

Werk

Label: Chapter

Jahr: 1929

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?251726223_0013|log37

Kontakt/Contact

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

✉ info@digizeitschriften.de

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.

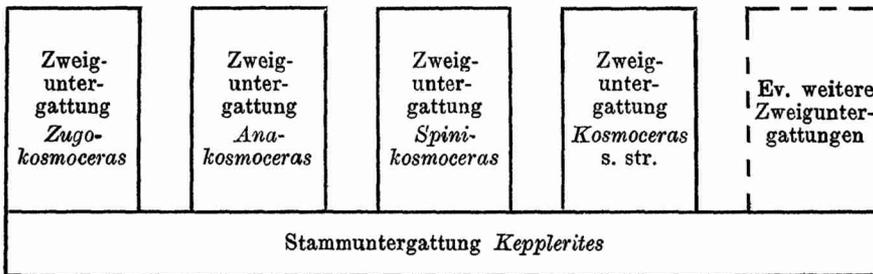
Beachtenswert erscheint der Vorschlag O. ABELS (1919), überhaupt nur monophyletische Gattungen, d. h. solche, die von einer Art abstammen, aufzustellen, und den phylogenetischen Aufbau des Systems in der Weise durchzuführen, daß man die Stammgruppe einer Entwicklungsgarbe als Wurzelgattung ausscheidet 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. ^a } mutatio *anterior*
 Phylogenetische Spätform } _n } mutatio *posterior*¹⁾.

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 Mächtigmessungen 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 lassen¹⁾.

Schichtung und Fossilerhaltung. Zu den gleichen Schlüssen führen Untersuchungen über das Auftreten der Feinschichtung und des Bitumengehaltes in den Tönen 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.

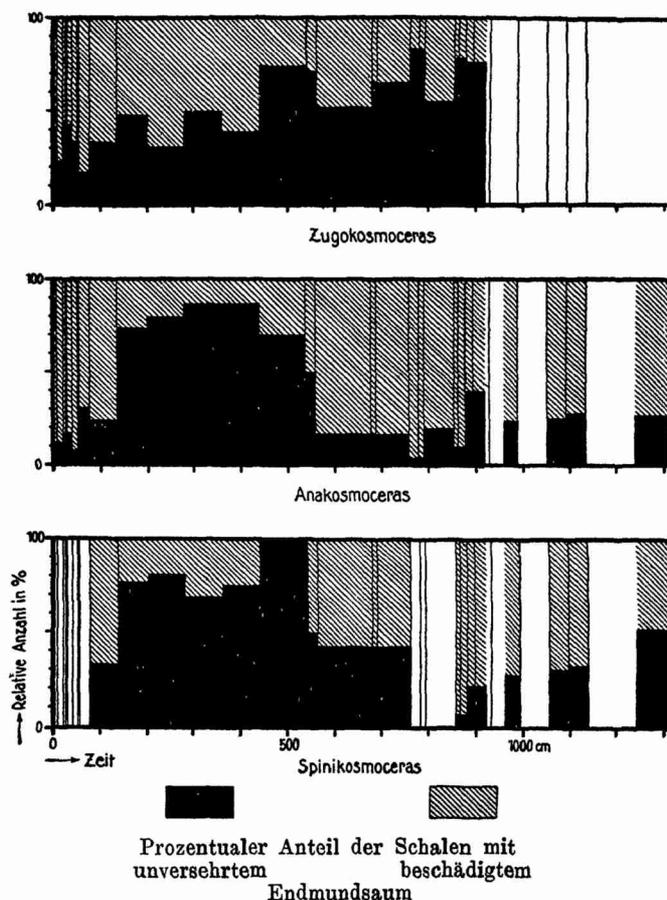


Abb. 56. Die relative Menge der heilen und teilweise zerbrochenen Schalen in den Stämmen *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras*.

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).