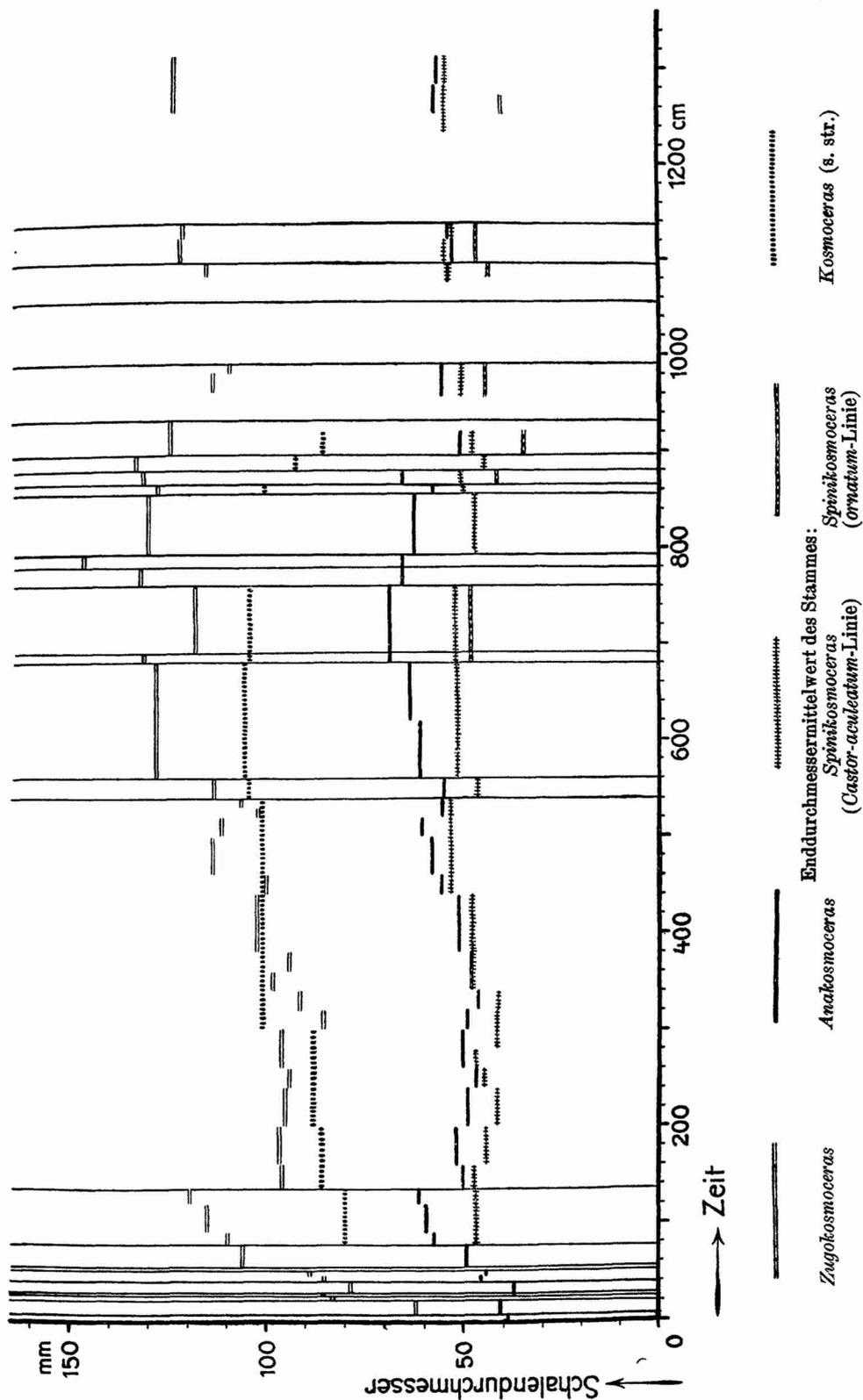


Abb. 45. Die Parallelentwicklung des Enddurchmessers in den Stämmen der Kosmoceras (Schichtgruppenmittelwerte).

in der Lage 793 cm der Höchstwert von 147 mm erreicht wird. Darauf folgt ein ziemlich plötzlicher Abfall auf 120—130 mm, und diesen Wert behält der Stamm bis zum Schluß. Vergleicht man noch ergänzend für die Zeit 0—135 cm die Durchmesser, bei denen die Außenknoten verschwinden, die ja mit den Enddurchmessern in Korrelation stehen, so ergibt sich das gleiche Bild: rascher Anstieg, ebenfalls unterbrochen durch einen kleinen Rückschlag in der Schichtgruppe 29—39 cm. Auch hier lassen sich die Entwicklungsgeschwindigkeiten öfters im kontinuierlichen Ton verfolgen (vgl. Tabelle 15, 18—22 und Abb. 9—12, S. 56 ff. sowie die nebenstehende Tabelle 111). Desgleichen bestätigt der mit dem Enddurchmesser in Verbindung stehende Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, das oben gegebene Bild in den mittleren Schichten: ziemlich tiefes Einsetzen bei 136 cm, leichter Anstieg bis 539 cm unter geringen Auf- und Abbewegungen, wobei die Maxima und Minima fast in die gleichen Horizonte fallen, sodann erhebliches Aufwärtstreben über 540, 560 cm bis zum Höchstwert im Horizont 793 cm, dem ebenfalls ein Abfall folgt.

*Anakosmoceras* wächst im Zeitraum 0—135 cm ebenfalls sehr rasch von 40 auf 61 mm Durchmesser mit dem gleichen kleinen Rückgang in der Schicht 29—39 cm. Auch die Entwicklung dieses Stammes läßt sich nicht selten im lückenfreien Ton verfolgen, wobei sich ergibt, daß sie häufig im gleichen Sinne wie bei *Zugokosmoceras* verläuft (vgl. Tabelle 111). Die Unterbrechung 135,5 cm hat gleicherweise ein beträchtliches Sinken der Schalengröße um 11 mm im Gefolge, dann beginnt wieder ein leichter Anstieg bis 539 cm mit bis in die Einzelheiten denselben Schwankungen, wie sie sich bei *Zugokosmoceras* feststellen ließen. Bei 540 cm ändert sich der Wert nur wenig, wohl aber findet ab 560 cm ein erneuter Anstieg statt, der ebenfalls zu einem Größenmaximum von fast 70 mm hinauf führt. Wo das Maximum liegt, und ob es zeitlich genau mit dem des erstgenannten Stammes zusammenfällt, läßt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Der *Anakosmoceras*-hauptstamm scheint schon etwas eher, in der Schichtgruppe 681—759 cm den höchsten Wert zu erreichen, doch liegt gerade aus diesen Schichten nur wenig Material vor. Zieht man aber die Seitenzweige, besonders den feinrippigen, hinzu, so hat es doch den Anschein, als ob ein ziemlich flacher und breiter Gipfel zwischen 760 und 854 cm vorhanden wäre, der möglicherweise zugleich mit *Zugokosmoceras* bei 793 cm kulminiert. Jedenfalls geht die Schalengröße bei 855 cm auf ca. 55 mm zurück und bleibt dann bis 1300 cm etwa auf diesem Werte stehen. In diesen jüngsten

Tabelle 111.  
Gleichzeitige Veränderungen in der Schalengröße im *Zugokosmoceras*- und *Anakosmoceras*-Stamm.

Stamm: Eigenschaft: Schicht- gruppe cm	<i>Zugokosmoceras</i>			<i>Anakosmoceras</i>		
	Enddurchmesser	Durchmesser, bei dem die Außen- knoten verschwinden	Enddurchmesser	Korrelation zwischen Eigen- schaft und Sedimentation	Regref. Durchschnittliche Eigenschaftsver- änderung während der Sedimentation von 1 cm Ton mm	
29—39	Korrelation zwischen Eigen- schaft und Sedimentation	Regref. Durchschnittliche Eigenschaftsver- änderung während der Sedimentation von 1 cm Ton mm	Korrelation zwischen Eigen- schaft und Sedimentation	Regref. Durchschnittliche Eigenschaftsver- änderung während der Sedimentation von 1 cm Ton mm	Korrelation zwischen Eigen- schaft und Sedimentation	Regref. Durchschnittliche Eigenschaftsver- änderung während der Sedimentation von 1 cm Ton mm
40—50	+ 0,34 ± 0,16	+ 0,55 ± 0,26	+ 0,34 ± 0,10	+ 0,55 ± 0,16	+ 0,01 ± 0,27	—
56—78	+ 0,24 ± 0,19	+ 0,58 ± 0,46	+ 0,14 ± 0,11	+ 0,33 ± 0,28	- 0,22 ± 0,19	- 0,38 ± 0,33
79—135	+ 0,45 ± 0,16	+ 1,63 ± 0,59	+ 0,52 ± 0,06	+ 0,96 ± 0,11	+ 0,59 ± 0,08	+ 1,21 ± 0,17
	+ 0,47 ± 0,14	+ 0,22 ± 0,06	+ 0,23 ± 0,10	+ 0,11 ± 0,05	+ 0,19 ± 0,14	+ 0,08 ± 0,06

Tabelle 112.

Die Korrelation der Schalengröße verschiedener Stämme.

Schicht- gruppe cm	Korrelation zwischen :		<i>Zugokosmoceras</i>	
	Enddurchmesser von :	Enddurchmesser	Enddurchmesser	Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen
136—539	von : <i>Anakosmoceras</i> <i>Spinakosmoceras</i> ( <i>Castor-acule-</i> <i>atum-Zweig</i> )		+ 0,79 ± 0,14	+ 0,81 ± 0,08
7—1310			+ 0,81 ± 0,05	
136—539			+ 0,32 ± 0,05	
540—1310			- 0,42 ± 0,22	
79—1310			+ 0,45 ± 0,17	

Schichten scheint keine Korrelation zwischen den kleinen Schwankungen von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* vorhanden zu sein.

Bei *Spinikosmoceras* (*Castor-aculeatum*-Zweig) nimmt, im großen betrachtet, das Gehäuse wie bei den übrigen Stämmen zu (um etwa 8 mm), dagegen fehlt der Abfall bei 135,5 cm, und man findet keinerlei Anzeichen eines Maximums nahe 793 cm. Wenn in höheren Schichten ab 800 cm überhaupt Beziehungen zwischen der Schalengröße von *Spinikosmoceras* einerseits und den beiden erstbehandelten Stämmen andererseits bestehen, so könnte man aus dem Diagramm Abb. 45 eher eine negative als eine positive Korrelation herauslesen. Bei dieser Sachlage ist es umso überraschender, daß man in der Schichtgruppe 136—539 cm eine ganz enge Parallelentwicklung zwischen den drei Stämmen findet, indem *Spinikosmoceras* dieselbe in einigen schwachen Wellen aufwärtstrebende Durchmesserkurve mit den Maxima bei 160, 280 und 500 cm, den Minima bei 240 und 330 cm beschreibt, die wir bereits oben antrafen.

Der *ornatum*-Zweig, von dem nur wenig Material vorliegt, weicht durch seine im Laufe der Zeit abnehmende Schalengröße gerade so wie durch seine Skulpturenentwicklung von den bislang besprochenen Stämmen ziemlich ab.

Über *Kosmoceras* s. str. läßt sich nicht viel aussagen. Allem Anschein nach hat man in dem Größenanstieg bis etwa 800 cm, dem wieder ein Abfall folgen dürfte, ein Anzeichen für Parallelentwicklung mit den übrigen Stämmen zu erblicken.

Das Ergebnis ist also:

1) eine sehr enge Beziehung zwischen der Größe von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* während der ganzen untersuchten Zeit, die unmöglich zufälliger Entstehung sein kann und in einer hohen phylogenetischen Korrelationsziffer zum Ausdruck kommt.

2) geht auch der Gehäusedurchmesser des *Spinikosmoceras*-Hauptstammes parallel mit dem der beiden erstgenannten Stämme, aber nur während eines beschränkten Zeitraums, wohingegen beim *aculeatum*-Zweig in der übrigen Zeitspanne negative Korrelation herrscht. Errechnet man also die phylogenetische Korrelation für den ganzen Zeitraum, so liegt sie nicht sehr weit von Null.

3) befolgt der *ornatum*-Zweig mit seiner Größenabnahme ganz abweichende Wege.

4) weist auch *Kosmoceras* s. str. einige Anklänge an die *Zugokosmoceras*-*Anakosmoceras*-Kurve auf, doch ist eine sichere Entscheidung nicht möglich.

Tabelle 113 (hierz. Abb. 46).  
 Vergleich zwischen Erhaltungszustand und Schalengröße beim *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spini-kosmoceras*-  
 Stamm in der Schicht 136—539 cm.

Schichtgruppe cm	Relativer Anteil der unversehrten Schalen			Enddurchmessermittelwert			Bemerkungen
	<i>Zugo- kosmoceras</i> %	<i>Ana- kosmoceras</i> %	<i>Spini- kosmoceras</i> %	<i>Zugo- kosmoceras</i> mm	<i>Ana- kosmoceras</i> mm	<i>Spini- kosmoceras</i> mm	
136—160	53 ± 12	73 ± 11	100	95,6 ± 2,2	49,9 ± 1,3	47,0 ± 2,2	Größenmaximum
161—200	48 ± 10	82 ± 9	67 ± 16	96,3 ± 2,4	51,6 ± 0,7	44,1 ± 1,1	
201—240	33 ± 12	50 ± 12	71 ± 11	94,8 ± 2,9	48,4 ± 1,2	41,2 ± 0,9	Größenminimum
241—260	28 ± 7	81 ± 6	87 ± 9	93,7 ± 2,1	46,7 ± 0,9	44,4 ± 1,0	
261—280	49 ± 12	88 ± 7	86 ± 13	95,7 ± 3,2	49,4 ± 0,9	46,6 ± 1,6	Größenmaximum
281—300		85 ± 10			50,7 ± 1,2		
301—320	36 ± 13	90 ± 6	71 ± 14	85,2 ± 4,0	48,7 ± 0,9	41,1 ± 1,0	Größenminimum !!
321—340	58 ± 10	70 ± 14	80 ± 18	91,0 ± 2,0	45,9 ± 1,7	40,8 ± 1,4	
341—360	50 ± 13	94 ± 6	60 ± 22	97,9 ± 3,7	47,5 ± 1,3	47,0	Größenmaximum !!
361—380	50 ± 13			93,7 ± 2,1			
381—440	32 ± 11	86 ± 9	100	102,0 ± 2,8	50,5 ± 1,2	52,6 ± 2,3	Größenmaximum !!
441—460	44 ± 10	88 ± 7		113,2 ± 4,5	55,2 ± 0,9		
461—500	67 ± 16	90 ± 9	100	110,9 ± 3,6	60,1 ± 2,0	52,6 ± 2,3	Größenmaximum !!
501—520	83 ± 8	64 ± 14		103,4 ± 1,6	55,0 ± 2,8		
521—539	72 ± 7	50 ± 20					

In der vorstehenden Tabelle 112 (S. 185) sind einige Korrelationsziffern zusammengestellt, die die phylogenetischen Größenbeziehungen zwischen den Stämmen in gedrängter Form übersehen lassen.

Die Ursachen der Parallelentwicklung. Man wird sich zunächst fragen müssen, ob nicht die gleichsinnige Durchmesserzu- und -abnahme durch Einflüsse der Erhaltung und Fossilisation bedingt sein kann. Für den Gesamtverlauf der Entwicklungskurve ist dieser Gedanke natürlich abzulehnen, denn dafür sind die Größen- und Formunterschiede viel zu beträchtlich, aber die kleinen Differenzen im Zeitraum 136—539 cm könnten an sich recht wohl durch postmortale Auslese bedingt sein, die alle Stämme ergriff. Ungleichförmige Auslese setzt aber wechselnde Wasserbewegung voraus, und die müßte sich wieder im Sediment und in dem verschieden guten Erhaltungszustand der Schalen äußern, denn es wurde ja oben (S. 40 ff.) gezeigt, in welchem Maße Auslese und Schalenzerstörung (verletzte Endmundsäume, abgebrochene

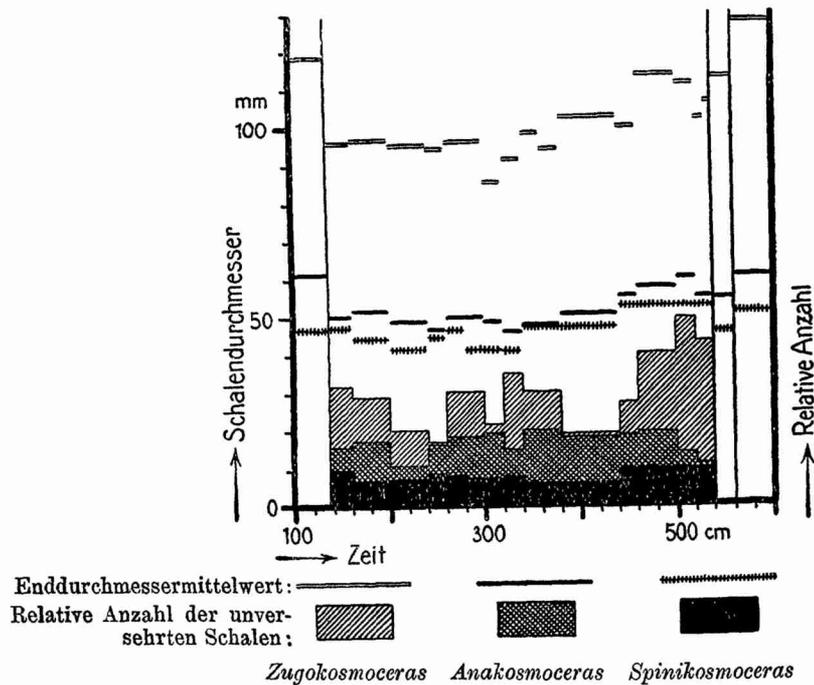


Abb. 46. Die Beziehung zwischen Schalengröße und Schalenerhaltung bei den Stämmen *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras*, *Spinikosmoceras* in der Schichtgruppe 136—539 cm.

Die Erhaltungskurven sind nur in relativem Maße angegeben und untereinander nicht vergleichbar; über die Zahlenwerte vgl. Tabelle 113.

Ohren) mit einander Hand in Hand gehen. Tabelle 113 (S. 187) und übersichtlicher Abb. 46 lassen erkennen, daß in der Tat im Schichtkomplex 136—539 cm Beziehungen zwischen den Enddurchmesser-mittelwerten und dem Anteil an vollständig erhaltenen Schalen mit unversehrtem Mundsaum vorhanden sind, derart, daß in Zeiten sinkender Schalengröße der Prozentsatz an heilen Gehäusen verhältnismäßig klein ist und umgekehrt: man vergleiche etwa die Depression bei 240 und 320 cm oder die Maxima bei 160 und 500 cm, doch ist nicht zu übersehen, daß auf weite Strecken, z. B. um 400 cm keine nähere Wechselbeziehung vorhanden ist. Das sind Erscheinungen, die durchaus dafür zu sprechen scheinen, daß die gleichsinnigen Größenschwankungen der Stämme durch wechselnd starke postmortale Auslese der Schalen zu erklären sind, also ungleich gründlich ausgesiebte Pleten einer und derselben Population darstellen. Man darf aber nicht übersehen, daß gegen diese Deutung verschiedene Gründe sprechen. Einmal sind in der Schichtgruppe 136—539 cm Auslesevorgänge, die die größeren Schalen zerstört hätten, überhaupt nicht nachzuweisen, wie bereits oben an dem Vergleich der Durchmesser, bei denen die Außenrippen verstreichen, von heilen und verletzten *Zugokosmoceras*schalen und außerdem an *Anakosmoceras*gehäusen mit und ohne Ohr gezeigt wurde (vgl. S. 50 ff.). Zweitens aber ersieht man aus Abb. 46, daß die Erhaltungskurven nicht allesamt parallel gehen, sondern gelegentlich nicht unbeträchtlich voneinander abweichen, daß aber jeweils ein besonders inniger Zusammenhang mit der Größenkurve des gleichen Stammes besteht. Man beachte z. B., daß die *Zugokosmoceras*-Treppe schon bei 300—320 cm auf einem Tiefpunkte anlangt, *Anakosmoceras* aber erst in der Schichtgruppe 321—340 cm, wo der erstere Stamm schon wieder steigt, oder wie das Absinken bei 160—200 cm nur *Spinikosmoceras* eigentümlich ist u. ä. mehr. Man kann diese Dinge auch zahlenmäßig fassen, indem man die Korrelationsziffer zwischen dem Enddurchmesser und dem Prozentsatz der erhaltenen Schalen bildet, einmal innerhalb jedes Stammes, wie auf der Diagonale links oben/rechts unten und dann im Austausch wie in den übrigen Rubriken von Tabelle 114 (S. 190). Die letzteren Zahlen sind im allgemeinen viel kleiner, d. h. Schalengröße und Erhaltungszustand sind innerhalb jedes Stammes besonders eng gekoppelt und hängen mit denen anderer Entwicklungslinien nur sehr viel lockerer zusammen. Das sind Erscheinungen, die kaum durch postmortale Auslese zu erklären sind, denn bewegtes Wasser müßte alle Ammoniten zu gleicher Zeit im selben Sinne beeinflussen; stattdessen ist die Erhaltung von Stamm zu Stamm verschieden, ganz abgesehen da-

von, daß, wie gesagt, Ausleseeffekte statistisch überhaupt nicht nachweisbar sind. Die Erklärung ist wohl in der Richtung zu suchen, daß die Gehäuse mit abnehmender Größe zugleich dünnchaliger wurden und aus diesem Grunde in den Zeiten der Durchmesserreduktion leichter zerbrachen. Bestätigende Messungen habe ich jedoch nicht anstellen können.

Tabelle 114.

Korrelation zwischen Erhaltungszustand und Schalengröße im *Zugokosmoceras*-, *Anakosmoceras*- und *Spinikosmoceras*-Stamm in der Schichtgruppe 136—539 cm.

Korrelation zwischen:		Relativem Anteil der unversehrten Schalen von:		
		<i>Zugokosmoceras</i>	<i>Anakosmoceras</i>	<i>Spinikosmoceras</i>
Enddurchmessermittelwert von:	<i>Zugokosmoceras</i>	+ 0,65 ± 0,15	+ 0,20 ± 0,28	+ 0,38 ± 0,28
	<i>Anakosmoceras</i>	- 0,17 ± 0,26	+ 0,39 ± 0,25	+ 0,30 ± 0,30
	<i>Spinikosmoceras</i>	+ 0,61 ± 0,21	+ 0,52 ± 0,24	+ 0,56 ± 0,23

Das Ergebnis der Überlegung ist also, daß die parallelen Größenschwankungen der Stämme im Zeitraum 136—539 cm reell, nicht etwa nur durch Auslese- und Pletenbildung vorgetäuscht sind und wahrscheinlich mit gleichsinnigen Veränderungen der Schalenwandstärke einhergehen. Es liegt natürlich nahe, beides auf einen Wechsel in der Nahrungsmenge zurückzuführen, durch den die Tiere zuweilen größer und widerstandsfähiger wurden, zuweilen kleinwüchsiger und dünnchaliger blieben, wobei der Parallelismus seine einfache Erklärung damit fände, daß die drei (oder vier) Stämme auf das gleiche Futter angewiesen waren. Die Beschaffenheit und der Fossilinhalt des Sediments liefern zwar keine Anhaltspunkte für Veränderungen im Lebensreichtum des Oxfordtonmeeres, die man in Zusammenhang mit den Größenschwankungen bringen könnte, doch ist das noch kein Gegenbeweis, da ja keineswegs alle Lebewesen fossile Reste zu hinterlassen vermögen und gerade die planktonischen nicht, die für die Ernährung von Ammoniten, deren Mündungsbereich gelegentlich durch Ohren stark verengert war, in Betracht gekommen sein dürften.

Die weitere Frage ist nun, wie sind die Veränderungen des Gehäusedurchmessers in dem übrigen untersuchten Schichtkomplex zu deuten, insbesondere der Abfall bei 135,5 cm und das Maximum nahe 790 cm, die von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras*, vielleicht auch von *Kosmoceras* s. str., nicht aber von den beiden *Spinikosmoceras*-zweigen gemeinsam durchlaufen werden? Darf man auch

hier an Einflüsse der Nahrungsmenge denken, oder ist es gerechtfertigt, diese großzügigen Bewegungen der Enddurchmesserkurve als endogen phylogenetisch bedingt den kleinen Schwankungen, die nur den Wert von Modifikationen besitzen würden, gegenüberzustellen? Wenn man erwägt, daß der Größenausschlag von *Zugokosmoceras* in dem Zeitraum 136—539 cm fast 30 mm, der von *Anakosmoceras* über 14 mm, der von *Spinikosmoceras* fast 12 mm beträgt, und diese Zahlen mit der Gesamtamplitude vergleicht, die entsprechend 85, 31 und 14 mm mißt, so muß man zugeben, daß keine prinzipiellen Unterschiede in der Größenordnung bestehen, die eine ursächliche Gleichsetzung der kleinen und großen Schwankungen von vornherein verböten.

Trotzdem sprechen einige Gründe gegen die Hypothese einer rein exogenen Bewirkung durch Ernährungs- oder andere Umwelteinflüsse, die im Folgenden dargelegt werden sollen. Daß auch im übrigen Teil der genauer untersuchten Schichtsäule nichts darauf hindeutet, daß die Lebensverhältnisse zu gewissen Zeiten für die Kosmoceraten optimal oder pessimal waren, darf nicht als Argument gelten, denn es ist ohne weiteres zuzugeben, daß sich wichtige Faktoren, wie Nahrung, Klima usw. nicht im Sediment abzubilden brauchen, bzw. mit den heutigen Untersuchungsmethoden noch nicht feststellbar sind. Wichtiger erscheint die Tatsache, daß die großen Durchmesseränderungen nicht reversibel verlaufen. Wohl ist im Zeitraum 136—539 cm mit jeder Wiederkehr der gleichen Größe das Erscheinen ganz übereinstimmend skulptierter und geformter Gehäuse verbunden, wenn man von dem allmählichen Verschwinden der älteren Entwicklungsstufe von *Zugokosmoceras*, die die Außenknoten noch verliert, absieht, welche ja zahlenmäßig keine Rolle mehr spielt. Im großen aber findet man keine Wiederkehr des Gleichen, vielmehr ist die Skulptur in ständiger progressiver Umwandlung begriffen und hat sich beträchtlich verändert, auch wenn die Schale wieder den gleichen Durchmesserwert im Laufe der Zeit erreicht. Auch im Falle die Verzierung sich nicht sehr erheblich ändert, wie bei *Anakosmoceras*, zeigt das Wachstum der Ohrlänge oder Verschiebungen in der Größe von Organkorrelationen doch, daß eine Rückkehr zu identischen Formen nicht stattfindet.

Allerdings läßt sich hier einwenden, daß die Verzierung möglicherweise eine Funktion des Größenwachstums ist. Man kann sich dabei auf Ergebnisse stützen, die bei *Zugokosmoceras* gewonnen wurden. Hier ließ sich feststellen, daß die Abstürze der Enddurchmesserkurve bei 135,5 cm und zwischen 793 und 855 cm jeweils mit der Erwerbung eines neuen Skulpturtyps in Zusammenhang stehen,

allerdings nicht völlig dadurch erklärt sein dürften (vgl. S. 131). Nimmt man an, daß die Veränderungen in der Schalengröße das Primäre sind, da sie ja mehrere Stämme zugleich betreffen, so könnte man in der Tat folgern, daß die Verzierung der Kosmoceraten in komplizierter Abhängigkeit vom Enddurchmesser steht, und daß später bei der Rückkehr der Schalen zur gleichen Größe irgendwelche Einflüsse das Wiedererscheinen der alten Skulptur verhindern.

Umgekehrt spricht wieder die Erscheinung, daß *Spinikosmoceras* wohl den kleinen Schwankungen der Stämme *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* zwischen 136 und 539 cm recht genau folgt, die größeren Veränderungen aber keineswegs mitmacht, ja wahrscheinlich während der viel längeren Zeit 540—1310 cm mit den genannten in negativer Korrelation steht, gegen eine Gleichsetzung der kleinen und der großen Schwankungen. Vor allem ist auch die Tatsache bemerkenswert, daß die beiden Zweige von *Spinikosmoceras*, die doch untereinander sehr nahe verwandt sind und im gleichen Raume zur selben Zeit leben, sich ganz verschieden entwickeln, indem der eine größer, der andere kleiner wird und beide der Durchmesserkurve der übrigen Stämme nicht parallel gehen. Gerade dies ließe sich als Argument dafür verwerten, daß die großen Wellen der Gehäuseentwicklung Stammescharaktere sind, die wohl gewissen Modifikationen unterliegen können, wie in der Schichtgruppe 136—539 cm, sich aber im wesentlichen doch unabhängig entwickeln und ihren besonderen ererbten Tendenzen folgen. Doch sei ausdrücklich betont, daß unser Material naturgemäß weder in der einen noch in der andern Richtung schlüssige Beweise zu liefern vermag.

## 2. Parallelentwicklung der Ohrlänge.

Die Stämme, deren Endmündungen paarige Fortsätze tragen, die sich kurz vor dem Abschluß des Schalenwachstums aus der vorgezogenen Flankenmitte entwickeln, nämlich *Anakosmoceras* und die *Spinikosmoceras*-zweige, sind im allgemeinen recht kleinwüchsig — etwa halb so groß wie die Stämme ohne Ohren — und behalten in allen Fällen ihre Skulptur sowie die abgeplattete Außenseite ohne wesentliche Schwächung bzw. Zurundung bis zum Schlusse.

Die Ohrlänge ist im Laufe der Stammesgeschichte beträchtlichen Wandlungen unterworfen, und zwar besitzt *Anakosmoceras* in den ältesten Schichten ganz kurze Ohren von etwa 10 mm, die allmählich wachsen und im Horizont 691—759 cm, also zugleich mit dem Enddurchmesser ein Maximum von 33 mm erreichen. Dann folgt wieder ein Abfall, doch ist zum Schlusse die Ohrlänge mit

27—28 mm noch beträchtlich größer als am Anfang. Es handelt sich bei diesem Vorgang nicht nur um eine absolute Zunahme, die mit der Schalenvergrößerung einhergeht, sondern auch zugleich um eine relative, da die Länge des Ohres von  $\frac{1}{4}$  auf  $\frac{1}{2}$  des Enddurchmessers wächst. Beim *Castor-aculeatum*-Zweig von *Spinikosmoceras* findet eine allmähliche Zunahme von 18 auf 27 mm statt, mit andern Worten, von über  $\frac{1}{3}$  auf mehr als  $\frac{1}{2}$  der Schalengröße, doch läuft die Entwicklungskurve nicht über ein Maximum, sondern senkt sich eher etwas in der Gegend von 700 cm. Außerordentlich stark verlängert sich das Ohr beim *ornatum*-Zweig, bei dem es zu einem abnorm langen Fortsatz von 28 mm, fast  $\frac{2}{3}$  des Schalendurchmessers, wird.

Bereits oben wurde versucht, den Wechsel der Ohrlänge durch das Ineinanderspielen zweier Tendenzen zu erklären. Einmal besteht in allen Stämmen und Zweigen das Bestreben, die Ohren im Laufe der Evolution zu verlängern, zweitens aber sind Ohr- und Schalengröße miteinander gekoppelt. Deshalb ist in die Entwicklungskurve des *Anakosmoceras*ohres ein Gipfelpunkt eingeschaltet, während die von *Spinikosmoceras* nur einfach ansteigt, entsprechend der Tatsache, daß ja auch der Enddurchmesser des ersten Stammes kulminiert, der des zweiten dagegen stetig zunimmt. Die phylogenetischen Korrelationsziffern zwischen Enddurchmesser und Ohrlänge des gleichen Stammes sind somit sämtlich positiv; da aber andererseits wieder zwischen den Enddurchmessern der verschiedenen Linien Beziehungen bestehen, die sich zwischen *Anakosmoceras* und *Zugokosmoceras* auf die gesamte untersuchte Zeit ausdehnen, zwischen *Spinikosmoceras* und den genannten dagegen nur auf das Intervall 136—539 cm erstrecken, so hat man naturgemäß auch Koppelungen zwischen der Schalengröße von *Zugokosmoceras* bzw. dem Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, der ja ersterem Wert parallel läuft, und der Ohrlänge der andern Stämme von vornherein zu erwarten. Die Korrelationsziffern, die man dabei erhält (vgl. Tabelle 115), sind aber größer, als vorauszusehen ist, wenn es sich nur um einen indirekten Zusammenhang zwischen Ohr und Enddurchmesser verschiedener Stämme im oben angegebenen Sinne handeln würde. Es erscheint daher nicht ausgeschlossen und bedürfte weiterer Untersuchung, ob hier nicht auch direkte Wechselbeziehungen bestehen.

Des weiteren sei nochmals auf die eigenartige Erscheinung hingewiesen, daß sowohl bei *Anakosmoceras* wie bei *Spinikosmoceras*, beim ersten deutlich, beim zweiten weniger ausgesprochen, die ontogenetische Korrelation im Laufe der Zeit zunimmt, die phy-

Tabelle 115.

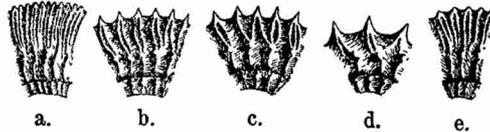
Die phylogenetische Korrelation der Ohrlänge von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* mit den Eigenschaften anderer Stämme.

Schicht- gruppe cm	Korrelation zwischen:	<i>Zugkosmoceras</i>		<i>Anakosmoceras</i>	
		End- durchmesser	Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen	Ohrlänge	
136— 539	Ohr- länge von:	<i>Anakosmoceras</i>	+ 0,20 ± 0,28	+ 0,60 ± 0,18	
7—1310			+ 0,55 ± 0,14		
136— 539	Ohr- länge von:	<i>Spinikosmoceras</i>	+ 0,52 ± 0,30	+ 0,52 ± 0,30	+ 0,38 ± 0,35
79—1310		( <i>Castor-aculeatum</i> - Zweig)			+ 0,13 ± 0,25

logenetische dagegen fallende Tendenz aufweist. Während sich also bei den einzelnen Tieren die Beziehungen immer fester knüpfen und dies wahrscheinlich deshalb tun müssen, weil die stammesgeschichtlich wachsende Ohrlänge eine genauere Abstimmung auf den Gesamtorganismus verlangt, lockern sie sich im großen aus unbekanntem Gründen mehr und mehr (vgl. S. 148, 167).

### 3. Parallelentwicklung der Bündelung.

Bei weitem das auffallendste und beste Beispiel für Parallelentwicklung bei den Kosmoceraten ist das gemeinsame Auftreten der Bündelung, wie wir das Zusammenfließen mehrerer Außenrippen an einem Außenknoten nannten, das zahlenmäßig durch die Bündelungsziffer, den Quotienten von Außenrippen und Außenknoten, zu fassen ist. Durch das Auftreten der Rippenbündel werden die Außenknoten mehr oder weniger stark auseinander gedrängt, gewinnen dadurch mehr Platz und werden oft zu langen spitzen Dornen, die Veranlassung gaben, alle diese jüngeren Formen unter dem Namen der „Ornaten“ zusammenzufassen. Die Auflösung in die einzelnen Arten und Stämme hat den Systematikern wegen der parallelen und zuweilen auch konvergenten Entwicklung viel Schwierigkeiten bereitet und läßt sich nur auf Grund eingehender phylogenetischer und ontogenetischer Untersuchungen durchführen. In den Habitusbildern von Abb. 47 tritt die Ähnlichkeit zwischen den Formen mit Bündelrippen, die den verschiedenen Stämmen angehören, ja genügend hervor.



Stamm: a. *Zugokosmoceras*, b. *Anakosmoceras*, c. *Spinikosmoceras* (*aculeatum*-Ast),  
d. *Spinikosmoceras* (*ornatum*-Ast), e. *Kosmoceras* (s. str.).

Abb. 47. Typische Windungsausschnitte der jüngeren Sprosse der Kosmocerenstämme mit Bündelrippen.

Phylogenie der Bündelung (vgl. Abb. 48). Überblicken wir nochmals die Entfaltung dieses Merkmals, so ist festzustellen, daß *Zugokosmoceras* zum erstenmale ab 855 cm ganz wenige gebündelte Rippen trägt, also gleich nachdem die Außenrippen bis zum Endmundsaum vorgerückt sind. In der Schichtgruppe 865—880 cm steigt die Zahl etwas und sinkt dann wieder, sodaß man zwischen 881 und 920 cm fast ausschließlich Exemplare mit einfachen Rippen findet. In dem nicht abgesammelten Schichtkomplex 921—954 cm muß die Bündelung wieder erneut beginnen, denn bei 955 cm beträgt die Ziffer schon 1,03 und steigt dann bis 1,40 in den höchsten Schichten. Erwähnenswert ist, daß *Zugokosmoceras* höchstens Doppelrippen bekommt, zum Unterschied von den andern Stämmen, bei denen man auch drei- oder vierfach gebündelte Rippen antrifft.

Im *Anakosmocerashaupstamm* tritt die Bündelung vielleicht ein wenig später, erst im Horizont 865 cm auf, verschwindet dann aber ganz ähnlich wie bei *Zugokosmoceras* und wächst ab etwa 950 cm erneut unter kleinen Schwankungen bis auf 1,90. Bemerkenswert ist, daß der feinrippige *Anakosmoceras*zweig bereits um 800 cm, also wesentlich verfrüht, merklich gebündelt ist.

Der *aculeatum*-Ast von *Spinikosmoceras* beginnt gleicherweise bei 855 cm mit der Bündelung, verliert sie dann wieder nahezu in der Schichtgruppe 896—920 cm, ähnlich wie die andern Stämme, und steigt dann sehr rasch auf Werte über 2. Die *ornatum*-Linie dagegen beginnt erst viel später, um 950 cm Bündelrippen zu erwerben und bringt es nur auf 1,2.

Bei *Kosmoceras* s. str. findet ähnlich wie bei *Anakosmoceras* eine vorschnelle Entwicklung gebündelter Rippen statt, die bereits bei 681 cm einsetzt, bei 759 cm wieder aufhört und möglicherweise gleichfalls auf einen bald wieder aussterbenden Seitenast beschränkt ist. Bei 855 cm tritt das Merkmal erneut auf und erreicht rasch Ziffern über 2.

In der Mehrzahl der Stämme beginnt demnach die Bündelung ganz schwach kurz vor oder nach 860 cm, sinkt oder verschwindet

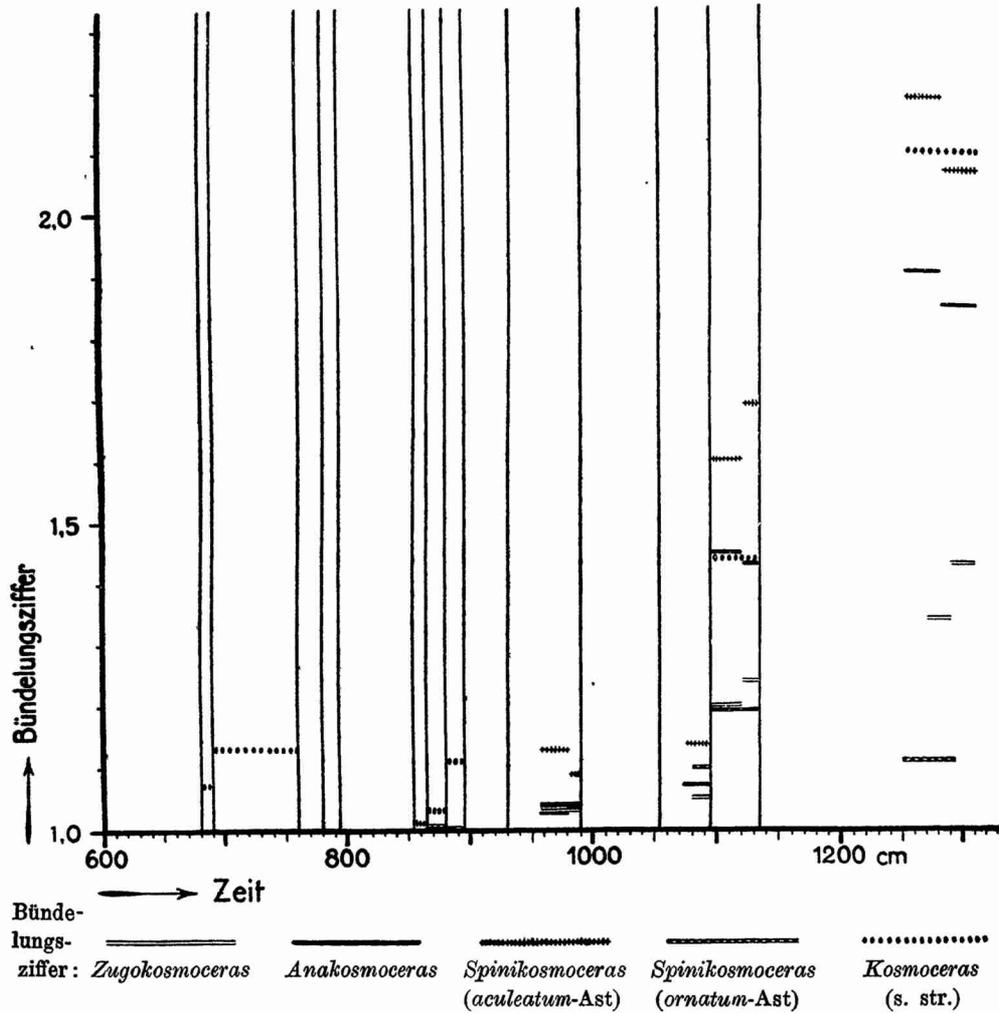


Abb. 48. Die phylogenetische Parallelentwicklung der Bündelungsziffer in den Stämmen der Kosmoceraten (Schichtgruppenmittelwerte).

wieder um 900 cm, um von da ab mit von Stamm zu Stamm verschiedener Geschwindigkeit anzusteigen. Die phylogenetischen Korrelationen zwischen der Bündelungsziffer der einzelnen Stämme sind bei der nahen Übereinstimmung naturgemäß sehr hoch und liegen nicht weit von +1, mit Ausnahme des *ornatum*-Zweiges, der das neue Merkmal nur langsam und zögernd erwirbt (vgl. Tabelle 116).

Stammesgeschichtlich geht dem Auftreten der Bündelung in fast allen Fällen eine Verdichtung der Rippen voraus, die in dem

Tabelle 116.

Die phylogenetische Korrelation zwischen den Bündelungsziffern der Kosmoceratenstämme in der Schichtgruppe 855—1310 cm.

Korrelation zwischen:		Bündelungsziffer von	
		<i>Zugokosmoceras</i>	<i>Anakosmoceras</i>
Bündelungsziffer von	<i>Anakosmoceras</i>	+ 0,96 ± 0,02	—
	<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>aculeatum</i> -Zweig)	+ 0,995 ± 0,002	+ 0,995 ± 0,002
	<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>ornatum</i> -Zweig)	+ 0,53 ± 0,36	+ 0,45 ± 0,40
	<i>Kosmoceras</i> s. str.	+ 0,97 ± 0,02	+ 0,99 ± 0,01

Abnehmen des Außenrippenabstandes zum Ausdruck kommt, man vergleiche etwa die Diagramme Abb. 37, 42 (S. 142, 160) und die Tabellen 57, 69, 84 (S. 124, 141, 161). Auf Grund dieser Beobachtung könnte man zu der Ansicht kommen, daß die Bündelung ein Mittel ist, die Zahl der Außenrippen weiter zu vermehren, ohne daß die Außenknoten allzu zahlreich und klein zu werden brauchen. Welchen biologischen Zweck nun andererseits die Vermehrung der Rippen hatte, ob sie zur Versteifung des Gehäuses diente oder dergl., ist nicht zu entscheiden. Man kann nur darauf hinweisen, daß in den jüngeren Schichten die Bündelungstendenz sozusagen in der Luft lag und schon vor ihrer Hauptentfaltung von einzelnen, gewissermaßen frühreifen Sprossen erworben wurde, die jedoch bald wieder ausstarben, bzw. die Entwicklung rückgängig machten. Daß irgendwelche Einflüsse der Umwelt die Bündelung hervorgerufen haben, wird damit recht wahrscheinlich und läßt sich noch durch die Tatsache bekräftigen, daß ja auch die *ornatum*-Linie gebündelte Rippen erhält. In diesem Zweige, der an Zahl und Länge ganz reduzierte Rippen, dagegen außerordentlich starke Knoten trägt, liegen gewissermaßen zwei Tendenzen im Widerstreit: eine ältere zur Rippenverminderung, die seit dem Bestehen des Stammes, ja schon vor seiner Abzweigung am Werke ist, und eine erst später wirksam gewordene zur Bündelung, d. h. zur Rippenvermehrung. Es hat den Anschein, als ob die erste Entwicklungsrichtung sehr tief eingewurzelt wäre und der Stamm daher nur zögernd den Forderungen, die in jüngerer Zeit an ihn gestellt wurden, nachgab, sodaß es erst relativ spät zur Ausbildung einer geringen, fast rudimentären Bündelung kam.

Ontogenie der Bündelung. Es ist von Interesse, die phylogenetische Entwicklung der Bündelung mit ihrem Auftreten während der Ontogenie zu vergleichen. Das Material, das hierfür zur Verfügung stand, besteht aus einer großen Anzahl von Exem-

### III. Teil: Vergleichende Entwicklungsgeschichte.

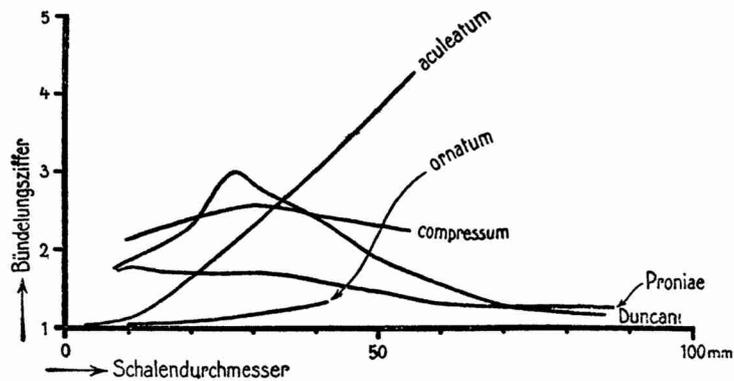


Abb. 49. Die ontogenetische Entwicklung der Bündelung in den Stämmen der Kosmocerasen.

<i>Proniae</i>	gehört zum	<i>Zugokosmoceras</i> stamm
<i>compressum</i>	" "	<i>Anakosmoceras</i> stamm
<i>aculeatum</i> und <i>ornatum</i>	" "	<i>Spinikosmoceras</i> stamm
<i>Duncani</i>	" "	<i>Kosmoceras</i> stamm

ren verschiedener Altersstufen, die einer ganzen Reihe von Funden Nord- und Mitteleuropas entstammen. Genauere Angaben im systematischen Teil V bei den betreffenden Arten niedergelegt, wo sich auch numerische Daten über die Zuverlässigkeit der Kurvenführung in Gestalt von Korrelationsziffern zwischen Schalendurchmesser und Bündelung befinden. Ein Vergleich der ontogenetischen (Abb. 49) und der phylogenetischen (Abb. 48) Kurve zeigt, die Beziehungen zwischen beiden keineswegs eindeutig sind. Mesogenetisch finden wir eine fast stetige Vermehrung der Rippen; wenn dieser Vorgang in der Entwicklung der einzelnen Schale wiederholt würde, so müßten alle Kurven wie die *Spinikosm. aculeatum* und *ornatum* aussehen, bei denen man wohl von einer Rekapitulation der Phylogenie während der Ontogenie sprechen kann, wie es die biogenetische Regel verlangt. Anders als die beiden *Spinikosmoceras*äste verhalten sich *Zugosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Kosmoceras* s. str., bei denen die Bündelung auf den jugendlichen Windungen gering ist, sich bei mäßigen mittlerer Größe maximal entfaltet und auf großen Exemplaren wieder zurückgeht. Hier hat es den Anschein, als ob phylogenetische Impuls besonders in den jüngeren bis mittleren Entwicklungsstadien wirksam ist, dagegen mit dem Beginn des Alters Kraft verliert, sodaß sich wieder eine allmähliche Rückkehr zu Ahnenformen vollzieht, die keine Rippenbündel besaßen.

## 4. Parallelentwicklung der Variabilität.

Die bisherigen Ergebnisse waren im wesentlichen durch Vergleich der Eigenschaftsmittelwerte gewonnen und nur in seltenen Fällen war die Kurvenform mit in Betracht gezogen. Außer Schiefheit und Exzeß, von denen gelegentlich die Rede war, gibt es noch ein wichtiges Maß für die Art der Variabilität, nämlich den Variationskoeffizienten, die prozentuale Standardabweichung. Diese Zahl ist klein, wenn die Einzelwerte sehr eng um eine mittlere Lage geschart sind, sie ist groß, wenn die Population bzw. Plete stark streut und sich in eine flache, breit hingelagerte Variationskurve einfügt. Den Beziehungen zwischen den Variationskoeffizienten von Merkmal zu Merkmal und von Stamm zu Stamm gelten die folgenden Darlegungen.

Durchschnittliche Variabilität der Eigenschaften. Bereits oben wurde gelegentlich auf die beträchtlichen Unterschiede zwischen den Variationskoeffizienten verschiedener Eigenschaften aufmerksam gemacht. In Tabelle 117 sind zum besseren Vergleich

Tabelle 117.

Die mittleren Variationskoeffizienten für die Eigenschaften der Kosmocerasen.

Eigenschaft:		Stamm:		Spinikosmoceras		Kosmo- ceras s. str.
		Zugo- kosmo- ceras	Ana- kosmo- ceras	Castor- acule- atum- Zweig	orna- tum- Zweig	
Schalen- größe und -form	Enddurchmesser	9,5	10,9	11,5	9	8,6
	Endwindungshöhe	6,9	6,8	6,8	6	6,6
	Endnabelweite	12,8	12,3	10,4	7	10,6
Skulptur- eigen- schaften	Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden	11,3	—	—	—	—
	Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen	10,3	—	—	—	—
	Innenrippenzahl	16,3	12,9	13,3	11	12,8
	Außenrippenzahl	16,4	13,1	13,3	19	19,0
	Außenrippenabstand	16,5	14,1	16,9	21	10,7
	Teilungsziffer	14,7	12,0	15,2	18	13,2
	Bündelungsziffer	4,8	8,1	9,5	9	7,7
Mün- dungs- form	Außenknotenabstand	15,6	17,4	19,9	—	10,6
	Ohrlänge	—	25,1	20,8	(9)	—

die Mittelwerte für den gesamten untersuchten Zeitraum zusammengestellt. Es zeigt sich hier besonders deutlich, daß die einzelnen Merkmale recht verschieden variabel sind und zwar in jedem Stamm in ungefähr der gleichen Abstufung. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Schalenform und -größe sehr wenig veränder-

lich ist, während die Skulptureigenschaften viel stärker variieren und am beträchtlichsten die Ohrlänge. Innerhalb der ersten Gruppe hat die Windungshöhe die geringste Streuung mit 6—7%, dann folgt der Enddurchmesser mit etwa 10%, während die Nabelweite auffällig schwankt, mit etwa 12% fast doppelt so stark wie die Windungshöhe. Bei der Schalenverzierung halten sich die Durchmesser, bei denen die Außenknoten verschwinden bzw. die Außenrippen verstreichen, mit 10—11% noch nahe an den Wert des Variationskoeffizienten für den Enddurchmesser, mit dem sie ja in Korrelation stehen. Dann folgen die Rippen- und Knotenmerkmale mit rund 15%. Allein die Bündelungsziffer bleibt niedriger, jedoch nur scheinbar, denn bei der Mittelbildung sind auch die sehr kleinen Variationskoeffizienten beim ersten Auftreten dieser Eigenschaft mit benutzt; läßt man diese unberücksichtigt, so liegt die Variabilität der Bündelungsziffer gleichfalls um 15%. Außerordentlich starke Schwankungen macht die Ohrlänge durch, die ja, wie wir sahen, sehr empfindlich auf die Veränderungen der Schalengröße reagiert und möglicherweise noch andern Faktoren unterworfen ist.

Von Stamm zu Stamm sind die Variationskoeffizienten gleicher Eigenschaften nicht sehr verschieden, und man kann kaum davon sprechen, daß eine Linie eine durchweg höhere Variabilität aufwiese als eine andere. Zwar hat es den Anschein, als ob die Skulptureigenschaften bei *Zugokosmoceras* und beim *ornatum*-Zweig stärker streuten als in den übrigen Stämmen, doch handelt es sich hier nur um geringe, vielleicht nicht einmal reelle Unterschiede.

Phylogenetische Korrelation der Variabilität im gleichen Stamme. Von Bedeutung erscheint die Frage, ob die Variabilität der einzelnen Merkmale zeitlich miteinander gekoppelt ist, d. h. ob verschiedene Eigenschaften zu gleicher Zeit stärker streuen und später wieder gemeinsam zu einer schmaleren Variationskurve übergehen. Die Ergebnisse der Untersuchungen, die vorerst nur innerhalb der einzelnen Stämme angestellt wurden, sind in den Tabellen 118—120 zusammengefaßt. Für die Berechnung der Korrelationsziffern sind größtenteils die in den Tabellen von Teil II angegebenen Werte benutzt, und zwar gelten die Ziffern jeweils für die Zeitspanne, während der das betreffende Merkmal verfolgt werden konnte. Die angegebenen Werte sind überwiegend positiv und zum Teil von nicht unbeträchtlicher Größe; sie erweisen also das Bestehen einer phylogenetischen Korrelation der Variabilität, das in einem gleichzeitigen An- und Abschwelen der Variationskoeffizienten verschiedener Eigenschaften zum Ausdruck

Tabelle 118.

Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Eigenschaften von *Zugokosmoceras*.

Korrelation zwischen :		dem Variationskoeffizienten	
		des Enddurchmessers	der Endwindungshöhe
dem Variations- koeffizienten	der Endnabelweite		+ 0,24 ± 0,20
	des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden	+ 0,30 ± 0,29	
	des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen	+ 0,23 ± 0,19	
	der Außenrippenzahl	+ 0,51 ± 0,20	
	der Teilungsziffer	+ 0,39 ± 0,23	
	der Bündelungsziffer	+ 0,40 ± 0,28	
	des Außenknotenabstandes	+ 0,74 ± 0,13	

Tabelle 119.

Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Eigenschaften von *Anakosmoceras*.

Korrelation zwischen :		dem Variationskoeffizienten	
		des Enddurchmessers	der Endwindungshöhe
dem Variations- koeffizienten	der Endnabelweite		+ 0,14 ± 0,21
	der Außenrippenzahl	+ 0,44 ± 0,13	
	der Teilungsziffer	+ 0,25 ± 0,15	
	der Bündelungsziffer	- 0,45 ± 0,28	
	des Außenknotenabstandes	+ 0,21 ± 0,30	
	der Ohrlänge	+ 0,39 ± 0,18	

Tabelle 120.

Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Eigenschaften von *Spinikosmoceras* (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Korrelation zwischen :		dem Variationskoeffizienten	
		des Enddurchmessers	der Endwindungshöhe
dem Variations- koeffizienten	der Endnabelweite		+ 0,43 ± 0,24
	der Außenrippenzahl	+ 0,49 ± 0,18	
	der Teilungsziffer	- 0,02 ± 0,24	
	der Bündelungsziffer	- 0,51 ± 0,25	
	des Außenknotenabstandes	- 0,07 ± 0,32	
	der Ohrlänge	+ 0,76 ± 0,14	

kommt. Bei manchen Merkmalen ist das nicht weiter zu verwundern, denn es ist ja schon aus den rein mechanischen Tatsachen des Schalenbaus zu erwarten, daß Windungshöhe und Nabelweite gleichsinnig variieren und ebenso der Enddurchmesser mit dem Durchmesser, bei dem die Außenknoten bzw. Außenrippen verschwinden, bei *Zugokosmoceras*. Bei andern Eigenschaften ist die zeitliche Kuppelung der Variationsbreite aber keineswegs so selbstverständlich, z. B. bei der Bindung zwischen Enddurchmesser und Außenrippenzahl, Teilungsziffer, Außenknotenabstand und Ohrlänge. Bemerkenswert erscheint, daß die Korrelation zwischen Enddurchmesser und Bündelungsziffer bei *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* negativ ist, d. h. bei stark streuender Schalengröße ist die Bündelung relativ recht konstant und umgekehrt. Aus den Tabellen 118—120 geht hervor, daß sich die Stämme hinsichtlich der Größe der Korrelation ziemlich gleichartig verhalten, nur bei *Spinikosmoceras* liegen zwei Werte nahe an Null, denen allerdings auch zwei recht hohe gegenüberstehen.

Phylogenetische Korrelation der Variabilität zwischen verschiedenen Stämmen. Man darf weiter fragen, ob die festgestellten Schwankungen in der Variabilität nur Angelegenheiten jedes einzelnen Stammes sind oder ob sich auch hier, wie bei andern Merkmalen, eine Parallelentwicklung geltend macht, dergestalt, daß alle Entwicklungslinien zu gleicher Zeit und mit mehreren oder allen Eigenschaften stärker oder schwächer veränderlich werden. Auf Grund der Korrelationsberechnungen, deren Ergebnisse in den Tabellen 121—122 zusammengestellt sind, darf man diese Frage bis zu einem gewissen Grade bejahen. Vor allem die Variabilität der Größe und der Form der Kosmoceratenschale steht über die Stammesgrenzen hinweg in recht nahem Zusammenhang. Aus Tabelle 121 ist zu ersehen, daß die Variationskoeffizienten der Enddurchmesser von *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* in positiver Korrelation stehen, ebenso die der Nabelweite, während bei der Windungshöhe keine eindeutigen Verhältnisse obwalten. Recht innig sind dagegen wieder die Beziehungen zwischen der Variabilität der Schalengröße von *Zugokosmoceras* und der der Ohrlänge von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras*; ja es besteht auch eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Ohrlänge von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* gleichsinnigen Schwankungen der Streuungsbreite unterliegt. Etwas verwickelter scheinen die Dinge bei den Skulpturmerkmalen zu liegen. Aus den in Tabelle 122 mitgeteilten Werten ersieht man, daß im großen und ganzen eine ziemlich enge Korrelation zwischen den Varia-

Tabelle 121.  
Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Schalenform und -größe verschiedener Stämme.

Korrelation zwischen:		dem Variationskoeffizienten von						
		<i>Zugokosmoceras</i>			<i>Anakosmoceras</i>			
dem Variationskoeffizienten von		Enddurchmesser	Endwindungshöhe	Endnabelweite	Enddurchmesser	Endwindungshöhe	Endnabelweite	Ohrlänge
		<i>Anakosmoceras</i>	Enddurchmesser	+ 0,16 ± 0,16				
Endwindungshöhe			+ 0,23 ± 0,22					
Endnabelweite				+ 0,29 ± 0,22				
<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>Castor-aculeatum</i> -Zweig)	Ohrlänge	+ 0,55 ± 0,14						
	Enddurchmesser	+ 0,47 ± 0,19			+ 0,47 ± 0,18			
	Endwindungshöhe		+ 0,03 ± 0,30			- 0,14 ± 0,28		
	Endnabelweite			+ 0,39 ± 0,25			+ 0,52 ± 0,21	
	Ohrlänge	+ 0,58 ± 0,21			+ 0,35 ± 0,28			+ 0,29 ± 0,29

Tabelle 122.  
Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Skulptur und Schalengröße verschiedener Stämme.

Korrelation zwischen:		dem Variationskoeffizienten von																					
		<i>Zugokosmocer</i>					<i>Anakosmocer</i>																
		End- durch- messer	Außen- rippen- zahl	Teil- lungs- ziffer	Bünde- lungs- ziffer	Außen- knoten- abstand	End- durch- messer	Außen- rippen- zahl	Teil- lungs- ziffer	Bünde- lungs- ziffer	Außen- knoten- abstand												
dem Variations- koeffizienten von	<i>Anakosmocer</i>	Außenrippenzahl	+ 0,14 ± 0,16	+ 0,74 ± 0,15																			
		Teilungsziffer	+ 0,09 ± 0,17		+ 0,14 ± 0,33																		
		Bündelungsziffer	+ 0,44 ± 0,28			+ 0,93 ± 0,04																	
		Außenknotenabstand	+ 0,48 ± 0,24				+ 0,63 ± 0,19																
<i>Spinikosmocer</i> ( <i>Castor-aculeatum</i> - Zweig)	von	Außenrippenzahl	+ 0,02 ± 0,24	+ 0,08 ± 0,32							+ 0,30 ± 0,22	+ 0,60 ± 0,15											
		Teilungsziffer	- 0,20 ± 0,24		- 0,52 ± 0,23						- 0,15 ± 0,24		+ 0,17 ± 0,24										
		Bündelungsziffer	+ 0,17 ± 0,31			+ 0,96 ± 0,02					- 0,52 ± 0,24												
		Außenknotenabstand	- 0,22 ± 0,30				- 0,22 ± 0,30					- 0,52 ± 0,23										+ 0,25 ± 0,28	

tionskoeffizienten von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* einerseits und von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* andererseits besteht, während die Beziehungen zwischen der ersten und der letzten Gruppe viel lockerer sind. Im einzelnen wäre zu bemerken, daß auch in Tabelle 122 oft recht hohe Korrelationsziffern auftreten, die teilweise als unbedingt gesichert gelten dürfen, da sie sich über die dreifachen mittleren Fehlergrenzen erheben. Sehr eng ist z. B. die Variabilität der Bündelung zeitlich gekoppelt ( $r > +0,9$ ), da ja alle Stämme in derselben Epoche Bündelrippen erwerben, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung an Zahl und zugleich an Streuungsbreite zunehmen. Konstant positive Werte findet man ferner in den Rubriken Enddurchmesser/Außenrippenzahl und Außenrippenzahl/Außenrippenzahl. Die übrigen Merkmale bieten kein einheitliches Bild; nur eins scheint sicher, nämlich, daß außer den positiven auch negative Korrelationen der Variabilität auftreten, wie ja bereits oben vermutet wurde.

Im ganzen betrachtet kann jedenfalls kein Zweifel darüber herrschen, daß die Schwankungen der Variationskoeffizienten in verschiedenen Stämmen zeitlich parallel verlaufen, und zwar stehen sie in den meisten Fällen in positiver, selten auch in negativer Korrelation zueinander. Wenn auch die errechneten Ziffern der Tabellen 121—122 nicht sehr groß sind, so darf man wohl zum Vergleiche auf Tabelle 118—120 verweisen und daran erinnern, daß ja selbst innerhalb des gleichen Stammes bei Eigenschaften, die notwendigerweise korrelat miteinander variieren müssen, keine durchgehend höheren Werte gefunden wurden. Wir kommen also zu dem Schlusse, daß in der phylogenetischen Entwicklung eines Stammes Zeiten der Labilität und der Stabilität der Gesamtform miteinander wechseln, indem zu einer gewissen Zeit alle Exemplare nahe um den Mittelwert liegen, zu einer andern jedoch sehr stark fluktuieren, und ferner, daß diese Perioden der Festigung und der Lockerung des Typus bei mindestens dreien der Kosmoceratenstämme häufig parallel ablaufen.

Variabilität und neue Eigenschaft. In einer Reihe von Fällen hat es den Anschein, als ob ein neu auftretendes Merkmal anfangs wenig variiert, dann in eine Epoche eintritt, in der die Einzelwerte sehr stark streuen, und schließlich auf eine mittlere Variationsbreite zurückgeht. Man kann dies bei *Zugokosmoceras* beobachten, das ja das Merkmal der deutlichen Außenrippen erst in der Zeitspanne 793—855 cm erwirbt und dessen Variabilität in der Schichtgruppe 865—880 cm ein Maximum erreicht (vgl. Tabelle 123). Ähnliches findet man bei der Bündelung, vor allem

von *Spinikosmoceras*, angedeutet, die ja ab 855 cm zum erstenmal auftritt (vgl. Tabelle 124). Es hat den Anschein, als ob der Gesamtorganismus erst das richtige Verhältnis zu der neuen Eigenschaft suche und aus diesem Grunde eine Zeitlang sehr stark variiert, bis schließlich nach dessen Einfügung eine Zeit ruhiger Weiterentwicklung mit geringerer Variationsbreite erreicht wird.

Tabelle 123.

Die phylogenetische Entwicklung der Variabilität der Außenrippenzahl bei *Zugokosmoceras*.

Schichtgruppe cm	Variations- koeffizient %
793	16,2 ± 5,7
855—864	17,8 ± 1,9
865—880	20,7 ± 2,1
881—895	15,2 ± 2,4
896—920	18,6 ± 3,0
961—990	15,8 ± 2,0
1080—1093	11,2 ± 1,5
1094—1135	12,4 ± 1,4
1270—1310	16,6 ± 2,3

Tabelle 124.

Die phylogenetische Entwicklung der Variabilität der Bündelungsziffer bei *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras (aculeatum-Ast)*.

Schichtgruppe cm	Variationskoeffizient von		
	<i>Zugokosmoceras</i> %	<i>Anakosmoceras</i> %	<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>aculeatum-Ast</i> ) %
855—864	0,35 ± 0,04	0	2,7 ± 0,9
865—880	1,0 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0
881—895	0,9 ± 0,1	0	0
896—920	0	0	0,5 ± 0,1
955—990	1,9 ± 0,2	4,4 ± 0,5	5,4 ± 0,8
1075—1093	3,9 ± 0,5	6,7 ± 1,0	10,0 ± 1,2
1094—1135	9,6 ± 1,1	12,5 ± 1,6	16,3 ± 1,7
1255—1310	9,2 ± 1,4	13,1 ± 1,5	12,8 ± 1,7

### 5. Die Abspaltung neuer Stammreihen.

Die Aufspaltung und Entwicklung neuer Zweige aus den alten Stämmen hat im Hinblick auf die sich daran anknüpfenden allgemeinen Probleme der Entwicklung besondere Wichtigkeit. Material für diese Frage bietet die *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe, während *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* s. str. nur aus je einer Linie zu bestehen scheinen. Zur Darstellung der Verhältnisse ist die Teilungsziffer besonders geeignet, denn es handelt sich hauptsächlich um eine divergierende Entwicklung der Berippungscharaktere,

wobei sich allerdings nicht nur die Zahlen- sondern auch die Formverhältnisse, d. h. der Rippenschwung ändern. Letzteres ist natürlich statistisch schwierig zu erfassen und daher im Folgenden lediglich durch Beschreibung und Abbildung erläutert.

Entstehung des *Spinikosmoceras*stammes (vgl. Abb. 50 u. 51). In den basalen Schichten nahe 0 cm kommen neben *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* s. str. nur Anakosmoceraten als kleine Gehäuse mit kräftigen, gesichelten Rippen und kurzem Ohr vor. Im Laufe der Zeit wächst Schalengröße und Ohrlänge, und in der Schichtgruppe 79—135 cm erscheinen die ersten Vertreter von *Spinikosmoceras*, die in Größe, Querschnitt, Ohr und Berippung noch sehr an die gleichzeitigen Anakosmoceraten anklingen, von denen sie sich durch niedrigere Teilungsziffer und nur noch schwach gebogene, dafür aber stärker retrokostate Außenrippen unterscheiden. Eigenschaften und Auftreten machen es sehr wahrscheinlich, daß sich *Spinikosmoceras* während der Lücke 78,5 cm von *Anakosmoceras* abgezweigt hat, andernfalls hätte man eigentlich unter den Hunderten von Exemplaren aus den Schichten 0—78 cm einen Vertreter dieses Stammes finden müssen.

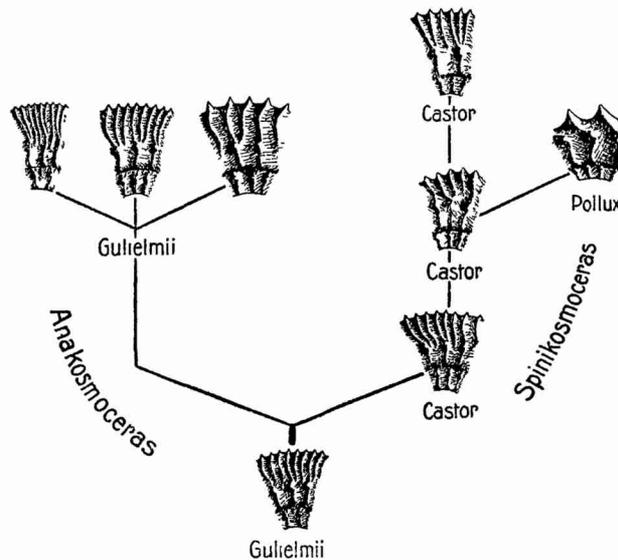


Abb. 50. Die Aufspaltung der *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe in typischen Windungsausschnitten.

Aufspaltung von *Anakosmoceras* (vgl. Abb. 50 u. 51). Rippenzahl und Teilungsziffer verändern sich im *Anakosmoceras*-stamm in der Zeit nach 79 cm vorerst nicht wesentlich, sondern bleiben unter kleinen Schwankungen etwa auf der gleichen Höhe.

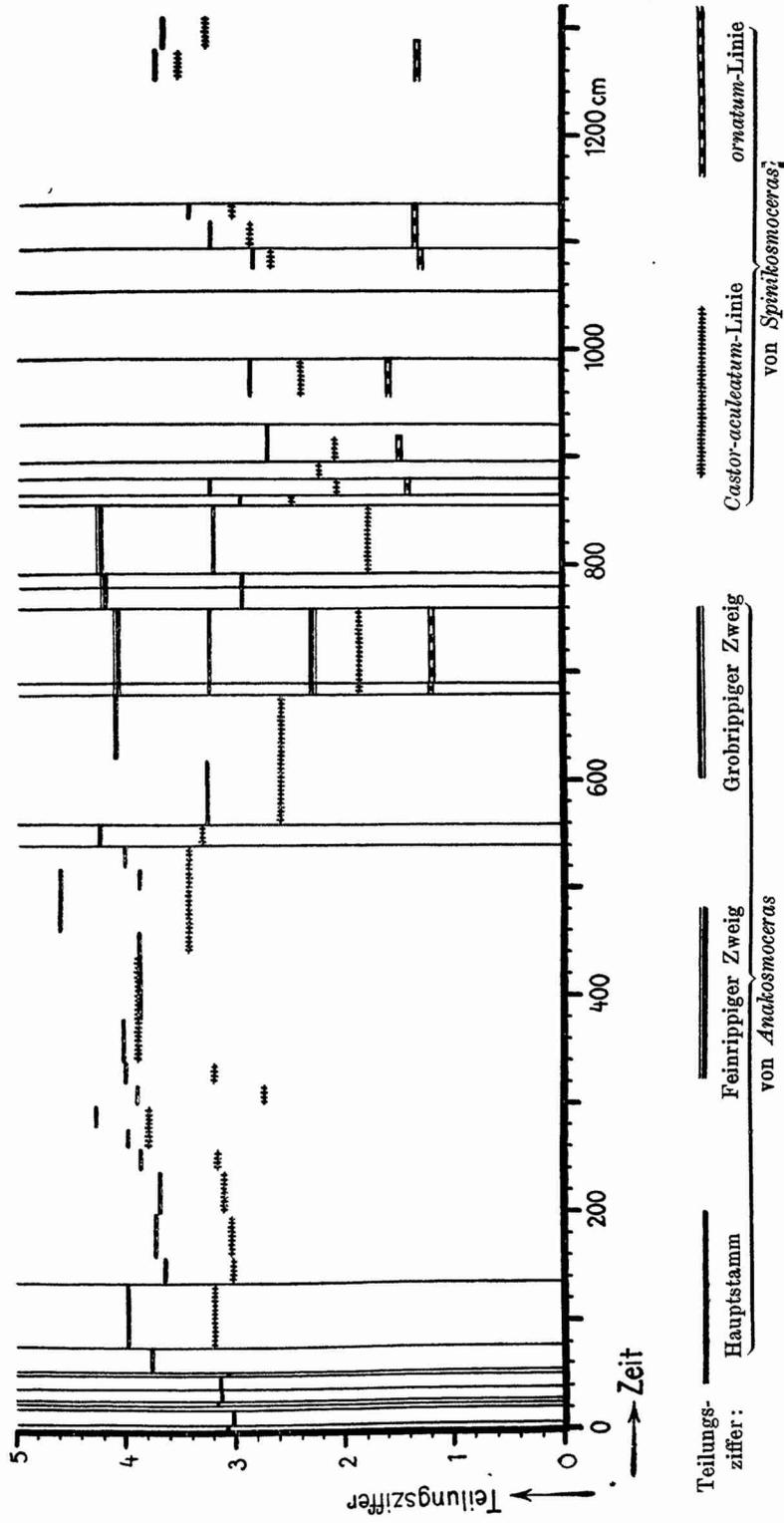


Abb. 51. Die phylogenetische Entwicklung der Teilungsziffer in der *Anakosmoeras-Spinikosmoeras*-Gruppe zur Erläuterung der Aufspaltungen (Schichtgruppenmittelwerte).

Ein beträchtlicher und rascher Anstieg nach einem ziemlich tief liegenden Wert findet in der Schichtgruppe 560—680 cm statt, zugleich mit erheblicher Erhöhung der Variationsbreite, was ja bereits oben am Merkmal des Rippenabstandes beschrieben und graphisch dargestellt wurde (vgl. S. 151 ff. und Abb. 40). Diese Verbreiterung der Variabilität ist gewissermaßen der Auftakt zur Aufspaltung und schafft die Basis, aus der sich nach der Lücke 680,5 cm bereits drei getrennte Linien entwickelt haben, eine sehr feinrippige, die die im Horizont 560—680 cm eingeschlagene Richtung orthogenetisch fortsetzt, der Hauptstamm, der eine mittlere Teilungsziffer einhält, und ein sehr grobberippter Zweig mit niedrigen Werten. Alle drei gehorchen der in dieser Zeit ja fast allgemein herrschenden Tendenz zur Durchmesserzunahme und erreichen wohl gleichzeitig nahe 760 cm ein Größenmaximum (vgl. Tabelle 77, S. 152). Der grobrippige Ast stirbt sehr bald wieder aus, der feinrippige dagegen lebt etwas länger und verdichtet mit der Zeit seine Rippen noch stärker, erhält schließlich in seinen letzten Ausläufern sogar gebündelte Außenrippen, die ja sonst im allgemeinen erst später auftreten. Der *Anakosmoceras* Hauptstamm, der in der Zeit 681—854 cm, während der er von Seitensprossen begleitet war, sehr selten wurde, gewinnt nach deren Aussterben wieder an Häufigkeit und vergrößert in den jüngeren Schichten erneut langsam seine Teilungsziffer.

Aufspaltung von *Spinikosmoceras* (vgl. Abb. 50 u. 51). Der *Spinikosmoceras* Stamm hat nach der Lücke 135,5 cm die Ähnlichkeit mit *Anakosmoceras* fast völlig abgestreift und liegt von da ab in seiner typischen Form mit kräftigen, geraden, retrokostaten Rippen und hochsechseckigem Querschnitt vor. Zwischen 136 und 539 cm führt die Teilungsziffer verschiedene kleinere und größere Schwankungen aus, die in naher Beziehung zu denen der *Anakosmoceras* Kurve stehen und außerdem, wie bereits erwähnt, den Enddurchmesserschwankungen beider Stämme parallel gehen. Im ganzen bringt diese Zeit wie bei *Anakosmoceras* eine leichte Erhöhung der Teilungsziffer, dann aber ab 540 cm beginnt der Abstieg, der von Werten über 3 bis auf 1,8 hinabführt. Der tiefste Punkt, an dem also nicht einmal mehr Dichotomie herrscht, liegt zwischen 681 und 854 cm und ist, da der Stamm hier sehr selten wird, leider nicht mit voller Sicherheit anzugeben. Nahe oder vielleicht auch in dem Minimum spaltet sich der *ornatum*-Ast ab, der von der Lücke 680,5 cm ab verfolgt werden konnte und in analoger Weise eine orthogenetische Fortsetzung des Kurvenabstiegs darstellt, wie der feinrippige *Anakosmoceras*zweig die auf-

strebende Richtung beibehält. Der *ornatum*-Ast besitzt anfangs hochovale, gerundet sechseckige Windungen, die denen von *Spinikosm. Castor* noch sehr ähneln und mit kräftigen retrokostateten Außenrippen besetzt sind. Auch Schalengröße und Ohrlänge stimmen noch nahe mit den Werten der Wurzelform überein. Allmählich aber sinkt der Durchmesser auf fast 40 mm, der Windungsquerschnitt rundet sich, die Rippen werden rudimentär und sind schließlich nur noch eben an der Basis der abnorm starken, stachelartig verlängerten Außenknoten angedeutet. Trotz der zunehmenden Kleinwüchsigkeit verlängern sich die Ohren und erreichen fast  $\frac{2}{3}$  Enddurchmesser. So entstehen schließlich ganz aberrante, fast monströse Formen, bei denen die Bündelungsmoder erst spät und nur in ganz geringem Maße Eingang findet und die auch verhältnismäßig bald, etwa um 1600 cm, aussterben. Nachdem der Stamm mit dem *ornatum*-Sproß gewissermaßen die Tendenz zur Rippenverminderung, der er ab 540 cm unterlag, abgestoßen hatte, entwickelt er sich im *aculeatum*-Ast rückläufig und strebt wieder der früheren Teilungsziffer zu, was dadurch noch beschleunigt wird, daß die Rippenbündelung hier zur üblichen Zeit einsetzt und rasch ein sehr starkes Ausmaß erreicht. Enddurchmesser und Ohrlänge nehmen langsam zu und erreichen zum Schlusse 55 bzw. 28 mm. Der *aculeatum*-Zweig von *Spinikosmoceras* lebt auch viel länger, bis etwa 2600 cm, möglicherweise deshalb, weil er im Gegensatz zum andern Ast zu einer normalen Formgebung zurückkehrt.

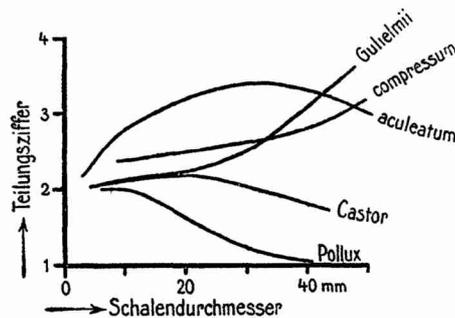


Abb. 52. Die ontogenetische Entwicklung der Teilungsziffer in der *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe.

<i>Guilielmi</i>	älterer Vertreter des	} <i>Anakosmoceras</i> stammes
<i>compressum</i>	jüngerer " "	
<i>Castor</i>	älterer " "	} <i>Spinikosmoceras</i> stammes ( <i>aculeatum</i> -, bzw. <i>ornatum</i> -Zweig)
<i>aculeatum</i> , <i>Pollux</i>	jüngere " "	

Ontogenie der Teilungsziffer (vgl. Abb. 52). Ein Vergleich der phylogenetischen mit der ontogenetischen Entwicklung wird durch ein größeres Material ermöglicht, das wie bei der Bündelungsziffer verschiedenen Fundorten Mitteleuropas entstammt; die Anzahl der Exemplare und die Zuverlässigkeit der Werte ist wieder im systematischen Teil V bei den einzelnen Arten angegeben. In Abb. 52 fallen ohne weiteres zwei Kurvengruppen in die Augen: aufwärts und abwärts geschwungene. Die ersteren gehören den Formen des *Anakosmoceras*-stammes an, die letzteren der Wurzel und den Zweigen von *Spinikosmoceras*. Die Teilungsziffer der beiden ältesten Arten, *Anakosm. Gulielmii* und *Spinikosm. Castor* laufen auf eine beträchtliche Strecke vereint; darin darf man wohl eine Bestätigung der oben ausgesprochenen Ansicht sehen, daß *Spinikosmoceras* ein Abkömmling des *Anakosmoceras*-stammes ist und sich aus letzterem durch Reduktion der Teilungsziffer und Rippenzahl abspaltete — gerade so wie sich die ontogenetischen Kurven beider Arten im Alter trennen. Auf dem Entwicklungswege von *Spinikosm. Castor* zu *Pollux* ist die Kurve noch weiter herumgeschwenkt, d. h. *Gulielmii*, *Castor* und *Pollux* bilden Glieder einer orthogenetischen Reihe, in der sich die Tendenz zur Rippenverminderung mehr und mehr auswirkt. Wir kommen somit durch Verfolgung der Individualentwicklung zu ganz dem gleichen Schlusse, den wir aus dem phylogenetischen Diagramm Abb. 51 ziehen konnten. Der *aculeatum*-Zweig von *Spinikosmoceras* macht die Entwicklung von *Gulielmii* zu *Castor* insofern wieder rückgängig, als er zugleich mit der Bündelung wieder hohe Teilungsziffern erreicht, doch kann er sich von der ererbten Tendenz zur Abwärtsbeugung der Kurve nicht wieder frei machen, die gewissermaßen als Erinnerung an ein früheres Stadium bestehen bleibt. Im *Anakosmoceras*-stamm vollziehen sich im Laufe der Zeit keine beträchtlichen Veränderungen und auch ontogenetisch ist der aufwärtige Kurvenschwung der jüngeren Art *compressum* nicht sehr von dem der älteren *Gulielmii* verschieden.

Im ganzen bieten also die ontogenetischen Kurven eine einigermaßen treue Wiedergabe des phylogenetischen Werdeganges und der stammesgeschichtlichen Verknüpfung der dargestellten Arten. Vor allem in der orthogenetischen Reihe *Gulielmii*—*Castor*—*Pollux*, die in den *ornatum*-Ast hineinführt, ist die Rekapitulation sehr ausgesprochen, ja man könnte sagen, daß die ontogenetische *Castor*-kurve bereits auf den weiteren Ablauf der phylogenetischen Entwicklung vorausweist. Bei dem *aculeatum*-Aste des *Spinikosmoceras*-stammes, der die regressive Tendenz des *ornatum*-Zweiges nicht

mitmacht, sondern sich nach dessen Abspaltung in Skulptur und Schalengröße normal entwickelt und bedeutend später ausstirbt, ist die biogenetische Regel nur in geringem Maße erfüllt. Hier strebt die Teilungsziffer in der Jugend aufwärts, wie in der Stammesentwicklung ab 855 cm und erst mit zunehmendem Alter gewinnen die ererbten Einflüsse allmählich wieder die Oberhand und biegen sie herunter. Es ist von Interesse, dies mit den Vorgängen bei der Erwerbung der Bündelung zu vergleichen, wo sich *aculeatum*- und *ornatum*-Zweig gleich verhielten und beide in der Einzelentwicklung eine genaue Wiederholung der Stammesgeschichte boten.

Zum Schluß sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß alle Kurven in der Jugend gegen die Teilungsziffer 2 konvergieren; man darf daraus wohl folgern, daß die Ahnen der Kosmoceraten dichotome Rippen trugen.

#### 6. Zur Frage des Geschlechtsdimorphismus.

Hinsichtlich der Form der Endmündung lassen sich bei den Kosmoceraten zwei Gruppen unterscheiden, einmal *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* s. str., die einen leichtgewellten, auf der Flankenmitte und extern etwas vorgezogenen Mundsaum besitzen, zweitens *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras*, die im Alter mehr oder weniger lange, paarige Ohren erhalten. Die Mündungsform stellt nicht nur ein bloßes Altersmerkmal dar, sondern steht mit der Gesamtorganisation in engem Zusammenhang, was sich darin zeigt, daß die geohrten Formen im Durchschnitt höchstens halb so groß werden wie die mit ganzrandigem Mundsaum, und ferner darin, daß bei ersteren die Skulptur (Rippen, Knoten) und zugleich auch die externe Abplattung bis zum Schlusse durchgeht, im Gegensatz zu letzteren, bei denen die letzte Windung, wenigstens bei den phylogenetisch frühen Formen, glatt wird und sich außen zurundet.

Wie steht es nun mit der oft wiederholten Behauptung (F. A. QUENSTEDT, MUNIER-CHALMAS, ROLLIER u. a.), daß wir es hier mit Geschlechtsdimorphismus zu tun hätten, wobei man zumeist geneigt ist, die kleinen geohrten Schalen als Männchen, die großen ungeohrten als Weibchen anzusprechen? Das Material ließe sich nach dieser Ansicht wie folgt gruppieren:

Männchen	Weibchen
<i>Anakosmoceras</i>	<i>Zugokosmoceras</i>
<i>Spinikosmoceras</i>	<i>Kosmoceras</i> s. str.,

womit ein großer Teil der auffälligen Korrelationen und parallelen Entwicklungstendenzen zwischen unsern „Stämmen“ eine sehr ein-

fache Erklärung fände. Einer näheren Untersuchung hält dies Schema jedoch keineswegs stand, denn es paßt nicht zur genaueren zeitlichen Verbreitung der Reihen. So tritt *Kosmoceras* früher auf als *Spinikosmoceras* und lebt anderseits viel länger, ebenso reicht *Zugokosmoceras* höher als *Anakosmoceras*, sodaß auch bei umgekehrter Gruppierung die stratigraphischen Widersprüche nicht verschwinden. Vollends aber erweisen die Aufspaltungserscheinungen die Unhaltbarkeit der Theorie, denn bei *Anakosmoceras* spalten sich zwei kurzlebige Zweige zu einer Zeit ab, während der bei *Zugokosmoceras* nicht die geringsten Anzeichen für etwas Derartiges vorliegen. Noch klarer liegen die Verhältnisse bei *Spinikosmoceras*, das sich im Gegensatz zu dem einheitlich bleibenden *Kosmoceras*stamm in den *ornatum*- und *aculeatum*-Ast teilt, sodaß in den höheren Schichten zwei Entwicklungslinien ohne Ohr dreien mit Ohr gegenüber stehen. Daraus ergibt sich der Schluß, daß die geohrten und ungeohrten Formenreihen nicht als geschlechtsdimorphe Ausbildungen eines Stammes aufzufassen sind.

#### 7. Die relative Häufigkeit der Stämme.

Aus dem Diagramm Abb. 53, das den Anteil der einzelnen Stämme und Äste an der in jeder Schichtgruppe gefundenen Gesamtzahl (= 100%) darstellt, geht hervor, daß die relative Häufigkeit der Gruppen nicht unbeträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. *Zugokosmoceras* ist mit insgesamt etwa 60% der häufigste Stamm und wiegt vor allem in den älteren Schichten mit 75% vor, während er in den jüngeren Zeitabschnitten auf 30% heruntergeht. Statt dessen wird *Anakosmoceras* häufiger und wächst von 25 auf fast 40%. Die Abspaltung der beiden grob- und feinrippigen Äste um 700 cm beeinflusst die Häufigkeit der Gruppe als Ganzes nicht wesentlich, führt aber zu einer erheblichen Zurückdrängung des Hauptstammes, der gegenüber den Ästen vor allem um 800 cm recht selten wird und sich erst später wieder allmählich erholt. Der Anteil des *Spinikosmoceras*stammes bleibt nach seiner Abspaltung lange auf etwa 10%, erst nach der Teilung in zwei Äste wächst er erheblich und erreicht zum Schluß an 30%. Dabei ist bemerkenswert, daß der orthogenetische *ornatum*-Ast stets recht selten bleibt, während die renegante *aculeatum*-Reihe sehr häufig wird und die andern Stämme, insbesondere *Zugokosmoceras* erheblich zurückdrängt. *Kosmoceras* s. str. endlich ist während der ganzen untersuchten Zeit nur recht spärlich mit einigen Prozent vertreten und weist keine beträchtlichen Schwankungen auf. Im ganzen werden also die geohrten Stämme

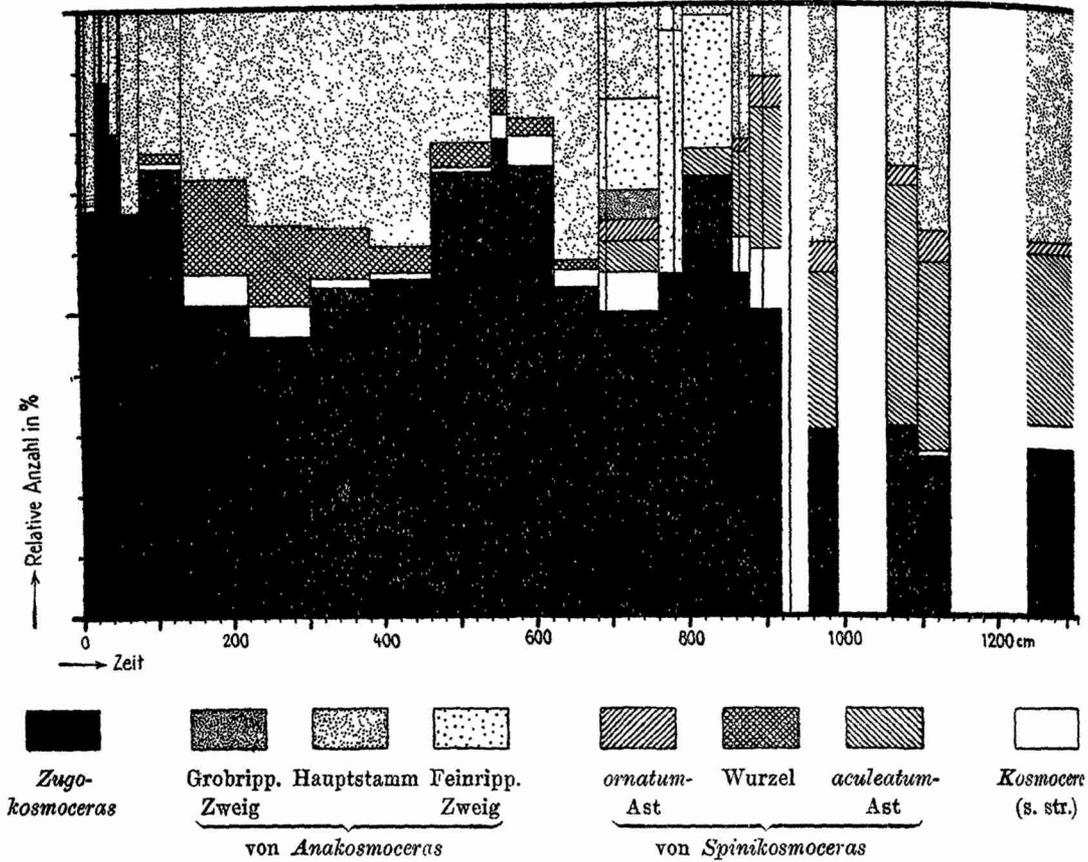


Abb. 53. Die relative Häufigkeit der Stämme der Kosmoceraten in Schichtgruppenmittelwerten, bezogen auf die Gesamtzahl = 100 %.

vom Mittel- zum unteren Obercallovien hin häufiger und wachsen von 25 auf 70% der gesamten Anzahl, während sich die Formen mit leicht geschwungenem Mundsaum entsprechend vermindern. Es sei hinzugefügt, daß diese Blüte der *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe nicht von langer Dauer ist, denn im Unter-callovien überwiegen die Arten mit ganzrandigem Mundsaum durchaus und ebenso im höheren Obercallovien, wo der bis dahin seltene *Kosmoceras*stamm immer individuenreicher wird und schließlich allein überlebend bleibt.

Die Tabelle 125 enthält das gleiche Material wie Abb. 53, nur in Zahlenwerten mit mittleren Fehlern und auf enger gefaßte Schichtgruppen aufgeteilt. Neben den allgemeinen Zügen der Stammeshäufigkeit, die oben besprochen wurden, tritt hier

Tabelle 125.

Die relative Häufigkeit der Kosmoceratenstämme in Prozent der Gesamtzahl jeder Schichtgruppe.

Schicht- gruppe in cm:	Stamm : Gesamt- zahl	Zugokos- mocerar	Anakosmoceras			Spinikosmoceras			Kosmo- cerar s. str.
			Grobripp- Zweig	Haupt- stamm	Feinripp- Zweig	aculeatum- Zweig	Haupt- stamm	ornatum- Zweig	
0—6	26	69,3 ± 9,0		30,7 ± 9,0					
7—20	53	66,0 ± 6,5		32,0 ± 6,4					2,0 ± 1,9
21—25	15	93,5 ± 4,2		6,5 ± 4,2					—
26—27	23	82,6 ± 7,9		17,4 ± 7,9					—
28	50	96,0 ± 2,8		4,0 ± 2,8					—
29—38	85	83,6 ± 4,0		16,4 ± 4,0					—
39	100	—		—					—
40—50	99	74,7 ± 4,4		24,3 ± 4,3					1,0 ± 1,0
51—55	83	86,8 ± 3,7		13,2 ± 3,7					—
56—78	443	66,7 ± 2,1		33,3 ± 2,1					—
79—100	54	61,6 ± 6,6		35,2 ± 6,5			3,7 ± 1,9		—
101—134	90	70,0 ± 4,8		28,9 ± 4,8			1,1 ± 1,5		—
135	55	92,7 ± 3,5		3,6 ± 2,6			—		3,7 ± 2,6
136—180	85	53,0 ± 5,4		31,8 ± 5,1			11,8 ± 3,5		3,4 ± 2,0
181—220	55	49,2 ± 6,7		21,8 ± 5,6			21,8 ± 5,6		7,2 ± 3,5
221—260	149	45,6 ± 4,1		30,9 ± 3,8			16,8 ± 3,1		6,7 ± 2,0
261—300	89	47,2 ± 5,3		42,7 ± 5,2			7,9 ± 2,9		2,2 ± 1,6
301—340	101	49,5 ± 5,0		38,6 ± 4,9			11,9 ± 3,2		2,0 ± 1,4
341—380	52	63,5 ± 6,7		30,8 ± 6,4			1,9 ± 1,9		3,8 ± 2,6
381—420	29	55,2 ± 9,2		38,0 ± 9,0			3,4 ± 3,4		3,4 ± 3,4
421—460	68	55,9 ± 6,0		39,8 ± 5,9			4,3 ± 2,5		—
461—500	34	55,9 ± 8,5		29,4 ± 7,8			11,8 ± 5,5		2,9 ± 2,9
501—539	89	79,8 ± 4,2		19,1 ± 4,2			1,1 ± 1,1		—
540	115	82,6 ± 3,5		8,7 ± 2,6			3,5 ± 1,7		5,2 ± 2,1
541—559	34	64,7 ± 8,2		29,4 ± 7,8			5,9 ± 4,0		—
560	34	97,0 ± 2,9		3,0 ± 2,9			—		—
561—620	27	44,5 ± 9,6		37,0 ± 9,3			7,4 ± 5,0		11,1 ± 6,0
621—680	63	54,0 ± 6,3		41,3 ± 6,2			1,6 ± 1,6		3,1 ± 2,2
681—690	31	67,9 ± 8,4	3,2 ± 3,2	9,7 ± 5,6	3,2 ± 3,2	3,2 ± 3,2		3,2 ± 3,2	9,6 ± 5,3
691—759	55	40,0 ± 6,6	21,8 ± 5,6	18,2 ± 5,2	5,4 ± 3,1	5,5 ± 3,2		3,6 ± 2,5	5,5 ± 3,2
760—792	52	55,8 ± 6,9		3,8 ± 2,7	40,4 ± 6,8	—		—	—
793	49	77,7 ± 5,9		—	22,3 ± 5,9	—		—	—
794—854	19	57,8 ± 11,3		5,3 ± 5,1	21,1 ± 9,4	15,8 ± 8,4		—	—
855	26	96,1 ± 3,9		—	—	—		—	3,9 ± 3,9
856—864	49	51,0 ± 7,1		20,4 ± 5,8		14,3 ± 5,0		—	14,3 ± 5,0
865	69	55,1 ± 6,0		26,1 ± 5,3		14,5 ± 4,2		1,4 ± 1,4	2,9 ± 2,0
866—880	31	35,5 ± 8,6		32,2 ± 8,4		22,6 ± 7,5		9,7 ± 5,6	—
881—895	27	74,0 ± 8,4		—		7,4 ± 5,2		—	18,6 ± 7,5
896—920	55	38,2 ± 6,5		18,2 ± 5,2		30,9 ± 6,2		7,3 ± 3,6	5,4 ± 3,1
950—980	30	46,7 ± 9,0		20,0 ± 7,3		33,3 ± 8,7		—	—
981—990	69	23,2 ± 5,1		46,4 ± 6,0		21,7 ± 5,0		7,2 ± 3,2	1,5 ± 1,5
1055—1093	91	30,8 ± 4,8		26,4 ± 4,6		39,6 ± 5,1		3,2 ± 1,9	—
1094—1120	66	24,2 ± 5,3		37,9 ± 5,9		34,8 ± 5,8		1,5 ± 1,5	1,6 ± 1,6
1121—1135	100	27,0 ± 4,4		36,0 ± 4,8		28,0 ± 4,5		8,0 ± 2,8	1,0 ± 1,0
1240—1280	27	11,1 ± 6,0		40,8 ± 9,4		37,0 ± 9,3		7,4 ± 5,2	3,7 ± 3,7
1281—1310	79	32,8 ± 5,3		38,0 ± 5,5		25,4 ± 4,9		1,3 ± 1,3	2,5 ± 1,8
Insgesamt :	3035	59,4 ± 0,9		28,2 ± 0,8		9,2 ± 0,5			2,2 ± 0,3

sehr deutlich hervor, daß in den Breccienlagen regelmäßig die *Zugokosmoceras*- und *Kosmoceras*schalen angereichert sind, daß *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* dagegen sehr viel seltener als im Ton darüber und darunter vorkommen. Das gilt sowohl für Dach- als für Sohlbänke, man vergleiche etwa die Horizonte 28, 39, ferner 51—55, der die beiden Lagen 51 und 55 cm enthält, 135, 540, 560, 793, 855, 865 cm. Die wechselnde Häufigkeit der Stämme im Bruchschillpflaster und im Ton ließe sich biologisch unter der Annahme erklären, daß *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* ausgesprochene Flachmeerbewohner waren, die sich in lebhaft bewegter See besonders wohlfühlten, während *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* mehr an geringere Strömungen angepaßt waren und daher in den Zeiten der Sedimentationsunterbrechung auswanderten, mit der erneuten Absenkung des Meeresbodens und dem Beginn der Tonsedimentation dagegen zurückkehrten. Wahrscheinlicher aber haben wir es mit einer rein postmortalen Ausleseerscheinung zu tun, derart, daß zur Zeit der Sedimentationslücken die *Anakosmoceras*- und *Spinikosmoceras*gehäuse, die ja durchweg viel kleiner sind als die Schalen von *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras*, durch die stärkeren Strömungen fortgeschwemmt und an ruhigeren Stellen eingesedimentiert wurden. In diese Annahme fügt sich recht gut unsere frühere Feststellung ein, daß in den Sohlbänken eine Wegführung bzw. Zerstörung gerade der kleinen *Zugokosmoceras*schalen stattgefunden hat (vgl. S. 50).

#### 8. Überblick über die Gesamtentwicklung der Kosmoceraten. (Vgl. Taf. V).

Die vier Stämme. Überschauchen wir zum Schlusse nochmals die Entwicklung der Kosmoceraten in dem untersuchten Zeitraum, so läßt sich dieser in mehrere Perioden gliedern, die zum Teil durch Sedimentationsunterbrechungen noch schärfer voneinander abgetrennt sind.

In der ältesten Epoche, die von 0—135 cm reicht, findet ein ziemlich rasches Größenwachstum der Schalen statt, an dem sich *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Kosmoceras* s. str. beteiligen, während *Spinikosmoceras* erst um 78,5 cm durch Abspaltung aus *Anakosmoceras* entsteht und vorerst recht selten bleibt. *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* sind einander noch recht ähnlich, da die Schlußwindung bei beiden zugerundet ist und beim ersten Stamm ganz glatt wird, während bei letzterem immerhin eine beträchtliche Verschwächung der Skulptur eintritt. Bei *Anakosmoceras* wird die Verzierung der Schale im Laufe der Zeit kräftiger, auch

verlängert sich das Ohr etwa im gleichen Maße wie die Gehäusegröße.

Die zweite Periode umfaßt die Schichten 136—854 cm und wird durch die mächtige unterbrechungsfreie Tonfolge 136—539 cm eingeleitet. Während der Lücke 135,5 cm tritt bei *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* eine beträchtliche Größenreduktion ein, von der jedoch die beiden andern Stämme, ebenso wie die Ohrlänge von *Anakosmoceras* nicht berührt werden. Zugleich mit der Verkleinerung der Schale erwirbt *Zugokosmoceras* eine neue Skulptur, die Außenknoten gehen nun bis zur Endmündung durch. In dem Komplex 136—539 cm ist die sehr enge Parallelentwicklung bemerkenswert, die sich auf alle Stämme und eine große Anzahl von Eigenschaften erstreckt, so bei *Zugokosmoceras* auf Enddurchmesser, Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, Schalenwandstärke, bei *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* auf Enddurchmesser, Ohrlänge, Außenrippenzahl, Teilungsziffer und Wandstärke, bei *Kosmoceras* anscheinend auf den Enddurchmesser. Unter mehreren kleinen auf- und abwärtigen Schwankungen steigt die Schalengröße, wenigstens bei *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Kosmoceras* wieder ein wenig an, und diese aufstrebende Entwicklung setzt sich bis etwa 750—800 cm fort, wo alle drei Stämme, mit Sicherheit zum mindesten die beiden erstgenannten, ein Größenmaximum erreichen. Zuvor haben sich während der Lücke 680,5 cm zu gleicher Zeit drei neue Zweige abgespalten, zwei, die aus der allmählichen Verbreiterung der Variabilität von *Anakosmoceras* herausgewachsen sind und den durchlaufenden Hauptstamm zahlenmäßig ziemlich beiseite drängen, aber bald wieder nacheinander aussterben, während ein dritter Ast aus der Teilung von *Spinikosmoceras* hervorgeht. Dieser Stamm macht den Anstieg zum Enddurchmessermaximum, der auch die *Anakosmoceras*-äste und deren Ohrlänge ergreift, nicht mit, sondern bleibt während der ganzen Zeit fast gleich groß. Dagegen sinkt ab 540 cm die Rippenzahl sehr beträchtlich, bis sich schließlich eine Aufspaltung in einen orthogenetischen *ornatum*-Ast, der immer kleinwüchsiger und stacheliger wird und ziemlich früh ausstirbt, sowie einen reneganten *aculeatum*-Ast vollzieht, der größer bleibt, länger lebt und dessen Rippen sich wieder verdichten.

Nach dem Horizont 793 cm sinkt die Schalengröße von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* wieder etwas ab und bleibt in Zukunft auf ungefähr derselben Höhe. Wesentliche Veränderungen vollziehen sich nur noch auf dem Gebiete der Skulptur. Ab 855 cm ist *Zugokosmoceras* gänzlich berippt, anfangs nur locker, später

dichter, auch bei *Anakosmoceras* und beim *aculeatum*-Zweig rücken die Rippen enger zusammen und schon stellen sich die ersten Rippenbündel ein, die anfangs noch recht selten bleiben und erst von etwa 1000 cm ab in allen Stämmen und Zweigen rasch zunehmen, sodaß die jüngsten Formen sämtlicher Stämme ein ziemlich gleichförmiges Aussehen gewinnen.

Im ganzen läßt sich somit feststellen, daß der Zug der Stammesentwicklung, abgesehen von allen kleineren und größeren Schwankungen, zur Vergrößerung der Gehäuse und zur Verlängerung der Ohren führt, während hinsichtlich der Schalenverzierung die Tendenz hervortritt, glatte Windungen mit Skulptur zu bedecken, sowie die Rippen und Knoten im Laufe der Zeit zu verdichten und zu verstärken. Die einzelnen Stämme sind untereinander durch verwandtschaftliche Beziehungen und durch enge phylogenetische Korrelationen verkettet, die sich auf Schalenform und -größe, auf Ohrlänge und Skulptur, ja auch auf die Variabilität aller dieser Eigenschaften erstrecken. Die Kosmoceratenstämme bilden somit eine natürliche Einheit, die unter den gleichen Verhältnissen lebte und sich zeitlich parallel entwickelte, möge das nun darauf beruhen, daß sie von ihren Stammeltern ähnliche Erbanlagen mitbekamen, die sich im Laufe der Zeit entfalteten, oder darauf, daß sie auf gleiche Umweltsbedingungen in analoger Weise reagierten.

Die Vorfahren. Es ist verlockend, über die statistisch erarbeiteten und belegten Ergebnisse heraus den Blick auf die größeren Zusammenhänge zu richten und die Frage zu erörtern, aus welchen Formen unsere Stammlinien abzuleiten sind. Die nahe morphologische Verwandtschaft spricht dafür, daß sie auf gemeinsame Ahnen zurückgehen, und in der Tat läßt sich ja bereits im untersuchten Zeitraum verfolgen, wie sich die Entwicklungslinien nach unten hin vereinigen, denn fünf Reihen bei 1300 cm stehen nur drei bei 0 cm gegenüber, nämlich *Zugokosmoceras*, *Kosmoceras* s. str. und *Anakosmoceras*, und von diesen sind sich die beiden ersten schon so ähnlich geworden, daß ihr baldiges Zusammenlaufen sehr wahrscheinlich ist. Somit benötigen wir nur zwei Wurzeln, eine für die Gruppe *Zugokosmoceras-Kosmoceras*, die einen leicht geschwungenen Mundsaum besitzt, eine zweite für die geohrte *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe; es fragt sich nur, welche der Kosmoceraten des Unter-callovien, die ja systematisch der Stammgruppe *Kepplerites* angehören, in Betracht kommen.

Als Ahnen von *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* s. str. darf man mit großer Wahrscheinlichkeit *Kepplerites calloviensis* an-

sehen<sup>1)</sup> (Taf. IV, Fig. 1), der in fast allen seinen Eigenschaften gewissermaßen in der rückwärtigen Verlängerung der genannten Stämme liegt: die Involution wird noch stärker, die Flankenknotten verschwinden noch früher, die Rippen sind noch feiner und zahlreicher, die Windungen sind noch geblähter, vor allem paßt die Ontogenie der Teilungsziffer mit ihrem kräftig aufwärtigen Schwung sehr gut in das Gesamtbild der *Zugokosmoceras*arten (vgl. Abb. 54).

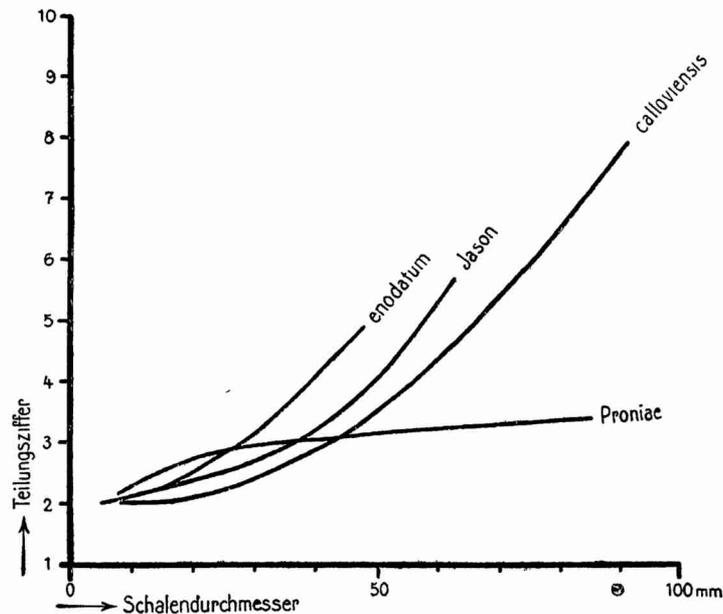


Abb. 54. Die ontogenetische Entwicklung der Teilungsziffer bei *Kepplerites calloviensis* und einigen Arten des *Zugokosmoceras*stammes.

Abweichend ist allein die Größe, denn *calloviensis* besitzt Schalen von etwa 100 bis 110 mm Durchmesser, während die ältesten *Zugokosmoceras* nur etwa 60 mm, die ältesten *Kosmoceras* etwa 70 mm messen. Doch dürfte diese Differenz kein prinzipielles Hindernis für eine stammesgeschichtliche Verbindung darstellen, denn phylogenetische Größenschwankungen sind ja mehrfach festgestellt worden.

Als Stammform von *Anakosmoceras* und damit auch von *Spinikosmoceras* kommt, da die Ohren ein sehr konstantes Merkmal darstellen, nur ein geohrter *Kepplerites* in Frage, in erster Linie wohl *quinqueplicatum* (Taf. IV, Fig. 2), doch läßt sich dies nicht mit Sicherheit sagen. Trifft unsere Annahme zu, so ist wiederum be-

1) Wofür bereits NIKITIN (1881) eingetreten ist.

merkwürdig, daß *quinqueplicatum* mit 40—50 mm Durchmesser größer ist als die ältesten Anakosmoceraten mit noch nicht 40 mm. Die parallelen Größenkurven von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* würden damit um eine neue Welle erweitert werden, die von einem Minimum zu Beginn des Mittelcallovien zu einem weiteren Maximum im Unter-callovien führt. Es sei jedoch ausdrücklich erwähnt, daß die Ahnen nur auf Grund der Formverwandtschaft erschlossen, nicht dagegen statistisch-biostratigraphisch ermittelt wurden. Auch fehlen bislang vermittelnde Typen.

Die Nachkommen. Entsprechend unsicher ist naturgemäß auch die Fortsetzung unserer Stämme in den jüngeren Teil des Obercallovien. Das gilt weniger von *Zugokosmoceras*, bei dem Schalenform und Skulptur sich nicht mehr wesentlich ändern, desto mehr aber vom *Kosmoceras*-stamm, der erst im jüngsten Callovien zur Hauptentfaltung kommt. Über dem Horizont 1300 cm verliert *Kosm. Duncani* (Taf. IV, Fig. 3) allmählich den hochrechteckigen Querschnitt und geht in Gehäuse mit gerundeten Windungen, kräftigen, spitzen Knoten und stärker gebündelten Rippen über, die als *Kosm. gemmatum* benannt sind (Taf. IV, Fig. 4). Im weiteren Verlauf der Entwicklung unterliegen Schalengröße und Querschnitt keinen beträchtlichen Wandlungen mehr, nur die Berippung wird dadurch noch mehr verdichtet, daß zu den gebündelten Außenrippen auch Innenrippenbündel hinzutreten, womit die Art *Kosm. spinosum* erreicht ist (Taf. IV, Fig. 5). Damit erhält die untere Flankenhälfte, die bislang nur wenige kräftige Rippen trug, zahlreiche eng stehende, die an Flankenknoten zusammengefaßt sind. Darüber hinaus wird auch noch der Raum zwischen den ziemlich entfernt stehenden Flankenknoten skulptiert, indem sich Innen- und Außenrippen zu durchlaufenden ungeknoteten Zwischenrippen verbinden<sup>1)</sup>, was sich in der Ontogenie von *Kosm. spinosum* sehr gut verfolgen läßt (vgl. Teil V). Im Laufe der Zeit entstehen immer mehr Bündel- und Zwischenrippen, sodaß die jüngsten Formen zahlreiche feine, engstehende Rippen und nur noch relativ wenige Knoten tragen. Daß die Arten *Kosm. Duncani*, *gemmatum* und *spinosum* in der Tat zu einem Stamme gehören, wird, abgesehen von manchen andern Kennzeichen, wie Rippenschwung, Lage der Knoten usw. auch durch die ontogenetischen Kurven der Bündelungsziffern nahegelegt, die bei allen dreien über ein Maximum laufen und damit eine Form besitzen, die sich bei keinem andern Stamme wiederfindet (vgl. Abb. 55). Im jüngeren Obercallovien scheinen sich zwei Zweig-

1) Hierfür vgl. die betr. Abbildung auf Taf. V.

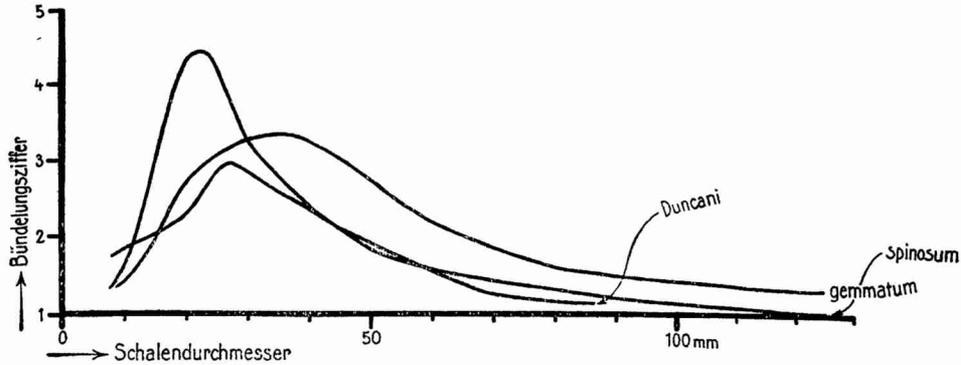


Abb. 55. Die ontogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer bei den jüngeren Arten des *Kosmoceras*stammes.

reihen von *Kosmoceras* abzuspalten, so ein Ast, der vermutlich von *Duncani* über *Rowlstonense* zu *Duncani* var. LAH. (non Sow.) führt und ganz fein skulptiert ist, ja zum Schluß Rippen und Knoten im Alter fast völlig verliert. In ähnlicher Weise ist die Art *spoliatum* wohl als kleinwüchsiger Seitenzweig von *spinosum* anzusehen (vgl. hierüber Teil V).

Aus *Anakosmoceras* wie aus *Zugokosmoceras* entspringen keine neuen Arten mehr, die wesentlichen Veränderungen bestehen vielmehr nur noch in einer Verdichtung der Rippen und Erhöhung der Bündelungsziffer bei etwa gleichbleibender Größe. *Spinikosmoceras* dagegen besitzt wieder einiges Interesse, weniger wegen des *ornatum*-Astes, der ohne beträchtliche Formänderung bald ausstirbt, sondern wesentlich wegen des *aculeatum*-Zweiges, in dem sich ganz die gleichen Skulpturveränderungen wie bei *Kosmoceras*, aber schon bedeutend früher vollziehen. *Spinikosm. aculeatum* erhöht im Laufe der Zeit seine Bündelungsziffer mehr und mehr bis auf Werte über 3, dann aber setzt ähnlich wie beim Übergang von *gemmatum* zu *spinosum* die Entwicklung von gebündelten Innenrippen ein, zu denen gleichfalls knotenlose Zwischenrippen hinzutreten (Taf. IV, Fig. 6). So nimmt *Spinikosm. transitionis*, das zugleich mit *Kosm. gemmatum* lebt, die *spinosum*-Skulpturstufe zeitlich voraus und könnte mit letzterer Art verwechselt werden, wenn nicht Größe, Querschnitt, Ohr usw. dem vorbeugen.

### 9. Stratigraphische Verteilung der Kosmoceraten in anderen Gebieten.

Zum Schlusse sei noch kurz die Frage gestreift, inwieweit die aufgestellte stratigraphische Folge und damit auch die Phylogenie der Kosmoceraten Allgemeingültigkeit beanspruchen darf. Eine

abschließende Antwort läßt sich heute aus dem Grunde noch nicht geben, weil von keinem andern Platze so genaue und reichhaltige Aufsammlungen vorliegen wie aus Mittelengland. Noch relativ am besten ist das von mir untersuchte Profil von Popilany bekannt, dessen Fossilführung aus Tabelle 126 hervorgeht<sup>1)</sup>. Die Übereinstimmung mit Peterborough ist so gut, wie man es bei der Menge des vorliegenden Materials und der gänzlich andern

Tabelle 126.

Vergleich der stratigraphischen Verteilung der Kosmoceraten in Popilany (Litauen) und Peterborough (Mittelengland).

Profilhöhe in Popilany cm	Fossilinhalt in Popilany	Entsprechende Profilhöhe in Peterborough cm
751—765	<i>Kosm. spinosum</i>	ca. 2900
634—690	<i>Zugokosm. Proniae</i> <i>Anakosm. compressum</i> <i>Spinikosm. aculeatum, transitionis</i> <i>Kosm. Duncani, gemmatum, Rowlstonense</i>	ca. 2650
564—633	<i>Zugokosm. Proniae</i> <i>Spinikosm. aculeatum, m. f. Pollux-ornatum, ornatum</i> <i>Kosm. Duncani, m. f. Duncani-gemmatum, gemmatum</i>	ca. 1800
524—563	<i>Zugokosm. Grossouvrei, Proniae</i> <i>Spinikosm. Pollux</i> <i>Kosm. Duncani</i>	ca. 900
429—523	<i>Zugokosm. Grossouvrei, Proniae</i> <i>Spinikosm. Castor, Pollux</i> <i>Kosm. pollucinum, Duncani</i>	ca. 900
389—428	<i>Zugokosm. obductum</i>	ca. 700
254—388	<i>Zugokosm. obductum</i> <i>Spinikosm. Castor</i>	ca. 700
164—253	<i>Zugokosm. obductum</i> <i>Anakosm. Gulielmii</i> <i>Spinikosm. Castor, Pollux</i> <i>Kosm. pollucinum</i>	ca. 700
100—163	<i>Zugokosm. Jason, m. f. Jason-obductum</i> <i>Anakosm. Gulielmii</i> <i>Spinikosm. Castor</i>	ca. 150
32—99	<i>Zugokosm. Jason, m. f. Jason-obductum</i> <i>Anakosm. Gulielmii, m. f. Gulielmii-Castor</i> <i>Spinikosm. Castor</i> <i>Kosm. Hylas.</i>	ca. 100

1) die zugleich eine nomenklatorische Berichtigung früherer Darstellungen (BRINKMANN 1923, 1927) bietet.

Tabelle 127.  
Vergleichende Stratigraphie der Kosmoceraten in verschiedenen Gebieten Europas.

Stufen	Nordwest- deutschland (eigene Unter- suchungen)		Süddeutschland (insbes. nach L. REUTER 1908)		Krakau-Balin (nach K. WÓJCIK 1910)		Rjasan (nach J. LAHUSEN 1883)		Elatma, Kostroma, Rybinsk (nach S. N. NIKITIN 1881—1885)	
	Zonen	Fossilinhalt	Zonen	Fossilinhalt	Zonen	Fossilinhalt	Zonen	Fossilinhalt	Zonen	Fossilinhalt
Unter- oxford	—	—	<i>biamatum</i>	—	<i>cordatum</i>	—	<i>cordatum</i>	—	<i>cordatum</i>	<i>Kosm. spinosum</i>
	<i>Zugokosm. Promiae</i> <i>Kosm. spinosum</i>				<i>Lamberti</i>	—	<i>Lamberti</i>	<i>Kosm. Duncani</i> var.		<i>Spinikosm. aculeatum,</i> <i>" ornatum,</i> <i>" transitionis</i> <i>Kosm. Duncani,</i> <i>" spinosum</i>
Ober- callovien			<i>"ornatum"</i>	<i>Kosm. Duncani,</i> <i>" spinosum</i>		<i>Kosm. Duncani,</i> <i>" ornatum"</i>	<i>mosque- sis</i>	<i>Spinikosm. Castor,</i> <i>" Pollux,</i> <i>" ornatum,</i> <i>" aculeatum,</i> <i>" transitionis</i> <i>Kosm. Duncani,</i> <i>" gemmatum</i>	<i>Leachi</i>	<i>Zugokosm. Grossouerei,</i> <i>" enodatum</i> <i>Anakosm. " Guitelmii</i> <i>Spinikosm. Castor</i> <i>Kosm. Duncani</i> <i>Kosm. " Waldheimii</i> <i>" Tschernischevi</i>
					<i>athleta</i>			<i>Zugokosm. Jason,</i> <i>Promiae</i> <i>Anakosm. Guitelmii</i>		
Mittel- callovien	<i>Zugokosm. obductum</i> <i>Kosm. pollucinum</i>		<i>Castor- Pollux</i>	<i>Anakosm. Guitelmii</i> <i>Spinikosm. Castor,</i> <i>Pollux</i>		<i>Zugokosm. Jason</i> <i>Spinikosm. Castor,</i> <i>Pollux</i>	<i>mutatus</i>	<i>Zugokosm. enodatum,</i> <i>Jason</i> <i>Anakosm. Guitelmii</i>	<i>Mila- schevici</i>	
	<i>Zugokosm. Jason</i> <i>Anakosm. Guitelmii</i>		<i>Jason</i>	<i>Zugokosm. enodatum,</i> <i>" Jason</i>	<i>anceps</i>			<i>Spinikosm. Pollux</i>		
Unter- callovien	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" hexagonus</i> <i>" calloviensis</i>		<i>macro- cephalus</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" cf. callo- viensis</i>	<i>macro- cephalus</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" callo- viensis</i>	<i>Goweri- anus</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i>	<i>Elatmae</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" cf. callo- viensis</i>

Sedimentfolge erwarten darf. Augenscheinlich sind in Popilany noch sehr viel größere Lücken als bei Peterborough vorhanden, auch Aufarbeitungen mögen hier eine Rolle spielen.

Noch ungenauer muß der Vergleich mit Nordwestdeutschland, Süddeutschland und Innerrußland ausfallen, da aus diesen Bezirken nur ganz rohe Einteilungen vorliegen. Die Tabelle 127 (S. 223) erweist zum mindesten, daß keine gröberen Unstimmigkeiten gegenüber England bestehen.

#### 10. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil III.

Die Kosmoceraten sind dadurch bemerkenswert, daß zwischen den einzelnen getrennt nebeneinander herlaufenden Stämmen eine Reihe von engen Beziehungen und parallelen Entwicklungstendenzen feststellbar sind.

So läuft die Kurve der Schalengröße von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* sehr streng parallel und besitzt zwei Maxima bei etwa 130 und nahe 790 cm (S. 182 ff.). Auch *Spinikosmoceras* zeigt einen ähnlichen Entwicklungsgang, aber nur während der Zeit 136—539 cm, im übrigen herrscht eher negative Korrelation (S. 186). *Kosmoceras* s. str. scheint sich ähnlich wie die beiden ersten Stämme zu entwickeln (S. 186). Gleichsinnig mit der Größe schwankt wahrscheinlich die Wandstärke der Schale (S. 188 ff.). Ob die Ursachen der Parallelentwicklung endogener oder exogener Art sind (Nahrungsmenge usw.), läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden (S. 190 ff.).

Die Ohrlänge von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* steht in ziemlich enger phylogenetischer Korrelation (S. 192 ff.).

Die Bündelung der Außenrippen beginnt in allen Stämmen um 860 cm — abgesehen von einigen verfrühten Vorläufern beim feinrippigen *Gulielmiiast* und im *Kosmocerasstamm* — nimmt im Laufe der Zeit fast stetig zu und bildet so ein sehr gutes Beispiel paralleler Entwicklung (S. 194 ff.). Eine regelrechte Rekapitulation der Ontogenie durch die Phylogenie findet nur bei den Ästen von *Spinikosmoceras* statt, in den übrigen Fällen laufen die individuellen Entwicklungskurven über ein Maximum und senken sich später wieder, ein Zeichen dafür, daß der phylogenetische Impuls im Alter seine Wirkung auf die Schalen verliert (S. 197 f.).

Nicht nur die Eigenschaften selbst, sondern auch die Variabilität der Eigenschaften steht in phylogenetischer Korrelation. Besonders die Schalengröße und -form sowie die Ohrlänge variieren in verschiedenen Stämmen gleichzeitig stärker oder schwächer (S. 200 ff.); weniger einheitlich, aber immer noch merklich ist das

gleiche bei den Berippungseigenschaften festzustellen (S. 202 ff.). Neben der positiven scheint in manchen Fällen auch negative Korrelation zu herrschen. Da die Schwankungen der Variationskoeffizienten verschiedener Merkmale innerhalb des Stammes gleichzeitig ablaufen, so wechseln bei den Kosmoceraten Perioden der Lockerung mit Epochen der Festigung des Typus und zwar bei allen Stämmen merklich zur selben Zeit.

Die mittlere Variabilität der Eigenschaften ist bei allen Reihen von bezeichnender und ziemlich gleichbleibender Größe. Überall haben Enddurchmesser und Endwindungshöhe den kleinsten, die Nabelweite einen mittleren, die Berippungseigenschaften einen ziemlich hohen und die Ohrlänge den größten Variationskoeffizienten (S. 199).

Die Variabilität neuer Eigenschaften scheint in mehreren Fällen anfangs recht groß zu sein und später, gewissermaßen nach der Einpassung des Merkmals in den Gesamtorganismus, wieder abzunehmen (S. 205).

Die Aufspaltung von Stammreihen läßt sich in der *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe vor allem an der Entwicklung der Teilungsziffer verfolgen. *Spinikosmoceras* entsteht wahrscheinlich ziemlich früh aus *Anakosmoceras* durch Rippenreduktion und -streckung (S. 207). In späterer Zeit spalten sich von *Anakosmoceras* zwei Seitenäste ab, ein grobrippiger und ein feinrippiger, die bald wieder verschwinden (S. 207). Im *Spinikosmoceras*-stamm nimmt die Teilungsziffer beträchtlich ab, bis auf dem Tiefpunkt der Kurve, gleichzeitig mit der Aufspaltung von *Anakosmoceras*, eine Teilung in zwei Äste stattfindet, den sehr grobgerippten, kleinwüchsigen und bald aussterbenden *ornatum*-Zweig und den länger lebenden, größeren *aculeatum*-Zweig, in dem die Teilungsziffer wieder steigt (S. 209). Aus der Ontogenie der Teilungsziffer lassen sich die Verwandtschaftsverhältnisse recht gut ablesen, insbesondere die nahen Beziehungen zwischen den ältesten Formen des *Anakosmoceras*- und des *Spinikosmoceras*-stammes; ferner sind die Kurven der *Anakosmoceras*-arten einerseits, der *Spinikosmoceras*-arten andererseits je unter sich recht ähnlich (S. 211).

Die oft genannte Hypothese des Geschlechtsdimorphismus der Ammoniten mit und ohne Ohr läßt sich auf die Kosmoceraten nicht anwenden, vielmehr sprechen hier die stratigraphische Verteilung und die phylogenetische Verknüpfung der Formen entschieden dagegen (S. 212).

Die relative Häufigkeit der Stämme verändert sich unter einigen Schwankungen recht erheblich. Zu Beginn sind *Zugokos-*

*moceras* und *Anakosmoceras* etwa im Verhältnis 3:1 beteiligt, in den jüngsten Schichten sind *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* (*aculeatum*-Zweig) fast gleich häufig. Der *ornatum*-Zweig und *Kosmoceras* betragen immer nur wenige % (S. 213). Im einzelnen ist auffällig, daß in den Breccienlagen die großwüchsigen Stämme (*Zugokosmoceras*, *Kosmoceras*) gegenüber den kleinen (*Anakosmoceras*, *Spinikosmoceras*) stark angereichert sind; wahrscheinlich beruht dies auf postmortaler Auslese (S. 216).

In einem Überblick sind nochmals die hauptsächlichsten Formwandlungen dargestellt, die die Kosmoceratenstämme, häufig auf parallelen Entwicklungsbahnen, durchlaufen (S. 216 ff.). Die Vorfahren der *Zugokosmoceras*-*Kosmoceras*-Gruppe sind wahrscheinlich in *Keplerites calloviensis*, die von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* in *Kepl. quinqueplicatus* zu suchen, die beide im Unter-callovien leben und alle Eigenschaften primitiver undifferenzierter Ahnenformen besitzen, nur sind sie wieder großwüchsiger als ihre Abkömmlinge im Unteren Mittelcallovien (S. 218). Im höheren Obercallovien entwickeln sich *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* sowie der *ornatum*-Zweig nicht mehr sehr viel weiter, dagegen entfaltet der *aculeatum*-Zweig und vor allem *Kosmoceras* s. str. noch einen beträchtlichen Formenreichtum. Auch hier tritt wieder Parallelentwicklung auf, und zwar erwerben sowohl die Nachkommen von *Spinikosmoceras* wie die von *Kosmoceras*, erstere früher, letztere später, gebündelte Innenrippen und durchlaufende Zwischenrippen. Von *Kosmoceras*, das allmählich einen rundlichen Querschnitt erwirbt, scheinen sich auch noch zwei Seitenäste abzuspalten (S. 220).

Zum Schluß wird durch einige stratigraphische Tabellen ein Beleg dafür geliefert, daß die zeitliche Aufeinanderfolge und damit auch die Stammesgeschichte der Kosmoceraten in andern Gebieten von Mittel- und Osteuropa im ganzen die gleiche sein muß wie in Mittelengland (S. 221 ff.).

---

#### IV. TEIL:

### Einige Anwendungsbereiche der statistischen Biostratigraphie.

#### 1. Statistische Biostratigraphie und Genetik.

Der wesentliche Vorteil, den die statistische Methode auf dem Gebiete der Stammesgeschichte zu bringen vermag, liegt in der Möglichkeit, auf dem so hypothesenreichen Felde der Phylogenie objektive, numerische Methoden anwenden zu können. Es ist nicht mehr notwendig, Arten durch Einschaltung gedachter Zwischenglieder zu Stammlinien zu verbinden, vielmehr liefert die zahlenmäßige Verfolgung der Formwandlungen von Schicht zu Schicht ohne weiteres den Ablauf der Entwicklung und zwar mit einer Genauigkeit, die jederzeit aus der Größe der angegebenen Fehler zu entnehmen ist. Damit lassen sich einige Fragen der allgemeinen Vererbungslehre ihrer exakten Beantwortung näher führen, zum mindesten läßt sich der Weg angeben, der zu weiteren gesicherten Ergebnissen zu führen vermag.

Ablauf der Entwicklung. Eine der wichtigsten Fragen der Phylogenie ist die nach dem Verlaufe der Entwicklung. DÜRKEN und SALFELD (1921), denen sich H. FREBOLD (1922), FIEGE (1923), BEURLEN (1926) anschlossen, traten in Anlehnung an DE VRIES' Mutationstheorie mit Entschiedenheit dafür ein, daß die Arten durch Sprungvariationen von beträchtlicher Weite, also durch Saltationen auseinander hervorgehen sollten, und auch W. WAAGEN, NEUMAYR und WEDEKIND scheinen damit zu rechnen, daß die Arten relativ lange fast konstant bleiben und sich dann ziemlich rasch, vielleicht im Verlaufe weniger Generationen ineinander umwandeln. Die vorliegenden Untersuchungen dürften demgegenüber gezeigt haben, daß die Entwicklung, wenigstens bei den Kosmoceraten, kontinuierlich abläuft, und daß jeder scheinbare Sprung durch eine Lücke in der Überlieferung bedingt ist,

die sich auch sedimentpetrographisch, unabhängig vom Fossilinhalt feststellen läßt. Wohlgedenkt kann es sich dabei nur um den Nachweis einer statistischen Kontinuität handeln, bei der die Möglichkeit keineswegs ausgeschlossen ist, daß sich in den einzelnen Zeugungsreihen kleinere Sprünge vollziehen, die zeitlich ungeordnet bald hier, bald dort eintreten mögen. Mit dem Begriffe der kontinuierlichen Entfaltung soll ferner keineswegs der einer linearen Evolution verbunden werden, vielmehr ist ohne weiteres zuzugeben, daß längere Epochen annähernder Konstanz mit Zeiten rascherer Umprägung wechseln können. An verschiedenen Teilen desselben Stammes ist das Tempo der Entwicklung naturgemäß schwierig zu vergleichen, da das Sediment nur ein sehr ungenaues Maß der verflossenen Zeit zu liefern vermag, wohl aber kann man den Fortschritt verschiedener Linien gegeneinander abwägen und so zu relativen Vergleichen gelangen. Es zeigt sich da zum Beispiel, daß sich *Anakosmoceras* im Zeitraum 0—880 cm kaum verändert, während *Zugokosmoceras* in diesem Intervall drei beträchtlich verschiedene Skulpturstufen durchläuft u. ä. m.

Ursachen der Entwicklung. Vermutungen über die treibenden Kräfte anzustellen, die in der Evolution der Organismen tätig sind, liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit. Nur eines soll betont werden, nämlich so imponierend die Zielstrebigkeit der Entwicklung im Großen ist, so auffallend ist die Unsicherheit im Kleinen, die in häufigen statistisch gesicherten Haltepunkten und geringen rückschreitenden Bewegungen zum Ausdruck kommt. Keineswegs herrscht im einzelnen jene strenge orthogenetische Geradlinigkeit, die man für die Stammesgeschichte vielfach annehmen pflegt. Das DOLLOSche „Gesetz der Irreversibilität“ hält also einer genaueren Prüfung keineswegs stand, vielmehr darf es als zweifelsfrei gelten, daß beim Enddurchmesser, der Ohrlänge und vielen Berippungseigenschaften der Kosmoceratenschale Fortschritt und Rückschritt miteinander wechseln können, gelegentlich in dem Maße, daß schließlich wieder Gehäuse entstehen, die der Ausgangsform fast völlig gleichen. Dieselben Einwände lassen sich gegen das „Verbot der Spezialisationskreuzungen“ in Stammelinien erheben, das besagt, daß eine in Bezug auf irgend eine Eigenschaft weiter fortgeschrittene Art nicht der Ahne eines darin primitiveren Nachfahren sein könne; man vergleiche hier nur die Entwicklung in der *Castor-aculeatum*-Linie u. a. m.

Wie die zeitlichen Schwankungen zu erklären sind, muß vorerst offen bleiben. Wohl gestattet das Material den Nachweis, daß die Linien der Kosmoceraten vielfach in enger Parallelentwicklung

begriffen sind, und daß die Kurven ihrer Eigenschaften oftmals zum gleichen Zeitpunkte über Maxima und durch Minima laufen, doch läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob man es hier mit Auswirkungen des gleichen Erbgutes oder mit Einwirkungen der gleichen Umwelt zu tun hat. Manches, vor allem das gleichzeitige Hinstreben verschiedener Stämme zu der gleichen Mode in Schalentracht und Größe spricht für die letztere Deutung, aber es ist nicht zu übersehen, daß neben den Konvergenzen auch divergierende Tendenzen von Bedeutung sind. So entstehen zu gleicher Zeit zwei *Anakosmoceras*-äste, ein grob- und feingerippter, und eine ähnliche Aufteilung in zwei Zweige mit ungleicher Richtung vollzieht sich im *Spinikosmoceras*-stamm. In solchen Fällen erscheint es schwierig, einen Anpassungswert in den Formwandlungen der Schale zu erkennen, aber vielleicht ist das auch garnicht allemal zu verlangen, möglicherweise gibt es auch verfehlte Anpassungen (O. ABEL), Sackgassen der Entwicklung, die zu baldigem Artentod führen. In diesem Zusammenhange ist es von Bedeutung, daß bei Aufspaltungen gerade der orthogenetische Ast — der feinrippige *Anakosmoceras*-zweig, der die Entwicklung des Hauptstammes von 560—680 cm fortsetzt und der *ornatum*-Ast, der am Tiefpunkt der *Spinikosmoceras*-kurve abgespalten wird (vgl. für beides Abb. 51, S. 208) — verkümmert und bald ausstirbt, während den Stämmen, die gewissermaßen rechtzeitig umkehren konnten, ein längeres Leben beschieden ist.

Direkte Beziehungen zwischen Sedimentbeschaffenheit und Artumwandlung ließen sich in keinem Falle auffinden, doch darf dies nicht als Einwand gegen die Bedeutung exogener Faktoren gelten, denn die sedimentpetrographischen Methoden sind noch unvollkommen, und überdies brauchen nicht alle Veränderungen der Lebensbedingungen im Gestein überliefert zu sein. Man könnte zwar darauf hinweisen, daß während der Lücke 135,5 cm, von wo ab sich der Übergang vom Dachbank- zum Sohlbankzyklus vollzieht, eine beträchtliche Größenreduktion von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* eintritt, aber sehr wahrscheinlich handelt es sich nur um ein zufälliges Zusammentreffen, denn bei 895 cm, wo erneut Dachbänke auftreten, vollziehen sich keine bemerkenswerten Veränderungen. Weiter ließ sich feststellen, daß die Schalengröße, die Ohrlänge und das gegenseitige Häufigkeitsverhältnis der Stämme in der Bruchschill- und Tonfazies recht verschieden ist, doch haben wir es hier mit den Ergebnissen von Aufbereitungsvorgängen zu tun, die die leeren Gehäuse ergriffen, nicht dagegen mit Wirkungen der Umwelt auf das lebende Tier.

**Variabilität und Aufspaltung.** Ein besonderes Problem bietet die Aufspaltung von Stammlinien in Äste, die in mehreren Fällen nachgewiesen oder doch wahrscheinlich gemacht werden konnte. An einem günstig gelegenen Objekt, der Dreigabelung von *Anakosmoceras* ließ sich zeigen, daß die Äste wohl allmählich aus der beträchtlich über das normale Maß vergrößerten Variationsbreite herauswachsen, anfangs nahe beieinanderliegen und sich erst später in gesonderte Variationskurven trennen. Wahrscheinlich waren zugleich mit *Anakosmoceras* auch die übrigen Stämme stärker variabel, denn da die Variationskoeffizienten der Merkmale verschiedener Linien in phylogenetischer Korrelation stehen, so wechseln im Laufe der Zeit Perioden, in denen die Eigenschaften gleichzeitig stark aufgelockert sind, mit solchen, in denen der Typus relativ gefestigt und wenig veränderlich ist. Dadurch erklärt es sich, daß während der Lücke 680,5 cm gleichzeitig drei neue Äste auftreten: die labilen Intervalle mit ihrer verbreiterten Variabilität stellen gewissermaßen die Zeiten potentieller Neuabspaltung von Ästen dar, während sich in den stabilen Epochen keine derartigen Neuerungen vollziehen. Vielleicht ist durch die gleiche Ursache auch das verfrühte Auftreten der Bündelung bei *Kosmoceras* s. str. angeregt, die gleichfalls bei 681 cm erstmalig erscheint.

Darüber hinaus erhebt sich die weitere Frage, welche Ereignisse den Anstoß zur Verflachung der Variationskurven und zur Aufspaltung der Stämme gaben, und wo ferner der Herd der neuen Arten lag. Zwar hat es durchaus den Anschein, als ob die *Kosmoceraten* im Oxfordtonmeere Englands heimisch waren und sich dort weiter entwickelten, mit voller Sicherheit aber läßt sich das nicht behaupten, denn die Lückenhaftigkeit der Überlieferung läßt noch genügend Zeit für die Einwanderung von auswärts. Vielleicht helfen hier regionale Variabilitätsuntersuchungen, die in analoger Weise wie die Forschungen von VAVILOV über die Genzentren der Getreide durchzuführen wären, weiter und könnten zugleich darüber Auskunft geben, ob ein neuer Ast nur an einer Stelle entsteht und sich dann durch Wanderung ausbreitet, oder ob sich der Vorgang der Aufspaltung gleichzeitig an vielen Stellen vollzieht.

**Biogenetische Regel.** Was schließlich den Parallelismus zwischen Ontogenie und Phylogenie anbelangt, so liefert unser Material einige recht gute Beispiele für die Rekapitulation der Stammesgeschichte in der Einzelentwicklung, vor allem in orthogenetischen Linien. Andererseits lassen sich aber auch Fälle namhaft machen, in denen der phylogenetische Impuls nur in der Ju-

gend wirksam ist, während später eine Rückkehr zu frühen Ahnenformen stattfindet.

## 2. Statistische Biostratigraphie und Systematik.

Das Problem, wie die Grenzen der Arten und Gattungen zu ziehen sind, um zu einer natürlichen Systematik zu gelangen, und welchen Einfluß phylogenetische Betrachtungen auf systematische Arbeiten haben dürfen, ist häufig diskutiert worden, ohne daß eine einstimmige Lösung erzielt wäre, vielmehr sind die Standpunkte noch heute so verschieden, daß viele Autoren sich veranlaßt sehen, zu Beginn größerer paläontologischer Arbeiten ihre Stellung zu diesen Fragen darzulegen. Auf die Ansichten im einzelnen einzugehen, ist hier nicht erforderlich, es sei auf die Darstellungen bei WEPFER (1912, 1913), DACQUÉ (1906, 1921), DIENER (1920), v. PIA (1921), SALOMON (1926), SCHINDEWOLF (1927), BENTZ (1928) verwiesen.

Was den Artbegriff anbelangt, so dürften die oben gebrachten Tatsachen wohl mit aller Deutlichkeit gezeigt haben, daß die Stammesentwicklung kontinuierlich verläuft, und daß uns Sprünge nur durch Lücken in der Überlieferung vorgetäuscht werden. Natürliche Grundlagen für die Abgrenzung der Arten fehlen uns also völlig. Wenn man daher die fließende phylogenetische Mannigfaltigkeit in einzelne systematische Etappen zerlegen will, so kann das nur ganz willkürlich geschehen, denn es ist letzten Endes gleichgültig, in wieviel Stücke man eine Entwicklungslinie zerschneidet.

Wenn man überhaupt Grundsätze für die Abgrenzung der Arten aufstellen will, so ist in erster Linie das Prinzip der Phylogenie, in zweiter das der Ökonomie zu nennen. Die Art muß eine genetische Einheit darstellen, sie darf nur Formen einer Entwicklungslinie umfassen, auch dann, wenn andere Zweige infolge Konvergenz sehr ähnlich werden sollten. So sind die Kosmoceraten mit Bündelrippen, die das Obercallovien kennzeichnen, spezifisch getrennt zu halten, trotzdem sie einander recht ähnlich werden können und oft verwechselt sind, man vergleiche nur die betreffenden Synonymenlisten in Teil V. Es gehört ja gerade mit zu den wichtigsten Ergebnissen der statistischen Biostratigraphie, daß es möglich ist, durch schrittweise, quantitative Verfolgung von Schicht zu Schicht zu den wahren Merkmalen der Stämme vorzudringen, indem man untersucht, was während der Evolution konstant bleibt und damit die betreffende Entwicklungslinie kennzeichnet, was dagegen im Laufe der Zeit stärkeren Veränderungen

unterworfen und damit nur für die Abgrenzung der Arten von Wert ist. So unterscheiden sich *Zugokosm. Jason* und *Anakosm. Gulielmi* nicht durch Differenzen im Querschnitt oder in der Rippenstärke, wie manche Autoren annehmen, die dementsprechend *Gulielmi* für eine grobrippige Varietät von *Jason* halten, sondern das Bezeichnende ist die Endmündung, die einmal leicht geschwungen ist, das andere Mal ein Ohr besitzt. Das sind Ergebnisse, die sich niemals durch Untersuchung eines noch so reichen Sammlungsmaterials gewinnen lassen, denn man kann ja von vornherein garnicht wissen, welche Merkmale indifferent, welche dagegen wesentlich und damit auch systematisch wichtig sind. Erst die Festlegung der Entwicklungsbahn auf längere Strecken ermöglicht die Einreihung strittiger „Zwischenformen“ in die systematischen Kategorien. Als Beleg hierfür diene die Tatsache, daß meine mehr als 3000 Exemplare sich zwanglos auf 14 Arten verteilen ließen, während andere Autoren, wie BUCKMAN, R. DOUVILLÉ, KRENKEL oder TEISSEYRE, denen nur ein viel kleineres und stratigraphisch mangelhaft geordnetes Material vorlag, eine beträchtlich größere Anzahl von Arten und Varietäten benötigten, ohne zu klarer Übereinstimmung zu gelangen.

Die statistisch-phylogenetische Verfolgung der Formwandlungen von Stufe zu Stufe dient zugleich einer besseren Trennung der Arten innerhalb der gleichen Entwicklungslinie, denn sie lehrt uns, welche Eigenschaften sich überhaupt nicht progressiv ändern, welche andererseits in einsinniger Entfaltung ohne Rückschläge begriffen sind und daher gute Anhaltspunkte für artliche Gliederungen innerhalb des Stammes abgeben. Die Tabellen und Diagramme von Teil II liefern hierfür ja eine Fülle von Belegen. Auch in diesem Falle lassen sich keine Grundsätze von vornherein aufstellen, daß etwa diese oder jene Merkmalsgruppe besonders gut zur Artdefinition geeignet wäre. So führt der Rippenabstand bei *Anakosmoceras* nur unregelmäßige Schwankungen aus, bei *Zugokosmoceras* dagegen sinkt er rasch und stetig; der Enddurchmesser, der für die Stadien von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* so bezeichnend ist, hat bei *Spinikosmoceras* keine Bedeutung usw.

Das zweite ebenso wichtige Prinzip ist das der Ökonomie. Die Systematik ist ein Mittel, um große Mannigfaltigkeiten und stammesgeschichtliche Verbindungen überschauen zu können. Dazu kommt, daß die systematische Paläontologie wichtige Anwendungsbereiche im Dienste der Paläobiologie, vor allem aber in der Stratigraphie und Sedimentpetrographie besitzt, denen an einer durchsichtigen Nomenklatur sehr gelegen ist. Daher ist einmal eine genügende Feinheit in der Klassifikation zu fordern, um auch

Exemplare mit geringen Formunterschieden von einander trennen zu können, anderseits aber eine genügende Übersichtlichkeit, damit die systematischen und genetischen Zusammenhänge sowie die Verwandtschaftsverhältnisse zu andern Gruppen klar heraustreten. Diesen Anforderungen wird die binäre Nomenklatur nicht mehr gerecht; sie genügt wohl in Zeiten LINNÉ'S, der den Grundsatz aufstellte, daß sich der Forscher um die kleinsten Formunterschiede nicht zu kümmern brauche; heute aber, wo es notwendig ist, auch geringe morphologische Differenzen zu registrieren, würde das binäre System zu einem unübersehbaren Chaos von Namen führen. An Stelle der LINNÉ'schen Nomenklatur muß daher ein gewissermaßen pyramidaler Aufbau des Systems treten, dessen Spitze für die begriffliche Trennung der feinsten Unterschiede Raum gibt, wobei jedoch stets der Zusammenhang mit den breiten Grundflächen der größeren systematischen Einheiten gewahrt bleibt. Diese Anforderung erfüllt am besten die ternäre und quaternäre Nomenklatur, die durch F. A. QUENSTEDT zuerst in größerem Maßstabe in die Paläontologie eingeführt wurde, dann durch den Einfluß OPPEL'S lange Zeit verdrängt war, und um deren Anwendung sich in neuerer Zeit WEPFER und BENTZ, vor allem auch R. RICHTER bemühten.

Auf diesem Wege kann man, wenigstens bei den Kosmoceraten, noch etwas weiter gehen, und den Unterarten statt der rein morphologischen Charakterisierung, wie es bislang geschieht, eine phylogenetische Orientierung geben, d. h. man trennt nicht mehr Formengruppen, die durch irgend ein Merkmal gekennzeichnet sind, sondern Entwicklungsstufen innerhalb der Art. Der Vorteil dieser Benennung liegt darin, daß damit die Unterart neben ihrer deskriptiven zugleich stratigraphische Bedeutung erlangt. Außerdem kann man aus der damit gegebenen zeitlichen Folge der Subspezies ohne weiteres die Richtung der Entwicklung innerhalb der Art ablesen. Die Systematik gewinnt bei dieser Benennungsweise erheblich an Bedeutung und weiterer Verwendbarkeit, denn sie erhebt sich damit über die Stufe eines bloßen geordneten Inventars und erhält einen chronologischen und phylogenetischen Inhalt. Wie nun die Unterarten voneinander abzugrenzen sind, hängt ganz davon ab, welche Merkmale in einsinniger zeitlicher Umwandlung begriffen sind und damit systematisches Interesse beanspruchen dürfen. Dies ist gerade so wie die naturgemäße Abgrenzung der Arten nur durch induktive Untersuchungen zu klären. Es hat z. B. keinen Zweck, die feinrippigen Varianten von *Kosm. Jason* als var. *Sedgwickii* abzutrennen, denn feinrippige Abweicher gibt es während der ganzen Lebensdauer der Art, damit wäre also stratigraphisch

und genetisch nichts gewonnen. Wohl aber hat es Sinn, die kleinwüchsigen, geblähten Gehäuse, die ihre Skulptur früh verlieren, von den hochmündigen und flachen länger verzierten zu trennen, denn der Gang der Artentwicklung verläuft von ersteren zu letzteren.

**Gattungsbegriff.** Die Frage der Abgrenzung der Gattungen und Untergattungen erfordert keine so eingehende Besprechung, da die Meinungen über diesen Punkt weniger auseinander gehen. Eine schärfere Betonung des phylogenetischen Prinzips dürfte aber auch hier nur Vorteil bringen, wie man sehr deutlich aus einem Vergleich der BUCKMANSchen Kosmoceratensystematik mit der hier gebrachten Gliederung ersehen dürfte. BUCKMAN verfuhr nach rein morphologischen Grundsätzen und faßte z. B. alle großen, von Bündelrippen bedeckten Gehäuse als *Hoplikosmoceras* zusammen. Nun ergibt aber die statistisch-phylogenetische Untersuchung, daß in mehreren Stämmen, bei *Zugokosmoceras* und bei *Kosmoceras* s. str. die Entwicklung auf dasselbe Ziel hin verläuft. BUCKMANS Gattungsmerkmal ist also nur für eine bestimmte Entwicklungshöhe eines ganzen Formenkreises, nicht dagegen für eine natürliche genetische Einheit bezeichnend.

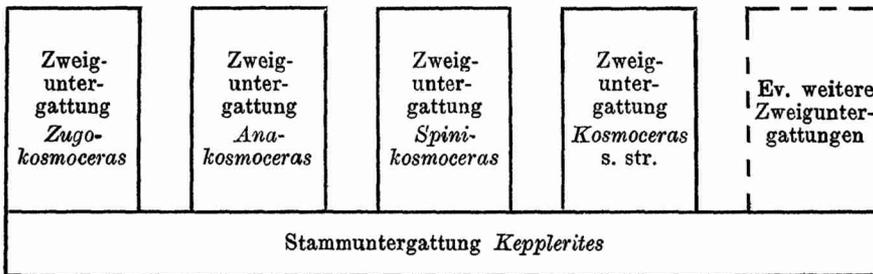
Beachtenswert erscheint der Vorschlag O. ABELS (1919), überhaupt nur monophyletische Gattungen, d. h. solche, die von einer Art abstammen, aufzustellen, und den phylogenetischen Aufbau des Systems in der Weise durchzuführen, daß man die Stammgruppe einer Entwicklungsgarbe als Wurzelgattung ausscheidet und die daraus entspringenden Äste als Zweiggattungen bezeichnet, sodaß jede systematische Einheit zugleich eine genetische darstellt. Gerade bei den Kosmoceraten läßt sich dieser Grundsatz, wie im folgenden gezeigt werden soll, sehr gut durchführen.

**Phylogenetische Systematik und Nomenklatur.** Die obigen Ausführungen dürften klar gelegt haben, daß die Systematik aus einer Durchdringung mit stammesgeschichtlichen Anschauungen nur Gewinn ziehen kann. Damit ist keineswegs gesagt, daß Phylogenie und Systematik dasselbe sind. Vielmehr mag ein Vergleich von Teil II und Teil V, in dem ziemlich das gleiche Material, einmal vom statistisch-stammesgeschichtlichen, das andere Mal vom systematisch-deskriptiven Standpunkte aus dargestellt ist, davon überzeugen, daß beide Betrachtungsweisen nicht auf das Gleiche hinauslaufen, sondern dazu bestimmt sind, einander zu ergänzen.

Beginnen wir mit der Gattung, so ist ohne weiteres klar, daß *Kosmoceras* s. l., wie es sich seit W. WAAGEN und NEUMAYR heraus-

kristallisiert hat, als Genus bestehen bleiben muß und zwar als umfassende Bezeichnung für alle Ammonitenarten, die nahe der Dogger-Malmgrenze lebten und durch abgeplatteten Rücken, drei Reihen Knoten usw. gekennzeichnet sind. Eine Verbindung mit äußerlich ähnlich gestalteten Hoplitiden der Unterkreide oder mit der *Garantiana-Strenoceras*-Gruppe ist wegen mannigfacher morphologischer Unterschiede, vor allem aber wegen der beträchtlichen, durch Zwischenformen nicht überbrückten zeitlichen Lücken unbedingt abzulehnen (vgl. hierzu Tabelle 3, Teil V).

Innerhalb der Gesamtgattung bietet sich eine natürliche Gliederung dadurch dar, daß im Unter-callovien nur Kosmoceraten mit einfacher Berippung und wenig differenzierter Schalenform vorkommen, aus denen mindestens vier Äste hervorgehen, die sich im höheren Callovien jeweils in dieser oder jener Richtung spezialisieren. Jeder dieser natürlichen Gruppen geben wir den Rang einer Untergattung und unterscheiden in formaler Anlehnung an O. ABEL eine Stammuntergattung *Keplerites* (Unter-callovien), die als Basis die Zweiguntergattungen trägt. Damit erhält die Gattung einen klaren inneren Aufbau im Sinne des nachstehenden Schemas, das zugleich beschreibende, genetische und stratigraphische Bedeutung besitzt. Bei der Aufstellung von Untergattungen wird man



ökonomisch verfahren und nicht jeden kleinen Sproß besonders benennen. Vielmehr dürfte es genügen, bei *Spinikosmoceras* z. B. von einem *ornatum*- und einem *aculeatum*-Ast zu sprechen usw. Die ungenügend bekannten Arten bleiben unmittelbar bei der Gattung *Kosmoceras* s. l. und werden sich vielleicht später in weitere Untergattungen eingliedern lassen.

Die Abgrenzung der Arten ist noch mehr als die der Gattungen und Untergattungen der Willkür unterworfen, denn natürliche Trennungen gibt es so gut wie nirgends. Man könnte zwar vorschlagen, die Schnitte an die Gabelungsstellen von Stamm-linien zu legen, aber das ist nicht allemal praktisch, z. B. sind die *Spinikosmoceras*-formen vor und nach der Abspaltung des *ornatum*-

Zweiges ganz ununterscheidbar. Im wesentlichen ist man bei der Arzteilung außer der Verpflichtung zur Übersichtlichkeit durch gewisse historische Bindungen gehalten, denn es ist zweckmäßig, die bereits früher aufgestellten Arten nach Möglichkeit zu übernehmen und in das neue System einzufügen. Die Unterscheidungsmerkmale der Arten sind am besten alternativ zu fassen, indem man sich auf Eigenschaften stützt, die der älteren Art noch fehlen und erst im Laufe der Entwicklung erworben werden. Einige Beispiele, bei denen die Arten bereits in zeitlicher Reihenfolge angeordnet sind, mögen dies belegen. Rein qualitative Artdiagnosen sind häufig zu unbestimmt und auch quantitative Festlegungen sind nicht empfehlenswert, da sie für die Variabilität zu wenig Raum lassen.

Tabelle 128.

Die Unterscheidungsmerkmale der Arten des *Zugokosmoceras*-Stammes.

Schlußwindung skulptiert	Rippen und Knoten durchlaufend	Außenrippengebündelt	<i>Pronia</i>
		Außenrippen einfach	<i>Grossowrei</i>
	Nur Außenknoten durchlaufend		<i>obductum</i>
Schlußwindung glatt	Flankenknoten zugleich mit den Rippen verschwindend, nicht überwachsen		<i>Jason</i>
	Flankenknoten eher als die Rippen ver- schwindend, überwachsen		<i>enodatum</i>

Tabelle 129.

Die Unterscheidungsmerkmale der Arten des *Spinikosmoceras*-Stammes.

Windungsquerschnitt gleichseitig-sechseckig	Außenrippen gebündelt		<i>ornatum</i>
	Außenrippen einfach		<i>Pollux</i>
Windungsquerschnitt hochsechseckig	Außenrippengebündelt	Durchlaufende Zwischenrippen	<i>transitionis</i>
		Keine Zwischenrippen	<i>aculeatum</i>
	Außenrippen einfach		<i>Castor</i>

Bei der Aufstellung von Unterarten ist ebenfalls das chronologische und genetische Prinzip zu beachten, denn die Art bleibt ja nicht konstant, sondern durchläuft eine unendliche Anzahl von

kleinsten zeitlichen Formänderungen, die als Mutationen (im Sinne W. WAAGENS) oder als Artstufen zu bezeichnen sind. In der Praxis wird man sich mit der Ausscheidung weniger Stadien begnügen müssen; mir scheinen zwei zu genügen, d. h. man zerlegt die Art in 2 Unterarten

Phylogenetische Frühform } bzw. <sup>a</sup> } mutatio *anterior*  
 Phylogenetische Spätform } <sup>n</sup> } mutatio *posterior*<sup>1)</sup>.

Zur älteren Unterart gehören Exemplare, die noch Anklänge an die Ahnenform aufweisen, in die jüngere diejenigen, die sich schon in der Richtung auf die nächste Art hin entwickeln.

Zweckmäßigerweise wird man schließlich noch in die Lücke zwischen zwei Arten eine weitere Unterart einfügen, die den Übergang von der einen zur andern vermittelt und die Einordnung von Zwischenformen ermöglicht. Diese wird, wie bereits üblich, als *media forma* (m. f.) bezeichnet.

Einer unveränderten Anwendung der genannten Bezeichnungen stehen allerdings in manchen Fällen die Prioritätsregeln der Nomenklatur entgegen, nach denen diejenige Subspezies, in deren Bereich der Arttypus, also das Urstück, fällt, mit dem Artnamen zu belegen ist. Damit steht der Name für eine Mutation, mag es nun die frühe oder späte sein, bereits fest, auch die andre darf nur dann *anterior* bzw. *posterior* genannt werden, wenn sie keine früher begründete Art umfaßt.

Die systematische Zerlegung einer Stammlinie gewinnt somit etwa folgendes Aussehen:

Gattung	Untergattung	Art	Unterart
Kosmoceras	Zugokosmoceras	Proniae	{ <i>duplicosta</i>
			{ <i>Proniae</i>
			m. f. <i>Grossouvrei-Proniae</i>
		Grossouvrei	{ <i>Grossouvrei</i>
			{ <i>anterior</i>
			m. f. <i>obductum-Grossouvrei</i>
		obductum	{ <i>posterior</i>
			{ <i>obductum</i>
			m. f. <i>Jason-obductum</i>
		Jason	{ <i>Jason</i>
{ <i>Sedgwickii</i>			
	m. f. <i>enodatum-Jason</i>		
enodatum	{ <i>posterior</i>		
	{ <i>enodatum</i>		

1) In manchen Fällen mag auch noch eine dritte mutatio *media* am Platze sein.

Nach diesen Grundsätzen, die eine schmiegsame Anpassung der notwendigerweise diskontinuierlichen Systematik an das fließende phylogenetische Geschehen ermöglichen sollen, ist im Teil V verfahren, in dem am Beispiel der Kosmoceraten die praktische Anwendbarkeit der Methode vorgeführt ist. Gattung, Untergattungen und Arten sind mit Beschreibung und Diagnosen gegeben, die Entwicklung innerhalb der Art, die zur Kennzeichnung der Artstufen *anterior* und *posterior* dienen soll, ist dargestellt, die Zwischenformen zwischen den Arten sind gleichfalls beschrieben. Zwar werden auf diese Weise die Fossilnamen länger, aber sie erhalten dafür auch einen klareren Inhalt, und außerdem ist es für viele Zwecke ja garnicht notwendig oder möglich, bis zur Unterart vorzudringen. Es erscheint gerade als besonderer Vorteil, daß die quaternäre Nomenklatur einem Dezimalsystem gleicht, in das man die Fossilien mit beliebiger Genauigkeit einordnen kann, z. B.

*Kosmoceras*

*Kosmoceras (Zugokosmoceras)*

*Kosm. (Zugokosm.) enodatum*

*Kosm. (Zugokosm.) enodatum enodatum*

*Kosm. (Zugokosm.) enodatum enodatum*, Enddurchmessermittelwert = 56 mm

und wo man je nach der Güte der Erhaltung, der Menge des vorliegenden Materials und der notwendigen stratigraphischen Genauigkeit früher oder später mit der Bestimmungstreppe aufhören kann. Vergleicht man unsere letzte Bezeichnung mit der BUCKMANSchen Benennung *Catasigaloceras curvicerclus* für die gleiche Form, so erhellt, daß bei der gesonderten artlichen Abtrennung jeder Unterart und Varietät alle Übersicht verloren gehen muß.

### 3. Statistische Biostratigraphie und Stratigraphie.

Historisches. Stratigraphie und Paläontologie stehen in engem Zusammenhange, denn die fossile Tierwelt liefert — abgesehen von sterilen Schichtkomplexen, in denen andere Korrelationsprinzipien in Anwendung kommen müssen — die Mittel zur zeitlichen Vergleichung und Einstufung der Sedimentfolgen. W. SMITH leistete zu Beginn des 19. Jahrhunderts die grundlegende Arbeit auf diesem Gebiete, ihm folgten um die Mitte des Jahrhunderts F. A. QUENSTEDT und OPPEL. Letzterer gliederte den Jura Mitteleuropas in eine große Anzahl von Schichtkomplexen, die er Zonen nannte, durch bestimmte, ihnen eigentümliche Formengesellschaften kennzeichnete und nach einer Leitart bezeichnete. Damit wurde

er zum Begründer der „Faunenzone“, die noch heute zu Gliederungszwecken viel benutzt, ja von manchen Autoren, insbesondere von DIENER (1925) für die Grundlage der Biostratigraphie angesehen wird.

Inzwischen, in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts, hatte bereits W. WAAGEN (1869) eine Gleichsetzung der systematischen mit den chronologischen Kategorien angebahnt und war, angeregt durch DARWIN, für eine stärkere Betonung historisch-phylogenetischer Fragen eingetreten. Er ging von seinen Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Oppelien aus, bei denen er mehrere Linien unterschied, die je aus einer Reihe von aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen bestehen, welche er als Mutationen zum Unterschied von den gleichzeitig lebenden Variationen trennte. Jede Mutation schien ihm einem OPPELSCHEN Zonenintervall zu entsprechen, damit schuf er den Begriff der Biozone, bei der die Zeit durch die lückenlose Aufeinanderfolge der Arten einer und derselben Stammreihe gemessen wird, zum Unterschied von der Faunenzone, deren Definition eine ganze biologische Gemeinschaft von recht verschiedenem stratigraphischen Wert zugrunde liegt. Trotzdem auch NEUMAYR für die WAAGENSCHEN Gedanken eintrat und sie weiter ausbaute, fand die Biozone späterhin nur wenig Anwendung, erst in jüngster Zeit haben POMPECKJ (1914) und sehr entschieden WEDEKIND (1916, 1918) ihre Bedeutung hervorgehoben, denen sich SALFELD (1921), H. FIEBIGER (1922), FIEBIGER (1923) u. a. anschlossen.

Die Biozone. So eindeutig und durchsichtig die theoretische Definition der Biozone ist, so schwierig ist ihre praktische Abgrenzung im Gelände, denn nur an wenigen Stellen darf man sicher sein, daß mit dem ersten Auftreten der Art die Untergrenze, mit ihrem Verschwinden die obere Grenze der Biozone zu ziehen ist; mit andern Worten, wir stellen in den meisten Fällen nur die lokale Existenzdauer, nicht die absolute Lebensdauer einer Art fest (POMPECKJ), messen also zumeist nur Teilzonen (FIEBIGER) oder Lager (WEDEKIND) ohne natürliche Grenzen, nicht aber die eigentliche holobiontische (WEDEKIND) Biozone.

Hier vermag nun die statistische Biostratigraphie einzugreifen und zu erweisen, welche Vorteile die Einführung numerischer Methoden und der phylogenetischen Betrachtungsweise in die Stratigraphie zu bieten vermag. Ist der Ablauf der Stammesevolution innerhalb einer Reihe bekannt, so ist damit die Möglichkeit gegeben, kontinuierliche Zonenfolgen im Sinne W. WAAGENS und WEDEKINDS aufzustellen, die aus den unmittelbar aufeinanderfol-

genden Gliedern einer Entwicklungslinie bestehen und die beste Grundlage der geologischen Zeitrechnung bilden, da hierbei weder ein Übersehen noch eine doppelte Messung von Intervallen vorkommen kann. Ferner läßt sich ohne weiteres entscheiden, ob in einem bestimmten Profil die vollständige Biozone oder nur eine Teilzone entwickelt ist, je nachdem, ob sämtliche Artstufen vorliegen oder ob bestimmte Stadien fehlen.

Verfeinerung der Zeitmessung. Bereits oben wurde eine engere Annäherung von Nomenklatur, Phylogenie und Stratigraphie befürwortet. Führt man dies konsequent durch, so gelangt man zu folgender Gegenüberstellung:

Gattung	Stufe
Untergattung	Unterstufe
Art	Biozone
Unterart	Unterzone
Zwischenform (m. f.)	Zwischenzone
Artstufe	Zonenstufe,

bei der jedem systematischen Begriff ein Zeitelement entspricht in dem Sinne, daß die Unterzone die Lebensdauer der Unterart umfaßt usw. Je größer das Material ist, desto mehr läßt sich die geologische Zeitmessung verfeinern, anfangs mit Hilfe qualitativer Merkmale, bei der Festlegung der Artstufe bzw. Zonenstufe schließlich mittels der Statistik (durch Vergleich der Mittelwerte oder der Variationskurven). Jeder Stamm und jede Art sind in kontinuierlicher Entwicklung begriffen, deren einzelne Stufen sich zahlenmäßig festlegen lassen und zwar um so genauer, je größer die Menge der Individuen ist, die aus einem bestimmten Horizont vorliegt und je kleiner die Variabilität des benutzten Merkmals bleibt, da ja der Fehler des Mittelwertes direkt proportional der Standardabweichung ist und im umgekehrten Verhältnis zur Wurzel aus der Anzahl steht. Zieht man etwa, um ein Beispiel zu nennen, in Betracht, daß der Enddurchmesser von *Kosm. Jason* im Laufe der Zeit von 90 auf 120 mm, also um 30 mm wächst und eine mittlere Standardabweichung von ca. 10 mm besitzt so wird der mittlere Fehler  $m$  des Mittelwerts einer Population von 25 Exemplaren rund 2 mm betragen. Da nun 2 Mittelwerte erst dann als mit Sicherheit voneinander verschieden gelten dürfen, wenn ihr Abstand  $A$  größer als

$$A > 3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$$

ist, wo  $m_1$  und  $m_2$  die beiden mittleren Fehler bedeuten, so kann man bei einem Material von 25 Stück bereits vier Artstufen mit

einer gegenseitigen Differenz von 8 mm mit fast völliger statistischer Sicherheit unterscheiden, bei 100 Exemplaren 8 Stufen mit 4 mm Abstand usw. Die wachsende Größe der Aufsammlungen ermöglicht also eine immer feinere Einteilung in Artstufen, stratigraphisch gesprochen eine immer mehr verfeinerte Gliederung der Zonen in Zonenstufen.

**Grenzen der statistischen Methode.** Vom Standpunkte der Wahrscheinlichkeitsrechnung könnte man damit ad infinitum fortfahren und so allmählich minutiöse Zeitintervalle festlegen, praktisch aber hat die Methode ihre Grenzen, die, ganz abgesehen von der Materialbeschaffung, in der Pletenbildung und in der Tatsache begründet liegen, daß die Entwicklung nicht ständig im selben Sinne fortschreitet. Über die postmortale Auslese, die Möglichkeiten, sie zu erkennen und abzuschätzen, sowie über ihre Wirkung ist bereits oben (S. 40) ausführlich gehandelt, sodaß an dieser Stelle ein Hinweis genügt. Von Bedeutung ist vor allem die Tatsache, daß die Aussiebung der Pleten aus der ursprünglichen Population in verschiedener Richtung und Intensität vor sich gehen kann und daß sich dabei die Variationskurven und die Mittelwerte nicht unbeträchtlich verschieben, sodaß ein numerischer Vergleich von verschieden stark ausgelesenen Fossilgesellschaften zu falscher Parallelisierung zu führen vermag. Zweitens ist zu beachten, daß sich die Entfaltung der gemessenen Merkmale nicht stetig progressiv in der gleichen Richtung vollzieht, sondern daß bei wohl sämtlichen Eigenschaften Haltepunkte und kürzere oder längere rückläufige Bewegungen in die Entwicklungskurve eingeschaltet sind. Zwar kann man der Gefahr bis zu einem gewissen Grade entgehen, indem man sich auf Merkmale stützt, die sich sehr rasch und ohne beträchtliche Rückschläge entwickeln, gänzlich aber wird das wohl niemals möglich sein.

So müssen wir uns mit der Feststellung begnügen, daß die geologische Zeitrechnung durch die Einführung der Statistik beträchtlich genauer gestaltet werden kann, was für viele Fragen der Parallelisierung, der Sedimentpetrographie und der Tiergeographie (Wanderungen) von Vorteil ist, daß aber mit der zunehmenden Verfeinerung der Methoden auch die Fehlerquellen wachsen, bis sie schließlich größer als der erreichte Fortschritt werden.

#### 4. Statistische Biostratigraphie und Sedimentpetrographie.

**Die Lücken.** Die Vorteile und die neuen Ergebnisse, die sich auf dem Gebiete der Entstehung der Sedimentgesteine erzielen lassen, liegen nicht zum wenigsten in der verschärften

Chronologie begründet. Die Entwicklung verläuft kontinuierlich, und alle Sprünge sind nur durch Überlieferungslücken vorgetäuscht; auf Grund dieser Tatsache ist es umgekehrt möglich, an Hand der Evolution eines Stammes die Kontinuität oder Lückenhaftigkeit einer Sedimentsäule zu überprüfen, die Geschwindigkeit des Absatzes in verschiedenen Profilen durch Mächtigkeitsmessungen zu vergleichen und sogar die relative Dauer der Lücken auf Grund der Größe der Entwicklungssprünge abzuschätzen, wengleich gerade bei diesem letzteren Punkte die nicht orthogenetische Entwicklung der Organismen eine gewisse Fehlerquelle bildet. Immerhin ersieht man aus Tabelle 37 (S. 82), daß eine ungefähre Angabe über die Länge der nicht überlieferten Zeit möglich ist.

Bruchschillagen. Während der Sedimentationslücken, die petrographisch als Breccienhorizonte kenntlich sind, ist eine starke gerichtete Auslese der leeren Gehäuse eingetreten, bei der zumeist die großen zertrümmert oder fortgeführt, die kleinen dagegen wenig beschädigt wurden, wie sich durch die rechnerische Ergänzung der zerbrochenen Schalen nachweisen ließ. Die Entwicklung der Stämme geht jedoch unbekümmert um diese Vorgänge weiter. Biologische Ursachen, etwa Massensterben, dürften für die Entstehung der Breccienhorizonte also kaum von Bedeutung gewesen sein, vielmehr handelt es sich um Folgeerscheinungen tektonischer Bewegungen, epirogener Hebungen und Senkungen des Meeresbodens, die einen Wechsel von bewegter Flachsee und stillerem Tiefwasser bedingten. Für die Deutung von marinen Fossilkonzentrationen ergeben sich somit neue Möglichkeiten. Postmortale Auslesevorgänge sind ja von Muschelpflastern bereits bekannt und dürften sich wohl auch noch in andern Fällen ebenso wie die zugehörigen zeitlichen Lücken nachweisen lassen<sup>1)</sup>.

Schichtung und Fossilerhaltung. Zu den gleichen Schlüssen führen Untersuchungen über das Auftreten der Feinschichtung und des Bitumengehaltes in den Tonen sowie über die Verteilung des Benthos und die Bedingungen der Fossilerhaltung. Es ergab sich das Bild, daß sich im schlecht durchlüfteten Stillwasser feingeschichtete Tone mit ziemlich viel unzersetzten organischen Resten und gut erhaltenen Fisch- und Krebsleichen absetzten, da sich während anärober Zeiten keine Fauna am Meeresboden halten konnte. Während der Unterbrechungsperioden jedoch strömte sauerstoffreiches Wasser über den Grund und erlaubte die Ansiedlung einer reichen benthonischen Tierwelt, die eine teil-

1) Vgl. neuere Arbeiten von R. RICHTER (1920—27) und H. FREBOLD (1927).

weise Entbituminierung und Entschichtung herbeiführte. Ähnliche Erscheinungen, gleichfalls mit dem Auftreten von Chondriten, Fucoiden usw. verknüpft, sind ja bereits aus vielen andern Formationen bekannt (vgl. die Arbeiten von R. RICHTER), z. B. im Posidonienschiefer, und dürften auch hier mit dem Wechsel der Durchlüftung und der Lückenhaftigkeit der Sedimentation im Zusammenhang stehen.

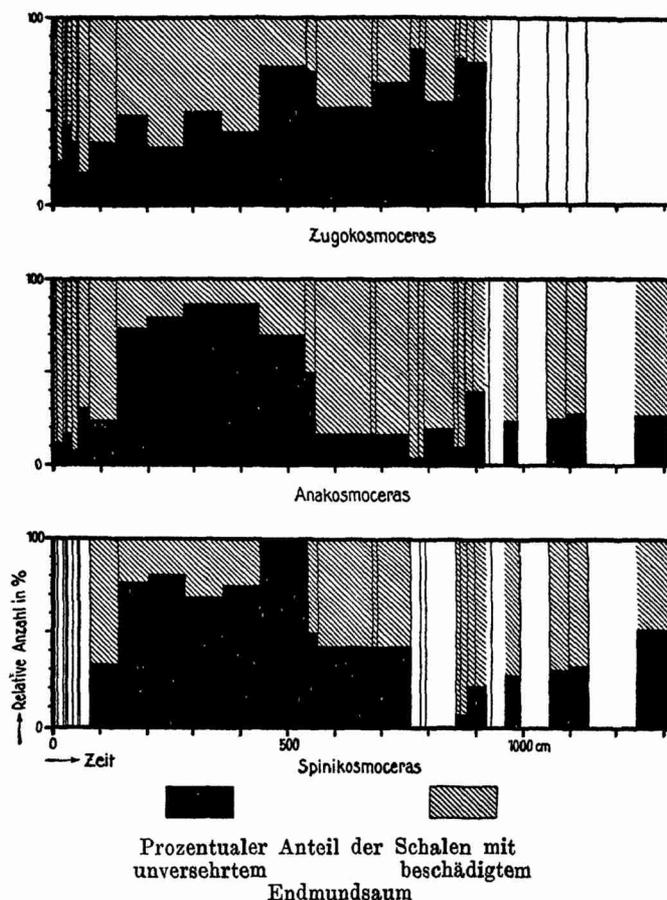


Abb. 56. Die relative Menge der heilen und teilweise zerbrochenen Schalen in den Stämmen *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras*.

Nicht unwichtige Ergebnisse verspricht ferner eine genauere Beachtung des Erhaltungszustandes und der Einbettungsart der Fossilien, worüber neuere Veröffentlichungen von R. RICHTER (1920—27) und J. WEIGELT (1927) vorliegen. Welche Schlüsse aus der Zusammensetzung der Breccienlagen zu ziehen sind, wurde ja bereits

oben erläutert. Berücksichtigt man andererseits nur die Tonkomplexe, wie es in den obenstehenden Diagrammen Abb. 56 geschehen ist, so ergibt sich, daß die relative Menge der heilen *Anakosmoceras*- und *Spinikosmoceras*gehäuse sehr nahe parallel verläuft, oft sogar in Einzelheiten. Man darf daher wohl in den Diagrammen dieser Stämme ein ziemlich getreues Bild der Intensität der Wasserbewegung sehen, wobei im Zeitraum 136—539 cm die größte Ruhe herrschte. Die abweichende Kurve von *Zugokosmoceras* dürfte durch andre Faktoren (Schalenwandstärke usw.) bedingt sein.

Es ist eine Aufgabe späterer Untersuchungen, die Unterbrechungsfugen regional über weitere Flächen zu verfolgen und damit eine verfeinerte Analyse der zyklischen Sedimentation und der sie bedingenden epirogenen Bewegungen anzubahnen. Vor allem aber verdienen die Begriffe der kontinuierlichen Sedimentation und der kondensierten Schichtfolgen eine Überprüfung, die sich ja mit statistischen Methoden erreichen lassen wird, es sei nur daran erinnert, daß Kondensation und Aufarbeitung durch Vergleich der Variationsbreite festzustellen sind.

##### 5. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil IV.

Der Genetik vermögen die statistischen Methoden völlig objektive und hypothesenfreie Ergebnisse über den Ablauf der Stammesentwicklung zu liefern. Diese besagen, daß die Evolution wohl kontinuierlich, aber keineswegs geradlinig verläuft; nicht selten ist sie durch kleinere und größere Rückschritte unterbrochen, sodaß man keineswegs überall von strenger Orthogenese und Irreversibilität der Entwicklung sprechen darf. Die Kontinuität ist naturgemäß nur statistisch aufzufassen, im einzelnen mögen sich bald hier, bald dort kleine Sprünge vollziehen (S. 227). Ob die Ursachen der Entwicklungsschwankungen, die häufig in verschiedenen Stämmen parallel verlaufen und sich zu auffälligen Trachtenmoden steigern können, exogen oder endogen bedingt sind, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, doch spricht manches für das letztere. Orthogenetische Reihen scheinen jedenfalls zu baldigem Arttode verurteilt zu sein (S. 228). Direkte Beziehung zwischen Sedimentbeschaffenheit und Artumwandlung lassen sich nicht nachweisen; scheinbare Zusammenhänge sind durch postmortale Aufbereitungsvorgänge zu erklären (S. 229). Die Aufspaltung von Stammreihen vollzieht sich anscheinend in Zeiten gesteigerter Variabilität. Da nun die Variationsbreite verschiedener Stämme in phylogenetischer Korrelation steht, so wird das gehäufte Auftreten neuer Äste in den Zeiten der Labilität erklärlich. Welche Ereignisse den Anstoß zur Auf-

teilung von Stämmen gaben, wird sich erst entscheiden lassen, wenn der Herd der Artentstehung durch tiergeographische Untersuchungen zweifelsfrei festgelegt ist (S. 230). Die biogenetische Regel stimmt in vielen Fällen, vor allem in orthogenetischen Reihen recht gut, in andern ergeben sich erhebliche Abweichungen (S. 230).

Die Systematik hat die Aufgabe, die fließende Linie der Stammesentwicklung in einzelne Abschnitte zu zerlegen, und wird dies am besten unter Beachtung der Grundsätze der Phylogenie und Ökonomie durchführen können. Art, Untergattung und Gattung sind von Konvergenzen frei zu halten, streng monophyletisch aufzubauen und nach Möglichkeit in nicht allzugroßer Zahl aufzustellen. Die statistische Biostratigraphie vermag hier wertvolle Hilfe zu bieten, indem sie die Reinheit der Arten usw. prüft und deren wahre Kennzeichen besser als bislang zu ermitteln gestattet (S. 231 ff.).

Für die Nomenklatur ist das quaternäre System empfehlenswert, das eine sehr übersichtliche Gliederung ermöglicht, insbesondere, wenn man die Unterarten nicht rein morphologisch, sondern zugleich chronologisch faßt, indem man innerhalb der Art mehrere aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien (*mutatio anterior, media, posterior*) ausscheidet und damit die Annäherung der systematischen und stratigraphischen Begriffe fördert (S. 234 ff.). Die Klassifikation der Gattung *Kosmoceras* (vgl. Teil V) dient als Probe auf die entwickelten Anschauungen. Das Genus ist in eine Stammuntergattung und mehrere Zweiguntergattungen geteilt, diese wieder in Arten und Unterarten, wobei noch *mediae formae* die Lücken zwischen zwei Arten ausfüllen (S. 237).

In der Stratigraphie wird gegenüber der sehr unbestimmt gefaßten und oft nur faziell bedingten Faunenzone für die Anwendung der Biozone eingetreten und zwar insbesondere für die kontinuierliche Faunenfolgenfolge, deren Leitarten aus einer Stammlinie genommen sind und daher lückenlos aufeinander folgen (S. 238 ff.). Statistische Methoden ermöglichen es, die Ober- und Untergrenze der Biozone genau festzulegen und darüber hinaus die Zeitmessung erheblich zu verfeinern, indem man die Entwicklung innerhalb der Art numerisch verfolgt, d. h. von der Art, bzw. Zone zu Unterarten bzw. Unterzonen und Artstufen, bzw. Zonenstufen übergeht (S. 240). Andererseits hat die statistische Zeitmessung auch wieder ihre Grenzen, die dadurch gegeben sind, daß die Entwicklung der Organismen nicht linear progressiv verläuft und die Pletenbildung zu verfälschten Mittelwerten führt (S. 241).

Für die Sedimentpetrographie bringt die statistische

Biostratigraphie den Vorteil, daß die Geschwindigkeit und die Lücken der Sedimentation genauer festzulegen sind und bis zu einem gewissen Grade meßbar werden (S. 241). Die Bruchschillpflaster mit ihren ausgelesenen Fossildecken sind häufig von Benthos besiedelt, ihr unmittelbarer Untergrund ist von wühlenden Tieren entbituminisiert und entschichtet und steht damit im Gegensatz zu den feingeschichteten bituminösen Tonen, die in sauerstoffarmen Tiefen abgelagert sind (S. 242). Es erwächst die Aufgabe, die verschiedenen Faziestypen mit ihrer wechselnden Erhaltung der Fossilien, insbesondere auch die Schalenkonzentrationen, die manche Parallelen mit den Gesteinen anderer Formationen aufweisen, in ihrer zyklischen Aufeinanderfolge regional zu untersuchen und damit eine verfeinerte Analyse der sie bedingenden epirogenen Bewegungen anzubahnen (S. 243).

## Literaturverzeichnis.

- ABEL, O., Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919.
- ANDREWS, CH. W., A descriptive Catalogue of the marine Reptiles of the Oxford clay. Part. I u. II. London 1910—13.
- BENTZ, A., Über Stenocerasen und Garantianen, insbesondere aus dem Mittleren Dogger von Bielefeld. Jahrb. Preuß. Geol. L.-A. Bd. 49. S. 138. 1928.
- BEURLEN, K., Paläontologische Beiträge zur Entwicklungslehre. Die Erde. Bd. 4. S. 241. 1926.
- BRINKMANN, R., Der Dogger und Oxford des Südbaltikums. Jahrb. Preuß. Geol. L.-A. Bd. 44. S. 477. 1923.
- Über die sedimentäre Abbildung epirogener Bewegungen sowie über das Schichtungsproblem. Nachr. Ges. d. Wiss. Göttingen. Math.-nat. Kl. 1925. S. 202.
  - Der ostpreussisch-litauische Dogger und Unteroxford. Schriften d. Phys.-ök. Ges. Königsberg. Bd. 65. S. 49. 1927.
- BUBNOFF, S. v., Die ladinische Fauna von Forno. Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 14. S. 256. 1921.
- BUCKMAN, S. S., Type Ammonites. Part III—VII. London 1921—27.
- DACQUÉ, E., Zur systematischen Speziesbestimmung. N. Jahrb. f. Min. etc. Beil.-Bd. 22. S. 639. 1906.
- Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921.
- DAVIES, A. M., The zones of the Oxford and Ampthill clay in Buckinghamshire and Bedfordshire. Geol. Mag. N.s. Dec. VI. vol. 3. S. 395. 1916.
- DIENER, C., Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. N. Jahrb. f. Min., etc. 1912, Bd. 2. S. 67.
- Paläontologie und Abstammungslehre. 2. Aufl. Leipzig 1920.
  - Grundzüge der Biostratigraphie. Leipzig-Wien 1925.
- DÜRKEN, B. u. SALFELD, H., Die Phylogenese. Fragestellungen zu ihrer exakten Erforschung. Berlin 1921.
- FIEGE, K., Ein biostratigraphischer Vergleich der Arietenschichten Württembergs und Norddeutschlands. Z. D. Geol. Ges. Bd. 78. M.-B. S. 201. 1926.
- Biostratigraphie der Arietenschichten. Diss. Göttingen 1923 (erscheint in Paläontogr.).
- FREBOLD, H., Phylogenie und Biostratigraphie der Amaltheen. 15. Jahresber. Niedersächs. Geol. Ver. S. 17. 1922.
- Über cyclische Meeressedimentation. Leipzig 1925.
  - Die paläogeographische Analyse der epirogenen Bewegungen und ihre Bedeutung für die Stratigraphie. Geol. Arch. 4. Jahrg. S. 223. 1927.

- GOSSELET, J., Etude sur les variations du *Spirifer Verneuli*. Mém. soc. géol. du Nord. t. IV. S. 5. 1894.
- GRÜNEBERG, H., Die Verwendung der Erblichkeitslehre bei der Analysierung fossiler Populationen. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 44. S. 283. 1927.
- Inzwischen erschien:
- Vererbungswissenschaftliche Studien über einige Murchisonien des oberen Mitteldevons. Z. D. Geol. Ges. Bd. 79. S. 385. 1927.
- HERTWIG, P., Vererbungslehre in: OPPENHEIMER-PINCUSSEN: Tabulae biologicae. Bd. 4. S. 114. 1927.
- JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1926.
- JUDD, J. W., The Geology of Rutland. Mem. Geol. Surv. England 64. 1875.
- KLÄHN, H., Der Wert der Variationsstatistik für die Paläontologie. Ber. naturf. Ver. Freiburg i. Br. Bd. 22. S. 1. 1920.
- KLÜPFEL, W., Über die Sedimente der Flachsee im Lothringer Jura. Geol. Rdsch. Bd. 7. S. 97. 1916.
- LAHUSEN, J., Die Fauna der jurassischen Bildungen des Rjasanschen Gouvernements. Mém. Com. Géol. vol. 1. 1883.
- LOTZE, F., Beitrag zur Kenntnis der Mutationen von *Calceola sandalina* L. Senckenberg. Bd. 10. S. 158. 1928.
- NEAVERTON, E., The zones of the Oxford clay near Peterborough. Proc. Geol. Ass. vol. 36. S. 27. 1925.
- NIKITIN, S., Die Jura-Ablagerungen zwischen Rybinsk, Mologa und Myschkin an der Oberen Wolga. Mém. Ac. Sc. St. Petersburg. 7. série t. 28. 1881.
- Der Jura der Umgegend von Elatma. Mém. Soc. Nat. Moscou. t. 20, 21. 1881—85.
- Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernements Kostroma. Verh. Russ. min. Ges. 2. Serie. Bd. 20. S. 13. 1885.
- PHILLIPS, J., A monograph of the British Belemnitidae. Palaeontogr. Soc. vol. 23. 1870.
- PIA, J. v., Zur Kritik des Gattungsbegriffes. Mit Diskussion. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. S. (145). 1921.
- POMPECKI, J. F., Die Bedeutung des schwäbischen Jura für die Erdgeschichte. Stuttgart 1914.
- PRATT, S. P., Description of some new species of Ammonites found in the Oxford clay near Christian Malford. Ann. a. Mag. nat. hist. vol. 8. S. 161. 1842.
- REUTER, L., Die Ausbildung des oberen Braunen Jura im nördlichen Teil der Fränkischen Alb. Geogr. Jahresh. 20. Jahrg. S. 1. 1908.
- RICHTER, R., Zur stratigraphischen Beurteilung von *Calceola* (*Calceola sandalina* LAM. n. mut. *lata* und *alta*). N. Jahrb. f. Min. etc. 1916. Bd. II. S. 31.
- Flachseebeobachtungen zur Geologie und Paläontologie I—XVI. Senckenb. Bd. 2—8. 1920—1927.
- Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Überblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. Pal. Zeitschr. Bd. 9. S. 193. 1927.
- SALFELD, H., Die Beziehungen zwischen Oxford clay und Kelloway beds (rocks). 2. Jahresber. Niedersächs. Geol. Ver. S. 65. 1909.
- SALOMON, W., Die Gruppendifinitionen in der Paläontologie. Sitzber. Heidelb. Ak. d. Wiss. Math.-nat. Kl. 1926. S. 13.

- SCHINDEWOLF, O. H., Prinzipienfragen der biologischen Systematik. Pal. Zeitschr. Bd. 9. S. 122. 1927.
- SMITH WOODWARD, A., Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. part. I—IV. 1889—1901.
- TRUEMAN, A. E., The use of *Gryphaea* in the correlation of the lower Lias. Geol. Mag. vol. 59. S. 256. 1922.
- VAVILOV, N. J., Studies on the origin of cultivated plants. Institut de bot. appl. Leningrad 1926.
- Geographical regularities in the distribution of the genes of cultivated plants. Bull. of appl. botany, genetics etc. vol. 17. S. 411. Leningrad 1927.
- WAAGEN, W., Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. BENECKES geogn.-pal. Beitr. Bd. 2. München 1869.
- WEDEKIND, R., Über die Grundlagen und Methoden der Biostratigraphie. Berlin 1916.
- Über Zonenfolge und Schichtfolge. Centralbl. f. Min. etc. 1918. S. 268.
- WEIGELT, J., Angewandte Geologie und Paläontologie der Flachseegesteine und das Erzlager von Salzgitter. Fortschr. d. Geol. u. Pal. H. 4. Berlin 1923.
- Die Bedeutung der natürlichen Aufbereitung für die Geschiebeforschung. Z. f. Geschiebeforschung. Bd. 3. S. 35. 1927.
- Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläontologische Bedeutung. Leipzig 1927.
- WEPFER, E., Die Gattung *Oppelia* im süddeutschen Jura. Palaeontogr. Bd. 59. S. 1. 1912.
- Über den Zweck enger Artbegrenzung bei den Ammoniten. Z. D. Geol. Ges. Bd. 65. M.-B. S. 410. 1913.
- WILLIAMS, H. S., Persistence of fluctuating variations as illustrated by the fossil genus *Rhipidomella*. Bull. geol. soc. Am. vol. 21. S. 295. 1910.
- WÓJCIK, K., Bathonien, Callovien und Oxfordien des Krakauer Gebietes. Stratigraphie. Anz. Ak. d. Wiss. Krakau. Math. nat. Kl. Reihe B. 1910. S. 750.
- WOODS, H., A monograph of the fossil Macrurous Crustacea of England. Palaeontogr. Soc. vol. 76 ff. 1925 ff.
- WOODWARD, H. B., The Jurassic rocks of Britain. vol. V. The middle and upper oolitic rocks of England. Mem. Geol. Surv. London 1895.
-

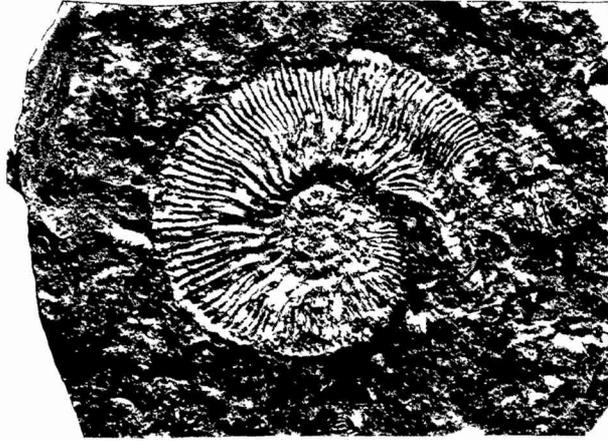
## Erklärung der Tafel I.

Fig. 1. Ein *Kosmoceras* aus dem Oxford clay von Peterborough als Beispiel für die Erhaltungsweise.

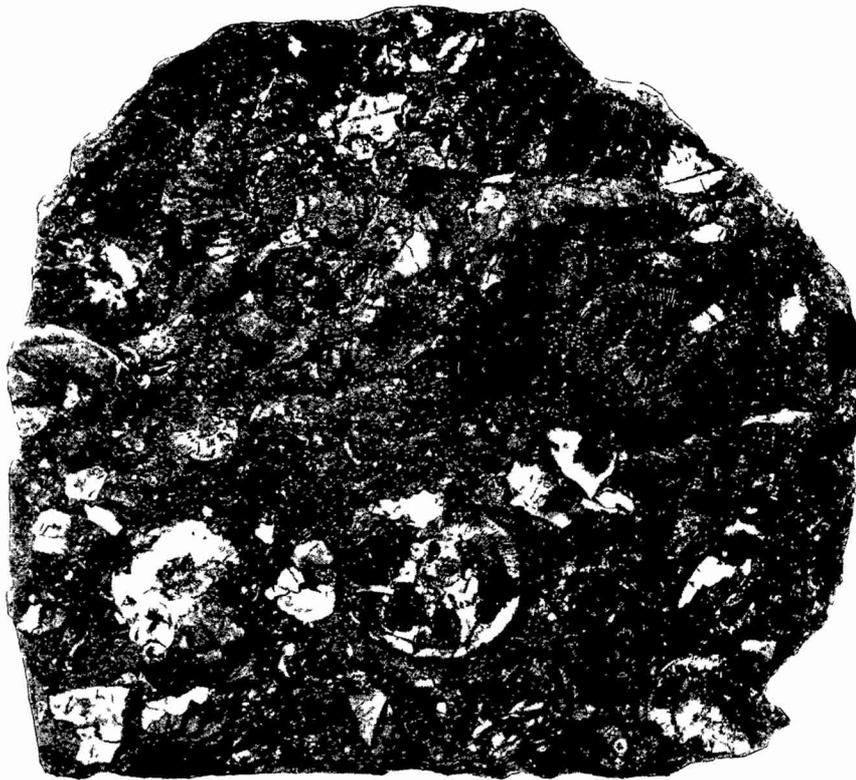
*Kosmoceras (Anakosmoceras) Gulielmi Gulielmi* Sow. aus dem Horizont 865 cm, London Brick Co., Kingsdyke b. Peterborough. Urstück zu Taf. III, Fig. 5.

Fig. 2. Bild einer Dachbankbreccienlage, bestehend aus einem Mosaik von Schalenbruchstücken und verletzten *Kosmoceras*-Gehäusen, die z. T mit Austern bewachsen sind.

Breccienlage 51 cm mit *Kosm. (Zugokosm.) enodatum*, London Brick Co. 2/4, Fletton b. Peterborough.



1



2

R. JONAS phot.



### Erklärung der Tafel II.

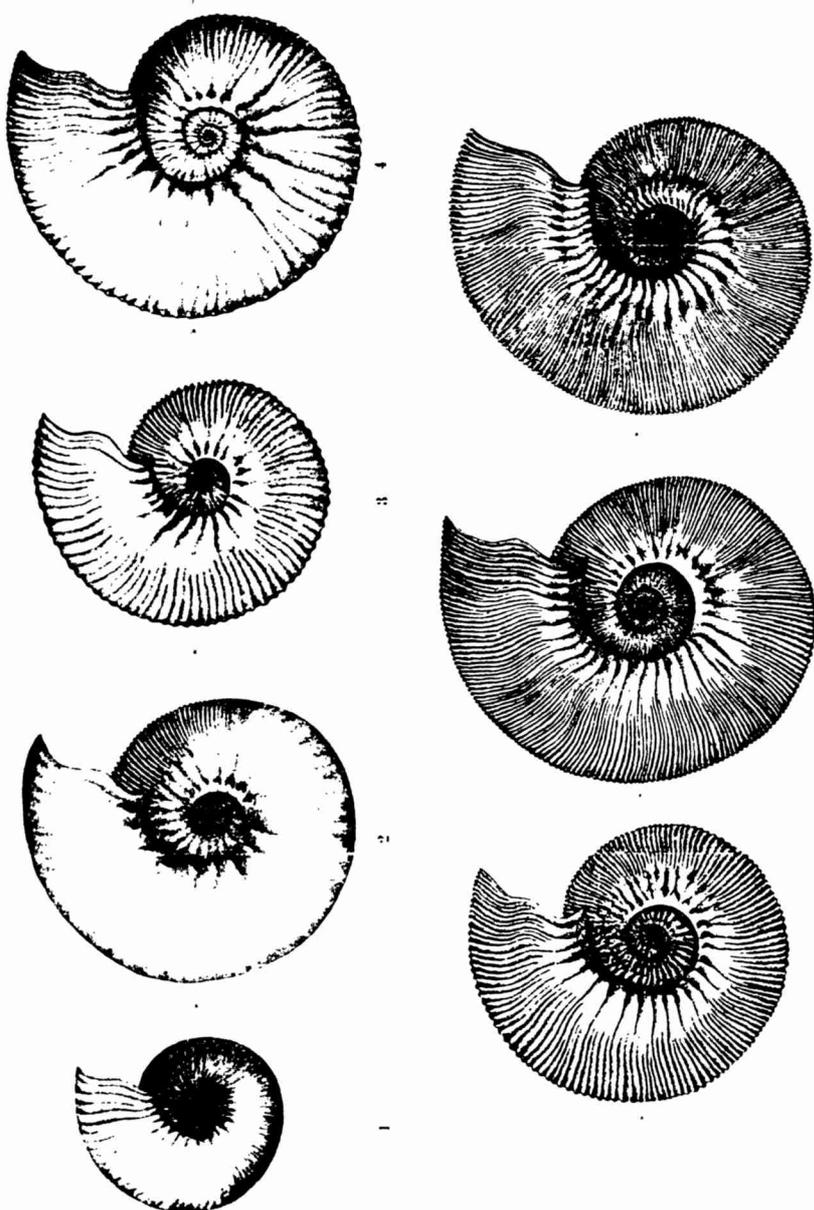
Die Figuren auf Tafel II und III sind unter Ergänzung leichter Harschzeichnungen auf photographischer Unterlage entworfen. Da die Schalen flachgedrückt erhalten sind, wurde auch auf den Zeichnungen die Rundung der Windung nur schwach angedeutet. Die Pfeile geben die Richtung der Entwicklung an.

Da es sich um die Wiedergabe von — wenn auch möglichst bezeichneten Individuen handelt, entsprechen die Figuren in Größe und Skulptur naturgemäß nicht immer den statistischen Mittelwerten.

#### *Zugokosmoceras*.

- Fig. 1. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *evolutum* posterior BRINKM. Horizont 30 cm, London Brick Co. 2/A, Fletton bei Peterborough. (Sammlung-Nr. 1060)
- Fig. 2. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *Jason* JASON REIS. Horizont 132 cm, London Brick Co. 2/A, Fletton bei Peterborough. (Sammlung-Nr. 797.)
- Fig. 3. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *abductum* *abductum* BUCKM. Horizont 185 cm, Iiter Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlung-Nr. 616.)
- Fig. 4. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *abductum* *posterior* BRINKM. Horizont 560 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlung-Nr. 1882.)
- Fig. 5. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *grossum* *anterior* BRINKM. Horizont 855 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlung-Nr. 858.)
- Fig. 6. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *grossum* *grossum* R. DE V. Horizont 992 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlung-Nr. 2613.)
- Fig. 7. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *Pomare* *diphlocostus* QUENST. Horizont 1291 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlung-Nr. 2278.)

Sämtliche Figuren in  $\frac{1}{4}$  natürlicher Größe.



P. KAROLICUS GER.

*Zugokosmoceras*



**Erklärung der Tafel III.**

**Anukosmoceras.**

Fig. 1. *Kosmoceras* (*Anukosmoceras*) *Gudolima anterior* BRINKM. Horizont 11 cm, London Brick Co. 2/4. Fletton bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 1217.)

Fig. 2. *Kosmoceras* (*Anukosmoceras*) *Gudolima* SOW. Horizont 51 cm, London Brick Co. 2/4. Fletton bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 1894.)

Fig. 3. *Kosmoceras* (*Anukosmoceras*) *Gudolima* SOW. Horizont 170 cm, Ifter Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 1526.)

Fig. 4. *Kosmoceras* (*Anukosmoceras*) *Gudolima* SOW. Horizont 540 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 359.)

Fig. 5. *Kosmoceras* (*Anukosmoceras*) *Gudolima* SOW. Horizont 465 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 2046.)

Fig. 6. *Kosmoceras* (*Anukosmoceras*) *compressum anterior* BRINKM. Horizont 1046 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 2439.)

**Spinukosmoceras.**

Fig. 7. *Kosmoceras* (*Spinukosmoceras*) *Castor anterior* BRINKM. Horizont 312 cm, Ifter Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 420.)

Fig. 8. *Kosmoceras* (*Spinukosmoceras*) *Castor* BRINKM. Horizont 670 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 1083.)

Fig. 9. *Kosmoceras* (*Spinukosmoceras*) *aculeatum anterior* BRINKM. Horizont 988 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 2023.)

Fig. 10. *Kosmoceras* (*Spinukosmoceras*) *aculeatum* EICHW. Horizont 1277 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 2192.)

Fig. 11. *Kosmoceras* (*Spinukosmoceras*) *Pollux* BRINKM. Horizont 987 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 2984.)

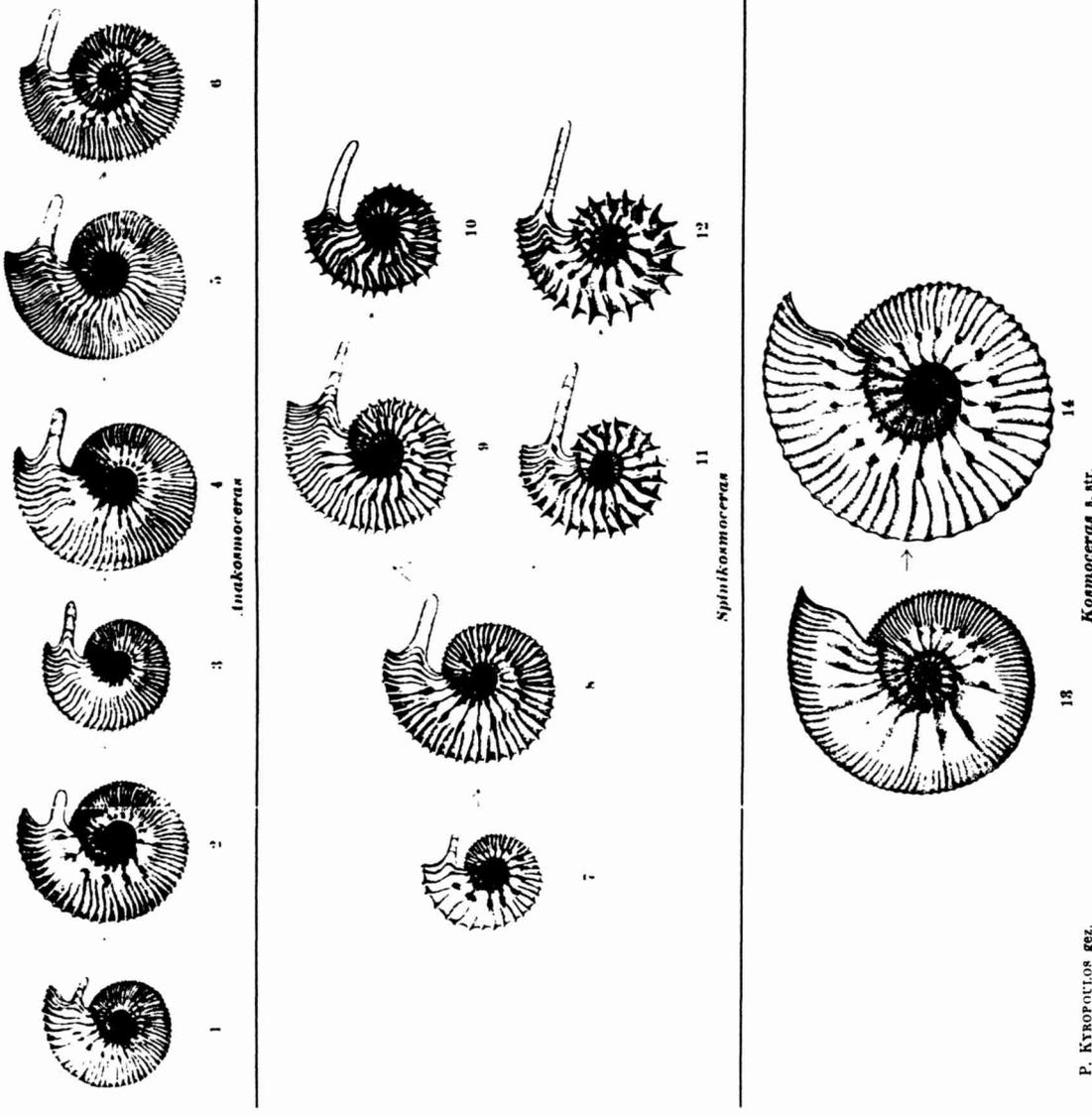
Fig. 12. *Kosmoceras* (*Spinukosmoceras*) *ornatum* v. SCHLÖTH. Horizont 986 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 2025.)

In dieser Figur sind die gebündelten Außenrippen etwas zu scharf gezeichnet.

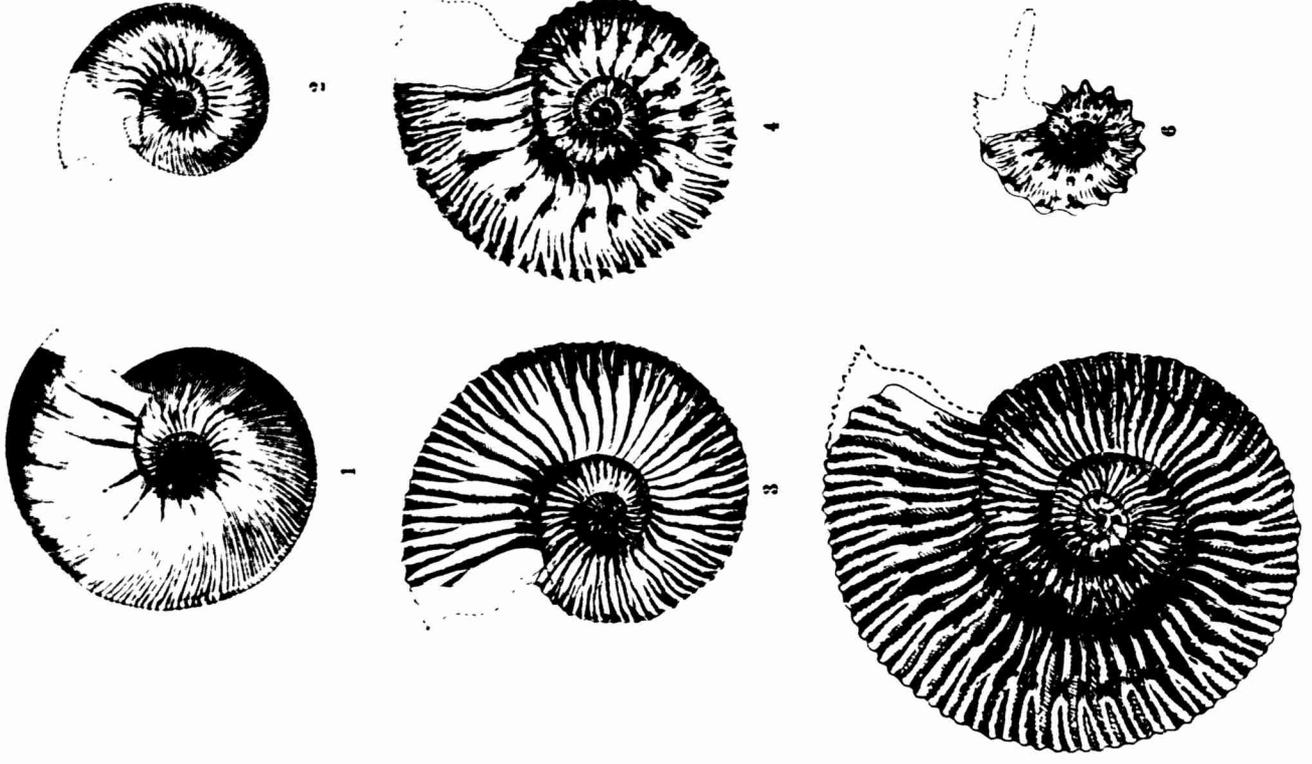
**Kosmoceras.**

Fig. 13. *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) sp. n. Horizont 46 cm, London Brick Co. 2/4, Fletton bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 1140.)

Fig. 14. *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *pollucinum anterior* BRINKM. Horizont 540 cm, London Brick Co., Kingsdyke bei Peterborough. (Sammlungs-Nr. 346.)







### Erklärung der Tafel IV.

#### Vorfahren und Nachkommen der behandelten Kosmooceraten.

- Fig. 1. *Kosmoeras* (*Kepplerites*) *collocense* Sow., Kellaways, Wilts. (Brit. Mus. Nr. C. 25-939).
- Fig. 2. *Kosmoeras* (*Kepplerites*) *quaqueplacitans* Beckm., Wiltshire (Brit. Mus. Nr. C. 25-941).
- Fig. 3. *Kosmoeras* (*Kosmoeras*) *Duncanii* Duncan Sow., Weymouth, Dorset. (Brit. Mus. Nr. C. 3521).
- Fig. 4. *Kosmoeray* (*Kosmoeras*) *gemmatum* PHILL., Scarborough, Yorks. (Brit. Mus. Nr. 33583).
- Fig. 5. *Kosmoeras* (*Kosmoeras*) *spinosum decoratum* ZIEGL., Villers-sur-Mer, Calvados (Nach R. DOUTVILLE, Cosm. 1915, Taf. 23, Fig. 1).
- Fig. 6. *Kosmoeras* (*Spinokosmoeras*) *transitans posterior* BRINSM., Poplany Litaunen (Nach E. KRUSKEL, Poplany 1915, Taf. 21, Fig. 22).

Alle Figuren in  $\frac{1}{4}$  natürlicher Größe.



## **Erklärung der Tafel V.**

### **Der Stammbaum der Kosmoceraten.**

In dem Stammbaum sind etwas schematisierte Skulpturskizzen und Umgangsquerschnitte aneinandergereiht, bei denen die typische Skulpturenentwicklung auf die dargestellten Windungsteile zusammengedrängt wurde. Für Schalengröße, Ohrlänge und Verzierungseigenschaften wurden die statistisch errechneten Mittelwerte eingesetzt. Durch starke Linien sind die Arten miteinander verbunden, deren Abstammung statistisch nachgewiesen werden konnte, durch Hohllinien sind die vermuteten genetischen Zusammenhänge mit den Vorfahren und Nachkommen angedeutet.

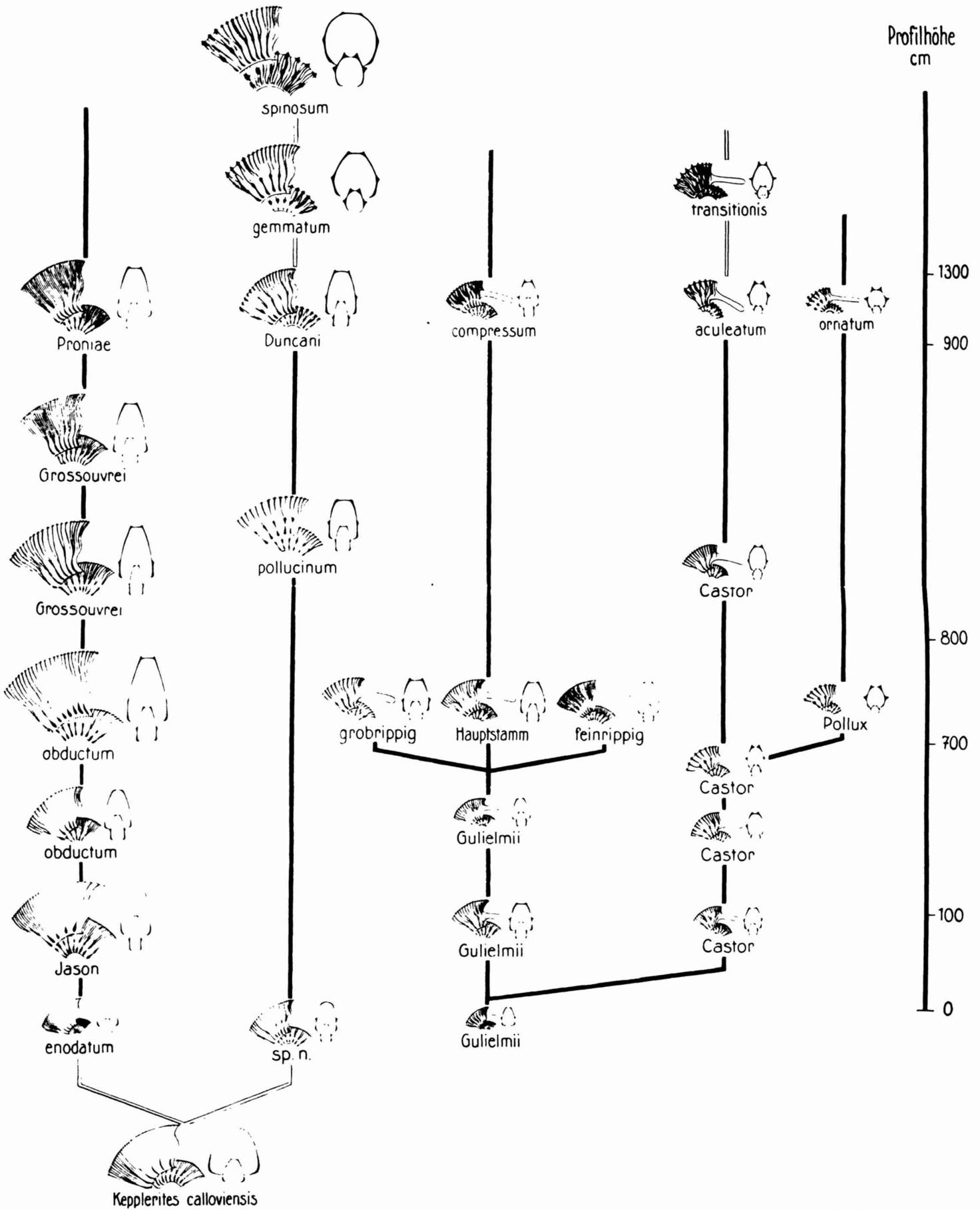


# Zugokosmoceras

# Kosmoceras

# Anakosmoceras

# Spinikosmoceras





## Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen

### Mathematisch-physikalische Klasse / Neue Folge

- V. Bd. No. 4. **Ehlers, E.**, *Neuseeländische Anneliden. II.* Mit 16 Fig. 4°. (31 S.) 1907. 2,50 RM.
- V. Bd. No. 5. **Gerdien, H.**, *Untersuchungen über die atmosphärische radioaktiven Induktionen.* Mit 4 Tafeln. 4°. (74 S.) 1907. 8,50 RM.
- VI. Bd. No. 1. **Pütter, Augus** *Studien zur vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels.* 4°. (79 S.) 1908. 6 RM.
- VI. Bd. No. 2. **Holm, Ragnar**, *Experimentelle Untersuchungen über die geschichtete positive Glimmlichtsäule, insbesondere über das Schichtenpotential in  $H_2, N_2, He$ .* Mit 3 Tafeln und 6 Figuren im Text. 4°. (50 S.) 1908. 5 RM.
- VI. Bd. No. 3. **Bütschli, O.**, *Untersuchungen über organische Kalkgebilde, nebst Bemerkungen über organische Kieselerdegebilde.* Mit 4 Tafeln u. 3 Textfiguren. 4°. (IV, 177 S.) 1908. 23 RM.
- VI. Bd. No. 4. **Brendel, Martin**, *Theorie der kleinen Planeten.* Zweiter Teil. 4°. (VI, 192 S.) 1909. 21,50 RM.
- VI. Bd. No. 5. **Brendel, Martin**, *Theorie der kleinen Planeten.* Dritter Teil. 4°. (IV, 83 S.) 1910. 9,50 RM.
- VI. Bd. No. 6. **Schwarzschild, K.**, *Aktinometrie der Sterne B. D. bis zur Größe 7,5 in der Zone 0° bis +20° Deklination.* Teil A. Unter Mitwirkung von Br. Meyermann, A. Kohlschütter und O. Birck. Mit 1 Tafel und 2 Figuren. 4°. (115 S.) 1910. 14,50 RM.
- VII. Bd. No. 1. *Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.* I. Das Samoa-Observatorium von **Hermann Wagner**. Mit 9 Tafeln. 4°. (70 S.) 1908. 7 RM.
- VII. Bd. No. 2. *Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.* II. Die meteorologischen Registrierungen der Jahre 1902-1906 von **Otto Tetens** u. **Franz Linke**. Mit 3 Taf. u. 25 Fig. 4°. (139 S.) 1908. 14,50 RM.
- VII. Bd. No. 3. *Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.* III. Die Brandungsbewegungen des Erdbodens und ein Versuch ihrer Anwendung in der prakt. Meteorologie. Von **F. Linke**. Mit 3 Taf. 4°. (58 S.) 1909. 6 RM.
- VII. Bd. No. 4. *Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.* IV. Das Klima von Samoa. Von **Otto Tetens** u. **Franz Linke**. Mit 7 Fig. u. 3 Taf. 4°. (114 S.) 1910. 12 RM.
- VIII. Bd. No. 1. **Brendel, Martin**, *Theorie der kleinen Planeten.* Viertes Teil. 4°. (V u. 124 S.) 1911. 14,50 RM.
- VIII. Bd. No. 2. **Take, E.**, *Alterungs- und Umwandlungs-Studien an Heuslerschen ferromagnetisierbaren Aluminium-Manganbronzen insbesondere an Schmeldeproben.* Mit 16 Fig. im Text. 4°. (IV u. 127 S.) 1911. 9,50 RM.
- VIII. Bd. No. 3. **Schwarzschild, K.**, u. **Dziwulski, W.**, *Bestimmung der Polhöhe von Göttingen und der Deklinationen von 375 Zenithsternen mit der hängenden Zenithkamera.* Mit 9 Fig. im Text u. 1 Taf. 4°. (III u. 43 S.) 1911. 3,50 RM.
- VIII. Bd. No. 4. **Schwarzschild, K.**, *Aktinometrie der Sterne der B. D. bis zur Größe 7,5 in der Zone 0° bis +20° Deklination.* Teil B. Mit 3 Fig. im Text. 4°. (III u. 81 S.) 1912. 9,50 RM.
- VIII. Bd. No. 5. **Kohlschütter, E.**, *Ergebnisse der Ostafrikanischen Pendlexpedition in den Jahren 1899 u. 1900.* II. Mit 4 Taf. u. 5 Fig. i. Text. 4°. (VI u. 101 S.) 1912. 13 RM.
- IX. Bd. No. 1. *Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.* V. **Linke, F.**, u. **Angenheister, G.**, Die erdmagnetischen Registrierungen d. Jahre 1905-1908. Mit 9 Taf. u. 4 Fig. im Text. 4°. (IV, 52 u. CXXXIX S.) 1911. 24 RM.
- IX. Bd. No. 2. *Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.* VI. **Angenheister, G.**, Die luftelektrisch. Beobachtungen am Samoa-Observatorium 1906, 1907, 1908. Mit 3 Taf. u. 8 in den Text gedruckten Fig. 4°. (III u. 43 S.) 1911. 6 RM.
- IX. Bd. No. 3. *Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.* VII. **Wegener, K.**, u. **Hammer, M.**, Die luftelektrischen Beobachtungen am Samoa-Observatorium 1909 bis Mai 1911. Mit 2 Taf. 4°. (31 S.) 1912. 4,50 RM.

Fortsetzung auf der 4. Umschlagseite.

## Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen

Mathematisch-physikalische Klasse / Neue Folge

- |  |   |
|--|---|
| <p>IX. Bd. No. 4. <i>Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.</i> VIII. <b>Wagner, Gotthold</b>, Zusammenstellung der Barometer-Beobachtungen von Samoa aus den Jahren 1903—1908 zur Bestimmung der Gezeitenbewegungen der Atmosphäre. Mit 8 Fig. 4°. (48 S.) 1913. 4,50 RM.</p> <p>IX. Bd. No. 5. <i>Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.</i> IX. <b>Wegener, K.</b>, Die erdmagnetischen Beobachtungen im Jahre 1909 u. 1910. Mit 3 Taf. 4°. (15 u. LII S.) 1923. 14,50 RM.</p> <p>IX. Bd. No. 6. <i>Ergebnisse der Arbeiten des Samoa-Observatoriums der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.</i> X. <b>Angenheister, G.</b>, Die erdmagnetischen Beobachtungen im Jahre 1911. Mit 2 Taf. 4°. (9 u. XXII S.) 1923. 3,50 RM.</p> <p>X. Bd. No. 1. <b>Wedekind, R.</b>, <i>Monographien der Clymenien des rheinischen Gebirges.</i> Mit 7 Taf. 4°. (80 S.) 1914. 12 RM.</p> <p>X. Bd. No. 2. <b>Hartmann, J.</b>, <i>Tabellen für das Rowlandsche und das internationale Wellenlängensystem.</i> Mit 1 Tafel. 4°. (78 S.) 1916. 8 RM.</p> <p>X. Bd. No. 3. <b>Schwierting, Fr.</b>, <i>Das Reziprozitätsgesetz und die Kristallreflexion.</i> Mit 16 Fig. i. Text. 4°. (46 S.) 1916. 4,50 RM.</p> <p>X. Bd. No. 4. <b>Horstmann, A.</b>, <i>Bestimmung der genäherten absoluten Bahn des Planeten Sappho (80) nach der Gylden-Brendelschen Methode nebst Tafeln für die Bewegung im Zeitraum von 1860—1960.</i> 4°. (37 S.) 1916. 4,50 RM.</p> <p>X. Bd. No. 5. <b>Espe, W.</b>, <i>Ueber einige bemerkenswerte Mißbildungen.</i> Mit 2 Taf. u. 15 Fig. i. Text. 4°. (17 S.) 1918. 3,50 RM.</p> <p>X. Bd. No. 6. <b>Hartmann, J.</b>, <i>Die astronomischen Instrumente des Kardinals Nikolaus Cusanus.</i> Mit 6 Fig. u. 12 Taf. 4°. (56 S.) 1919. 12 RM.</p> | <p>X. Bd. No. 7. <b>Ehlers, E.</b>, <i>Polychaeten von Java und Amboina.</i> Ein Beitrag zur Kenntnis der malaischen Strandfauna. Mit 3 Taf. 4°. (73 S.) 1920. 7 RM.</p> <p>XI. Bd. No. 1. <b>Prey, A.</b>, <i>Darstellung der Höhen- u. Tiefenverhältnisse der Erde durch eine Entwicklung nach Kugelfunktionen bis zur 16. Ordnung.</i> Mit 2 Taf. Gr.-8°. (32 S.) 1922. 4 RM.</p> <p>XI. Bd. No. 2. <b>Sigerist, Henry E.</b>, <i>Albrecht von Hallers Briefe an Johannes Gesner (1728—1777).</i> Herausgegeben, eingeleitet und mit Anmerkungen versehen. Gr.-8°. (VIII u. 576 S.) 1923. 28 RM.</p> <p>XII. Bd. No. 1. <b>Mortensen, Hans</b>, <i>Der Formenschatz der nordchilenischen Wüste.</i> Mit 9 Taf. u. 45 Fig. Gr.-8°. (VIII u. 191 S.) 1927. 18 RM.</p> <p>XII. Bd. No. 2. <b>Vogel, Rudolf</b>, <i>Ueber die Strukturformen des Meteoreisens und ihre spezielle Beeinflussung durch Umwandlung und beigemengten Phosphor.</i> Mit 11 Taf. u. 6 Fig. Gr.-8°. (II u. 51 S.) 1927. 7 RM.</p> <p>XII. Bd. No. 3. Beiträge zur Geologie der westlichen Mediterrangebiete. Herausgegeben im Auftrage der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen von H. Stille. No. 1. <b>Stille, H.</b>, <i>Ueber westmediterrane Gebirgszusammenhänge.</i> Gr.-8. (IV u. 62 S.) 1927. 5 RM.</p> <p>XIII. Bd. No. 1. <b>Neugebauer, O.</b>, <i>Zur Entstehung des Sexagesimalsystems.</i> Gr.-8°. (III u. 55 S.) 1927. 6 RM.</p> <p>XIII. Bd. No. 2. <b>Peter, A.</b>, <i>Wasserpflanzen und Sumpfgewächse in Deutsch-Ostafrika.</i> Mit 19 Taf. u. 21 Fig. Gr.-8°. (130 S.) 1928. 20 RM.</p> <p>XIII. Bd. No. 3. <b>Brinkmann, R.</b>, <i>Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung.</i> Mit 5 Tafeln, 56 Textfiguren u. 129 Tabellen. Gr.-8°. (VII u. 249 S.) 1929.</p> |
|--|---|

---

**Weidmannsche Buchhandlung, Berlin SW 68**