

With the compliments of the author

Publications from the Palæontological Institution
of the University of Uppsala

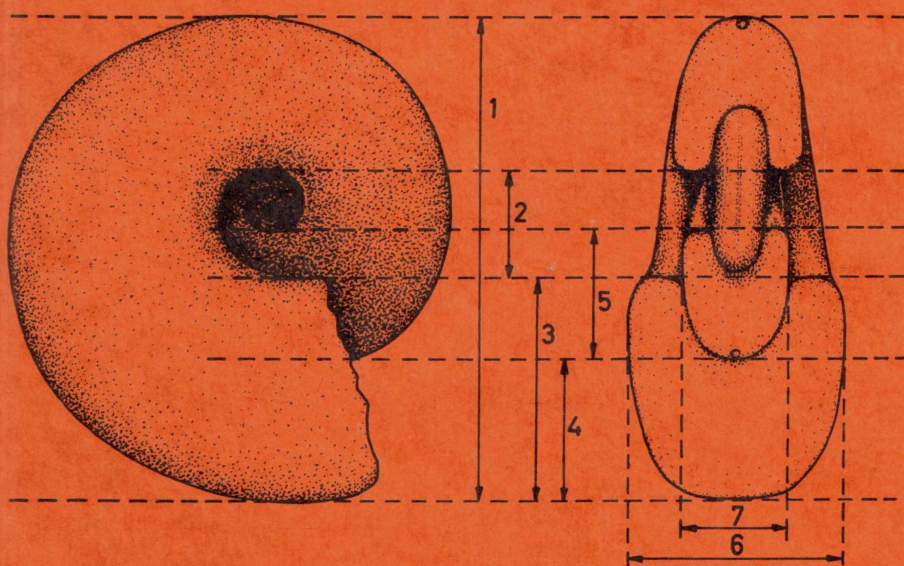
Special volume 3

Jürgen Schöbel



AMMONITEN DER FAMILIE VASCOCERATIDAE
AUS DEM UNTEREN UNTERTURON DES
DAMERGOU — GEBIETES, RÉPUBLIQUE DU NIGER

Jürgen Schöbel



Uppsala, Februari 1975



AMMONITEN DER FAMILIE VASCOCERATIDAE
AUS DEM UNTEREN UNTERTURON DES
DAMERGOU — GEBIETES, RÉPUBLIQUE DU NIGER

Jürgen Schöbel

Doctoral thesis at Uppsala University 1975
ISBN 91-506-0008-7

Lower Lower Turonian Ammonites of the Fam. Vascoceratidae
from the Damergou Area, Niger Republic.

Ammoniten der Familie Vascoceratidae
aus dem Unteren Unterturon des
Damergou — Gebietes, République du Niger

© Jürgen Schöbel

Printed in Sweden by

Uppsala Offset Center AB 1975

INHALTSVERZEICHNIS

1.	English abstract	Seite 4
2.	Zusammenfassung	5
3.	Einleitung	6
4.	Historische Übersicht über die geologische Erforschung des Damergou-Gebietes.	14
5	Übersicht über das Fundgebiet der bearbeiteten Ammoniten. Die Stratigraphie des Damergou-Gebietes	21
6	Messungen (Messmethoden, Messfehler, Terminologie)	39
7	Anhang zum Kapitel Messungen.	59
8	Die biologische Variation I: Allgemeines.	64
9	Die biologische Variation II: Variation bei den Damergou-Vascoceratiten	70
10	Statistische Analyse	79
	a. Univariatanalyse	80
	b. Koordinatenanalyse	90
	c. Vorläufige Faktoranalyse des Gesamtmaterials	107
	d. Hauptkomponentenanalyse	108
11	Taxonomie	111
12	Ergebnisse	123
13	Literaturhinweise	125
14	Tafelerklärung	135
	Tafel 1 - 6	

ENGLISH ABSTRACT

A collection of 117 ammonites from the Damergou region of the Republic of Niger is statistically reviewed for variation. All specimens belong to the family Vascoceratidae, and all come from the same locality and stratigraphical horizon. A historical sketch of previous geological work and a stratigraphical framework is given for the Damergou region. The horizon in question is correlated with the 'Pachyvascoceras' costatum zone (REYMENT 1959), and with the Paravascoceras cauvini zone, (Zone 2), (FREUND & RAAB 1969). The different methods of measuring ammonites are discussed. The results of these different methods vary considerably. It is suggested that regression and correlation analyses should replace the ratio and percent measures of the diameter of the ammonites. The construction of character bivariate plots gives a general idea of the structure of the material, as can be seen in Nigericeras SCHNEEGANS. Biological variation in ammonites is discussed; it is thought to be reflected by the number of generations rather than a consideration of the total time span of the group. The time range of the lower Lower Turonian is approximately from 94 Mys to 92 Mys B.P.; some 7.5×10^5 to 10×10^6 generations are thought to have existed during this period, assuming two years to reach sexual maturity. The great variation of the Vascoceratids, in the unusual environment of the shallow African epicontinental sea, is discussed. The statistical treatment of these ammonites is both univariate and multivariate (Principal Coordinates and Principal Components Analyses). The presence or absence of tubercles is regarded as being of prime taxonomic importance. In 1943, SCHNEEGANS described species of Nigericeras from Damergou region, and these are also biometrically analysed for comparative purposes. A revision of the genera Nigericeras and Paravascoceras of Damergou is proposed including a condensation of the synonymy of four species of the former to one species: Nigericeras gadeni and the suppression of Pachyvascoceras within Paravascoceras.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine Sammlung von 117 Ammoniten aus dem Damergou-Gebiet, République du Niger wird mit variationsstatistischen Methoden bearbeitet. Alle gehören der Fam. Vascoceratidae an und stammen vom gleichen Fundplatz und aus der gleichen stratigraphischen Schicht.

Einleitend wird eine historische Übersicht der geologischen Erforschung und eine stratigraphische Orientierung über das Damergou-Gebiet gegeben. Die Fundschicht wird mit der "Pachyvascoceras" costatum-Zone (REYMENT 1959) und der Paravascoceras cauvini-Zone (Zone 2) (FREUND & RAAB 1969) korreliert.

Eine vergleichende Untersuchung der Messmethoden bei Ammoniten wird vorgenommen. Es zeigt sich, dass Messwerte verschiedener Autoren nur schwer miteinander vergleichbar sind. Die Anwendung von Regressions- und Korrelationsanalyse an Stelle von Ratio und Prozent des Durchmessers wird empfohlen. Die Aufstellung von Streudiagrammen gibt einen besseren Überblick über das Material, dies wird am Beispiel von Nigericeras SCHNEEGANS gezeigt.

Die biologische Variation im Hinblick auf die Ammoniten wird diskutiert und dabei festgestellt, dass nicht die absolute Anzahl Jahre, sondern die Aufeinanderfolge von Generationen in Betracht gezogen werden sollte. Für die Zeitspanne des Unteren Unterturon von etwa -94 Mill. bis etwa -92 Mill. Jahre wird mit 75000 bis 1 Mill. Generationen gerechnet, wenn die Tiere mit zwei Jahren geschlechtsreif werden. Die grosse Variation der Vascoceratiten in der für sie fremden Umwelt des epikontinentalen afrikanischen Flachmeeres wird diskutiert.

Die statistische Bearbeitung erfolgte mit univariaten Methoden und den multivariaten Methoden der Hauptkoordinatenanalyse und der Hauptkomponentenanalyse. Das für die Taxonomie wichtige Merkmal war das Vorhandensein oder Fehlen von Umbilikaltuberkeln. Gleichzeitig mit dem Material aus dem südlichen Damergou-Gebiet werden die von SCHNEEGANS (1943) beschriebenen Nigericeras-Arten biometrisch untersucht. Eine Revision der Gattungen Nigericeras und Paravascoceras im Damergou-Gebiet wird vorgenommen.

EINLEITUNG

Im Sommer 1972 wurden mir von Professor RICHARD A. REYMENT 186 Ammoniten und Ammonitenbruchstücke aus dem Damergou-Gebiet (République du Niger) zur Bearbeitung übergeben. Dieses Material wurde von ihm im Juli 1963 im Verlauf einer Geländearbeit in der Niger-Republik aufgesammelt und 1970 nach Uppsala überführt und dem Institut für Historische Geologie und Paläontologie der Universität zur Verfügung gestellt.

Die aufgesammelten Ammoniten gehören alle zur Familie Vascoceratidae, stammen alle vom gleichen Fundplatz und gehören demselben stratigraphischen Niveau an. Wie aus mir zur Verfügung gestellten Fotografien hervorgeht, liegen die Fossilien zum Teil direkt auf der Oberfläche und bilden eine Art Ammonitenpflaster; sie sind - wohl hauptsächlich durch Winderosion - aus dem Gestein herausgewittert und können leicht aufgesammelt werden; zum Teil stehen sie direkt unter der Oberfläche in einer Schillbank von 15 bis 25 cm Mächtigkeit an.

Das Interessante an der Sammlung ist die Variation innerhalb des aufgesammelten Materials. Es wurde daher der Versuch unternommen, der Variation mit multivariationsstatistischen Methoden beizukommen. Zu diesem Zweck wurden 8 Variablen an insgesamt 117 Exemplaren gemessen; bei den übrigen waren nicht alle Variablen messbar und diese wurden daher nicht in der multivariationsstatistischen Untersuchung berücksichtigt. Die Bearbeitung erfolgte nach Computerprogrammen, die von GOWER, REYMENT, KLOVAN und MARCUS entwickelt worden waren, und erfolgte in der Datazentrale in Uppsala.

Um vergleichen zu können, inwieweit die Ergebnisse der multivariationsstatistischen Bearbeitung mit den Ergebnissen einer "klassischen" Bearbeitung des Materials übereinstimmen, wurde eine konventionelle Bestimmung und Bearbeitung der Fossilien vorgenommen. Da die Arten und Gattungen innerhalb dieser Familie sich durch eine grosse Variation

auszeichnen, wurden von früheren Autoren eine grosse Zahl Arten, Unterarten, Formen und Varietäten aufgestellt, was zu einer wohl nicht zugerechtfertigenden Zersplitterung und dementsprechender Unübersichtlichkeit führte. Es erstaunt daher nicht, wenn die Ergebnisse statistischer und konventioneller Bearbeitung divergieren.

Die Familie Vascoceratidae ist zeitlich meist auf das Unterturon begrenzt, was in hohem Mass ihre Bedeutung als Leitfossilien begründet. BERTHOU & LAUVERJAT (1974) haben darauf hingewiesen, dass die Familie ihre Wurzeln im Ober-Cenoman hat, jedenfalls im klassischen Gebiet Nord-Portugals. Ihr Ursprung wird bei den Lyelliceratidae (mit dem Genus Stoliczkaia) vermutet; im Unter-Cenoman entwickelten sich aus diesen die Acanthoceratidae. Die nachfolgende Entwicklung und Radiation führte über die Unterfamilie Mantelliceratinae zu den Acanthoceratinae. Eine Übergangsform zwischen den Acanthoceratidae und den Vascoceratidae bildet das Genus Nigericeras, das beiden Familien zugerechnet werden kann. Die Vascoceratidae ihrerseits sind vermutlich der Ursprung der Familien Tissotiidae und Coilopoceratidae, wie aus den Arbeiten REYMENTS (1954 a, 1954 b, 1955a, 1956a) hervorgeht. Diese Ansicht wird auch von WRIGHT im "Treatise, Part L" vertreten.

WIEDMANN (1962) kommt auf Grund seiner Arbeiten in Spanien zu dem Schluss, dass die Vascoceratiden ein Gemisch acanthoceratider wie auch mammitider Nebenformen darstellen. Er führt dabei aus, dass "zwischen einzelnen Gattungen der Acanthoceratinae HYATT und Mantelliceratinae HYATT so innige Querverbindungen bestehen, dass die letztgenannte Unterfamilie als jüngeres Synonym aufgegeben werden muss." (WIEDMANN 1962, S. 130-131).

Der Umfang der Familie Vascoceratidae wird im taxonomischen Teil kurz behandelt werden; ebenso muss auf die verschiedenen Ansichten über Ursprung und Entwicklung eingegangen werden. Es ist jedoch nicht meine Absicht, hier eine Revision der Familie vorzunehmen, dazu ist das mir zur Verfügung stehende Material allzu begrenzt. Für eine umfassende Revision ist es notwendig, genau horizontierte Aufsammlungen in vielen Gebieten vorzunehmen.

Die zu beschreibenden Ammoniten stammen aus dem Damergou-Gebiet in der heutigen République du Niger. Es handelt sich um eine natürliche Region, ein weites Hochplateau mit einer mittleren Höhe von etwa 500 m über dem Meer. Es liegt etwa 100 km NNW Zinder und wird vom 9. Längengrad E und dem 15. Breitengrad N durchschnitten, hat im grossen Ganzen etwa die Form einer Ellipse mit einer grössten Länge NE - SW von 85 km und einer Breite von etwa 40 km NW - SE. Der Hauptort des Gebietes ist Tanout. Auf dem Plateau erheben sich flache Hügel mit einer Höhe von etwa 15 bis 30 m, nur der Hügel von Baba-N'Birmi erreicht eine Höhe von 85 m. Zwischen diesen Hügeln erstrecken sich einerseits weite Sandflächen, andererseits Vertiefungen mit Lehm Boden. Die Hügel bestehen in der Hauptsache aus Lehm und während der Regenzeit (Juni bis September) werden tiefe Furchen (ravines) aus ihnen herausgewaschen und der Lehm in den Vertiefungen abgelagert, wo er fruchtbaren Ackerboden bildet. Angebaut werden hauptsächlich Hirse und Sorghum.

Die Abgrenzungen des Damergou-Gebietes sind im Norden und Osten ziemlich undeutlich auf Grund der dort liegenden weiten Sandwüsten, die die Abgrenzungen durch die vorherrschende Winderosion dauernd verwischen; es findet sich hier ein nahezu unmerklicher Übergang von der Hügellandschaft in das Sanddünengebiet. Nur an einzelnen Stellen ragen Steilhänge hervor: Falaise de Béréré im NE und Falaise de Guinia im NW.

Der Fossilfundplatz liegt an der Südgrenze des Damergou-Gebietes, etwa 8 km östlich der Strasse von Yagadji nach Gangara. (Siehe beigegefügte Karte auf S. 30)

Worin liegt nun die Wichtigkeit des gesammelten Materials ? Dass Zentralafrika während des unteren Turons einer von Norden her - vom Tethysmeer - kommenden Transgression ausgesetzt war, ist seit langem bekannt. Auch von Süden her wurde das Gebiet einer im Zusammenhang mit dem entstehenden Südatlantik stehenden Transgression ausgesetzt. Im unteren Unterturon vereinigten sich die beiden Meere quer über den afrikanischen Kontinent hinweg in einem Epikontinentalmeer und es kam zu einem Austausch

von Faunenelementen.

Wie durch neuere Forschungen bekannt ist, bildete sich der Atlantische Ozean durch das Zerschneiden des alten Gondwanakontinentes über ein Stadium, wie es heute etwa im Rift-Valley in Ostafrika vorliegt, mit einer Reihe von Binnenseen mit Salzbildungen und auch Anhäufung bituminöser Materials, das später zur Bildung von Petroleum führte, heraus. Der Beginn des eigentlichen Zerschneidens geschah im Valendis im Süden. Der Riss erweiterte sich im Verlauf der unteren Kreide, aber bereits im Alb finden sich marine Ablagerungen in Angola, Zaïre, Congo, Gabon und in Süd-Nigeria bis in die Benue-Provinz. Zu Beginn der oberen Kreide, im Cenoman, ist das Meer regressiv; marines Cenoman findet sich in Nigeria nur in der Calabar-Provinz (Odukpani-Formation). Im Turon^{x)} transgredierte der Ozean wieder und erreichte bereits im Unterturon durch das Benue-Tal das Gebiet der heutigen Niger-Republik.

Nichtsdestoweniger ist jedoch marines Ober-Cenoman in Niger durch Neolobites vibrayeanus (D'ORBIGNY) nachgewiesen. Es handelt sich hier um eine Art, die zwar in Nordafrika, nicht jedoch in Nigeria nachgewiesen wurde, was auf eine Verbindung mit dem Tethysmeer hindeutet. Die Gattung fehlt überhaupt im südatlantischen Bereich und auch in der Tarfaya-Region in Marokko, ist jedoch aus Peru bekannt (BENAVIDES-CACERES 1956).

Im Unterturon kam es dann zu einer Vereinigung des epikontinentalen nordafrikanischen Meeres mit dem sich bildenden Südatlantik, was durch Funde von Mischfaunen mit mediterranen und südatlantischen Faunenelementen nachgewiesen werden konnte. Nach wie vor fehlt aber eine Verbindung nach Westen; Brasilien und Nigeria waren noch immer miteinander verbunden: es kommen keine Elemente der Selwynoceras-Fauna in diesem langgestreckten Ozeanbecken vor.

Der endgültige Bruch zwischen Afrika und Südamerika fand erst im oberen Unterturon statt, wie durch Austausch von Faunenelementen der Benuites-Fauna nachgewiesen werden konnte (REYMENT, 1971 a; 1971 b; REYMENT &

^{x)} Die Transgression begann bereits im Ober-Cenoman

TAIT 1972 a; 1972 b). Von dieser Zeit an bis heute konnte ein freier Faunenaustausch zwischen den nördlichen und südlichen Teilen des Atlantischen Ozeans stattfinden. Die Übereinstimmung der Faunen auf beiden Seiten des Atlantiks wird seit dem Coniac umso geringer, je weiter sich die beiden Kontinente voneinander entfernen.

Es ist hier nicht meine Absicht, die Theorie der Platten-tektonik und der Kontinentalverschiebung zu erörtern; daher sei auf die reichhaltige Literatur zu diesem Thema verwiesen. Vom geophysikalischen Standpunkt aus nehmen z.B. WYLLIE (1971), vom mehr biostratigraphischen REYMENT & TAIT (op.cit.) zu diesem Fragenkomplex Stellung. In allen Arbeiten finden sich auch ausführliche bibliographische Hinweise.

Seit etwa 1906 ist bekannt, dass eine Meeresverbindung über den afrikanischen Kontinent zwischen dem Tethysmeer im Norden und dem Golf von Guinea während der oberen Kreide bestand. Von DOUVILLE & TILHO wurde 1933 die Hypothese aufgestellt, dass es sowohl eine westliche - westlich des Adrar des Iforas und des Hoggar-Gebirges - und eine östliche - über die tripolitanische Wüste, "La Tripolitaine", gab. Im selben Jahr veröffentlichte FURON eine Arbeit, in der er die Erstreckung des Cenoman, Turon, "Senon" und des Eozän in Adar-Doutji, im Damergou-Gebiet und in der Gegend nördlich von Bilma beschreibt (FURON 1933 a). Die Existenz einer grossen vorkretazeischen Einsattelung, "un grand en-sellement primaire" zwischen Tibesti und Aïr, mit einer vorcenomanen Topographie und einer vollständigen marinen kretazeischen Sedimentfolge (Übergang vom "Continental intercalaire" zum Cenoman mit Neolobites, Turon und "Senon") weisen FURON & KILIAN (1934 a) nach, die auch die Entdeckung von "Senon" im Damergou-Gebiet beschreiben (FURON & KILIAN 1934 b).

Weitere wichtige Arbeiten über das Gebiet der heutigen Niger-Republik und Nord-Nigerias stammen von FURON (1934 a und 1935), LAMBERT (1943), SCHNEEGANS (1943), JOULIA (mehrere Arbeiten am Anfang der fünfziger Jahre), REYMENT (1954 a; 1954 b; 1954 c; 1955 a; 1956 a;), BARBER (1957; 1960), FAURE (1966), GREIGERT & PUGNET (1967) und BUSSON

(1972). Viele andere trugen ihren Teil zur Erforschung bei, und es ist unmöglich, auch nur einen kleinen Teil der erschienenen Arbeiten hier aufzuführen. Ich möchte daher nur noch zwei Forscher nennen, die sich beide um die geologische Erforschung besonders verdient gemacht haben: R. CHUDEAU († 1921) und C. KILIAN († 1943).

Die vorliegende Arbeit regte Professor RICHARD A. REYMENT, Präfekt des Instituts für Historische Geologie und Paläontologie der Universität Uppsala, an, der mir auch die Möglichkeit gab, die von ihm gesammelten Ammoniten der Familie Vascoceratidae aus dem Damergou-Gebiet zu bearbeiten. Im Rahmen der Untersuchungen der invertebraten Kreidefossilien auf beiden Seiten des südlichen Atlantiks, die seit 1969 in Zusammenarbeit mit Prof. E.A.TAIT, University of Aberdeen, an unserem Institut betrieben werden, sind Ammoniten von besonderem biostratigraphischem Interesse bei der Aufklärung der Geschichte des Südatlantiks. Diese Tiergruppe erfüllt im allgemeinen die Bedingungen, die von guten Leitfossilien erwartet werden:

1. Kurze geologische Lebensdauer und damit kleine vertikale Verbreitung.
2. Weite geographische, horizontale Verbreitung.
3. Grosse Individuanzahl.
4. Faciesunabhängigkeit
5. Leichte Identifikation.

Die Ammoniten der Fam. Vascoceratidae weisen eine grosse morphologische Variation auf. Es ist daher von besonderer Bedeutung, eine Sammlung Exemplare aus dem gleichen Horizont und vom gleichen Fundplatz mit Hilfe variationsstatistischer Methoden untersuchen zu können.

Ich möchte an dieser Stelle Professor RICHARD A. REYMENT für alle Unterstützung, die er mir zuteil werden liess, meinen herzlichen Dank aussprechen. Ohne seine Unterstützung wäre diese Arbeit nicht durchführbar gewesen. Für zahlreiche wertvolle Diskussionen und Ratschläge bei der Ausarbeitung des Manuskriptes will ich Dozent Dr. HARRY MUTVEI vom Riksmuseum in Stockholm aufrichtig danken. Prof. J.E.D. KLOVAN, University of Calgary, und Prof. L. MARCUS, z.Zt. als Gast-

professor an unserem Institut, waren mir bei der Deutung und Bearbeitung der Computerprogramme eine grosse Hilfe. Mein besonderer Dank gilt auch NIALl MATEER, B.Sc. für seine Hilfe bei der Databehandlung und der englischen Zusammenfassung, Fil. mag. MONIKA DONNER für die sprachliche Bereinigung des Manuskripts und das Lesen der Korrektur, Fil. kand. PETER BENGTSON für seine Hilfe bei der Übersetzung portugiesischer Literatur und zahlreiche gute Ratschläge und vor allem Frau KARIN LANDGREN, unermüdlich im Herbeischaffen oft schwer zugänglichen Schrifttums.

1. Fotograf GUSTAV ANDERSSON sei gedankt für die Fotoarbeiten, Zeichnerin DAGMAR ENGSTRÖM für die graphischen und Montagearbeiten, Frau EVA EKLIND für die Erledigung aller administrativen und Frau IRENA OLlWA für bibliographische Arbeiten, die sie für mich ausführten.

Mein wärmster Dank gilt indessen meiner Frau GISELA HADUMOT für ihre Geduld und ihr Verständnis während der ganzen Zeit, die diese Arbeit erforderte.

Allen anderen Kollegen und Mitarbeitern, die mich durch Rat und Tat unterstützten, sei an dieser Stelle mein Dank ausgesprochen.

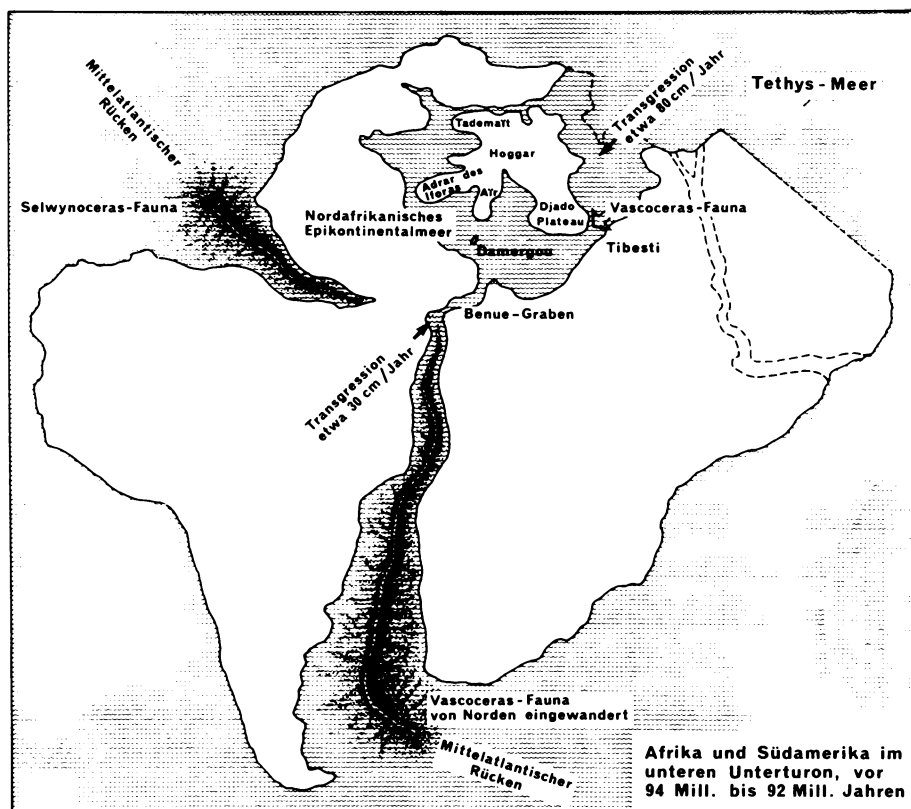


Fig. 1 – Die Karte zeigt das Trans-Sahara-Meer des unteren Unterturon. Der Kontinentalsockel, der die beiden Kontinente umgibt, das ostafrikanische Epikontinentalmeer und das Geosynklinalmeer im Nordwesten Südamerikas sind weggelassen worden, um das Bild nicht zu komplizieren. Ebenso ist bekannt, dass eine Landverbindung zwischen Afrika und der iberischen Halbinsel bestand, da die Fauna des Tarfaya-Beckens in Marokko von der Fauna der Tethys deutlich abweicht. Wie alle paläogeographischen Rekonstruktionsversuche muss auch dieser mit Hypothesen arbeiten: sowohl die Meeresverbindung östlich des Hoggar, als auch die westlich dieses Gebirgsmassives werden von manchen Geologen angezweifelt, von anderen dagegen als mehr oder weniger gesichert angesehen. Eine Zusammenstellung der verschiedenen Auffassungen findet sich in BUSSON 1972, S. 326 ff.

HISTORISCHE ÜBERSICHT ÜBER DIE GEOLOGISCHE ERFORSCHUNG DES DAMERGOU - GEBIETES.

Die erste ausführliche Beschreibung kretazeischer Ablagerungen im Damergou-Gebiet gab CHUDEAU (1909 a; 1909 b). Er verfasste auch die erste Beschreibung der dort gefundenen Ammoniten, wenn man von den kurzen Notizen A. DE LAPPARENT'S (1903) über die von Commandant GADEN und THEVENIN'S (1905) über die von Capitaine CAUVIN gemachten Funde absieht. CHUDEAU arbeitete 1905 im Damergou-Gebiet und studierte unter anderem dessen Struktur; er veröffentlichte mehrere Notizen über diese Arbeiten CHUDEAU (1906 a; 1906 b; 1907).

Die von CHUDEAU angegebene Schichtenfolge sei hier in etwas verkürzter Form wiedergegeben (Abfolge vom Hangenden zum Liegenden):

1. Lateritmaterial in variierender Mächtigkeit.
2. Grünlich-weiße Tone (20 m mächtig) mit Gipskristallen. Im mittleren Teil dieser Tone finden sich fossilführenden Kalkbänke von 10 bis 20 m Mächtigkeit, die auf einem etwa 20 m mächtigen Abschnitt mit Tonschichten alternieren.
3. An der Basis finden sich rötliche Sandsteine mit eingelagerten Schillbänken, die Ostrea enthalten. Dieser Horizont scheint sich ziemlich konstant über das ganze Damergou-Gebiet hinzuziehen. Er ist zwar oft von Sand überdeckt, jedoch finden sich - besonders in den Hirsefeldern - überall Bruchstücke und Lesesteine des Sandsteins und der Schillbänke. Diese Schichten lagern konkordant auf den Sandsteinen und Tonen von Tégama. (Gemeint ist in diesem Fall das Tégama - Plateau, nach welchem die lithostratigraphische Einheit "Tégama - Gruppe" benannt wurde.)

Es sei hierzu FAURE 1966, S. 110 zitiert:

La région située au Sud de l'Aïr est occupée par un ensemble de terrains essentiellement détritiques que sa lithologie et sa position stratigraphique permettent d'assimiler à une partie du vaste groupe désigné par C. KILIAN (1931) sous la dénomination de "Continental intercalaire". En 1909, CHUDEAU désignait l'ensemble des terrains prolongeant ceux qui vont être décrits sous le nom de "grès et argile du Tégama". Nous avons conservé

ce terme de "Tégama" en lui donnant la valeur d'un groupe, au sein duquel plusieurs formations peuvent être distinguées.

Der Geologe der TILHO-Expedition, G. GARDE, der ebenfalls das Damergou-Gebiet besuchte, hat in seiner 1910 erschienenen Arbeit der Beschreibung CHUDEAU'S nichts Neues hinzugefügt.

Den ersten, von Capitaine GADEN gesammelten Ammoniten, wurde bereits von A. DE LAPPARENT (1903) ein turonisches Alter zugeschrieben; diese Altersbestimmung wurde auch von CHUDEAU und GADEN angenommen. Mehrere Fossilfundpunkte wurden angegeben: Tanout, Djadjidouna und Béréré. Die "Steilküste von Béréré" (Falaise de Béréré) liegt etwa 20 km östlich von Tanout, dem Hauptort des Damergou-Gebiets. Nach dieser Lokalität wurde auch die lithostratigraphische Einheit "Béréré - Formation" benannt; altersmässig umfasst sie Oberes Cenoman und Unterer Turon. (Um hier eventuelle Missverständnisse auszuschliessen, sei erwähnt, dass der bekannte Fossilfundpunkt Bérère auf Madagaskar Ammoniten campanischen Alters liefert hat - Hauericeras spp. - (COLLIGNON 1932). Ebenso sei hier eingeflochten, dass ich den Begriff "Formation" für die entsprechende lithostratigraphische Einheit auch im Deutschen beibehalten möchte - analog der Verwendung im Französischen, Englischen und in anderen Sprachen - und die Empfehlung LÜTTIG'S (1968), für diese Einheit den Begriff "Folge" zu verwenden, für nicht sehr glücklich halte, da der entsprechende englische Begriff "Suite" ein Synonym für "Supergroup" darstellt und auch weiterhin in der Literatur verwendet wird. Diskussionen darüber finden sich auch in den entsprechenden Arbeiten der Internationalen Stratigraphischen Kommission.)

CHUDEAU fand ausser Ammoniten auch einige Exogyra - Arten, die von ihm als Ostrea beschrieben und von CHOFFAT mit portugiesischem Material verglichen wurden. CHOFFAT schrieb ihnen teils turonisches, teils aber auch cenomanes bzw. senonisches Alter zu (CHUDEAU 1909 a, S. 68). Wie sich durch die späteren Arbeiten FURON'S und KILIAN'S zeigen sollte, waren CHOFFAT'S Altersbestimmungen korrekt.

Im Jahr 1921 überarbeitete CHUDEAU die bisherigen Fossilfunde und gab einige neue Diagnosen; bei dieser Gelegenheit wurden auch eine Anzahl von Lieutenant DAVID im Jahr 1911 bei Béréré gesammelte Cephalopoden bearbeitet. Nach CHUDEAU'S Tod 1921 dauerte es zwölf Jahre, bis 1933 die nächsten Arbeiten über das Damergou-Gebiet erschienen: FURON (1933 b), in der dieser Autor das von der "Mission A. CHEVALIER" in den Jahren 1931 und 1932 gesammelte Material bearbeitete und in der durch den Nachweis von Neolobites vibrayeanus das Vorkommen marinen Cenomans in der Niger-Republik nachgewiesen werden konnte; FURON (1933 a), in der FURON Beobachtungen über die Erstreckung kretazeischer und eozäner Ablagerungen in Adar Doutji, dem Damergou-Gebiet und der Region nördlich von Bilma machte. Zwei weitere Arbeiten FURON'S behandeln in einer geologischen Studie die fossilführende Zone von Ouézeï (FURON 1933 c) und hinterlassenes Material CHUDEAU'S (FURON 1933 d). LAMBERT (1933) bestätigt die Beobachtungen FURON'S über das cenomane Alter der unteren Schichten des Damergou-Gebietes und gibt einen Fund von Neolobites vibrayeanus bei Tanout bekannt. Schliesslich erschien 1933 auch die bereits erwähnte Arbeit von H. DOUVILLE & TILHO über die Geologie des Gebietes nördlich des Tschad-sees, in der diese Autoren auch auf die Erstreckung kretazeischer Ablagerungen eingehen und ausserdem auch den Gedanken wieder aufgreifen, dass das Mittelmeer (die Tethys) mit dem Golf von Guinea nicht nur über das Gebiet westlich des Adrar des Iforas und des Hoggar (Ahaggar), sondern auch östlich über die tripolitanische Wüste in Verbindung gestanden habe.

Von historischem Interesse dürfte es auch sein, dass bereits A. DE LAPPARENT in der fünften Auflage seines 1906 erschienenen Werkes "Traité de Géologie" auf ein epikontinentales Meer schliesst, das über Zentralafrika von der Tethys zum Südatlantik reichte. Er nimmt im Turon eine Transgression von Norden nach Süden an, die im westlichen Algerien bis zum Tademaït-Plateau vordrang; östlich stand dieses Meer - "cette bande turonienne" - im Osten des Hoggar-Massivs über Damergou, Nord-Nigeria, Gôngola,

Bauchi, Kamerun, Mungofluss mit dem Turon von Libreville (Congo) in Verbindung (A. DE LAPPARENT 1906, S. 1424-1425).

Er begründet diese Erstreckung mit dem Fund turonischer Fossilien, u.a. Vascoceras aus dem Damergou. Er lässt diese Meeresverbindung allerdings auch noch in der nachfolgenden "Étage emschérienne" bestehen wie seine Skizze der geographischen Verbreitung des "Emscher" zeigt. (Unter "Emscher" verstand man eine Stufe der oberen Kreide, die etwa das Coniac und vom Santon die Texanites texanus-Zone und die Actinocamax westfalicus-Zone umfasste; der Name ist von einem rechten Nebenfluss des Rheins, eben der Emscher, abgeleitet. (Heute international durch die französischen Stufennamen ersetzt.)

In den Jahren 1934 und 1935 erschienen mehrere wichtige Arbeiten von FURON (1934 a; 1934 b; 1935) und von FURON & KILIAN (1934a; 1934 b), in denen über die Entdeckung von Senon im Damergou-Gebiet berichtet wird, und in denen die Fossilfunde, denen dieses Alter zugeschrieben wurde, mit Senonfossilien aus den Pyrenäen, Südtunesien und Syrien verglichen wurden (diese Arbeiten wurden von C. KILIAN ausgeführt); ausserdem werden regionalgeologische Beschreibungen gegeben und die Geologie des Damergou-Gebietes einheitlich beschrieben (besonders FURON 1935).

Auch wurde von SCHNEEGANS (1935) eine vorläufige Studie über die von LAMBERT zwischen Agadez und Zinder gesammelten Fossilien veröffentlicht; es handelt sich hierbei um Faunen, wie sie auch von der CHEVALIER - Expedition 1931-32 gesammelt und von FURON beschrieben worden waren (FURON 1933 b).

Die nächste wichtige Arbeit über das Damergou-Gebiet erschien 1943: Études stratigraphiques et paléontologiques sur le Bassin du Niger. In dieser Arbeit werden von SCHNEEGANS die Invertebraten der oberen Kreide des Damergou und von ARAMBOURG & JOLEAUD die fossilen Vertebraten des Nigerbeckens beschrieben. Die Fossilien waren meist von LAMBERT gesammelt worden, der dieser Arbeit eine stratigraphische Notiz über die Oberkreide des Damergou vorstellt und ausserdem die Echinodermen von Marma beschreibt.

Nach einer Periode mehr sporadischer und einzelner Arbeiten begann nach dem zweiten Weltkrieg ein Zeitraum der systematischen geologischen Kartierung der Niger-Republik, in der auch auf die ökonomischen Gesichtspunkte grösserer Wert gelegt wurde. Für die Arbeiten an der "Carte de reconnaissance de l'A.O.F." (A.O.F. = Afrique Occidentale Française) wurde das Land nach den Längen- und Breitengraden aufgeteilt und durch die Expeditionen ("les missions") von H. FAURE, GREIGERT, JOULIA und RE-NAULT systematisch die Gesamtheit der sedimentären Schichten aufgenommen. Durch diese Arbeiten und die parallel dazu vorgenommenen geophysikalischen Untersuchungen und Bohrungen wurde die Kenntnis der Kreideablagerungen wesentlich erweitert. Es sei hierbei besonders auf die Arbeiten JOULIA'S am Anfang der fünfziger Jahre hingewiesen. In einem 1951 erschienenen Jahresbericht an das Gouvernement général de l'A.O.F. veröffentlichte er ein stratigraphisches Profil des Damergou-Gebietes, das in leicht veränderter Form von FAURE 1966, S. 158 übernommen wurde. FAURE'S Arbeit und die im folgenden Jahr veröffentlichte Beschreibung der geologischen Formationen der Niger-Republik (GREIGERT & PUGNET 1967) sind weitere wichtige Veröffentlichungen, in denen die geologischen Verhältnisse des Damergou-Gebietes behandelt werden. Die beiden letzteren Autoren führen in ihrem Literaturverzeichnis nicht weniger als 605 Arbeiten auf, in denen die Geologie der Niger-Republik behandelt wird; zwei Drittel aller Arbeiten sind in den Jahren 1949 - 1966 erschienen. Auf diese Bibliographie sei besonders hingewiesen. Hinweise auf ältere Literatur finden sich in FURON 1935 und SCHNEEGANS 1943.

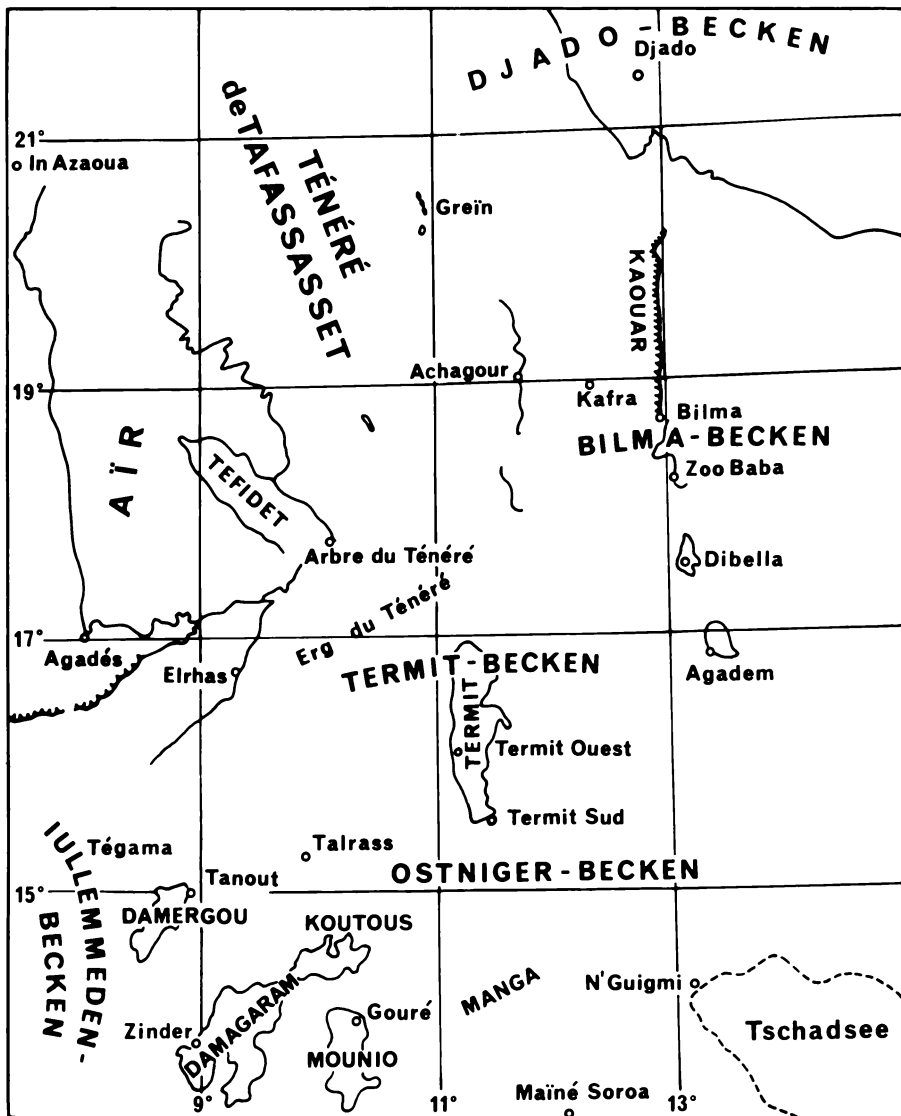
Hier sollen auch die Arbeiten von REYMENT 1965; von FURON 1963 und 1968; und HAUGHTON 1963 erwähnt werden, in denen die Geologie Afrikas in grösserem Zusammenhang behandelt wird und die weitere Hinweise auf die entsprechende Literatur geben.

Die Geschichte des transkontinentalen Meeres über die Sahara während des Cenomans und Turons behandelt REYMENT 1971 b, indem er sich besonders auf die Entwicklung der

Ammoniten während der oberen Kreide und die postmortale Verdriftung der Ammonitengehäuse stützt. Er behandelt diese Fragen noch in mehreren Publikationen, von denen hier nur REYMENT (1973 a; 1974 a) und REYMENT & TAIT (1972 a; 1972 b) angeführt werden sollen. Dieser Fragenkomplex wird auch in BUSSON (1972) und FAURE (1966) ausführlich behandelt; selbstverständlich auch noch in einer grossen Anzahl anderer Arbeiten, die jedoch aus den Literaturverzeichnissen der genannten Publikationen ersehen werden können.

Zum Abschluss dieses kurzen Abrisses seien noch einige Arbeiten mehr Übersichtlicher Art angeführt, die in neuerer Zeit erschienen sind und die ebenfalls ausführliche Literaturangaben enthalten. Im Jahr 1964 fand in Neu-Delhi im Zusammenhang mit dem geologischen Kongress ein Symposium über die Geologie der westafrikanischen Küstenbecken statt, dessen Ergebnisse 1966 zusammengefasst und von REYRE (1966) als Herausgeber veröffentlicht wurden. G. BUSSON publizierte 1972 seine grosse Studie über das Mesozoikum der Sahara, in der unter anderem auch die Frage der Meeresstransgressionen über den afrikanischen Kontinent während der Kreide und während des Tertiärs und deren geographische Ausbreitung aufgegriffen und einer kritischen Betrachtung unterworfen wird. Diese wichtige Arbeit enthält weiterhin einen wesentlichen Abschnitt über Prinzipien, Methoden, Nomenklatur und Klassifikation stratigraphischer Einheiten. In diesem wird besonders die Pulverisierung und Desintegration der Nomenklatur mit den sich daraus für die Praxis ergebenden Schwierigkeiten kritisiert (BUSSON, 1972, S. 19-87). Ebenso sei hier eine Arbeit von COLLIGNON, PHILLIPE & NADEGE erwähnt.

Die durch das erneuerte Interesse an WEGENERS Kontinentalverschiebungstheorie und die daraus entwickelte Theorie der Plattentektonik (LE PICHON 1968) sich ergebenden Fragen und Probleme werden in einer Fülle von Arbeiten und Symposien behandelt. Die besonderen Probleme der Verdriftung und Schwimmfähigkeit von Cephalopodenschalen behandeln REYMENT (1958; 1970; 1973a), MUTVEI & REYMENT 1973, MUTVEI (1975), DENTON & GILPIN-BROWN (1966) und andere.



Schematische Übersichtskarte über die natürlichen Regionen im östlichen Teil der Niger - Republik

Fig. 2 - Umgezeichnet nach FAURE (1966, S. 16)

Die Abgrenzungen der verschiedenen Becken sind nicht scharf. Das Bilma - Becken, das Termit - Becken und das Tschadbecken können auch als Teilbecken des Ostniger - Beckens angesehen werden. Damagaram und Damergou bilden eine Schwelle zwischen Ostniger - Becken und Iullemmeden - Becken

ÜBERSICHT ÜBER DAS FUNDGEBIET DER BEARBEITETEN AMMONITEN DIE STRATIGRAPHIE DES DAMERGOU - GEBIETES

Die Formationen mit sedimentärer Überdeckung im Nigergesamt sind in zwei grossen Becken abgelagert, die ihrerseits wieder in mehrere kleinere Becken unterteilt werden können:

1. Im Westen das Becken von Iullemmeden.
2. Im Osten das sogenannte Ostnigerbecken.

Das Becken von Iullemmeden – benannt nach der Tuareggruppe, die sein zentrales Gebiet bevölkert – hat etwa rechteckige Form und wird im Norden von den Gebirgsmassiven des Hoggar (oder Ahaggar), des Adrar des Iforas und des Aïr begrenzt, im Süden vom nördlichen Zentralgebirge in Nigeria ("Massiv montagneux du Centre-Nord du Nigeria") und im Westen durch die präkambrischen Formationen von Gourma, Liptako und Nord-Dahomey. Das Adrar des Iforas – Gebirge ist von Gourma durch die paläogeographische Meerenge von Gao getrennt, die das Iullemmeden-Becken mit den Becken von Tanezrouft und Taoudeni verbindet.

Die östliche Begrenzung des Iullemmeden-Beckens besteht aus zwei Schwellen zwischen den Bergmassiven des Aïr und dem Massiv montagneux du Centre-Nord du Nigeria, über die das Iullemmeden-Becken mit dem Ostnigerbecken in Verbindung steht. Die beiden Schwellen werden durch das vor-kambrische Relief von Damagarim und von Mounio getrennt. Im nördlichen Teil des Iullemmeden-Beckens kann noch ein separates Becken unterschieden werden: das Becken von Ténéré du Tamesna (im Gegensatz zu Ténéré du Tafassasset im Osten des Aïr-Massivs).

Im Osten befindet sich ein zweites Becken, meist nur als "Le Niger Oriental" bezeichnet, dessen Zentrum etwa um den Tschad-See liegt und das sich nach Süden bis zu den metamorphen Formationen Kameruns, der Zentralafrikanischen Republik, der Tschad-Republik und des Sudans erstreckt. Im Süden öffnet sich eine Verbindung über das Benue-Tal mit dem Golf von Guinea, im Norden öffnet sich dieses Becken

zum Mittelmeer hin vermutlich über zwei Schwellen, die seit dem Mesozoikum durch das Tibesti-Massiv getrennt sind.

Innerhalb der Niger-Republik können mehrere kleinere, in sich abgeschlossene Becken unterschieden werden; die Abgrenzungen und paläogeographischen Abschliessungen sind dabei mehr oder weniger schwebend.

1. Im Südwesten liegt das Becken von Termit, begrenzt durch die kristallinen Massive von Zinder und Gouré, dem Aïr-Massiv, dem Ténéré du Tafassasset und dem Granitgebiet von Dibella. Das Zentrum des Beckens ist das Plateau von Termit.

2. Im Süden liegt das Tschad-Becken, etwa zwischen dem Tschadsee und einer gedachten Linie von Agadès über Süd-Termit nach Gouré.

3. Im östlichen zentralen Teil der Niger-Republik liegt das Becken von Bilma.

4. Nördlich des Bilma-Beckens kann das Becken von Djado ausgeschieden werden (zwischen östlichem Hoggar und Tibesti-Massiv). Im Norden des Djado-Beckens befinden sich wiederum zwei Becken:

5. das Polignac-Becken und

6. das Murzuk (=Mourzouk)-Becken. Diese beiden Becken öffnen sich ihrerseits nach Norden zum Mittelmeer hin, dem Überrest des alten Tethys-Meeres.

Das Damergou-Gebiet liegt zwischen dem Iullemmeden-Becken und dem Ostnigerbecken, sowie zwischen dem Aïr-Massiv im Norden und Damagaram (=Damagarim) im Süden.

Die von CHUDEAU (1909a, 1909 b) aufgestellte Lagerfolge des Damergou-Gebiets wurde bereits erwähnt:

3. Lateritmantel variabler Mächtigkeit.

2. Weisslich-grünliche Tone mit Gipsbänken und fossilführenden Kalkbänken von 10 - 20 cm Mächtigkeit.

1. Rote Sandsteine mit eingelagerten Schillbänken an der Basis, die konkordant den Sandsteinen und Tonen der Tégama-Gruppe auflagern.

Durch die Arbeiten von LAMBERT, KILIAN, FURON und anderen in den dreissiger Jahren konnte auch eine chronostratigraphische Einteilung vorgenommen werden:

An der Basis lagert über Präkambrium sogenanntes "Continental intercalaire" (dieser Ausdruck wurde von KILIAN 1930 eingeführt) dessen Alter nicht näher bestimmt werden kann als "zwischen Perm und Alb" liegend.

Darüber steht kontinentales Cenoman mit Ceratodus (beschrieben von ARAMBOURG & JOULEAUD 1943) an; diese Schichten werden von marinem Obercenoman und Unterturon - fossilführend - überlagert.

Im Hangenden sind diese Schichten von kontinentalen (terrestrischen) Ablagerungen überdeckt. Marine Ablagerungen sind an einigen Orten nachgewiesen (marines "Senon").

Nach LAMBERT (1943) geschah die Transgression im Cenoman nicht plötzlich. Bereits im Untercentoman kommen an einzelnen Stellen marine oder lagunäre Phasen vor, wovon Gipshorizonte und Linsen mit glaukonitischem Sandstein zeugen, die in dem Ceratodus-Horizont zwischengelagert sind.

In diesem Zusammenhang sind die Berechnungen REYMENT & TAIT'S (1972 b) bedeutungsvoll. Auf Seite 320 führen diese Autoren aus: "The northern transgression of the Tethyan sea must have taken place rapidly, for the Upper Cenomanian incursion covered some 2500 km (at a rate of roughly 80 cm/year)..... During the basal Turonian, a transgression of the South Atlantic began. The sea advanced 1000 km up the Benue trough (at a rate of roughly 30 cm per year on the average). During the same time interval the trans-Saharan sea advanced a further 200 km, to tie up with the southern arm in the approximate vicinity of the current border between Nigeria and Niger Republic."

LAMBERT (1943) führt u.a. aus, dass der Lateritmantel nach CHUDEAU nicht allgemein vorhanden ist; auch lagert er nur selten den gipsführenden Tonen auf. Diese sind dagegen meist durch terrestrische Ablagerungen überdeckt: kreuzgeschichtete Sandsteine und bunte, sandhaltige Tone sind die Indizien für diesen Sachverhalt. Ebenso scheint

das untere Schichtpaket der roten Sandsteine mit den eingelagerten Ostrea-Schillbänken nicht die Ausdehnung gehabt zu haben, die CHUDEAU damals annahm.

In LAMBERT'S Arbeit sind verschiedene Profile mit Mächtigkeitsangaben und eine Liste der von ihm bei Marma gesammelten Fossilien aufgeführt. Diese stammen aus den Schillbänken, die in die gipsführenden Tone eingeschaltet sind. Es handelt sich um Echinodermata turonischen Alters, die er in einem Anhang (S. 144) beschreibt. Das Profil der Bohrung von Tanout (70 m tief) wird auf S. 19 geschildert. Eine ausführliche Beschreibung der Schichtenfolge im Damergou-Gebiet wurde von JOULIA (1951) gegeben, die FAURE (1966) im wesentlichen übernommen hat und die weiter unten ausführlicher besprochen werden soll. Zuvor sei indessen auf ein Profil hingewiesen, das GREIGERT 1963 veröffentlichte und das er an zwei Zeugenbergen nördlich des Iguellala-Gebirges aufgenommen hatte (5° 50' E - 16° 45' N). Dieses Profil weist ebenfalls die fossilführenden Schichten auf, die hier allerdings in grösserer Mächtigkeit als im Damergou-Gebiet anstehen. Das Profil wird von GREIGERT & PUGNET 1967, S. 124-125 beschrieben. Im Gegensatz zum Damergou-Gebiet sind die fossilführenden Turonschichten hier nicht auf zwei Kalksteinsbänke mit eingeschalteten Schill-lagen beschränkt. Da dieses Profil als stratigraphisches Typprofil zu gelten hat, wird es hier ebenfalls aufgeführt, um Vergleiche mit der Stratigraphie im Damergou zu ermöglichen. GREIGERT & PUGNET teilen ihr Profil in 16, JOULIA das Damergou-Profil in 15 "niveaux" (was hier als "Horizont" übersetzt wird) ein. Die Horizontnummern des Damergou- und des Monts Iguellala-Profils stimmen nicht überein ! Die Beschreibung ist etwas verkürzt.

HORIZONT und MÄCHTIGKEIT		EIGENSCHAFTEN, FOSSILINHALT, LITHOLOGIE
16	4.50 m	10 bis 20 cm mächtige, kalkige Sandsteinplatten, durch sandige bunte Mergel getrennt, mit <u>Nigericeras</u> . Steinkerne von Gastropoden und Pelecypoden an der Oberfläche.
15	0.75 m	Feine glimmerhaltige Sandsteine, kompakt und mit scharfem Bruch. Bilden Blättchen mit regelmässiger Dicke und mit gewellter Oberfläche, Sandsteine grau bis grünlich.

HORIZONT und MÄCHTIGKEIT		EIGENSCHAFTEN, FOSSILINHALT, LITHOLOGIE
14	1.50 m	Wechsellagernde sandige und splitternde Mergel und Sande, grünlich bis senfgelb.
13	0.25 m	Kalzitische oder graue, glaukonitische Kalksteine. Der Glaukonit findet sich als Korn oder imprägniert die Schalenreste der Gastropoden und Pelecypoden. Ammoniten in sehr verwittertem Zustand, jedoch selten.
	0.10 m	Sandsteinplatten mit verwitterten Gastropoden und Ammonitenabdrücken.
12	0.30 m	Gelbe, sandige Mergel
11	0.20 m	Gelbe Sandsteine mit Gastropoden, Austern und <u>Plicatula</u> .
10	1.50 m	Gelbe, sandige Mergel mit <u>Vascoceras</u> .
9	3.00 m	Graue oder gelbe, blättrige Mergel. Gips. An der Basis <u>Coelodus</u> -Zähne. An der Oberfläche <u>Nigericeras</u> , <u>Vascoceras</u> , <u>Paravascoceras</u> , zahlreiche Gastropoden.
8	1.75 m	Gelbe Sandsteine mit <u>Vascoceras</u> , <u>Paravascoceras</u> , " <u>Acanthoceras</u> ", <u>Nigericeras</u> , <u>Plicatula</u> , <u>Ostrea</u> , (<u>Liostrea</u>), <u>Turritella fittoni</u> .
7	1.50 m	Gelbe-weiissliche Tone.
6	0.10 m	Von turriliformen Gastropoden angebohrte Sandsteine.
5	0.50 m	Graue Sandsteine mit rötlicher Verwitterung. <u>Vascoceras</u> , <u>Paravascoceras</u> , <u>Heterodiadema libycum</u> , Seeigel, die auch in den Horizonten 6 bis 10 vorkommen.
4	1.20 m	Platten aus Sandstein mit klastischem Quarz, die Gesimse bilden. Sie zeigen das typische Bild der "Lumachelle" (eigentlich Schillkalk), wie sie über 600 km von einem Ende der fossilen Steilküste zum anderen immer wieder auftreten. Zahlreiche <u>Exogyra</u> -arten, Gastropoden und Pelecypoden. In diesen Schichten auch <u>Neolobites vibrayeanus</u> .
3	wechselnde Mächtigkeit, bis 1.50 m	Graue, tonige Mergel. Gips ist in Form dünner Blättchen eingelagert.
2	0.20 m	Feiner, grauer Sandstein mit <u>Exogyra conica</u> .
1	1.50 m	Graue, sandige Mergel mit linsenförmigen Einschaltungen von Sandstein, Gips und Salz. Die Gesteine setzten sich in Spalten des unterliegenden Continental intercalaire fort. Muschelreste und <u>Nautilus</u> -reste.

Im Liegenden: Continental intercalaire, bestehend aus bunten, sandigen Tonen.

Die Gesamtmächtigkeit der Serie beträgt etwa 25 m. Die beiden Horizonte 4 und 15 bilden zwei Gesimse, die entlang der gesamten Steilküste sichtbar sind und die gute Markierungshorizonte darstellen. Bemerkenswert ist auch die extreme Regelmässigkeit der Schichten über lange Strecken. Die Analyse des Profils von Iguellala zeigt, dass es sich dabei um zwei wohlabgegrenzte Einheiten handelt, deren jede mit gipshaltigen Tonen beginnt (Horizont 3 und Horizont 9). Die untere Einheit wird durch den Neolobites-Schillkalk gekennzeichnet, der am Fuss der Steilküste eine Stufe bildet, die von Ouezeï bis in das Gebiet von Tanekert verfolgt werden kann, Horizont 4. Die grauen Kalke mit Nigericeras, die die obere Einheit kennzeichnen, bilden das obere Gesims der Steilwand direkt unter deren Kalkdecke (Horizont 15). Diese Sandsteine können von Tanekert bis in das Damergou-Gebiet verfolgt werden, wo sie indessen kalkhaltiger werden und von JOULIA (1951) unter der Bezeichnung "lumachelle jaune" (Gelbe Schillbank) beschrieben worden sind (Horizont 6 im stratigraphischen Profil von Damergou).

Wie sich aus den Arbeiten von BASSE (1953) und BASSE & A. F. DE LAPPARENT (1948) ergibt, kann die Neolobites-Schillbank ins obere Cenoman gestellt werden. Die Studien BARBER'S (1957) zeigen, dass Nigericeras in Nordost-Nigeria mit Ammonitenfaunen des Unterturons vergesellschaftet vorkommt. Wie GREIGERT & POUGET (1967, S.126) ausführen, wurde im Verlauf von Feldarbeiten für die Erdölsuche in den Jahren 1960 - 1961 am Mont Tazerzaït Kébir Nigericeras cf. gadeni zusammen mit Neolobites vibrayanus gefunden. Man weiss, dass die Monts- Iguellala - Serie in ihrer Gesamtheit durch eine Mischung cenomaner und turo-nischer Stücke charakterisiert ist; dies wurde bereits von LAMBERT (1933) notiert (Arbeit nicht eingesehen). Die Entdeckung der Petropar-Geologen am Mont Tazerzaït Kébir stellt, nach Ansicht von GREIGERT & POUGET, die stratigraphische Bedeutung von Nigericeras in Frage. In Nord-Nigeria tritt Nigericeras in der Pachyvascoceras costatum-Zone auf (BARBER 1957). Gleichfalls aus dieser Zone hat REYMENT (1956) Nigericeras ogojaense aus der Ogoja-Province in SE-Nigeria beschrie-

ben, allerdings noch in der von ihm (REYMENT 1954 a) aufgestellten älteren Zoneneinteilung, die von BARBER (1957) erweitert und in ihrer erweiterten Form auch von REYMENT (1959) akzeptiert wurde. Diese Zone entspricht der Zone 2 in Israel (FREUND & RAAB 1969) und wird von REYMENT (1959) mit der Fagesia superstes - Subzone sensu MÜLLER & SCHENCK (1943) parallelisiert.

Zwischen dem Massiv von Ouezei' bis zum Damergou-Gebiet ist von der Monts Iguellala-Serie nur die Nigericeras - Zone bekannt, die direkt auf Continental intercalaire sensu lato liegt. Diese Zone ist bei Abalak ($6^{\circ} 14' - 15^{\circ} 23'$) und bei Dakoro aufgeschlossen. Sie zeigt hier bereits die gleiche Lithofacies wie im Damergou-Gebiet: Gelbliche Kalksteine mit Manganflecken. Chemische Analysen der Schalen aus den Schillbänken im Damergou sind von LAMBERT (1943, S. 22) veröffentlicht worden.

Leider wird von GREIGERT & POUGET (1967) nicht klar angegeben, welche Abgrenzung die von ihnen hier aufgestellte Nigericeras-Zone vertikal hat. Es wird zwar von der "Série des monts Iguellala Cr^{6a-5} zone à Neolobites et zone à Nigericeras" gesprochen, die offensichtlich im chronostratigraphischen Sinn verstanden werden sollen; und als obere Begrenzung der Zone wird auch der Horizont 16 mit den "grès calcaires à Nigericeras" angegeben. Es bleibt jedoch unklar, ob die untere Begrenzung der Zone der Horizont 8 des Typprofiles, der Nigericeras enthält, darstellt, oder ob bereits der Horizont 5, aus dem Nigericeras nicht ausdrücklich angegeben wird, der jedoch den mit Nigericeras sonst vergesellschaftet auftretenden Paravascoceras enthält, zu dieser Zone gerechnet werden soll.

In JOULIA'S (1951) Typprofil des Damergou enthält sein Horizont 4 grobe sandhaltige Kalksteine und Neolobites-Schillbänke, und sein Horizont 6 gelbe Kalksteine und Nigericeras-Schillbänke, in denen auch Paravascoceras-Arten vorkommen und aus denen die hier behandelten Ammoniten stammen.

Noch zwei Termini müssen genannt werden: Ligérien, aufgestellt von COQUAND, und Salmurien, aufgestellt von De GROSSOUVRE (1901)(nach den Tuffen von Saumur). Beide beziehen sich auf unteres Turon: Salmurien ist dabei älter,

Ligérien stratigraphisch jünger. BARBER (1957, S. 7) gibt an: "The term Salmurian is used here to describe beds characterised by a vascoceratid fauna and not to distinguish the beds stratigraphically from the Ligerian." FARAUD (1934) parallelisiert seine "assise 4" mit der Stufe, die von DUMAS unter der Bezeichnung "Calcaire gris à Ostrea columba" beschrieben worden war. Diese assise 4 liegt allerdings stratigraphisch höher und kann mit der Zone 5 von FREUND & RAAB parallelisiert werden. Sie dürfte, durch das Vorkommen von Mammites nodosoides und mehrerer Vascoceras - Arten charakterisiert, den nigerianischen Zonen mit Pseudotissotia (Wrightoceras) wallsi bzw. der Zone mit Kamerunoceras eschi sensu REYMENT entsprechen.

Die Tégama-Gruppe wird von FAURE 1966, S. 110-155 ausführlich beschrieben. Über deren Alter, Flora und Fauna führt er auf S. 151-152 aus, dass die obere Grenze des detritischen Komplexes aus grünen Blättertonen in Verbindung mit kalkigen Schillbänken besteht, die Neolobites enthalten und deren Alter daher oberes Cenoman sei. Die direkt unter diesen Schichten befindlichen Ablagerungen werden der Alanlara-Formation oder der Farak-Formation, die im wesentlichen gleichaltrig zu sein scheinen, zugerechnet. Aus der Arbeit FAURE'S gehen jedoch die Feldverhältnisse leider nicht genau hervor. Er nimmt für diese Formationen ebenfalls ein cenomanes Alter an, da sie konkordant unter den oben angeführten Ablagerungen liegen und daher möglicherweise als Unter-Cenoman gedeutet werden können. Für die höchstliegende Formation der Tégama-Gruppe, die Echkar-Formation, gibt er ein "anté-cénomaniens supérieur" oder - mehr wahrscheinlich - ein "anté-cénomaniens" als Alter an.

Die Untergrenze der Tégama-Gruppe hat ein variierendes Alter, da sie transgressiv von West nach Ost dem präkambrischen Sockel südlich des Aïr-Massivs aufliegt. Sie besteht - im grossen ganzen gesehen - aus einer mächtigen Abfolge grober detritischer Gesteine kontinentalen Ursprungs, oft kreuzgeschichtet, die von CHUDEAU (1909) mit dem Namen "Grès et argiles du Tégama" bezeichnet wurde. Die Gruppe erstreckt sich von Damagaram (Zinder)

bis ins Aïr-Massiv. Sie bildet das Tégama-Plateau, im Norden durch die "Falaise" (Steilküste im paläogeographischen Sinn) von Tiguidit begrenzt. Am Fuss dieser Steilküste - oder Steilhanges, Absturzes, Felssturzes- in Ezazel, befindet sich mit einer Estherien-Bank, Dinosaurier-Resten und verkieseltem Holz eine der seltenen Fossilfundstätten, die diese mächtige Gruppe geliefert hat. Ihr Alter liegt hier zwischen mittlerem Jura und oberer Kreide; überhaupt können über das Alter der Tégama-Gruppe nur sehr unsichere Angaben gemacht werden, und FAURE, 1966, S. 152 zieht daher nur die Schlussfolgerung, dass der Hauptteil der Tégama-Gruppe der unteren Kreide zugehörig sei und dass die über ihr liegende Farak-Formation ins untere Cenoman gestellt werden könne. Sie besteht im allgemeinen aus feinkörnigen und tonigen Sandsteinen und wird meist noch dem "Continental intercalaire" KILIAN'S zugerechnet. FAURE 1966 gibt zahlreiche Aufschlussbeschreibungen und führt auch eine Korrelation mit der Bohrung von Tanout (FAURE, 1966, S. 142-143) an. In dieser Bohrung wurden die unteren Horizonte (1 und 2 des stratigraphischen Schemas des Damergou-Gebietes) nachgewiesen, und dadurch bestätigt, dass das Cenoman und Turon des Damergou auf der mächtigen Folge der detritischen Gesteine der Tégama-Gruppe lagert. Die marinen Schichten des Damergou-Gebietes beginnen folglich mit Ober-Cenoman. Das Meer drang hier von Norden her vor, denn die einzigen cenomanen Ablagerungen im Süden, in Nigeria, finden sich in der Nähe von Odukpani, Calabar Province. In Nord-Nigeria sind cenomane Schichten bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

Wenden wir uns nun dem eigentlichen Damergou-Gebiet zu: Hier bildet der Abschnitt mit Neolobites, im Gegensatz zu dem Abschnitt mit Nigericeras - keine kontinuierliche Schicht, sondern es sind nur drei Aufschlüsse mit Neolobites bekannt: Bohrung Tanout, am Flugplatz Tanout und bei Guinia, 27 km westlich von Tanout. (Es wird hier absichtlich nicht der stratigraphische Begriff 'Zone' angewendet, um einen Vergleich mit den europäischen Zonen in Jura und Kreide zu vermeiden. Es handelt sich hier etwa um eine 'local-range-zone, oder Teilzone sensu POMPECKJ (1914).)

Die Aufschlussverhältnisse im Damergou-Gebiet sind schlecht. Es scheint jedoch an den Fundstellen mit Neolobites eine vollständige cenomane-turonische Lagerfolge vorhanden zu sein, denn JOLEAUD & HSU-TE-YOU (1935) beschreiben Arthropoden (Decapoden) aus Tanout, die mit Coelodus vergesellschaftet vorkommen, aus den selben Schichten, in denen auch an den Monts Igouellala Coelodus gefunden worden war (Horizont 9 des Igouellala-Profiles). Diese Schichten entsprechen in JOULIA'S Damergou-Profil etwa dem Horizont 5, während die Neolobites-Schichten (Horizont 4 im Damergou-Profil) dem Horizont 4 des Igouellala-Profil entsprechen. Die Parallelisierung ist nach den Angaben in der Literatur etwas verwirrt. Dies beruht darauf, dass in jedem Profil verschiedene "Niveaux" ausgeschieden werden und ihnen eine Zahl zugeordnet wird. Diese Zahlen stimmen aber in den verschiedenen Profilen keineswegs überein, so dass leicht Missverständnisse entstehen. Trotz der grossen Zahl von Abhandlungen, die in den letzten 25 Jahren über die Sahara und das ehemalige französische Soudan-Gebiet erschienen sind, sind doch sehr viele Fragen noch weit von einer Lösung entfernt. Dies gilt z.B. für die Frage der transkontinentalen Meere über Afrika während der Turonzeit, während der Maastricht-Zeit und während des Paläozäns, über deren exakten Verlauf noch starke Unklarheit besteht; und dies gilt ebenso für die stratigraphische Abfolge. So wurde von LEFRANC-PHILIPPE die Meinung geäussert, dass zwischen Ober-Cenoman und Unter-Turon eine Schichtlücke besteht und die Lagerfolge keineswegs so kontinuierlich ist.

Ausser den drei oben angeführten Aufschlüssen mit Neolobites kennt man im Damergou-Gebiet nur unteres Turon. Dieses wird durch eine oder mehrere Schillbänke bzw. gelbe Kalksteine von einigen dm Mächtigkeit gekennzeichnet. Diese gehören der Béréré-Formation an und sind von grünen, gipsführenden Tonen zwischengelagert; sie lagern den feinkörnigen Sandsteinen der Farak-Formation auf. Nach JOULIA (1951) nimmt die Mächtigkeit dieser marinen Sedimente nach Süden hin ab. In FAURE (1966) sind für das untere Turon 48 m Mächtigkeit angegeben (siehe Profil).

Die ersten von Capitaine GADEN gesammelten Ammoniten wurden von A. DE LAPPARENT (1903) untersucht und von ihm altersmässig als dem Turon zugehörig bestimmt; CHUDEAU (1909) und GARDE kamen in ihren Arbeiten zum gleichen Ergebnis. FURON (1933 b) konnte an Hand von A. CHEVALIER'S Material die Existenz marinen Cenomans nachweisen (Neolobites vibrayanus vom Steilhang von Ouezei). In seinen weiteren Arbeiten in den Jahren 1933 und 1934 bezeichnet er das Damergou-Gebiet als Zeugenberg (Butte-témoin) cenoman-turonischen Alters. LAMBERT gab 1933 den Fund pyritisierten Neolobites aus pyrithaltigen Tonen aus der Bohrung in Tanout bekannt. FURON (1935) gab eine Übersicht über die bis dahin bekannten stratigraphischen Verhältnisse der Schichten der oberen Kreide und des Tertiärs in der Sahara soudanais heraus. Er führt das Vorhandensein eines "Continental intercalaire" im Damergou-Gebiet an, dessen Alter zwischen Perm und Unter-Cenoman liege. Auf dieses "Continental intercalaire" folge dann marines Cenoman, Unterturon und "Senon". Nach heutiger stratigraphischer Einteilung wird dieses "Continental intercalaire" der lithostratigraphischen Einheit "Tégama-Gruppe" zugeordnet. Eine stratigraphische Synthese der Tégama-Gruppe und eine Korrelation mit der Bohrung von Tanout findet sich in FAURE 1966, S. 142-145.

Eine Aufstellung der stratigraphischen Verhältnisse kann aus FAURE 1966, S. 159 gesehen werden; sie ist hier wiedergegeben:

Horizont	Mächtigkeit	Formationsname	Alter
15	10 m	Zaouzaoua	Post-Eozän
14	40 m	Dambanza (Oberer Teil)	"Obersenon"
12 - 13	33 m	Dambanza (Unterer Teil)	"Untersenon"
9 - 11	52 m	Gangara (überwiegend)	Oberturon
5 - 8	48 m	Béréré (Oberer Teil)	Unterturon
3 - 4	18 m	Béréré (Unterer Teil)	Obercenoman
2	180 m	Farak	Untercenoman
1		Tégama (Oberer Teil)	Untere Kreide

Das Alter der Zaouzaoua-Formation ist mittleres Post-Eozän; sie ist auch unter der Bezeichnung "Continental terminal" bekannt.

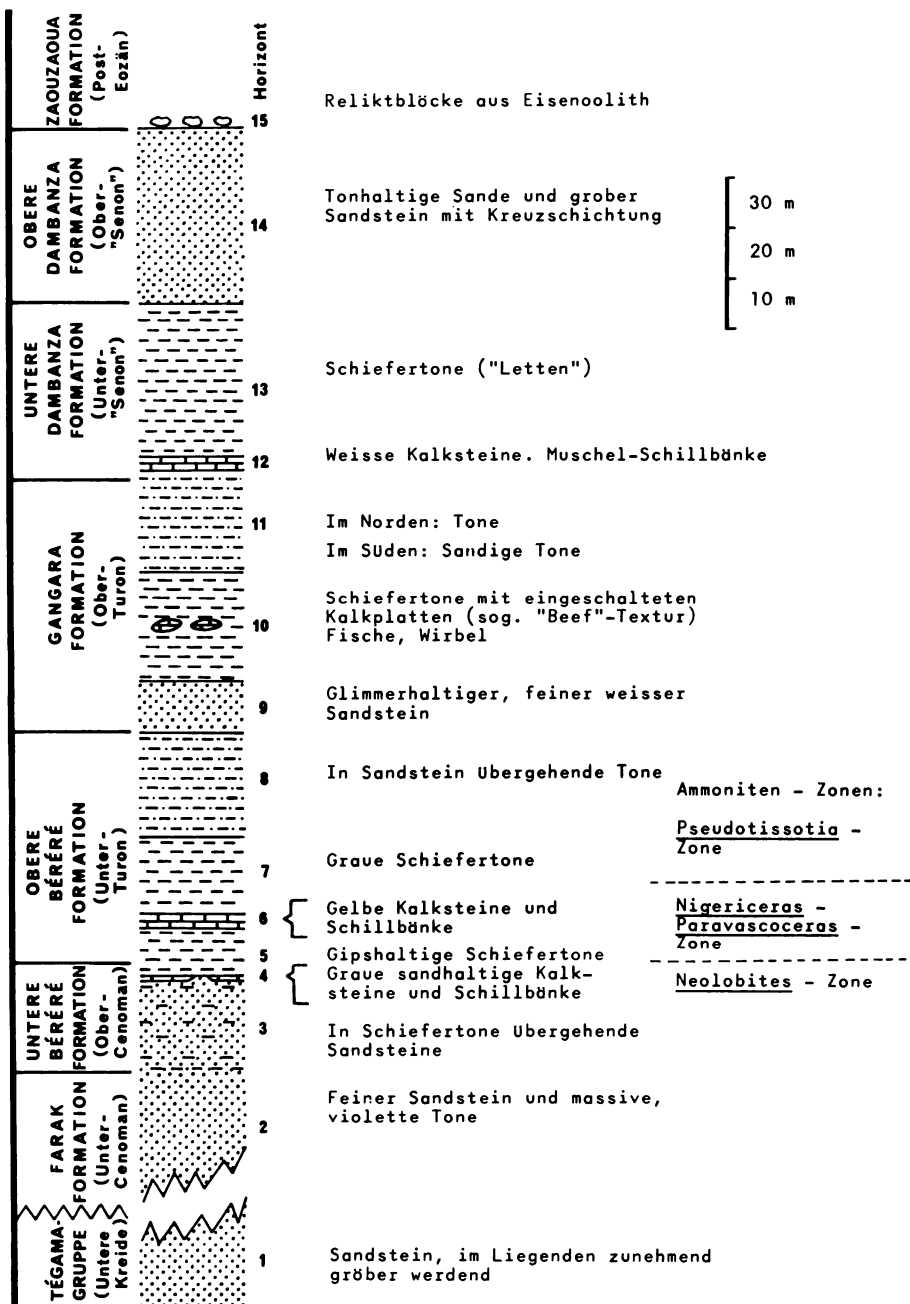


Fig. 4 - STRATIGRAPHISCHES PROFIL DES DAMERGOU - GEBIETES.
Nach JOULIA (1951) und FAURE (1966), verändert.

Wie aus dem stratigraphischen Profil hervorgeht, folgen auf die feinen Sandsteine und massiven Tone der Farak-Formation in Schiefertone übergehende Sandsteine und darüber graue Schiefertone, denen gelbe Kalksteine, gips-haltige Schiefertone und graue, sandhaltige Kalksteine zwischengelagert sind. Es handelt sich hier um die klas-sischen Ammoniten-zonen des Tinghert und Nigers. Ihr Alter wird durch Neolobites auf das obere Cenoman für die untere Schillbank, auf das untere Turon für die obere Schillbank (durch Nigericeras, Paravascoceras und Pseudotissotia) festgelegt. Das Alter der höchsten Schichten, die keine Ammoniten geliefert haben, ist zweifelhaft. Es handelt sich wahrscheinlich um oberes Turon und "Senon". (Die Bezeichnung 'Senon' wird leider immer noch vielfach ange-wendet. Der Umfang des 'Senon' ist jedoch sehr umstritten und von Autor zu Autor verschieden: die Untergrenze liegt -je nach Autor - an der Grenze Turon/Coniac, an der Gren-ze Coniac/Santon, im Santon an der Basis der Actinocamax westfalicus-Zone, an der Grenze zwischen Actinocamax west-falicus und Actinocamax granulatus-Zone oder sie verläuft sonst irgendwo zwischen Coniac und Campan. Die Obergrenze des "Senon" wird oft an die Grenze Campan/Maastricht gelegt, ebenso oft wird das Maastricht jedoch auch in das Senon eingeschlossen. Es empfiehlt sich also den Begriff 'Senon' möglichst nicht weiter zu verwenden.) Über den ammonitenführenden Schichten des Damergou lie-gen drei mächtige Schiefertone-Folgen, die durch feine Tone und Sandsteine unterbrochen werden; auch in dieser Abfolge finden sich zwischengelagerte Kalksteine und kal-kige Schillbänke; auch Kalkplatten in sogenannter "Beef"-Textur kommen vor. Sie haben Wirbel und Fischreste geliefert.

Über diesen Schichten mariner Entstehung lagern im Hangen-den grobe, kreuzgeschichtete Sandsteine und tonige Sande, die ohne Zweifel kontinentalen Ursprungs sind (Oberer Teil der Dambanza - Formation).

Über den groben Sandsteinen liegen diskordant die Reliktblöcke der Zaouzaoua-Formation, eisenhaltige Oolithe, analog identischen Ablagerungen in West-Niger. Die Blöcke werden von den französischen Geologen als "Continental terminal" bezeichnet; ihr Alter wird als "Mittleres Post-Eozän" angegeben.

Der obere Teil der Hügel des Damergou-Gebietes wird im allgemeinen durch einen Laterit-Panzer bedeckt, dessen Schutt auch einen Teil der Abhänge bedeckt. Dieser Panzer besteht oft aus einem eisenhaltigen und natronhaltigen Zement ("d'un ciment ferrugineux"), der alte, eisenhaltige Konglomerate der frühquartären Terrasse zusammenbindet. Unter den Geröllen dieser Terrasse sind eisenhaltige Oolithe besonders häufig. Sie sind Zeugnisse einer alten, erodierten Formation, von der sich noch zahlreiche Reste auf den Gipfeln der Hügel oder in Form oft kubikmetergrosser Blöcke an den Hängen finden. Derartige eisenhaltige Oolithe kommen auch in Nigeria verschiedentlich vor, z. B. in der Sokoto-Provinz. In Nigeria werden die oolithischen Sandsteine (Eisensteine) der Sokoto-Provinz altersmässig ins Post-Paläozän, die der Lokoja-Formation ins Maastricht gestellt.

JOULIA (1951) hat im Damergou-Gebiet Faciesvariationen nachweisen können, besonders in den Turonschichten. Das Turon ist im Norden tonig und wird nach Süden hin immer sandiger. Wie FAURE anführt, so kann dies als Indiz für die Nähe eines Kontinentes im Süden des Damergou während der Kreide sein (FAURE 1966, S. 159).

Die Ausdehnung der oberen Kreide in diesem Gebiet wurde lange als durch die Damergou-Region begrenzt angesehen. Es wurde angenommen, dass die obere Kreide den 9. Meridian nicht überschritt. Indessen konnte FAURE durch weitere Forschungen die Fortsetzung der marinen Schichten bis östlich des Termit-Massives nachweisen.

Drei Ammoniten-Zonen wurden aufgestellt (siehe FAURE, 1966 S. 30-31): Pseudotissotia
Nigericeras-Paravascoceras
Neolobites

Die Nigericeras-Paravascoceras-Zone scheint der Pachyvas-coceras costatum - zone in Nigeria zu entsprechen. Die

Verhältnisse werden aus der Literatur nicht klar ersichtlich, es muss daher kurz darauf eingegangen werden.

REYMENT (1954 a) stellt für das Turon Nigerias drei Einheiten (subdivisions) auf:

1. The Oldest Beds. Charakterisiert durch Vascoceratiten. Enthalten: Bauchioceras, Pseudaspidoceras, Gombeoceras, Pachyvascoceras, Vascoceras sensu strictu, Paracanthoceras, Gleboscercas und Nigericeras. Diese Zone entspricht der Nigericeras-Paravasvoceras-Zone im Damergou.

2. The Intermediate Beds.

Enthalten: Hoplitoides, Mammites, Collignoceras, Neoptychites.

The Youngest Beds. Die Mungo River-Fauna wird hier eingeordnet. Enthalten: Romaniceras und Hoplitoides.

Subdivision 1 und 2 werden dem unteren Turon, Subdivision 3 dem oberen Turon zugeordnet.

REYMENT (1956a) revidiert dieses Schema etwas (S. 88-89) und stellt auch ausführliche Art-Listen für die einzelnen stratigraphischen Subdivisions auf. Den unteren Teil der Mungo-River-Formation führt er nun zu den Intermediate Beds über.

REYMENT (1956 b) schlug im selben Jahr ein revidiertes Schema vor, in dem die Ammoniten als Zonenfossilien benutzt werden. Nach diesem stratigraphischen Schema wird das Turon Nigerias in drei Zonen eingeteilt:

3. Zone of Romaniceras uchauxiense COLLIGNON

2. Zone of Kamerunoceras eschii (SOLGER)

1. Zone of Pachyvascoceras costatum REYMENT

In dieser Arbeit werden auch Korrelierungen mit den stratigraphischen Schemata anderer Länder durchgeführt.

BARBER (1957) schlug eine Dreiteilung der unteren Zone vor und kam zu folgender Einteilung (S.59):

5. Zone of Romaniceras uchauxiense COLLIGNON

4. Zone of Kamerunoceras eschii (SOLGER)

3. Zone of Pseudotissotia (Bauchioceras) nigeriensis (WOODS)

2. Zone of Paravasvoceras costatum (REYMENT)

1. Zone of Vascoceras bulbosum (REYMENT)

BARBER^{x)} vereinigt in seiner Arbeit Pachyvascoceras wieder mit Paravasoceras. Wie im taxonomischen Teil ausgeführt, will ich mich dieser Ansicht anschliessen. Die nächste Revision wurde wieder von REYMENT (1959) durchgeführt. Er versucht hier auch die Korrelierung mit den von SPATH (1926) und MÜLLER & SCHENCK (1943) vorgeschlagenen Schemata (S. 125 - 126). Das Turon Nigerias wird weiterhin in fünf grössere Zonen eingeteilt:

5. Romaniceras uchauxiense COLLIGNON
4. Kamerunoceras eschii (SOLGER)
3. Pseudotissotia (Wrightoceras) wallsi (REYMENT)
2. Pachyvascoceras costatum REYMENT
1. Gombeoceras gongilense (WOODS)

In seiner Übersicht über die Geologie Nigerias (REYMENT 1965) geht REYMENT einen Schritt weiter und teilt das Turon nicht mehr nur nach einem Leitfossil, sondern nach Fossilgesellschaften ein. Er reduziert wieder auf drei Einheiten und kommt zu folgenden Unterteilungen:

"Subdivision marked by vascoeratids (zone of Pseudotissotia (Wrightoceras) wallsi). In dieser Einheit werden Gombeoceras gongilense und Pachyvascoceras costatum eingeschlossen. Wie er auf S. 36 ausführt, wird Pachyvascoceras costatum durch Pseudotissotia wallsi als Zonenfossil ersetzt, da die erstgenannte Art selten vorkommt. Leider geht dabei die stratigraphische Übersicht verloren, denn die in der Arbeit von 1959 gemachte Unterteilung zeigt, dass es sich um verschiedene stratigraphische Horizonte handelt. Im Damergou-Gebiet ist diese Zonierung ebenfalls vorhanden, dort werden die untere Zone mit Nigericeras - Paravasoceras und die obere mit Pseudotissotia unterschieden.

Die nächsthöhere Einheit REYMENTS ist die "Subdivision marked by an hoplitoid association (Zone of Hoplitoides ingens)". Diese Zone war früher als Zone with Kamerunoceras eschii (SOLGER) ausgeschieden worden. Auch hier wurde die seltene Art Kamerunoceras eschii (SOLGER) durch eine andere, Hoplitoides ingens (VON KOENEN) ersetzt. Die Zone zeichnet sich durch Hoplitiden, Neoptychiden und andere Formen aus. Auf S. 36 schreibt REYMENT: Most
*) (Bereits SCHNEEGANS 1943)

vascoceratid ammonites did not reach this level. Auf S. 38 wird jedoch angeführt: None of the faunal elements of this ^{zone} are known amongst the vascoceratid association. Zeitlich steht die vascoceratid-subdivision also im unteren Unterturon, die hoplitoid-subdivision im oberen Unterturon.

Die dritte, obere, Subdivision gehört in das obere Turon; sie ist nicht so wohldefiniert wie die beiden unteren und läuft unter der Bezeichnung :Upper Turonian ammonite association.

Zusammenfassend kann die Nigericeras-Paravascoceras-Zone im Damergou-Gebiet der Pachyvascoceras costatum-Zone im Sinne REYMENT's 1959 parallelisiert werden. Sie entspricht daher etwa der Fagesia superstes - Subzone sensu MÜLLER & SCHENK (1943) und der Zone 2 of Paravascoceras cauvinii (CHUDEAU) im Sinne FREUND & RAAB (1969), die ihrerseits weiter mit entsprechenden Zonen in Peru, Lybien (Fezzan) und eventuell Indien korreliert werden kann. Die Funde von Vascoceratiten in Frankreich, im Ligérien du Gard, stammen aus etwas höher liegenden Schichten, dies dürfte auch für die Pachyvascoceras hartti führenden Schichten Brasiliens zutreffen. Die Korrelation mit WIEDMANN'S (1964) Zonen aus Spanien erscheint schwierig; versuchsweise sei eine Parallelisierung mit seinen Zonen II - III vorgeschlagen.

MESSUNGEN

(MESSMETHODEN, MESSFEHLER, TERMINOLOGIE)

Die meisten der insgesamt 117 für die multivariatstatistischen Analysen gemessenen Exemplare der Niger-Vascoceratiten liegen in Schalenerhaltung und wurden daher mit der Schale vermessen. War diese an den zu messenden Stellen nicht erhalten, wurde die jeweilige Schalendicke an anderer Stelle des betreffenden Stückes festgestellt und dann in die Messung übernommen. Dies steht zwar im Gegensatz zu anderen Autoren, die Messungen grundsätzlich nur am Steinkern vornehmen (z.B. WENGER 1957), kann aber meines Erachtens durchaus vertreten werden, wenn die Messung mit der notwendigen Sorgfalt durchgeführt wird. Im Übrigen geht aus der Literatur meist nicht hervor, ob mit oder ohne Schale gemessen wurde. Manchmal kann aus den Abbildungen erschlossen werden, welches Messverfahren angewendet wurde, ob am Steinkern oder an Schalenexemplaren.

Die Messungen wurden mit der Schublehre vorgenommen.

Im einzelnen wurden folgende Variablen gemessen und bei der multivariationsstatistischen Bearbeitung verwendet:

1. Enddurchmesser der letzten erhaltenen Windung.

Hier wird die tatsächliche Höchstgrösse des vorliegenden Exemplares gemessen, einerlei, ob die Wohnkammer erhalten ist oder nicht. Messgenauigkeit ± 1 mm.

2. Nabelweite (Umbilikaldurchmesser).

Bei der Beschreibung von Ammoniten ist die Nabelweite ein Kriterium, das beinahe immer zur Charakterisierung verwendet wird und das gemessen und (gewöhnlich in Prozent des Enddurchmessers) angegeben wird. Diese Masse sind jedoch mit Vorsicht zu betrachten! Was im allgemeinen nämlich nicht aus den Beschreibungen hervorgeht, ist:

A) Welcher Durchmesser ist gemeint?

a. Der Enddurchmesser am Mundsäum adulter Stücke?

b. Der Enddurchmesser der letzten erhaltenen Windung?

- c. Der Durchmesser des Phragmokons, der an der Spitze des letzten Mediansattels zu messen ist und der den Vorteil hat, vom Erhaltungszustand der Wohnkammer unabhängig zu sein (WENGER 1957) ?
- d. Wird ein Durchmesser an beliebiger Stelle gemessen ?
- e. Wird der jeweilige Durchmesser mit oder ohne Schale gemessen ?
- f. Wie wird bei der Messung mit der Skulptur verfahren - wird über die Rippen oder zwischen den Rippen gemessen ?

B) Welche Nabelweite ist gemeint, die äussere oder die innere? Die aufeinanderfolgenden Windungen (Umgänge) berühren einander an einer spiralförmigen Linie, der Sutura, Naht oder Windungsnaht, die bei abgebrochenen Windungen in Form einer Spurlinie sichtbar sein kann. Auch „Umbilikalisaum“ wird - analog dem englischen "umbilical seam" - gelegentlich verwendet. Der Ausdruck "Sutura" wird bei Ammoniten und Nautiloiden also in zweifacher Bedeutung gebraucht, einmal in der Bedeutung "Lobenlinie", zum anderen in der Bedeutung "Windungsnaht", auf die sich auch beispielsweise die Bezeichnung "Sutural-Lobus" bezieht. An der Windungsnaht beginnt die Windungsflanke. Der Teil der Windungsflanke, der zum Nabeltrichter hin abfällt, wird als Nabelwand oder Nabelabfall bezeichnet. Er wird aussen von einem Nabelrand, wenn der Übergang in die Flanken eng gerundet ist oder einer Nabelkante, bei scharfem Übergang in die Flanken, begrenzt. Die Nabelwand kann auch fehlen, wenn die Windungsflanke gleichmässig flach oder kontinuierlich gerundet ist. Es seien hier auch noch einige englisch-amerikanische Begriffe angeführt, wie sie im "Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K (Mollusca 3)" und "Part L (Mollusca 4)" gebraucht werden. Die Nabelwand wird als "umbilical wall" bezeichnet, wenn sie steil ist, sonst als "umbilical slope". Allgemein wird die Bezeichnung "umbilical zone" (in Part K) oder "umbilical area" (in Part L) angewendet, in diesem Fall ohne Indikation der Steilheit der Nabelwand. Zu beachten ist, dass "umbilical area" in Part K eine völlig andere Bedeutung hat als in Part L, nämlich "Surface of

inner whorl of coiled conchs exposed between umbilical seams". Eine Nabelkante wird als "umbilical edge" bezeichnet, ein Nabelrand als "umbilical border", "umbilical angle", wenn er abgerundet winkelig, oder "umbilical shoulder", wenn er abgerundet ist. Und nun zur Definition der Nabelweite (S. L 6): "Umbilical width: Diameter of umbilicus measured either between umbilical angles (outside diameter) or between umbilical seams (inside diameter)". Vergleiche dazu auch die Abbildung auf Seite L 13.

Zur Vervollständigung seien noch die Begriffe "Umschlag" und "Umschlaglobus" erwähnt: Umschlag ist nach LEHMANN (1964) der Teil der Gehäuseröhre, der den jeweils vorhergehenden Umgang von aussen umfasst, der bei evoluten Gehäusen also kurz ist; Umschlaglobus dagegen ist ein Synonym von Umbilikallobus (vorgeschlagen von SCHINDEWOLF (1929) als Alternativ-Ausdruck für Umbilikallobus).

Der im englischen Schrifttum gelegentlich auftauchende Ausdruck "umbilical margin" ist weder in Part K noch in Part L des "Treatise" definiert; soweit ersichtlich ist er synonym mit "umbilical shoulder", "umbilical angle" oder mit "umbilical edge".

Um zu der eingangs gestellten Frage zurückzukehren: Welche Nabelweite ist eigentlich jeweils gemeint, die äussere oder die innere, bleiben in vielen Fällen die jeweiligen Autoren die Antwort schuldig; sie setzen offenbar voraus, dass dies bekannt sei. Einige Beispiele mögen dies zeigen: FREUND & RAAB (1969, S. 6): "The terminology and taxonomy proposed in the Treatise on Invertebrate Paleontology (Moore 1957) is used in the present paper." Nur: vorgeschlagen sind dort ja beide, äussere und innere Nabelweite. Andere Autoren, z. B. K. YOUNG (1957, S.4) führen als verwendete Terminologie ADKINS (1928) und SPATH (1923) an und geben nur "U = Diameter of Umbilicus" an. Nun finden sich jedoch weder in ADKINS (1928) noch in SPATH (1923) irgendwelche Angaben, ob die Nabelweite als äussere oder innere gemessen werden soll. ARKELL (1935-1948, S. XXVII) gibt die folgende Instruktion: "Diameters within the umbilicus are computed by a direct measurement from the umbilical suture on opposite sides plus an estimated amount for overlap by the

succeeding whorl. The estimate can be made with sufficient accuracy by reference to the outer whorl, the line of overlap being followed back round the spiral by eye." Es entbehrt nicht der Ironie, wenn ARKELL auf Seite XXVI BUCKMAN kritisiert, weil dieser Schätzungen des Durchmessers vornahm: "The maximum diameter in millimetres means the maximum actual size of the specimen, not the estimated maximum size if it were complete, as in A. Buckman's works" und auf der folgenden Seite selbst die Nabelweite abschätzt, offenbar ohne zu bemerken, was er eigentlich tut. Französische Autoren (z.B. MANGOLD 1970) geben im allgemeinen genau an, was gemessen wird. Meist ist auch eine erklärende Abbildung beigelegt. Leider finden sich auch hier zahlreiche Arbeiten, in denen völlig unklar bleibt, was gemeint ist (z. B. die Arbeiten eines sonst so verdienstvollen Forschers wie COLLIGNON, auch CHOFFATS Arbeiten über die portugiesische Kreidefauna).

Wird die äussere Nabelweite gemessen - in vielen Fällen ist dies leider die einzige Möglichkeit - so sollte das stets angegeben werden. Diese Messungen sind im allgemeinen ungenau und verstossen damit auch gegen eine wissenschaftliche Grundregel: Sie sind nicht exakt reproduzierbar. Da die Nabelkante meist mehr oder weniger abgerundet ist, erhebt sich die Frage: Wohin soll der Messpunkt gelegt werden? Hier wird die Messung in gewissen Grenzen subjektiv.

Eine selbstverständliche Forderung ist natürlich auch, dass die Messung der Nabelweite - ungeachtet ob äussere oder innere - auf der Linie des bei den Messungen verwendeten Durchmessers zu erfolgen hat, welcher ebenfalls klar zu definieren ist.

Eine weitere Unklarheit bei den Messungen der Nabelweite wird durch das Fehlen von Angaben darüber verursacht, ob die Messpunkte direkt auf den Ammoniten abgelesen werden, oder ob von dem verwendeten Durchmesser das Lot auf die Messpunkte gefällt wird; mit anderen Worten: wird die Hypothenuse oder eine Kathete eines rechtwinkligen Dreiecks gemessen? Beide Messmethoden werden in der Praxis angewendet (Treatise, Part L: Hypothenuse, siehe Zeich-

nung auf Seite L 13; ARKELL 1950, S. 14: Kathete).

Die bei den bearbeiteten Vascoceratiten gemessene Nabelweite wurde auf dem Enddurchmesser gemessen, von dem das Lot auf die Nabelkante gefällt wurde. Aus Gründen des Erhaltungszustandes musste leider die äussere Nabelweite gemessen werden. Die Genauigkeit der Messungen beträgt daher ± 2 mm, da in den meisten Fällen ein mehr oder weniger abgerundeter Nabelrand vorliegt.

3. Die dritte der gemessenen Variablen ist die äussere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung. Gemessen wurde auf dem Enddurchmesser vom Umbilikalsaum - der Windungsnaht - zur Peripherie (Externseite, Ventralseite der konventionellen Betrachtungsweise). Dabei wurde die Projektion der Windungshöhe auf die Linie des Enddurchmessers vermessen, in Übereinstimmung mit den im "Treatise", Part L, S. 13 und Part K, S. K 22 angeführten Beispielen.

Auch hier finden sich in der Literatur wieder verschiedene Verfahrensweisen, diese Variable zu messen, ohne dass jedoch in jedem Fall angegeben wird, wie dies geschieht. Es ist daher oft unmöglich, die Angaben der verschiedenen Autoren miteinander zu vergleichen. ARKELL (1935-1948, S. XXVII) gibt z. B. an, dass die Windungshöhe von der Umbilikalsutur zur Mittenlinie der Ventralseite mit dem Zirkel abgenommen werden soll, und dass daher Messungen an Fotografien mit dem Lineal zu kleine Messwerte ergäben. Der gleiche Autor misst die Windungshöhe aber auch manchmal von der Nabelkante zur Mittenlinie der Ventralseite, je nachdem, auf welche Weise diese "schiefe" Windungshöhe ("oblique whorl-height") das jeweils grösste Mass erreicht (ARKELL 1951, S. 23-24). Der Hinweis auf ARKELL erfolgt, weil amerikanische Autoren wie YOUNG (1957 a; 1957 b) und POWELL (1963 a; 1963 b) ihn als Referenz zum Verständnis ihrer Messungen und ihrer Terminologie angeben.

In der französischen Literatur der letzten Zeit (z.B. PERRIN & THEOBALD, 1961; DAVID-HENRIET, 1962; MANGOLD, 1970) scheint sich erfreulicherweise eine Stabilisierung durchzusetzen. Die oben genannten Verfasser messen vom

Umbilikalsaum zur äusseren Peripherie und bezeichnen diese Höhe mit H , die nach ARKELL gemessene "schiefe" Windungshöhe mit H'' und die von mir unter Punkt 4 gemessene innere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung mit H' (z.B. PERRIN & THEOBALD, 1961, S. 88).

4. Die vierte gemessene Variable ist die innere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung, gemessen auf dem Enddurchmesser. Sie erstreckt sich von der Externseite der vorletzten Windung zur Externseite der letzten Windung. In der deutschen Literatur wird diese Variable auch als Mündungshöhe bezeichnet; der entsprechende englische Ausdruck ist "height of aperture".

Weitere Angaben zur Messung von Windungshöhen finden sich bei YOUNG (1957 a, S. 4) und bei HAAS (1955, S. 12). YOUNG führt ein Mass HF ein, bei dem die Windungshöhe linear vom Umbilikalsaum zur Basis des Kiels gemessen wird. Dieses Mass entspricht nach YOUNG dem von HAAS (1955) verwendeten Mass H' : es unterscheidet sich also von H' der französischen Literatur.

Die Messgenauigkeit bei den Messungen der äusseren und der inneren Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung wird mit ± 1 mm angenommen.

5. Um Aussagen über das Wachstum der Ammoniten machen zu können, wurde auch die Höhe der vorletzten Windung auf dem Enddurchmesser von der Windungsnaht zur Externseite vermessen. Durch die Einrollung bedingt ist dieses Mass mit einiger Unsicherheit behaftet, da in vielen Fällen eine direkte Messung mit der Schublehre auf Grund des Erhaltungszustandes nicht direkt vorgenommen werden konnte und daher eine gewisse Abschätzung nötig war; es wird daher auch nur mit einer Genauigkeit von ± 2 mm gerechnet.

Auf den Windungen findet sich bei einem Teil der gemessenen Exemplare eine schwache Skulptur in Form von über die Externseite ziehenden Rippen oder schwachen Falten. Diese Skulptur ist im allgemeinen nur wenig ausgeprägt und erreicht höchstens 1 mm Höhe. Es wurde daher bei den Messungen des Enddurchmessers, der verschiedenen Windungshöhen und der Windungsbreiten keine Rücksicht auf ihr

eventuelles Vorhandensein genommen und jeweils die grösste, messbare Distanz abgenommen. Sind solche Skulpturelemente stärker ausgeprägt, müssen sie selbstverständlich bei Vermessungen berücksichtigt werden. In solchen Fällen werden zwei Messungen vorgenommen: intercostal (zwischen den Rippen) und costal (Über die Rippen).

6. Die Windungsbreite - oder Windungsdicke - der letzten Windung wurde ebenfalls an der Stelle gemessen, an welcher der Enndurchmesser abgenommen wurde. Da an keinem der gemessenen Exemplare die Berippung bis auf die grösste Windungsbreite auf den Flanken herabzieht, ist die Alternative einer costalen oder intercostalen Messung hier nicht aktuell. (Im gegebenen Fall sollten grundsätzlich beide Messungen vorgenommen werden.) Die Messgenauigkeit der Windungsbreite kann mit 0.5 mm angenommen werden.

Die Messung der Windungsbreite ist bei den verschiedenen Autoren einheitlich durchgeführt; die englischen Bezeichnungen sind "whorl width" oder "whorl thickness".

In allen Fällen, die mir aus der Literatur bekannt sind, wurde jeweils die grösste vorliegende Windungsbreite gemessen, ungeachtet deren Lage in Relation zur Windungshöhe.

7. Als letzte der gemessenen Variablen wurde die Breite der vorletzten Windung abgenommen. Da hier mehrere Teilmessungen vorgenommen werden mussten - die Breite ist ja in diesem Fall nicht direkt mit der Schublehre messbar - ist auch dieses Mass mit einiger Ungenauigkeit behaftet. Es kann jedoch mit einer Messgenauigkeit von ± 2 mm gerechnet werden.

8. Zusätzlich zu den kontinuierlichen Massen der oben beschriebenen sieben Variablen wurde als achte noch das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Tuberkeln registriert und als eine Plus-Minus-Funktion angegeben. Es handelt sich im vorkommenden Fall ausschliesslich um Umbilikaltuberkeln.

Die gemessenen Variablen sind am Ende des Kapitels nochmals zusammenfassend aufgeführt. Eine Diskussion zusätzlicher Messwerte findet sich bei WENGER (1957), S. 65 - 66.

Wenn die Messgenauigkeit mit ± 1 mm angegeben ist, so kann sie zwar besser, jedoch nicht ungenauer sein. Es kommt in diesen Fällen jeweils auf die grössten Messwerte an. Es ist daher unnötig, so genau wie möglich zu messen und Messwerte in Bruchteilen von mm anzugeben, wenn nicht sämtliche Messwerte mit der gleichen Genauigkeit gemessen werden können.

Im Gegensatz zu den meisten Autoren werden sämtliche Masse direkt und nicht in Prozent des Durchmessers angegeben. Ebenso wurde von der Angabe der Querschnittszahl - dem Verhältnis von der Breite zur Höhe des letzten Umgangs- abgesehen. Auch hier herrscht keineswegs eine einheitliche Auffassung bei den verschiedenen Verfassern: z. B. FREUND & RAAB, 1969, S. 6 dividieren Breite / Höhe (T/H); POWELL (1963) dagegen dividiert Höhe / Breite (HF/W).

Zur Terminologie sei hier angeführt: Ist die Windungshöhe wesentlich grösser als die Windungsbreite, so wird das Gehäuse als hochmündig (englisch: "compressed") bezeichnet. Ist die Windungsbreite wesentlich grösser als die Windungshöhe, spricht man von breitmündig (englisch: "depressed"). Sind Höhe und Breite etwa gleich, so werden die Ausdrücke gebläht (englisch: "inflated") oder ebenfalls breitmündig angewendet.

Was ist nun ganz allgemein zur Anwendung von Verhältnis- zahlen zu bemerken ? Erstens addieren sich Messfehler und Messungenauigkeiten bei der Division. Zweitens ist nicht einzusehen, warum auf Information, die verhältnismässig einfach zu erhalten ist, verzichtet werden soll. Drittens ist zu beachten, dass fast alle Organismen ihre Form während des Wachstums ändern. Es kann somit nicht erwartet werden, dass ein junges Individuum ein perfektes masstäbliches Modell eines erwachsenen Tieres ist. Wie z.B. K.A. JOYSEY (1956, S.90-91) ausführt, so zeigt ein kurvenlineares Verhältnis zwischen zwei Variablen einen Wechsel in der Form während des Wachstums. Auch im Falle eines rectilinearen Verhältnisses sind die Proportionen zwischen zwei Eigenschaften nicht konstant, wenn die Regressionslinie nicht durch den Ursprung (Origo) geht.

Wie er weiter ausführt, wechselt der Wert der Ratio mit der Grössenzunahme des Individuums, und daher ist der Mittelwert der Proportionen (mean ratio) abhängig von der relativen Häufigkeit grosser und kleiner Individuen in der untersuchten Stichprobe. Dadurch wird die Frequenzverteilung der Grösse mit einer "Schlagseite" (Bias) behaftet. Weiter weist JOYSEY darauf hin, dass eine Gefahr im Gebrauch von Verhältnissen besteht, wenn junge Exemplare in der Stichprobe fehlen. Er warnt in diesem Zusammenhang: "...but in general, in animals that change shape during growth, ratios are not a satisfactory basis for comparison of samples."

An dieser Stelle soll auch der Begriff der Allometrie kurz erwähnt werden. Man versteht darunter das differenzierte Wachstum einzelner Körperteile zueinander. Wenn die Zuwachsgeschwindigkeit zweier Körperteile in verschiedenen Richtungen gleich ist und sich die Form des Tieres nicht ändert, liegt ein isometrisches Wachstum vor. Ist die Wachstumsgeschwindigkeit in verschiedenen Richtungen verschieden und ändern sich die Proportionen der verschiedenen Körperteile zueinander, wird der Zuwachs als allometrisch bezeichnet. Da sich die formelmässige und graphische Beschreibung in vielen Publikationen findet, kann auf eine Erörterung hier verzichtet werden. Es sei auf die Darstellung in SIMPSON, ROE & LEWONTIN, 1960, S. 396 ff. verwiesen; eine kurzgefasste Darstellung - auf dänisch - findet sich auch in WIENBERG RASMUSSEN (1969, S. 16 - 18). Ebenso geben RAUP & STANLEY (1971) eine Behandlung dieses Themas. Erst kürzlich wurden auch von KULLMANN & SCHEUCH (1970) das allometrische Wachstum bei Goniatiten untersucht und in diesem Zusammenhang die theoretischen Grundlagen diskutiert. Die Allometrie bei Ammoniten (Gattung Reesidites WRIGHT & MATSUMOTO) bearbeitete OBATA (1965).

In ähnlicher Weise wie JOYSEY urteilen RAUP & STANLEY (1971, S. 42-43), die darauf hinweisen, dass identische Verhältniszahlen nicht offensichtliche Verschiedenheiten der Form widerspiegeln. In dem von ihnen angeführten Beispiel handelt es sich ebenfalls um ein Verhältnis

zwischen Höhe und Breite - in diesem Fall bei Muscheln, aber prinzipiell gilt das natürlich für jegliche Art von Organismen - und ihre Schlussfolgerungen seien hier direkt wiedergegeben: " If we describe shape by giving two dimensions perpendicular to each other we are tacitly assuming that the shape is rectangular. If we knew in advance that all bivalve shells were rectangular, there would be no problem; the length and height measurements or the length to height ratio would be completely descriptive. The important thing to remember here is that when we choose to define shape by a set of dimensions, we are assuming a model. We are assuming that there is an ideal geometric form, and we can only measure or observe differences in shape with reference to this form."

Es soll also, sofern nicht ein isometrischer Grössenzuwachs vorliegt, vor der Anwendung einfacher Verhältnisse: Windungshöhe dividiert durch Windungsbreite - oder umgekehrt - gewarnt werden. Besonders verwerflich ist natürlich, wenn man nur einige Exemplare einer Stichprobe misst und dann das arithmetische Mittel gebildet wird, das dann für die entsprechende Art oder Gattung charakteristisch sein soll; so etwas ist leider vorgekommen. Das Gefährliche dabei ist nur, dass durch die Anwendung von Messungen eine Genauigkeit vorgetäuscht wird, die keineswegs vorhanden ist.

Nicht immer steht ein Computer zur Verfügung, und bei stratigraphischen Arbeiten liegt das Hauptinteresse naturgemäß auf einer schnellen und sicheren Identifizierung der aufgesammelten Fossilien. Um auch hier die Ergebnisse von Messungen an den gesammelten Proben vernünftig verwenden zu können, sei empfohlen, eine Regressions - und Korrelationsanalyse von Windungshöhe und Windungsbreite bzw. von anderen gemessenen Variablen zueinander (Windungsbreite zu Durchmesser, Windungshöhe zu Durchmesser, Umbilicaldurchmesser zu Enddurchmesser) vorzunehmen. Diese kann mit einem Rechenschieber oder einem Handkalkulator ziemlich schnell vorgenommen werden und ergibt weit bessere Ergebnisse als das einfache Berechnen von Indices. Erstens wird statt einigen willkürlich ausge-

wählten Exemplaren das gesamte Material in die Berechnung mit einbezogen, was einer "Schlagseite" (Bias) schon vorbeugt. Zweitens erhält man dadurch die Information, wie eine Variable im Verhältnis zur anderen zu - bzw. abnimmt, wenn die eine - die sogenannte unabhängige Variable - um eine Masseinheit zunimmt bzw. abnimmt. Dies wird durch den Regressionskoeffizienten angegeben. Dieser, meist mit b bezeichnet, ist der Quotient aus der Produktsumme dividiert durch die Quadratsumme. Die Produktsumme ist gleich der Summe aller Produkte zwischen der Abweichung x in einem Variatpaar vom Mittelwert $\bar{x}$ und der Abweichung y im gleichen Variatpaar vom Mittelwert $\bar{y}$. Formelmässig ausgedrückt:

$$\text{Regressionskoeffizient } b_1 = \frac{\sum(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{\sum(x-\bar{x})^2} ;$$

$$b_2 = \frac{\sum(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{\sum(y-\bar{y})^2}$$

Die Gesamtquadratsumme in y kann in zwei Quadratsummen aufgeteilt werden:

1. den Regressionsteil der Quadratsumme
2. Das Restquadrat $(= \sum(y-\bar{y})^2)$.

Dass die Quadratsumme in y in eine Summe zweier Quadratsummen aufgeteilt werden kann, bedeutet, dass die Variation in y zwei Ursachen hat: Die eine Quadratsumme ist die Regression, die aussagt, dass hohe x -Werte auch hohe y -Werte bedingen, wenn der Regressionskoeffizient positiv ist und hohe x -Werte niedrige y -Werte bedingen, wenn er negativ ist. Die andere Ursache, das Restquadrat, kommt daher, dass nicht alle Variatpaare genau auf der Regressionslinie liegen, sondern um sie herum gestreut sind. Das Restquadrat ist daher ein Mass der regressionsfreien Variation.

Jetzt kann auch der Varianzquotient berechnet werden:

$$\text{Varianzquotient } F^2 = \frac{\text{Regressionsteil der Quadratsumme}}{\text{Restquadrat}}$$

für 1 bzw. n-1 Freiheitsgrade.

Daraus kann man die Wahrscheinlichkeit berechnen, im allgemeinen mit P bezeichnet, die angibt, ob die Variation innerhalb des Regressionsteils der Quadratsumme und die Variation innerhalb des Restquadrates die gleiche Ursache haben oder nicht.

Die Voraussetzungen für die Durchführung einer Regressionsanalyse sind: kontinuierliche Variation, gepaarte Beobachtungen quantitativer Art, abhängige (y) und unabhängige (x) Variablen und Normalverteilung von y. Sind sowohl (x) als auch (y) normalverteilt, so können Regressionsanalyse und Korrelationsanalyse durchgeführt werden.

Der Korrelationskoeffizient misst die Stärke des Zusammenhanges zwischen (x) und (y); sein numerischer Wert liegt immer zwischen 0 und +1 oder 0 und -1. Je mehr er sich 1 nähert, desto grösser ist der Zusammenhang zwischen (x) und (y). Mit anderen Worten: er zeigt an, wieviel die beiden Variablen eigentlich miteinander zu tun haben.

$$\text{Korrelationskoeffizient } r = \frac{\sum (x-\bar{x}) (y-\bar{y})}{\sqrt{\sum (x-\bar{x})^2 \sum (y-\bar{y})^2}}$$

Signifikanz des Korrelationskoeffizienten:

$$t = r \sqrt{\frac{n-2}{1-r^2}} \quad \text{für } n-2 \text{ Freiheitsgrade.}$$

Natürlich sind Regressionsanalyse und Korrelationsanalyse nichts Neues. Es wurde deshalb so ausführlich auf diese beiden Berechnungsmethoden eingegangen, um zu zeigen, dass auch mit verhältnismässig einfachen Berechnungen eine Menge Information gewonnen werden kann, die einfach verschwindet, wenn man sich mit der Aufstellung von Ratio und Index begnügt. Weitere Informationen zu diesen statistischen Berechnungsmethoden finden sich ausführlich bei SIMPSON et al., 1960, Kapitel 7, S. 213-157; auch andere statistische Verfahren sind in diesem Werk beschrieben,

sodass nicht näher darauf eingegangen zu werden braucht. Allerdings sei der Vollständigkeit halber noch die Gleichung der Regressionslinie für die graphische Darstellung gegeben werden:

$$Y = \bar{y} + b_1(x - \bar{x}) \quad \text{bzw.} \quad X = \bar{x} + b_2(y - \bar{y}).$$

Eine graphische Darstellung empfiehlt es sich auf jeden Fall vorzunehmen, und sei es nur in der Aufstellung eines einfachen Streudiagrammes, in dem zwei Variatpaare gegeneinander aufgestellt werden (z. B. die Windungsbreite wird auf der Abzisse, die Windungshöhe auf der Ordinate abgesetzt). Dadurch zeichnen sich in vielen Fällen bereits Zusammenhänge ab, die auf andere Weise oft nur schwer zu durchschauen sind.

Wie durch die Arbeiten von D'ARCY THOMPSON (1917; 1942), WADDINGTON (1928), HAARLÄNDER (1952), (nicht eingesehen), RAUP (1966) und einer Reihe anderer Autoren gezeigt werden konnte, lässt sich die Aussenschale des Cephalopodengehäuses durch die logarithmische Spirale wiedergeben. Die mathematische Analyse von Wuchs und Form wird in den Arbeiten von D'ARCY THOMPSON (1942), HUXLEY (1932), WADDINGTON (1928) und RAUP (1966) behandelt. Auch hier wiederum hat sich die Behandlung der hierzu gehörigen Probleme bereits in zahlreichen Lehrbüchern niedergeschlagen, sodass auf eine Erörterung hier verzichtet werden kann. Es sei nur auf einige Eigenschaften der logarithmischen Spirale hingewiesen: Der Winkel zwischen Radius und Tangente ist bei einer solchen Spirale konstant. Sie wird dadurch gekennzeichnet, dass der Radius eine geometrische Wachsfunktion des Umdrehungswinkels (Vektorwinkels) ist. Die Formel der logarithmischen Spirale ist:

$$r = r_0^{\theta} \quad \text{oder} \quad \theta = k \log r. \quad (r = \text{Radius})$$

Da der Logarithmus des Radius proportional zum Vektorwinkel ist, erhielt diese Spirale die Bezeichnung "Logarithmische Spirale". Jeder Abschnitt der Spirale ist eine einfache Vergrößerung früherer Abschnitte. Alle Abschnitte einer Cephalopodenschale mit logarithmischer Spiralform

haben die gleiche Form und die gleichen Winkel. Zur Beschreibung eingerollter Formen können die Radii, in gleichen Winkelintervallen gemessen, benutzt werden: im allgemeinen werden sie ein konstantes Verhältnis zueinander zeigen (RAUP & STANLEY, 1971, S. 43-44).

In diesem Fall kann einmal eine Ratio, d.h. ein Verhältnis zweier Variablen zueinander, angewendet werden. Im allgemeinen soll jedoch vor dem Gebrauch von Verhältnissen gewarnt werden, besonders wenn es sich um Verhältnisse Länge zu Breite u.ä. handelt und kein isometrischer Grössenzuwachs vorliegt. Ein Beispiel dieser Art ist ebenfalls in RAUP & STANLEY, 1971, S. 42-43 beschrieben. Es soll hier nicht verschwiegen werden, dass z. B. in der physischen Anthropologie diese Verhältnisse leider immer noch angewendet werden, um den Längen / Breiten - Index zu berechnen und danach Volksgruppen in breitschädelige und langschädelige Rassen einzuteilen, was natürlich zu grotesken Resultaten geführt hat.

Bevor nun auf die zweite Unsitte bei der Beschreibung von Ammoniten, die Angabe der Messungen in Prozent des Durchmessers anzugeben, eingegangen werden soll, hier noch eine kurze Zwischenbemerkung zur Nomenklatur: Der Begriff Parameter wird im deutschen Schrifttum offenbar gern mit dem Begriff Variable verwechselt. Wie aus der Definition bei SIMPSON et. al. 1960, S. 97 hervorgeht, bezeichnet man mit einem Parameter eine Konstante, die einen quantitativen Aspekt einer statistischen Population (im englischen oft als "univers" bezeichnet) beschreibt, z.B. Mittelwert, Median und Varianz sind Parameter, deren Werte von Population zu Population variieren, die aber für eine bestimmte Population festliegen. Parameter werden mit griechischen Buchstaben bezeichnet, um sie von statistischen Grössen (englisch "statistics") zu unterscheiden, die mit lateinischen Buchstaben bezeichnet werden. Mit diesen meint man Werte, die in Stichproben (englisch "sample") berechnet werden, oder mit anderen Worten, in Stichprobeneigenschaften. Dagegen sind Eigenschaften wie Höhe, Länge, Durchmesser usw. Variablen. Jede Einheit in einem statistischen Material ist eine Observation oder Beobachtung; die ver-

schiedenen Observationen können verschiedene Werte bei den studierten Variablen annehmen.

Die Methode, Höhe, Breite, Nabelweite usw. in Prozent des Enddurchmessers anzugeben, geht auf S.S. BUCKMAN zurück. (Zuerst 1913, in seinem Werk über die "Yorkshire Type Ammonites", Band 2, S. VIII.) Diese Methode wird schon 1928 von WADDINGTON angegriffen, aber offensichtlich wurde diese Arbeit weitgehend übersehen, wie sollte man sich sonst den fortgesetzten Gebrauch erklären ? BUCKMAN führte sie ein, um die Abmessungen eines Ammoniten mit einem anderen vergleichen zu können. Setzt man voraus, dass beispielsweise die Nabelweite in einer Serie Gehäuse immer einen festen Prozentsatz des Durchmessers ausmacht, und zwar durch die ganze ontogenetische Entwicklung der Schale hindurch, so können diese Prozentsätze miteinander direkt verglichen werden. Die absolute Grösse des Gehäuses ist dabei irrelevant. In der Praxis zeigt es sich jedoch, dass der Wert des Durchmessers des Nabels, ausgedrückt in Prozent des Gesamtdurchmessers, durchaus nicht unabhängig von der absoluten Grösse des Gehäuses ist. Aus diesem Grund ist ein Vergleich der Prozentsätze allein, ohne die absolute Grösse des Gehäuses zu berücksichtigen, wertlos. Was wichtig ist, ist nicht zu zeigen, dass ein Gehäuse mehr involut als ein anderes ist, sondern dass es mehr involut als ein anderes bei vergleichbarer Gesamtgrösse ist. Um das Ganze klar zu machen und der Wichtigkeit wegen, vom Gebrauch der Prozente bei Beschreibungen abzukommen, sei WADDINGTON'S Beispiel hier im Originaltext wiedergegeben (WADDINGTON, 1928, S. 182):

"Neaverson has described four species of Pallasiceras (= ? Pavlovica (Ilovaisky)) from the nodule bed of Chapman's Pool in Dorset. Of these species, P. rotundum (Sow.) is described as "evolute", while P. gracile Neav. is said to be the most involute of them all. The measurements given by Neaverson are: P. rotundum, the umbilicus 48 % of the diameter at a diameter of 96 mms. and 48 % at 75 mms.: P. gracile, 39 % at 42 mms. and 36 % at 34 mms. From a mere consideration of these percentages, then, Neaverson's conclusions seem reasonable enough. But if the

absolute measurements of the diameter and umbilicus are plotted against one another, the points so obtained are found to lie very nearly on one straight line, and the difference between the degrees of involution of the two species becomes less obvious. As a matter of fact, if the measurements of a large number of specimens of P. rotundum and its allies from Chapman's Pool are plotted, it is clear that the points obtained do lie on two straight lines, with Neaverson's P. rotundum and P. gracile on one line and his P. pringlei and P. concinnum on the other. There is in fact no justification for saying that the former two species differ from one another in the dimensions of their umbilici; the differences in the percentages are due entirely to the differences in the actual magnitudes involved."

Durch diese Gedankengänge WADDINGTON'S beeinflusst, habe ich nicht nur mein eigenes Material aus dem Damergou-Gebiet zu analysieren versucht, sondern auch die Arbeit von SCHNEEGANS (1943) unter diesem Gesichtspunkt betrachtet. Dieser Autor stellt hier für die Gattung Nigericeras vier verschiedene Arten und einige Varietäten auf. Legt man seine Messungen zugrunde und zeichnet einige Streudiagramme (Durchmesser / Nabelweite, Durchmesser / Windungshöhe, Durchmesser / Windungsbreite, Windungsbreite / Windungshöhe), zeigt es sich unmittelbar, dass auch hier ^{durch} die Anwendung von Prozentzahlen die Zusammenhänge für SCHNEEGANS verschleiert wurden, und dass von der von ihm angenommenen "grande variabilité de cette espèce" (S. 121, Nigericeras gignoux betreffend) plötzlich nichts mehr zu sehen ist: im Gegenteil liegen die Streuungspunkte für alle vier Arten fast auf einer Linie, die Variation ist also ungewöhnlich klein und die vier Arten können auf eine reduziert werden, wie im taxonomischen Teil näher ausgeführt wird.

Die Bedeutung der Allometrie wurde bereits erwähnt; in der Arbeit KULLMANN & SCHEUCH'S (1970) werden auch die theoretischen Grundlagen diskutiert. Als wichtigstes Ergebnis ihrer Arbeit kommen die beiden Verfasser zu dem Schluss, dass die Ontogenese durch Änderung der Allometrie-

konstanten in zwei oder mehr Phasen zerlegt wird und dass diese Änderungen sprunghaft vor sich gehen; sie nehmen eine erbliche Fixierung der Änderungen im Wachstumsprogramm an. Interessant dabei ist, dass die Umschlagspunkte an sehr verschiedenen Stellen der Ontogenese liegen und offenbar mit physiologischen Umstellungen verbunden sind. Dies stimmt auch mit den Ergebnissen OBATA'S (1965) überein.

In diesem Zusammenhang sei nochmals auf WADDINGTON'S Arbeit verwiesen, der in seiner Zusammenfassung zu folgendem Schluss kommt: Wenn der Durchmesser des Nabels gegen den Durchmesser des ganzen Gehäuses graphisch aufgetragen wird, oder die Windungshöhe gegen die Windungsbreite, so ergeben sich im allgemeinen gerade Linien auf dem grössten Teil der Kurven. Wenn, was meist der Fall ist, diese Linien nicht durch den Ursprung (Origo) gehen, so ergibt sich folgende Formel für die Spirale der Ammoniten $r + c = e^{\beta\theta}$ und nicht $r = e^{\beta\theta}$ (in WADDINGTON'S Schreibweise der Formel). Wenn die geraden Linien nicht durch den Ursprung (Origo) gehen, ist es sinnlos, eine Dimension als Prozentsatz einer anderen auszudrücken und mit diesen Prozentsätzen verschiedene Gehäuse zu vergleichen.

Vergleicht man mit diesen Sätzen die praktischen Ergebnisse, die in den Diagrammen bei KULLMANN & SCHEUCH (1970) ihren Niederschlag finden, zeigt es sich, dass bei den von ihnen untersuchten Goniatiten die resultierenden Kurven nur in wenigen Fällen den Ursprung schneiden.

Zum Abschluss dieses Kapitels sei noch auf einige terminologische Ausdrücke eingegangen und eine Bemerkung zu photographischen Abbildungen erlaubt. Ich finde die von HYATT geprägten Ausdrücke "orad", "apikad", "ventrad" und "dorsad", die die Richtung zur Öffnung, dem Apex, der Ventralseite und der Dorsalseite hin (im konventionellen Sinne, nicht im anatomisch richtigen Sinne MUTVEI'S (1956)) bezeichnen, bei der Beschreibung der Ammoniten anwendbar und nützlich; ebenso werden die Ausdrücke "prorsiradiat", "rectiradiat" und "rursiradiat" verwendet in dem Sinn, wie sie im "Treatise", Part L, S. L 89 angegeben sind. Im Übrigen sind im Interesse einer Stabilisierung der terminologischen

Ausdrücke die Bezeichnungen im "Treatise" verwendet worden, natürlich in entsprechender deutscher Gewandung. Ich lehne daher auch Versuche in neuerer Zeit ab, die Ausdrücke "benthonisch", "planktonisch" und "nektonisch" durch "benthisch", "planktisch" und "nektisch" zu ersetzen. Wenn sie auch sprachlich korrekter sein mögen, wird mit einem Ersatz eingearbeiteter Fachausdrücke durch neue, die genau dasselbe bedeuten, nichts gewonnen und nur Verwirrung in der Terminologie gestiftet.

Auch wird der Ausdruck "Taxonomie" angewendet, da er in den Nomenklaturregeln der ICZN so "gesetzlich" festgelegt, und eine andere Schreibweise daher unzulässig ist; siehe dazu die interessante Arbeit von O. KRAUS (1968) über diese Frage.

Es seien hier noch einige kritische Worte zu den fotografischen Abbildungen angefügt, durch die sich manche Publikationen "auszeichnen". Es ist unbedingt zu fordern, dass jeder Fossilbeschreibung entsprechendes Anschauungsmaterial beizufügen ist. Viele Beschreibungen geschehen leider - im Widerspruch zu den Empfehlungen der ICZN - nicht auf lateinisch, englisch, französisch, deutsch oder italienisch. Wenn nun einer Beschreibung auf portugiesisch, chinesisch, russisch, japanisch oder sonst einer anderen Sprache - meistens ohne Übersetzung in eine der von der ICZN empfohlenen Sprachen - auch noch Bildmaterial beigegeben ist, aus dem nicht hervorgeht, um was für eine Art es sich handelt, da die Qualität der entsprechenden Abbildung zu schlecht ist, dann hilft es uns nicht weiter, wenn der Begleittext angibt, dies sei die Abbildung eines X-oceras ypsilonii. Solche Arbeiten sind praktisch wertlos. Dies gilt selbstverständlich auch für Arbeiten in von der ICZN empfohlenen Sprachen.

Was wir brauchen, sind keine Bilderrätsel, sondern brauchbare Abbildungen, die klar und eindeutig alle Strukturen und Einzelheiten eines abgebildeten Exemplares erkennen lassen und ein Verwechseln soweit wie möglich ausschliessen. Dies kann und muss bei dem heutigen Stand der Fototechnik und Drucktechnik verlangt werden. Bei einer Beschreibung ist unbedingt eine Abbildung beizufügen, die

den entsprechenden Ammoniten von der Seite (im streifenden Auflicht fotografiert, damit alle, auch die feinsten, Zuwachslinien und anderen Skulpturelemente sichtbar werden), von vorne (der Mündung her, um eindeutig die Einrollung, den Mündungsquerschnitt und die Form der Windung zu zeigen) und eventuell noch von der der Mündung entgegengesetzten Seite (um ein Stärkerwerden oder eine Abschwächung von Skulpturelementen erkennen zu lassen) zeigt. Die meisten Publikationen sind natürlich auch in dieser Hinsicht vorbildlich; es geht mir hier nur darum, die mangelnde Sorgfalt zu beanstanden, mit der in einigen Redaktionen offensichtlich gearbeitet wird, und darum, dass der Veröffentlichung minderwertigen Bildmaterials, die nicht scharf genug kritisiert werden kann, ein Ende gesetzt werden möge ! Dadurch können viele Zweifel und Missverständnisse schon von vornherein ausgeschaltet und die Arbeit für viele Autoren wesentlich erleichtert werden.

In diesem Kapitel wurde angegeben, wie die Messungen an den untersuchten Ammoniten durchgeführt wurden. Die für die statistischen Messungen verwendeten Variablen werden hier nochmals zusammenfassend aufgeführt:

1. Enddurchmesser der letzten erhaltenen Windung.
2. Nabelweite (Äussere Nabelweite) = Umbilikaldurchmesser.
3. Äussere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung.
4. Innere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung.
5. Äussere Windungshöhe der vorletzten erhaltenen Windung.
6. Windungsbreite der letzten erhaltenen Windung.
7. Windungsbreite der vorletzten erhaltenen Windung.
8. Vorhandensein (+) oder Fehlen (-) von Umbilikaltuberkeln (Nabelknoten).

Es wurde weiterhin eine vergleichende Untersuchung der Messmethoden bei der Abnahme von Messwerten bei Cephalopoden vorgenommen. Überraschenderweise zeigte es sich, dass die verwendeten Masse bei den verschiedenen Autoren sehr unterschiedlich und direkte Vergleiche von Messwerten daher oft unmöglich sind. Selbstverständlich musste dazu eine grosse Anzahl Publikationen durchgesehen werden; die angeführten Literaturhinweise sind nur als herausge-

griffene Beispiele zu betrachten, um den Sachverhalt illustrieren zu können.

Statt der Anwendung von Verhältniszahlen und Prozentangaben wird empfohlen, eine graphische Darstellung und die statistischen Methoden der Regressionsanalyse und der Korrelationsanalyse anzuwenden, um das gesammelte Material besser auszuwerten. Gleichzeitig wird auf die Gefahr hingewiesen, dass durch die Anwendung von Ratio und Index die verwandtschaftlichen Beziehungen verschleiert werden können. Dies gilt auch bei der Verwendung von Prozentzahlen.

Schliesslich werden einige kritische Bemerkungen zur Terminologie und zu fotografischen Abbildungen angefügt.

ANHANG zum Kapitel MESSUNGEN

Eine der Grundregeln allen wissenschaftlichen Arbeitens ist, dass die Resultate reproduzierbar sein sollen. Aus diesem Grund werden auf den folgenden Seiten die Originalmessdaten der 117 bearbeiteten Vascoceratiten in Tabellenform aufgestellt und veröffentlicht. Damit ist die Möglichkeit gegeben, diese Daten auch anderen Berechnungen als den in dieser Arbeit vorgenommenen zu unterwerfen. Da diese Daten in engem Zusammenhang mit dem Kapitel über Messungen stehen, werden sie bereits hier und nicht in einer gesonderten Beilage am Ende der Arbeit, wie sonst meist üblich, aufgeführt.

Die Zahl in der ersten Spalte ist die Museumsnummer des entsprechenden Stückes; sie ist in allen Fällen durch ein vorangesetztes C zu ergänzen (also C 2201, C 2217 usw.). Die Exemplare sind im Paläontologischen Institut der Universität Uppsala aufbewahrt

Die in der zweiten Spalte aufgeführte Markierung (Buchstabe oder Zahl) ist die Kennzeichnung der einzelnen Exemplare, die auch auf den Computer-Diagrammen erscheint. Sie soll die schnelle Identifizierung des entsprechenden Stückes erleichtern.

Auf den Computer-Diagrammen der Hauptkoordinatenanalyse werden die Koordinaten des entsprechenden Buchstabens festgestellt. Aus der Aufstellung der Koordinaten kann dann ersehen werden, um welches Exemplar es sich handelt, und daraufhin können aus der nachfolgend aufgeführten Tabelle die Messdaten festgestellt werden. Die Aufstellung der Koordinaten findet sich im Kapitel über die statistische Analyse.

Zu der Aufstellung der Variablen 1 - 7 muss noch hinzugefügt werden, dass es sich um Messungen in mm handelt.

Die schematische Zeichnung basiert auf den Exemplaren C 2228 und C 2312 (das letztere Exemplar ist nicht in den 117 gemessenen Exemplaren eingeschlossen).

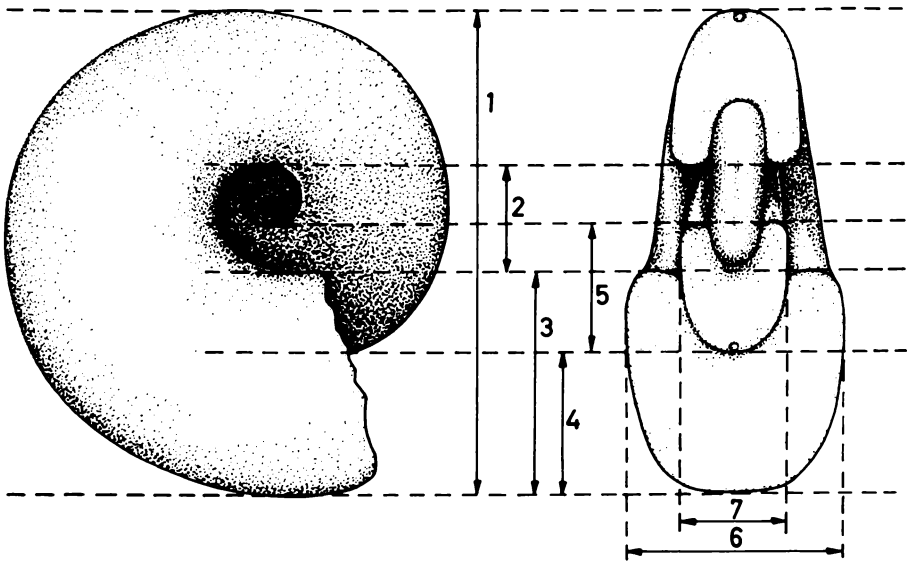


Fig. 5 - Die Figur zeigt, wo die verschiedenen Messungen an den Ammoniten vorgenommen wurden.

Variable

- 1 Enddurchmesser der letzten erhaltenen Windung.
- 2 Nabelweite (Äussere Nabelweite) = Umbilikaldurchmesser.
- 3 Äussere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung.
- 4 Innere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung.
- 5 Äussere Windungshöhe der vorletzten erhaltenen Windung.
- 6 Windungsbreite der letzten erhaltenen Windung.
- 7 Windungsbreite der vorletzten erhaltenen Windung.
- (8) Vorhandensein (+) oder Fehlen (-) der Nabelknoten (Umbilikaltuberkel). Bei der Abbildung handelt es sich um ein Exemplar, dem die Nabelknoten fehlen. Diese finden sich stärker ausgeprägt nur an Jugendformen, die äusseren Windungen erwachsener Tiere zeigen keine Nabelknoten mehr.

Da die von SCHNEEGANS (1943) aufgestellten Nigericeras-Arten in dieser Arbeit revidiert werden und die von ihm angegebenen Daten ebenfalls bei den Berechnungen verwendet wurden, sollen diese Daten gleichfalls in gedrängter Form hier aufgeführt werden. Es handelt sich um die Variablen 1 (Durchmesser), 2 (Umbilikaldurchmesser), 3 (Windungsbreite) und 6 (Windungshöhe). Auf den Computer-Diagrammen sind sie als "PUBLISHED SATA" aufgeführt ("SATA" ist ein Druckfehler für "DATA" der sich leider auf den Diagrammen eingeschlichen hat).

Die Buchstabenmarkierungen sind auch hier die Kennzeichen für die einzelnen Exemplare, deren Abmessungen aus der hier aufgestellten Tabelle ersehen werden können. Die Masse der vier letzten aufgestellten Exemplare wurden an Fotografien in SCHNEEGANS' Arbeit genommen. Hinter den Buchstabenmarkierungen stehen die jeweiligen Artnamen. Sämtliche Arten werden von mir als einer einzigen Art zugehörig aufgefasst, und, wie im taxonomischen Teil angeführt, zu Nigericeras gadeni (CHUDEAU 1909) gestellt.

Auch hier sind alle Variablen in mm gemessen.

	1	2	3	6			
00010	36	10	15	15	A	<u>Nigericeras</u>	<u>gignouxii</u>
00020	25	7	13	12	B	"	"
00030	27	9	14	13	C	"	"
00040	23	6	11	9	D	"	"
00050	30	8	14	13	E	"	"
00060	40	12	17	16	F	"	"
00070	99	28	41	36	G	"	"
00080	46	17	25	22	H	"	"
00090	52	15	24	21	I	"	"
00100	87	26	37	30	J	<u>Nigericeras</u>	<u>lamberti</u>
00110	97	29	40	33	K	"	"
00120	81	24	36	30	L	"	"
00130	84	24	35	28	M	"	"
00140	84	25	35	30	N	"	"
00150	89	25	41	33	O	"	"
00160	61	15	29	23	P	<u>Nigericeras</u>	<u>gadeni</u>
00170	87	20	40	29	Q	"	"
00180	53	14	25	19	R	"	"
00190	91	23	40	28	S	<u>Nigericeras</u>	<u>jacqueti</u>
00200	49	11	22	17	T	"	"
00210	64	18	30	22	U	"	"
00220	81	20	38	28	V	"	"
00230	29	9	14	15	W	<u>Nigericeras</u>	<u>gignouxii</u>
00240	39	10	20	17	X	<u>Nigericeras</u>	<u>lamberti</u>
00250	39	7	18	13	Y	"	"
00260	79	23	34	35	Z	<u>Nigericeras</u>	<u>sp. II</u>

V a r i a b l e

Specimen	1	2	3	4	5	6	7	8
2201 A	68.	22.	21.	18.	12.	25.	16.	1
2217 A	58.	18.	25.	21.	10.	29.	11.	1
2220 A	76.	24.	35.	22.	19.	31.	18.	1
2221 B	75.	29.	29.	21.	16.	36.	20.	1
2223 B	94.	23.	43.	25.	23.	47.	31.	1
2225 B	83.	19.	41.	30.	18.	34.	16.	1
2230 C	109.	35.	44.	31.	19.	47.	17.	1
2231 C	84.	31.	31.	24.	21.	33.	22.	1
2236 C	102.	43.	40.	28.	23.	35.	15.	1
2242 D	95.	36.	50.	31.	16.	33.	21.	1
2243 D	74.	28.	27.	22.	14.	30.	21.	1
2276 D	105.	30.	42.	31.	23.	43.	25.	1
2278 E	74.	25.	31.	22.	14.	21.	15.	1
2284 E	108.	30.	52.	34.	25.	53.	26.	1
2290 E	89.	33.	42.	27.	20.	42.	22.	1
2300 F	84.	35.	32.	23.	16.	31.	21.	1
2304 F	87.	26.	38.	28.	17.	33.	18.	1
2305 F	69.	29.	28.	20.	16.	36.	17.	1
2307 G	89.	23.	41.	30.	17.	35.	14.	1
2308 G	79.	19.	36.	21.	20.	38.	21.	1
2311 G	88.	27.	31.	14.	26.	44.	32.	1
2315 H	66.	20.	29.	22.	14.	27.	14.	1
2318 H	68.	26.	26.	21.	12.	26.	13.	1
2319 H	67.	18.	32.	21.	14.	30.	17.	1
2322 I	67.	25.	27.	21.	13.	27.	14.	1
2325 I	63.	23.	27.	22.	12.	28.	12.	1
2326 I	63.	24.	25.	19.	12.	26.	14.	1
2328 J	67.	14.	30.	25.	12.	25.	9.	1
2329 J	64.	18.	28.	21.	15.	27.	12.	1
2348 J	82.	30.	36.	23.	18.	33.	17.	1
2350 K	72.	30.	27.	20.	23.	26.	17.	1
2364 K	73.	36.	27.	23.	13.	30.	16.	1
2373 K	58.	18.	23.	18.	11.	22.	12.	1
2378 L	53.	22.	26.	17.	15.	27.	15.	1
2379 L	67.	21.	28.	20.	16.	22.	9.	1
2383 L	79.	21.	30.	20.	17.	31.	21.	1
2385 M	27.	11.	11.	6.	6.	15.	7.	1
2204 M	31.	6.	16.	13.	6.	11.	5.	-1
2205 M	65.	16.	30.	18.	15.	30.	13.	-1
2206 N	42.	13.	17.	9.	10.	18.	11.	-1
2208 N	49.	13.	23.	17.	12.	19.	8.	-1
2211 N	64.	12.	33.	24.	12.	30.	10.	-1
2222 O	109.	36.	48.	33.	27.	44.	22.	-1
2224 O	111.	24.	44.	54.	24.	44.	13.	-1
2226 O	80.	21.	38.	21.	22.	46.	14.	-1
2227 P	78.	25.	34.	24.	14.	31.	9.	-1
2228 P	97.	29.	41.	26.	28.	43.	22.	-1
2229 P	105.	36.	51.	28.	26.	45.	22.	-1
2235 Q	92.	26.	41.	30.	23.	38.	20.	-1
2232 Q	79.	20.	39.	25.	18.	28.	16.	-1
2234 Q	103.	31.	43.	19.	28.	61.	44.	-1
2238 R	70.	11.	38.	26.	13.	30.	8.	-1
2240 R	78.	27.	32.	23.	17.	24.	10.	-1
2241 R	83.	23.	39.	29.	18.	28.	14.	-1
2245 S	72.	17.	33.	22.	16.	34.	14.	-1
2251 S	77.	24.	40.	23.	18.	31.	15.	-1
2255 S	99.	33.	40.	27.	27.	36.	21.	-1

V a r i a b l e

Specimen	1	2	3	4	5	6	7	8
2257 T	77.	30.	30.	17.	21.	20.	17.	-1
2258 T	39.	11.	19.	15.	7.	19.	7.	-1
2263 T	04.	23.	41.	24.	22.	32.	13.	-1
2266 U	50.	10.	26.	13.	12.	20.	14.	-1
2267 U	73.	13.	34.	26.	14.	46.	25.	-1
2269 U	72.	23.	33.	16.	21.	26.	12.	-1
2270 V	54.	17.	22.	15.	13.	24.	11.	-1
2271 V	91.	20.	45.	31.	19.	33.	14.	-1
2273 V	75.	26.	32.	22.	17.	26.	13.	-1
2274 W	121.	44.	45.	24.	31.	56.	36.	-1
2275 W	110.	35.	52.	32.	25.	43.	17.	-1
2277 W	106.	35.	48.	29.	26.	39.	14.	-1
2279 X	113.	33.	46.	29.	25.	47.	22.	-1
2280 X	102.	41.	42.	34.	21.	35.	23.	-1
2281 X	134.	36.	59.	41.	28.	43.	29.	-1
2282 Y	92.	27.	41.	27.	21.	40.	21.	-1
2283 Y	98.	30.	41.	20.	28.	51.	24.	-1
2285 Y	116.	29.	57.	39.	20.	46.	22.	-1
2286 Z	54.	12.	29.	19.	11.	20.	8.	-1
2287 Z	07.	19.	50.	27.	19.	39.	20.	-1
2288 Z	94.	10.	44.	29.	22.	40.	21.	-1
2289 Å	95.	31.	44.	31.	20.	41.	17.	-1
2291 Å	113.	23.	41.	30.	25.	73.	48.	-1
2292 Å	120.	42.	50.	31.	35.	45.	22.	-1
2293 Ö	109.	39.	45.	27.	20.	42.	10.	-1
2294 Ö	136.	44.	62.	41.	32.	55.	25.	-1
2295 Ö	04.	13.	44.	29.	13.	35.	13.	-1
2297 Å	86.	19.	41.	33.	15.	33.	14.	-1
2298 Å	70.	22.	33.	22.	20.	33.	19.	-1
2301 Å	31.	23.	39.	26.	17.	20.	14.	-1
2302 1	74.	13.	40.	28.	14.	35.	9.	-1
2306 1	98.	30.	44.	23.	30.	48.	26.	-1
2309 1	39.	26.	36.	23.	20.	33.	16.	-1
2310 2	72.	17.	33.	22.	16.	37.	17.	-1
2314 2	73.	15.	33.	21.	13.	33.	16.	-1
2317 2	57.	11.	29.	19.	11.	24.	11.	-1
2334 3	91.	37.	33.	21.	25.	41.	27.	-1
2335 3	37.	22.	36.	14.	26.	51.	37.	-1
2336 3	37.	22.	43.	26.	21.	45.	21.	-1
2337 4	100.	31.	47.	27.	27.	62.	38.	-1
2338 4	114.	20.	53.	32.	29.	45.	22.	-1
2339 4	60.	19.	32.	23.	12.	26.	10.	-1
2340 5	76.	21.	33.	21.	13.	35.	15.	-1
2342 5	34.	22.	36.	23.	20.	34.	12.	-1
2349 5	07.	21.	41.	28.	10.	42.	17.	-1
2355 6	70.	21.	34.	22.	17.	27.	13.	-1
2350 6	110.	38.	52.	30.	31.	47.	37.	-1
2359 6	102.	33.	43.	26.	22.	50.	36.	-1
2360 7	99.	28.	45.	29.	21.	41.	17.	-1
2362 7	90.	20.	40.	24.	21.	40.	22.	-1
2365 7	109.	47.	47.	31.	29.	41.	19.	-1
2366 8	137.	51.	49.	32.	36.	46.	27.	-1
2367 8	75.	20.	30.	21.	18.	25.	16.	-1
2368 8	04.	33.	36.	24.	20.	31.	20.	-1
2369 9	110.	32.	49.	31.	26.	30.	19.	-1
2370 9	104.	34.	46.	25.	29.	60.	42.	-1
2371 9	141.	47.	60.	37.	33.	52.	34.	-1
2372 *	70.	10.	34.	20.	10.	24.	9.	-1
2377 *	65.	10.	31.	21.	15.	29.	13.	-1
2381 *	53.	12.	26.	13.	12.	20.	3.	-1

Die Biometrie befasst sich mit der Messung lebender und fossiler Organismen. Alle Organismen gehören Populationen an - sowohl im biologischen als im statistischen Sinn - die eine gewisse Variation aufweisen, welche gemessen werden kann und danach einer genetischen und/oder einer mathematisch-statistischen Analyse zugänglich ist. In den folgenden Ausführungen werde ich mich auf die Variation bei Tieren mit sexueller Vermehrung begrenzen, da wir gute Gründe haben, annehmen zu dürfen, dass eine solche bei Ammoniten vorgelegen hat. In den letzten Jahren sind einige Arbeiten über den sexuellen Dimorphismus bei Ammoniten erschienen, genannt seien hier nur MAKOWSKI (1962 a; 1962 b; 1971), LEHMANN (1966), REYMENT (1971), welche die bisexuelle Natur dieser Tiere deutlich aufzeigen; auch darf meines Erachtens die Analogie mit rezenten Cephalopoden für deren Vorliegen angeführt werden.

Die biologische Variation ist eine äusserst komplexe Erscheinung, die auf mehreren verschiedenen Ursachen beruht. Lange Zeit wurde die Frage diskutiert: Ist diese Variation erblich oder umweltbedingt: beruht der Phänotyp (das äussere Erscheinungsbild) auf dem Genotyp (der erblichen Konstitution), oder ist er modifikativ (auf Milieueinflüssen beruhend)? Wie sich inzwischen gezeigt hat, ist die gesamte Fragestellung unrichtig: es handelt sich immer und ausnahmslos um ein Zusammenwirken beider. Wir können daher den Satz aufstellen: Der Phänotypus ist die Reaktion des Genotypus mit der Umwelt. Die Eigenschaften eines Organismus beruhen deshalb stets auf zwei fundamentalen Faktoren: der erblichen Konstitution mit der ihr eigenen Variation und der Umwelt, in der sich der Organismus befindet und mit welcher der Genotypus reagiert. Die Umwelt weist ebenfalls eine Vielfalt von verschiedenen Faktoren auf, die den Organismus beeinflussen und ihm eine Variation aufzwingen. Wie die Erfahrung gezeigt hat, wirkt die Variation, die durch den Umwelteinfluss und die durch den erblichen Einfluss bedingt wird,

oft in der gleichen Richtung. Unter Modifikation wird eine durch Umwelteinfluss bedingte, nicht erbliche Veränderung des Phänotypus verstanden.

Von einer weitergehenden Diskussion sei hier Abstand genommen. Es ist nur meine Absicht, auf die der messbaren Phänotypvariation zugrunde liegende "biologische" Variation hinzuweisen, die durch die Methoden der genetischen Analyse erfasst werden kann. Ausserdem will ich auf den engen Zusammenhang zwischen Genetik und Paläontologie aufmerksam machen, der in der Vergangenheit oft ungenügend beachtet wurde. Die Genetik zeigt - um mit J.HUXLEY zu sprechen - "Evolution in action". Sie zeigt die Ursachen und Prozesse auf, die Veränderung und damit Evolution bewirken; die Paläontologie hingegen zeigt, wie die Veränderung durch die Zeitläufe hindurch stattgefunden hat, sie zeigt das Ergebnis der Veränderungsprozesse. Legt man den Zeitfaktor zur Genetik, ist man bei der Paläontologie angelangt.

Wir können eine vierfache Gliederung der Variation vornehmen, wenn wir uns dabei stets an das zu Anfang des Kapitels Gesagte - der Phänotypus ist die Reaktion des Genotypus mit dem Milieu - erinnern:

1. Mutation, sowohl quantitativer als auch qualitativer Art.
Darunter fallen: Inversion, Translokation, Deficiency, Deletion, Duplikation, Einbau von Basenanaloga oder chemische Veränderung der Nucleotidbasen in der DNA.
2. Qualitative genetische Variation: Rekombination, Dominanz und Rezessivität, Crossing-over, Pleiotropie, Epistasis.
3. Quantitative genetische Variation. Darunter versteht man solche genetischen Eigenschaften, die gemeinsam für alle Individuen in einer Population sind, jedoch in verschiedener Menge vorkommen, z.B. Hautfarbe, Milchmenge, Virusresistenz, Grösse, usw. Zu diesem Variationstypus werden auch polymere, d.h. gleichwirkende Gene gerechnet, die sich auf ähnliche Weise auf ein und dieselbe Eigenschaft auswirken. Die Expressivität (Ausbildungsgrad) von Allelkombinationen, der Heterosiseffekt und die Penetranz (Durchdringungsgrad) fallen unter diese Kategorie. Sie

bildet eine der wichtigsten Grundlagen für die Biometrie und soll daher in der Folge noch etwas ausführlicher behandelt werden.

4. Umwelteinwirkungen. Unter diese Kategorie fallen alle rein modifizierenden äusseren Bedingungen wie Wärme, Salzgehalt, Sauerstoffgehalt, Milieugifte, Spurenelemente, usw. Was vererbt wird, ist eine Reaktionsnorm, d.h. eine besondere Art und Weise, auf Umwelteinflüsse zu reagieren. Es ist also eigentlich nicht so sehr die Frage "vererbt" oder "erworben", sondern die Frage: "Was ist die Reaktionsnorm eines Genotypus, und was sind die Umweltfaktoren, die mit seiner besonderen Ausprägung korreliert sind?" die von Biologen und Paläontologen beantwortet werden sollte. Die natürliche Auswahl kann ebenfalls in gewisser Weise unter dieser Kategorie aufgeführt werden.

Es ist natürlich nicht der Sinn dieser Arbeit, eine Übersicht über die Arbeitsweise der Populationsgenetik zu geben, ebensowenig wie eine Diskussion über Artbildung und Evolution hier das richtige Forum ist. Es sollen nur einige wichtige Aspekte, die für die Artbildung bei den Ammoniten und das Verständnis der Variation bei dieser Tiergruppe von Bedeutung sind, und die oft zu wenig beachtet werden, aufgegriffen und in diesem Zusammenhang behandelt werden. Ausführliche Bearbeitungen zu den Fragen der Evolution und Artbildung liegen ja vor und es sei daher auf diese verwiesen. Einige der wichtigsten Arbeiten auf diesem Gebiet sind MAYR (1942; 1963; 1969); SIMPSON (1961); CAIN (1954); DOBZHANSKY (1951); JEPSEN, SIMPSON & MAYR (1949); STEBBINS (1966); Symposien der Systematics Association; Zeitschriften: Hereditas; Evolution usw.

Bei der Diskussion der quantitativen Variation kann man von der einfachen Mendelschen Vererbung mit monohybriden, dihybriden und trihybriden Spaltungszahlen ausgehen. Dihybride Spaltung ergibt in der F_2 - Generation 16 verschiedene Kombinationen mit vier verschiedenen Phänotypen im Zahlenverhältnis 9:3:3:1; trihybride Spaltung bereits 64 Kombinationen im Zahlenverhältnis 27:9:9:9:3:3:3:1 bei den Phänotypen: dies gibt uns bereits 8 voneinander unter-

scheidbare Phänotypen. Ist die Anzahl der Allelpaare grösser, werden die Kombinationsmöglichkeiten stark erhöht: Dies kann durch die einfache Formel 2^n klargemacht werden, die angibt, wieviele Sorten Gameten ein Bastard bildet, der heterozygot für n Anlagenpaare (=Allelpaare) ist: $n = 3$ (trihybride Spaltung) ergibt $2^3 = 8$ Phänotypen.

Ebenso einfach ist die Formel 3^n , wobei n die Anzahl Allelpaare angibt, für die ein Bastard heterozygot ist. Diese Formel gibt die Anzahl erblich verschiedener Kombinationen in den Abkommen von Bastarden an. In der F_2 -Generation liegen bei monohybrider Spaltung $3^1 = 3$ erblich ungleiche Kategorien (AA, Aa, aa) vor, bei trihybrider bereits $3^3 = 27$ (wie bei der Aufstellung eines Kreuzungsschemas sofort verständlich wird), und bei 3^{10} bekommt man bereits 59 049 verschiedene Allelkombinationen: der Grad der erblichen Variation erhöht sich bei höheren n -Werten also enorm.

Bei der Analyse quantitativer Eigenschaften wie Hautfarbe, Körperlänge u.ä. erhielt man zu Beginn Resultate, die im Widerspruch zu MENDELS Gesetzen zu stehen schienen. Die Schwierigkeiten lagen darin begründet, dass keine distinkten Kategorien in der F_2 -Generation ausgeschieden werden konnten und die Variation in dieser kaum grösser war als in der F_1 -Generation. Die quantitativen Merkmale zeigten eine breite Verteilung, die zwischen denen der Elternstämme lag. Dass auch quantitative Eigenschaften von mendelnden Genen bedingt sind, die auf die gleiche Art vererbt werden, wie die Gene, die qualitative Eigenschaften bedingen, wurde von dem schwedischen Erbforscher NILSSON-EHLE (1908, 1909, 1911) aufgezeigt. Er konnte die Vererbung quantitativer Eigenschaften durch die additive Wirkung mehrerer Gene erklären. Wie sich in der Praxis gezeigt hat, sind die von den Genen bedingten Zuwachsimpulse nicht selten multiplikativ wirkend anstatt additiv. Dies bedeutet, dass an Stelle von arithmetischen Skalen und Mittelwerten geometrische Skalen und Mittelwerte bei Berechnungen angewendet werden sollen:

$$G = \sqrt[n]{a_1 \times a_2 \dots a_n} \quad \text{an Stelle von } A = \frac{a_1 + a_2 \dots a_n}{n}$$

Nehmen wir einen Fall mit trihybrider Spaltung als Ausgangspunkt, so bildet ein trihybrider Organismus 8 verschiedene Gamettyten und 64 verschiedene Genkombinationen nach zufallsbedingter Kreuzung. Diese können nun in verschiedene Klassen eingeteilt werden, je nachdem wieviele Faktoren für eine bestimmte Eigenschaft - z.B. Hauptpigmentierung - vorhanden sind. Man findet nach einer Aufstellung 7 Klassen mit jeweils 0, 1, 2, 3, 4, 5 und 6 Farbfaktoren. Die Häufigkeitsverteilung (Frequenzverteilung) dieser Farbfaktoren in den einzelnen Klassen ist: 1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1. Diese Zahlenserie entspricht den Koeffizienten für die Formel $(p + q)^6$ und gibt ein Beispiel sogenannter Binomialverteilung, gemäss der Formel $(p + q)^n$. Lässt man n wachsen, wird die Verteilung der Koeffizienten immer gleichmässiger, und nimmt n einen grossen Wert an, so erhält man Binomialverteilungen, die nahe mit der Normalverteilungskurve nach GAUSS übereinstimmen. Auch eine rein umweltbedingte (modifikative) Variation einer quantitativen Eigenschaft zeigt diesen kontinuierlichen Typus.

Was hat nun diese ganze genetische Diskussion, die im wesentlichen auch aus Lehrbüchern der Genetik (z.B. MÜNTZING 1964; BRESCH 1965 u.a.) erlesen werden kann, mit den Ammoniten des Damergou-Gebietes zu tun ?

Wie durch die obige Darstellung klargeworden sein mag, dass die Vererbung quantitativer Eigenschaften eine ganz natürliche Erscheinung ist, die mit den Mitteln der genetischen Analyse klargelegt werden kann, dürfte damit die Grundlage gegeben sein, auch fossiles Material der gleichen Betrachtungsweise zu unterziehen. Man wird damit unmittelbar einsehen, dass die Aufspaltung in zahlreiche - oder leider zahllose - Unterarten, Formen, Rassen und Varietäten einer biologischen Grundlage entbehrt. Liegt nur unvollständiges und vereinzelt Material vor, ist es ganz natürlich, eine vorläufige Aufspaltung vorzunehmen; ist jedoch eine grössere Aufsammlung - wie in diesem Fall - geschehen, ergibt sich die Gelegenheit zu einer statistischen und mehr mit der biologischen Wirklichkeit übereinstimmenden Bearbeitung.

Alle an den untersuchten Ammoniten gemessenen Variablen sind ja ebenfalls quantitativer, kontinuierlicher Natur, ausgenommen das Vorhandensein bzw. Fehlen von Tuberkeln. Sie können daher multivariatstatistisch bearbeitet werden, wenn die Voraussetzung der Gleichalterigkeit gegeben ist.

Ebenso wie eine der gemessenen Eigenschaften - z.B. die Windungshöhe - eine gewisse Variationsbreite aufweist, gilt dies auch für alle die anderen Eigenschaften: es liegt eine Multi - Variation vor. Unsere Aufgabe ist es nun, die zur Bearbeitung dieser Multi - Variation geeigneten Methoden zu finden und anzuwenden, sowie das gewonnene Ergebnis in eine verständliche Form zu bringen, um damit die Formenfülle der Ammonitenfamilie Vascoceratidae wieder "unter Kontrolle" zu bekommen. Ein Teilziel ist dann schon erreicht, wenn gezeigt werden kann, dass es sich bei den Damergou - Vascoceratiten um eine natürliche Population mit kontinuierlichen Übergangsformen handelt.

Die bisher existierende Taxonomie ist auf sehr unbiologischen Prinzipien aufgebaut: jedes etwas von dem aufgestellten Morphotypus abweichende Exemplar hat einen eigenen Namen erhalten. Dies hat eine Fülle von Varietäten und Rassen ergeben, die oft kaum voneinander abzugrenzen sind, da alle möglichen Übergangsformen existieren und ein Exemplar mehreren Formengruppen angehören kann. Diese unbefriedigende Situation ist meist durch mangelhafte Aufsammlung und unstatistische Probenentnahme verursacht worden. In anderen Fällen wird sie durch die Seltenheit und Zufallsbedingtheit der Fossilisation bedingt. Und nicht zuletzt wurde der aller Variation zugrunde liegenden genetischen Ungleichheit der Erbmasse und den durch sie verursachten Veränderungen zuwenig Beachtung geschenkt. Wir wissen, wie stark ein einziges Gen auf einen lebenden Organismus einwirken kann, das hat schliesslich schon MENDEL aufgezeigt, und wir können daher auch mit guten Gründen annehmen, dass es bei den ausgestorbenen Ammoniten ebenso der Fall war. Und ebenso, wie lebende Organismen eine quantitative Variation, Umweltabhängigkeit und Mutationen aufweisen, können wir dies bei fossilisierten voraussetzen und die entsprechenden Schlussfolgerungen ziehen.

DAMERGOU - VASCOCERATITEN

Die in diesem Kapitel behandelten Fragen stehen in engem Zusammenhang mit der biologischen Variation, sie sollten ursprünglich mit dieser gemeinsam behandelt werden. Es handelt sich um die Herkunft des Materials und die Gleichzeitigkeit der Ablagerung, das Alter der Ammoniten bei der Geschlechtsreife und die Anzahl der aufeinanderfolgenden Generationen, die Rolle der Umwelt für die Variation der Damergou-Vascoceratiten und die auf diese einwirkende Auswahl und schliesslich einige Bemerkungen zur Probenentnahme.

Die von mir untersuchten Ammoniten stammen von einem Fossilfundplatz im äussersten Süden des Damergou-Gebietes, etwa 8 km östlich der Strasse, bzw. Autopiste, von Yagadji nach Gangara. Sie wurden aus einer Kalksteinsbank direkt unter der Laterit-Oberfläche aufgesammelt, teilweise lagen sie auch auf der Oberfläche. Diese Kalkbank entspricht dem Niveau (Horizont) 6 des stratigraphischen Schemas von JOULIA (1951). Die Mächtigkeit der Kalkbank oder Schillbank beträgt nach Prof. REYMENTS mündlichen Angaben 15 bis 25 cm. Es dürfte daher die Gewähr gegeben sein, dass alle Exemplare wirklich aus demselben Horizont stammen, und dass daher auch die zeitliche Abgrenzung in sehr engem Rahmen gehalten werden kann. Denn nur in diesem Fall kann eine Stichprobe biometrisch als eine gleichalterige Population angesehen und entsprechend untersucht werden. Die Zeit, die zur Ablagerung einer solchen Schillbank in einem epikontinentalen Flachmeer notwendig ist, mag einige Jahre oder selbst Jahrhunderte betragen haben, es kann auch in letzterem Fall noch durchaus von "Gleichzeitigkeit" gesprochen werden. Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass diese Schillbank das Werk eines oder mehrerer Stürme ist und zu ihrer Bildung nur Stunden oder Tage benötigt wurden. Eine weitere Möglichkeit ist die Bildung durch Strömungen, da die Kalkschicht des Horizontes 6 oft

Über weite Strecken fossilifer ist und die Fossilien lokal in "lumachelles", Schillanhäufungen, auftreten.

Wie bereits erwähnt, war das Mittelmeer bzw. Tethysmeer mit dem sich bildenden Südatlantischen Ozean über ein transsaharisches Epikontinentalmeer verbunden. Dieses Transkontinentalmeer des unteren Unterturons war, gemessen in geologischen Zeiträumen, nur von sehr kurzer Dauer. Nimmt man die Dauer des gesamten Turon mit etwa 6 Millionen Jahren (von - 94 Mill. bis - 88 Mill. Jahren) an und teilt diese Zeit wiederum in 3 Mill. Jahre für das untere, 3 Mill. Jahre für das obere Turon, dann kann für das untere Unterturon ein Zeitraum in der Grössenordnung von anderthalb Millionen Jahren angenommen werden.

Wie sich aus dem stratigraphischen Schema ergibt, wurden im Unterturon die Schichten der oberen Béréré-Formation abgelagert. Diese haben eine Mächtigkeit von etwa 48 m und bestehen hauptsächlich aus grauen Schiefertonen. Eine Überschlagsrechnung ergibt dann - gleichmässige Sedimentation vorausgesetzt - eine Sedimentmächtigkeit von 16 m in 1 Million Jahren oder 16 mm in tausend Jahren, also durchaus kein Extremfall. Natürlich spielen eine Reihe lokaler Faktoren eine Rolle, und es ist uns auch nicht bekannt, wieviel von den gebildeten Sedimenten durch Erosion entfernt wurde und wieviele Schichtlücken durch Nichtablagerung entstanden sein mögen. Es sei auch nur eine Grössenordnung angegeben, um den Zeitraum besser begreiflich machen zu können.

Eine wichtige Frage ist hier zu stellen: Wie lange dauerte es, bis Ammoniten geschlechtsreif wurden? Sind wir berechtigt anzunehmen, dass sie - analog den rezenten Tintenfischen und dem rezenten Nautilus - jedes Jahr eine neue Generation hervorbringen? Bei Nautilus wurde festgestellt, dass der Zuwachs des Gehäuses verhältnismässig rasch vor sich geht: etwa jede zweite Woche wird eine neue Kammerwand (Septum) gebildet. Da ein erwachsenes Tier etwa 30 Kammerscheidewände aufweist und eine gewisse Zeit für die Embryonalentwicklung, über die bei Nautilus fast nichts bekannt ist, veranschlagt werden muss, kann man annehmen, dass die Geschlechtsreife nach etwa anderthalb Jahren

eintritt. Vermehrung tritt erst ein, wenn das Tier fertig ausgewachsen ist und das letzte Septum gebildet wurde. Bei Nautilus tritt bei Erreichen der Reife eine sogenannte Lobendrängung auf, die letzten Kammerscheidewände und damit auch die Suturlinien stehen enger beieinander als während der Wachstumsperiode. Dieses Verhalten konnte auch bei den Ammoniten nachgewiesen werden, und zwar tritt diese Lobendrängung bei den als männlichen Tiere gedeuteten Microconchen abrupter auf und ist stärker ausgeprägt als bei den als Weibchen aufgefassten Macroconchen. Diese weisen anderthalb bis zwei Windungen mehr auf als die Microconchen und es ergeben sich daraus die Schlussfolgerungen, dass die weiblichen Ammoniten erstens etwa doppelt so schwer gewesen sein müssen wie die männlichen, und zweitens, dass sie zum Erreichen der Geschlechtsreife etwa doppelt so lange Zeit brauchten wie die männlichen Tiere. Dies entspricht genau den Verhältnissen bei den heute lebenden Cephalopoden, mit Ausnahme von Nautilus. Wie von Sepiotheutis lessoniana bekannt ist, erreichen männliche Tiere die Geschlechtsreife nach 6 Monaten, weibliche nach 12 - 14 Monaten (ZUEV & NESIS 1971, referiert in KULICKI 1974, S. 218). Wie von KULICKI (1974) angegeben wird, erreichten die Weibchen von Quenstedtoceras ein Alter von drei Jahren und hatten zwei Sexualzyklen, die Männchen ein Alter von zwei Jahren mit nur einem Sexualzyklus. Von Bedeutung erscheint mir auch die Angabe KULICKIS, dass bei Quenstedtoceras die Wohnkammer im Alter verkürzt ist, was bereits MAKOWSKI (1962) beobachtete. Dieses Alterskennzeichen wird durch die Atrophy der Sexualorgane nach Beendigung des Sexualzyklus gedeutet (KULICKI 1974, S. 218). Auf die Frage des Geschlechtsdimorphismus soll hier nicht näher eingegangen werden, nur soviel sei dazu angeführt, dass meine bisherigen Untersuchungen keinen ausgeprägten Dimorphismus bei den Damergou-Vascoceratiten erkennen lassen und auch die Deutung der Computerberechnung bisher nichts zu dieser Frage beitragen konnte. Es soll allerdings auf eine Gefahr hingewiesen werden, die bei der Deutung von vermutetem Sexualdimorphismus auftreten kann. Es wird meist vorausgesetzt, dass männliche und weibliche Tiere in etwa gleicher Anzahl auftreten. Dies ist aber bei rezenten Tintenfischen

durchaus nicht der Fall. Wie MUUS (1959, S. 92 - 93) ausführt, besteht ein auffallendes Missverhältnis der Geschlechter, indem weibliche Tiere im Durchschnitt dreimal häufiger als männliche auftreten. Bedeutende Unterschiede sind bei Octopoda bekannt, wo das Verhältnis der Geschlechter bei Eledone cirrosa bei Plymouth 50 weibliche zu einem männlichen, in der Nordsee dagegen nur 5 weibliche zu einem männlichen Tier beträgt. Bei Loligo ist das Verhältnis umgekehrt, indem auf 3 männliche nur 1 weibliches Tier kommen; bei Sepia officinalis ist das Geschlechtsverhältnis 1:1.

Warum ist die Kenntnis des Eintretens der Geschlechtsreife so wichtig? Wenn wir von der Annahme ausgehen, dass die Ammoniten nach zwei Jahren geschlechtsreif waren, dann können wir die Schlussfolgerung ziehen, dass wir es im Verlauf der geologisch so kurzen Zeitspanne des unteren Unterturon mit etwa $1\frac{1}{2}$ Mill. Jahren mit nicht weniger als 750 000 aufeinanderfolgenden Generationen zu tun haben. Jede Generation weist eine quantitative Variation auf, in jeder Generation werden eine Unzahl neuer Mutationen eingeführt, jede Generation steht unter dem Druck der Selektion, der die meisten neu auftretenden Phänotypen beseitigt, und in jeder neuen Generation werden winzige Veränderungen im Gen-Pool auftreten, so dass jede neue Generation den gerade herrschenden Umweltbedingungen optimal angepasst ist. Es steht uns also genügend Zeit zur Verfügung, um eine ganz langsame und fast unmerkliche Veränderung der Genera und Arten der Ammoniten zu erklären, wenn wir in "Anzahl Generationen" an Stelle von "Anzahl Jahren" denken; alle Theorien von "Neokatastrophismus" u.ä. können wir damit ad absurdum führen. Ebenso wird das "plötzliche" Einwandern in bestimmte Bereiche und das Besetzen ökologischer Nischen zwanglos erklärbar: es braucht gar nicht "explosionsartig" zu geschehen, sondern in langsamer, allmählicher Anpassung an neue Umweltbedingungen werden neue Lebensbereiche unter langsamer, allmählicher Umbildung des Phänotypus in Übereinstimmung mit den genetischen Regeln erschlossen,

Wir kennen analoge Vorgänge aus der Gegenwart und jüngsten Vergangenheit. Es mögen hier die Verbreitung der Ende des

19. Jahrhunderts von Amerika eingeschleppten Muschelarten an den europäischen Küsten, die von den Wikingern von Europa nach Amerika eingeschleppte Littorina littorea, die heute entlang der ganzen Ostküste Nordamerikas verbreitet ist, die Einschleppung der Wollhandkrabbe von Asien nach Europa und das Einschleppen des Cirripeden Elminius modestus im 2. Weltkrieg von Australien nach England als Beispiele angeführt werden. In diesen Fällen kennen wir das Datum der Introdution, und wir können die Wanderwege und die zu ihrer Zurücklegung benötigte Zeit beobachten und berechnen. Geologisch gesehen sind das nur kurze Augenblicke, und doch handelt es sich hier um eine Abfolge vieler Generationen, die sich an neue Bedingungen anpassen mussten und dabei verändert wurden. Noch eine letzte Analogie sei mir gestattet: Überführen wir die Abfolge von 750 000 Generationen von den Ammoniten auf den Menschen, dann landen wir im mittleren Miozän, vor $18 \frac{1}{2}$ Mill. Jahren, etwa zur Zeit des Kenyapithecus. Damit wird vielleicht anschaulicher, wie gross die Zeitspanne, in Generationen gemessen, eigentlich war, die der Evolution zur Veränderung der Ammoniten im unteren Unterturon zur Verfügung stand. Was in Erstaunen versetzt, ist nicht die grosse Variabilität, sondern dass die Veränderungen nicht viel grösser sind, als wir sie vorfinden, wenn wir stratigraphisch vertikal arbeiten.

Wenn nun die Variation so gross ist, warum dann nicht die Ammoniten aufspalten und in eine grosse Zahl Unterabteilungen aufgliedern? Das würde doch der biologischen Realität entsprechen? Das hat man gemacht, aber die biologische Realität ist nur scheinbar. Wir wissen, dass zwei geographische Subspecies nicht an der gleichen Lokalität auftreten können, ebensowenig wie zwei chronologische Subspecies nicht im gleichen Horizont vorkommen können. Wir haben es mit einer vertikalen und einer horizontalen Variation zu tun. Darum ist es auch so ausserordentlich wichtig, dass Aufsammlungen aus genau horizontierten und eingemessenen Aufschlüssen gemacht werden, denn nur dann können wir über die vorhandene Variation und die Entwicklung einer Art aus einer anderen gültige Aussagen machen!

Dies führt zu einigen Bemerkungen über das Sammeln der Daten: es ist anzustreben, bei Aufsammlungen von Fossilmaterial nicht nur die "schönen" und "guterhaltenen" Formen aufzusammeln, sondern einen repräsentativen Ausschnitt des anstehenden Materials. Wichtig ist dabei, sich nicht auf Altersformen zu beschränken, sondern zu versuchen, auch Jugendformen und unausgewachsene Exemplare in die Sammlung einzuschliessen, damit ontogenetische Bearbeitungen erfolgen können und damit statistische Analysen vorgenommen werden können. Dem Bearbeiter im Museum steht oft nur mehr oder weniger "bizarres" Studienmaterial zur Verfügung, Extremformen, deren Merkmale bei der Beschreibung die Grundlage der Diagnose bilden.

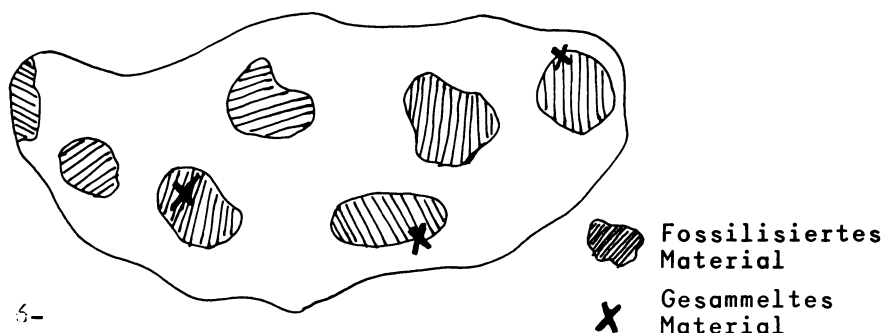


Fig. 6-

Stellen wir die Gesamtvariationsbreite einer Art schematisch dar, dann können wir nur von einem geringen Anteil der Gesamtheit einer Art erwarten, dass er fossilisiert wird. Von diesem fossilisierten Material ist dem Museumspaläontologen wiederum nur ein geringer Bruchteil zugänglich, oft Extremformen, die das Interesse eines Sammlers erregt haben. Auf Grund dieser Formen wird dann eine Art beschrieben, und deren Merkmale als charakteristisch für die betreffende Art angesehen. Wenn dazu die stratigraphischen Angaben mangelhaft sind, kommt es vor, dass primitiver erscheinende Formen als "älter", mehr entwickelte als "jünger" und aus den "älteren" entstanden angesehen werden. Da wir annehmen dürfen, dass die Damergou-Ammoniten zu etwa gleicher Zeit gelebt und als Thanatozönose (ein von WASMUND 1927 geprägter Ausdruck für Grabgemeinschaft) ebenfalls gleichaltrig sind, können wir sie

ungeachtet ihrer Variation als zeitlich und räumlich eng begrenzt ansehen.

Wie neuere Untersuchungen ergeben haben (MUTVEI & REYMENT, 1973; MUTVEI 1975; REYMENT 1973) waren die Ammoniten für ein Leben in tieferen Meeresteilen angepasst und zum aktiven Schwimmen unfähig. Wie MUTVEI ausführt, spricht dafür vor allem die schwache Ausbildung der Retraktormuskeln, die instabile Lebensstellung der Tiere und das Fehlen eines Trichters bei Tieren mit einem ventralen aperturalen Rostrum. Von besonderer Bedeutung ist, dass die gefalteten Septen eine sehr wirkungsvolle Verstärkung der Schalenwand gegen den Wasserdruck darstellen, die Schale selbst dagegen im Verhältnis zu Nautilus dünner war. Nautilus dagegen hat bekanntlich einfache Septen. *)

Normalerweise wird man nicht erwarten, dass Cephalopoden, welche fast immer in einer verhältnismässig homogenen Umwelt leben, durch Isolierung bedingte Variationschwankungen zeigen. Die "Sahara-Vascoceratiten" lebten jedoch nicht in einem für Ammoniten normalen Lebensbereich, sondern in einem epikontinentalen Flachmeer. Dies hatte zur Folge, dass ein für die natürliche Auswahl wesentlicher Faktor wegfiel: sie waren in einem Flachmeer nicht dem hohen Wasserdruck ausgesetzt, der in tieferen Meeresbereichen unfehlbar die weniger angepassten Tiere herausselektiert hätte. Dies hatte zur Folge, dass die Kammer-scheidewände von dem auf sie lastenden Selektionsdruck befreit waren und die Suturlinien, die Anheftungslinien der Kammerwände an der Schaleninnenwand, eine Vereinfachung, aber auch eine grosse Variationsbreite aufweisen. Diese "Degeneration" der acanthocerotiden Sutura (mit der Lobenformel: $*ELU_2U_1I - ELU_2U_3U_5:U_4U_1I$) (KULLMANN & WIEDMANN 1970, S. 25) kann sich auf extreme Weise bemerkbar machen: an einigen Exemplaren kann die Variation solche Ausmasse annehmen, dass beide Seiten eines Individuums verschiedenartige Suturlinien aufweisen. Eine weitere Variation bei diesen Ammoniten lässt sich bei der Skulptur beobachten. Alle möglichen Übergangsformen von glatt über schwach gewellt bis moderat berippt treten hier auf. Teilweise ist die Skulptur nur bei Jugendformen vorhanden und verschwindet *) siehe WESTERMANN (1971)

während des Wachstums, teils tritt sie erst auf der letzten Windung in Erscheinung. Auch hier können wir an die Einwirkung der natürlichen Auswahl denken, die solche Tiere herausselektieren wird, die den in einem Flachmeer herrschenden Bedingungen nicht angepasst sind. Tiere mit dicken Schalen und schalenverstärkender Skulptur dürften in einem Flachmeer begünstigt sein, der Selektionsdruck ist aber offenbar nicht so stark, dass er notwendigerweise zu skulptierten Formen führt: die natürliche Auswahl ist in diesem Fall mehr oder weniger indifferent.

Ein Aspekt der natürlichen Auswahl sei hier erwähnt: Die natürliche Auswahl wirkt auf den gesamten Gen-Pool einer Art ein und selektiert natürlich direkt missangepasste Typen sofort aus, oft bereits im Embryonalstadium. Man sollte sich jedoch im Klaren darüber sein, dass "der Kampf ums Dasein", "Nature red in tooth and claw", "Klassenkampf", "Survival of the fittest" usw. Ausdrücke des 19. Jahrhunderts sind und der zu dieser Zeit vorherrschenden Auffassung, auch soziologischer Art, entsprachen. Das Hauptgewicht bei modernen Biologen wird vielmehr auf differentiale Reproduktion und/oder nicht zufallsbedingte Reproduktion gelegt. Man kann auch sagen, dass der Grund der Evolution in der Abweichung vom genetischen Gleichgewicht liegt. Als Quellen der natürlichen Auswahl können "nicht zufallsbedingte Kreuzung", "nicht zufallsbedingte Fruchtbarkeit" und "nicht zufallsbedingtes Überleben" angegeben werden. "Überleben" ist für die natürliche Auswahl nur unter dem Aspekt der Reproduktion wichtig, für das Überleben über das reproduktive Alter hinaus wird in der Natur nicht selektiert, es ist in dieser Hinsicht bedeutungslos.

Ein Beispiel für differentielle Reproduktion sei angeführt: eine Gruppe Ammoniten besitzt einen geringen Anpassungsvorteil von 1 % gegenüber einer anderen, d.h. sie reproduziert zu 99 Prozent, die andere Gruppe nur zu 98 Prozent. Wie man leicht ausrechnen kann, wird die erstere Gruppe die zweite im Verlauf geologisch sehr kurzer Zeit vollständig ersetzt haben, ohne dass Migration stattgefunden hat und ohne dass Hinweise auf veränderte Umweltverhältnisse nachweisbar sind.

Wir wissen, dass es sich bei dem Trans-Sahara-Meer um ein Flachmeer handelt, in dem teilweise extreme Bedingungen herrschten, darauf deuten nicht zuletzt die eingeschalteten Gipslagen, die in verschiedenen Horizonten auftreten. Ein anderes Indizium ist die Ärmlichkeit der Fauna. Die Ammoniten kommen zwar an einzelnen Stellen in grosser Individuanzahl vor, es handelt sich jedoch stets um die selben Formen der Vascoceraten, und nur ganz vereinzelt wird einmal ein Vertreter einer anderen Ammonitenfamilie gefunden. Ähnliche Extremverhältnisse herrschten offenbar auch während der Zeit, in der die Neolobites - führenden und die über den Vascoceraten lagernden Pseudotissotia - führenden Schichten abgelagert wurden. Weitere Horizonte sind völlig fossilileer. Warum fehlen Representanten anderer Ammonitenfamilien fast vollständig ? Auch andere Tiergruppen sind nur kümmerlich vertreten, wie aus den veröffentlichten Faunenlisten ersichtlich ist. Die Schalen der Damergou-Vascoceratiten weisen vereinzelt Epöken auf, es handelt sich um Exogyra sp. und unbestimmte Abdrücke von Bryozoen. Der Bewahrungszustand erlaubt indessen keine nähere Bestimmung; auch von Orientierungsbestimmungen, wie sie von GEISLER (1939) und MEISCHNER (1968) an Placunopsis auf Ceratiten vorgenommen worden waren, und die von REYMENT (1971) unter Berücksichtigung der Statistik des Kreises berechnet werden konnten, musste Abstand genommen werden.

Zusammenfassung: In diesem Kapitel wurde die Gleichzeitigkeit und damit Möglichkeit der biometrischen Untersuchung der Vascoceratiten besprochen und die Frage des Alters der Ammoniten bei der Geschlechtsreife aufgegriffen. Betont wird die Wichtigkeit, die Veränderung der Ammoniten unter dem Gesichtspunkt der Anzahl aufeinanderfolgender Generationen zu betrachten und die bei ihnen auftretende Anpassung und Selektion, das Auftreten von variablen Suturlinien und Skulpturelementen durch das Leben in einer für diese Tiergruppe fremden Umwelt, dem Flachmeer, erklären zu können. Einige Aspekte der natürlichen Auswahl werden angeführt und Anmerkungen zum Aufsammeln fossilen Materials gemacht.

Für die statistische Analyse wurde das Material in drei Gruppen aufgeteilt:

1. Ammoniten mit Nabelknoten (Variable 8: +1)
2. Ammoniten ohne Nabelknoten (Variable 8: -1)
3. Der Arbeit von SCHNEEGANS wurden die Messwerte für die verschiedenen Nigericeras-Arten entnommen und durch die Messwerte ergänzt, die durch Abmessung der Fotografien von vier weiteren Exemplaren in dieser Arbeit gewonnen werden konnten, die Gesamtzahl (n) der verwendeten Exemplare stieg damit auf 26. Alle Nigericeras-Arten wurden als einer einzigen Art zugehörig angesehen und unter dieser Hypothese geprüft. Sämtliche dieser Arten haben Umbilikal-tuberkel. Auf den Computer-Diagrammen sind die Nigericeras Arten unter der Bezeichnung "Published data" aufgeführt.

Die statistische Bearbeitung der drei Gruppen ist in vier Unterabteilungen gegliedert worden:

1. Univariatanalyse.
2. Hauptkoordinatenanalyse (PCOORD bzw. PDCA)
3. Hauptkomponentenanalyse (PCOMP bzw. PCA)
4. Faktoranalyse

Das Hauptgewicht wurde dabei auf die Univariatanalyse und die Hauptkoordinatenanalyse gelegt, die beiden letztgenannten Analysemethoden wurden zur Kontrolle und eventuellen Ergänzung der Ergebnisse angewendet. Da die Deutung die Ergebnisse der ersten beiden Analysemethoden bekräftigt, oder zumindest nicht im Widerspruch zu ihnen steht, wird von einer Besprechung abgesehen. Die Ausdeutung der Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse wurde von L. MARCUS, z.Zt. als Gastprofessor am Paläontologischen Inst. der Universität Uppsala tätig, vorgenommen, der auch das Programm für die Koordinatenanalyse so modifizierte, dass die Identifizierung der einzelnen Stücke auf dem Computer-Diagramm durch die Einführung von Markierungszeichen sehr erleichtert wurde.

1. Univariatanalyse

Wenn es sich um die Analyse quantitativer, messbarer Eigenschaften handelt, ist jedes Individuum einer Sammlung, in diesem Fall *Vascoceratiten*, durch gewisse Masse gekennzeichnet, die nicht in eine bestimmte Gruppe oder Klasse eingestuft werden können, da die Variation kontinuierlich ist und eindeutige Phänotypen nicht vorliegen. Mehrere Umstände erschweren die Analyse solcher Eigenschaften: jede Eigenschaft wird durch eine unbekannte Anzahl zusammenwirkender oder auch hemmender Gene mit mehr oder weniger starkem Effekt beeinflusst, die über das ganze Genom verstreut liegen (Polygene). Der auf die Variation einwirkende Effekt eines jeden einzelnen der beteiligten Loci ist unbekannt, ebenso die Dominanz- und Epistasi-verhältnisse. Zusätzlich werden die genetischen Unterschiede durch die Umwelteinflüsse ausgeglichen, die eine nicht-genetische Variation innerhalb genetisch homogener Gruppen hervorrufen und die Grenzen zwischen den Genotypklassen verwischen. Die Umwelteinflüsse sind sehr mannigfaltig und bewirken eine Variation, die in Typ und Grössenordnung mit der genetischen Variation innerhalb einer Population übereinstimmt. Bei fossilem Material tritt ja ausserdem der erschwerende Umstand hinzu, dass wir keine genetischen Unterlagen haben und keine Kreuzungsversuche vornehmen können: wir sind auf Analogieschlüsse angewiesen, die wir aus der Populationsgenetik ziehen müssen.

Für die Erklärung statistischer Zusammenhänge bei der Beurteilung biologischen Materials sei auf SIMPSON et.al. (1960), für die Beurteilung unter quantitativen paläoökologischen Gesichtspunkten auf REYMENT (1971) verwiesen.

Für die Beurteilung quantitativer Eigenschaften muss man daher aus den eingesammelten Daten die bestmöglichen Schätzungen der Parameter, die das Material kennzeichnen, zu gewinnen suchen. Folgende Parameter sind von grundsätzlicher Bedeutung:

1. Der Mittelwert, M , geschätzt als $\bar{x} = \frac{S(x)}{n}$, wobei n die Anzahl der Messwerte, und $S(x)$ die Summe der Messwerte ist.

2. Die Standardabweichung, die eine anschauliche Auffassung über die Verteilung der Messwerte um den Mittelwert gibt. Für normalverteiltes Material kann die Wahrscheinlichkeit 0.317 angegeben werden, dass eine Abweichung von dem Mittelwert grösser als $\pm 1 s$; die Wahrscheinlichkeit 0.045 für eine Abweichung grösser als $\pm 2 s$ und dass $p = 0.003$ für eine Abweichung grösser als $\pm 3 s$ ist.

Mit anderen Worten: der Mittelwert $M \pm 1 s$ schliesst 68,27 % eines normalverteilten Materials, $M \pm 2 s$ schliesst 95,45 % und $M \pm 3 s$ schliesst 99,73 % der Fläche unter der Normalkurve (= eines normalverteilten Materials) ein.

Das Quadrat der Standardabweichung, die Varianz, erhält man aus $s^2 = \frac{S(x-\bar{x})^2}{n-1}$. $S(x-\bar{x})^2$ ist die Quadratsumme und kann

auch durch folgende Formel berechnet werden:

$$s^2 = S(x)^2 - \frac{S(x)^2}{n}, \text{ wobei } S(x)^2 \text{ die Summe der Quadrate}$$

der Messwerte ist. Die Standardabweichung erhält man aus der Varianz durch Wurzelziehen. Den Variationskoeffizienten V berechnet man: $V = \frac{100 s}{M}$.

Auf den folgenden Seiten werden diese elementaren statistischen Angaben für 114 der bearbeiteten Ammoniten, die bei einer früheren Berechnung angewendet wurden, angegeben. (Wie sich bei einer Kontrolle, in die die drei neu hinzugekommenen Exemplare miteinbezogen waren, ergab, veränderten sich alle Werte nur so geringfügig, dass von der Neuauflistung der Berechnungen abgesehen werden konnte.)

Für die Nigericeras-Arten wurden diese Berechnungen ebenfalls durchgeführt, auch hier kann eine Veröffentlichung unterbleiben.

Drittens wurden die Nigericeras-Arten und die 117 bearbeiteten Ammoniten zusammengekommen berechnet; wesentliche Verschiebungen ergaben sich dabei nicht.

Als zweiter Schritt wurden durch den Computer Histogramme aufgestellt und zwar 1. für die bearbeiteten 117 Ammoniten, 2. für die Nigericeras-Arten, und 3. für beide Fossilsammlungen gemeinsam. Die entsprechenden Histogramme einer früheren Aufstellung mit 114 Ammoniten sind auf den folgenden Seiten, zusammen mit den kumulativen Frequenzen, wiedergegeben.

Für 114 der Ammoniten, die auch bei der Koordinaten-Analyse bearbeitet wurden, sind hier die berechneten univariatstatistischen Werte angegeben. Es seien hier noch die Abkürzungen erklärt:

VAR. NO. =, 1: Variabel nr. 1 (Gesamtdurchmesser).

NO. OF ITEMS = 114: Anzahl der in die Berechnung mit einbezogenen Exemplare.

MEAN = 84.754: Mittelwert für diesen Messwert = 84,754 mm.

STD. DEV. = 21.4282: Standardabweichung (1 s) = 21,4282 mm.

MIN. = 27.000: Minimiwert = 27,000 mm.

MAX. = 141.000: Maximiwert = 141,000 mm.

COEF. OF VARIATION = 25.28: Variationskoeffizient =

$$V = \frac{100 \cdot s}{\bar{x}} = 25.28.$$

FREQ. = Frequenz

REL. FR. = Relative Frequenz

CUM. FR. = Kumulative Frequenz

FRACT = Fraktion, Anteil

Diese Berechnungen wurden für sämtliche der sieben kontinuierlichen Variablen durchgeführt und sind unten entsprechend ihrer Variabelnummer angegeben.

VASCOCERATIN DATA															
VAR. NO. =, 1		NO. OF ITEMS =		114											
MEAN =		84.754		STD. DEV. =		21.4282									
MIN. =		27.000		MAX. =		141.000									
COEF. OF VARIATION =		25.28													
Variabel Nr. 1: Enddurchmesser der letzten erhaltenen Windung															
10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	FREQ.	REL.FR	CUM.FR	FRACT		
1	----	1	----	1	----	1	----	1	----	1	----	1	----	1	----
27.0000	---														
	I**														
	I**														
	I**														
46.0000	-----									4.00	4.00	3.51	3.17		
	I*****														
	I*****														
	I*****														
65.0000	-----									11.00	10.00	13.16	12.80		
	I*****														
	I*****														
	I*****														
84.0000	-----									42.00	37.00	50.00	49.56		
	I*****														
	I*****														
	I*****														
103.0000	-----									32.00	28.00	78.07	77.57		
	I*****														
	I*****														
	I*****														
122.0000	-----									20.00	18.00	95.61	95.08		
	I*****														
	I*****														
	I*****														
	I**														
	I**														
	I**														

		10	20	30	40	50	60	70	80	90	100				
		1	----	1	----	1	----	1	----	1	----	1	----	1	----
												FREQ.	REL.FR	CUM.FR	FRACT

VASCOCEPATIO DATA
 VAR. NO. = 2 NO. OF ITEMS = 114
 MEAN = 25.509 STD. DEV. = 9.0188
 MIN. = 6.000 MAX. = 51.000
 COEFF. OF VARIATION = 35.36

VAR B Variabel Nr. 2:
 Nabelweite (Äussere Nabelweite)

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100		FREQ.	REL.FR	CUM.FR	FRACT
	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----					
6.0000	-----														
	I*****														
	I*****														
	I*****														
13.5000	-----											12.00	11.00	10.53	10.18
	I*****														
	I*****														
	I*****														
21.0000	-----											24.00	21.00	31.58	31.18
	I*****														
	I*****														
	I*****														
29.5000	-----											37.00	32.00	64.04	63.57
	I*****														
	I*****														
	I*****														
36.0000	-----											24.00	21.00	85.09	84.57
	I*****														
	I*****														
	I*****														
43.5000	-----											12.00	11.00	95.61	95.08
	I**														
	I**														
	I**											5.00	4.00	100.00	99.45

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100					
	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----					
												FREQ.	REL.FR	CUM.FR	FRACT

VASCOCEPATIO DATA
 VAR. NO. = 3 NO. OF ITEMS = 114
 MEAN = 37.263 STD. DEV. = 9.5477
 MIN. = 11.000 MAX. = 62.000
 COEFF. OF VARIATION = 25.62

VAR C Variabel Nr. 3:
 Äussere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100		FREQ.	REL.FR	CUM.FR	FRACT
	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----					
11.0000	---														
	I**														
	I**														
	I**											4.00	4.00	7.51	3.17
19.5000	-----														
	I*****														
	I*****														
	I*****											13.00	11.00	14.91	14.55
28.0000	-----														
	I*****														
	I*****														
	I*****														
36.5000	-----											40.00	35.00	50.00	49.56
	I*****														
	I*****														
	I*****														
45.0000	-----											33.00	29.00	78.95	78.45
	I*****														
	I*****														
	I*****														
53.5000	-----											20.00	18.00	96.49	95.95
	I**														
	I**														
	I**											4.00	4.00	100.00	99.45

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100					
	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----	I----					
												FREQ.	REL.FR	CUM.FR	FRACT

```

VASCOCERATIO DATA
VAR. NC. =, 4      NO. OF ITEMS = 114
MEAN = 24.675     STD. DEV. = 6.6366
MIN. = 6.000      MAX. = 54.000
COEFF. OF VARIATION = 26.90

VAP D
Variable Nr. 4:
Innere Windungshöhe der letzten erhaltenen Windung

```

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	FREQ.	REL.FR	CUM.FR	FRACT
6.0000	----													
	I**													
	I**													
	I**										4.00	4.00	3.51	3.17
14.0000	-----													
	I*****													
	I*****													
	I*****										33.00	29.00	32.46	32.06
22.0000	-----													
	I*****													
	I*****													
	I*****										52.00	46.00	78.07	77.57
30.0000	-----													
	I*****													
	I*****													
	I*****										21.00	18.00	96.49	95.95
38.0000	-----													
	I**													
	I**													
	I**										3.00	3.00	99.12	98.58
46.0000	-----													
	I*													
	I*													
	I*										1.00	1.00	100.00	99.45

```

      10  20  30  40  50  60  70  80  90 100
I-----I-----I-----I-----I-----I-----I-----I-----I
FREQ. REL.FR CUM.FR FRACT

```

```

VASCOCERATIO DATA
VAR. NC. =, 5      NO. OF ITEMS = 114
MEAN = 19.465     STD. DEV. = 6.3539
MIN. = 6.000      MAX. = 36.000
COEFF. OF VARIATION = 32.64

VAP E
Variable Nr. 5:
Aussere Windungshöhe der vorletzten erhaltenen Windung

```

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	FREQ.	REL.FR	CUM.FR	FRACT
6.0000	----													
	I**													
	I**													
	I**										5.00	4.00	4.39	4.05
11.0000	-----													
	I*****													
	I*****													
	I*****										28.00	25.00	28.95	28.56
16.0000	-----													
	I*****													
	I*****													
	I*****										35.00	31.00	59.65	59.19
21.0000	-----													
	I*****													
	I*****													
	I*****										23.00	20.00	79.82	79.32
26.0000	-----													
	I*****													
	I*****													
	I*****													
	I*****										17.00	15.00	94.74	94.20
31.0000	-----													
	I**													
	I**													
	I**										6.00	5.00	100.00	99.45

```

      10  20  30  40  50  60  70  80  90 100
I-----I-----I-----I-----I-----I-----I-----I-----I
FREQ. REL.FR CUM.FR FRACT

```

VAR F

Windungsbreite der letzten erhaltenen Windung

10 20 30 40 50 60 70 80 90 100

FREQ. REL. FR. CUM. FR. FRACT									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

11.0000

1. 本報社址：台北市中正區延平南路77號
 2. 本報電話：(02) 2311-2311
 3. 本報傳真：(02) 2311-2311

21.3333

[illegible]

31.6667

【 本 报 专 家 解 读 】

【 本 报 专 家 解 读 】

【 本 报 专 家 解 读 】

42.0000

[illegible]

52.3333

I ***
 I ***
 I ***

62.6666

I *
 I *
 I *

	10	20	30	40
1	1.0	1.0	1.0	1.0
2	1.0	1.0	1.0	1.0
3	1.0	1.0	1.0	1.0
4	1.0	1.0	1.0	1.0
5	1.0	1.0	1.0	1.0
6	1.0	1.0	1.0	1.0
7	1.0	1.0	1.0	1.0
8	1.0	1.0	1.0	1.0
9	1.0	1.0	1.0	1.0
10	1.0	1.0	1.0	1.0
11	1.0	1.0	1.0	1.0
12	1.0	1.0	1.0	1.0
13	1.0	1.0	1.0	1.0
14	1.0	1.0	1.0	1.0
15	1.0	1.0	1.0	1.0
16	1.0	1.0	1.0	1.0
17	1.0	1.0	1.0	1.0
18	1.0	1.0	1.0	1.0
19	1.0	1.0	1.0	1.0
20	1.0	1.0	1.0	1.0
21	1.0	1.0	1.0	1.0
22	1.0	1.0	1.0	1.0
23	1.0	1.0	1.0	1.0
24	1.0	1.0	1.0	1.0
25	1.0	1.0	1.0	1.0
26	1.0	1.0	1.0	1.0
27	1.0	1.0	1.0	1.0
28	1.0	1.0	1.0	1.0
29	1.0	1.0	1.0	1.0
30	1.0	1.0	1.0	1.0
31	1.0	1.0	1.0	1.0
32	1.0	1.0	1.0	1.0
33	1.0	1.0	1.0	1.0
34	1.0	1.0	1.0	1.0
35	1.0	1.0	1.0	1.0
36	1.0	1.0	1.0	1.0
37	1.0	1.0	1.0	1.0
38	1.0	1.0	1.0	1.0
39	1.0	1.0	1.0	1.0
40	1.0	1.0	1.0	1.0
41	1.0	1.0	1.0	1.0
42	1.0	1.0	1.0	1.0
43	1.0	1.0	1.0	1.0
44	1.0	1.0	1.0	1.0
45	1.0	1.0	1.0	1.0
46	1.0	1.0	1.0	1.0
47	1.0	1.0	1.0	1.0
48	1.0	1.0	1.0	1.0
49	1.0	1.0	1.0	1.0
50	1.0	1.0	1.0	1.0
51	1.0	1.0	1.0	1.0
52	1.0	1.0	1.0	1.0
53	1.0	1.0	1.0	1.0
54	1.0	1.0	1.0	1.0
55	1.0	1.0	1.0	1.0
56	1.0	1.0	1.0	1.0
57	1.0	1.0	1.0	1.0
58	1.0	1.0	1.0	1.0
59	1.0	1.0	1.0	1.0
60	1.0	1.0	1.0	1.0
61	1.0	1.0	1.0	1.0
62	1.0	1.0	1.0	1.0
63	1.0	1.0	1.0	1.0
64	1.0	1.0	1.0	1.0
65	1.0	1.0	1.0	1.0
66	1.0	1.0	1.0	1.0
67	1.0	1.0	1.0	1.0
68	1.0	1.0	1.0	1.0
69	1.0	1.0	1.0	1.0
70	1.0	1.0	1.0	1.0
71	1.0	1.0	1.0	1.0
72	1.0	1.0	1.0	1.0
73	1.0	1.0	1.0	1.0
74	1.0	1.0	1.0	1.0
75	1.0	1.0	1.0	1.0
76	1.0	1.0	1.0	1.0
77	1.0	1.0	1.0	1.0
78	1.0	1.0	1.0	1.0
79	1.0	1.0	1.0	1.0
80	1.0			

10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	FREQ. REL. FR CUM. FF FRACT

VAR. NO. = 7 NO. OF ITEMS = 114

MEAN = 18.456 STD. DEV. = 8.1328

MIN. =	5.000	MAX. =	48.000
--------	-------	--------	--------

Coeff. of Variation = 44.07

VAD. G

Variable Nr. 7:

Windungsbreite der vorletzten erhaltenen Windung

10 20 30 40 50 60 70 80 90 100

FREQ. REL.FR CUM.FR FRACT

5.0000

 1 中 中 中 中 中 中 中 中
 2 中 中 中 中 中 中 中 中
 3 中 中 中 中 中 中 中 中

12-1567

【 中 华 人 民 共 和 国 宪 法 第 五 十 三 条 第 二 款 规 定 ， 凡 是 有 关 国 家 的 事 务 都 要 由 人 民 代 表 大 会 或 者 它 的 常 务 委 员 会 决 定 。 这 就 说 明 ， 人 民 代 表 大 会 是 我 们 国 家 的 权 力 机 关 ， 是 我 们 国 家 的 政 治 中 心 。 所 以 ， 人 民 代 表 大 会 必 须 充 分 发 挥 其 职 能 ， 保 证 人 民 的 意 志 得 到 充 分 的 体 现 和 实 施 。 】

19.3333

[illegible]

26,5000

```

|*****|
|-----|
|***|
|x *|
|**|

```

33.6666

I * * *
 - - - -
 I * * *
 I * * *
 I * * *

40.8333

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

	10	20	30	40
100	100	100	100	100
200	100	100	100	100
300	100	100	100	100
400	100	100	100	100
500	100	100	100	100
600	100	100	100	100
700	100	100	100	100
800	100	100	100	100
900	100	100	100	100
1000	100	100	100	100

10 20 30 40 50 60 70 80 90 100

FREQ. PEL. FR CUM. FR FRACT

Der dritte Schritt bei der univariatstatistischen Bearbeitung war die Aufstellung von Streuungsdiagrammen durch den Computer. Durch die einprogrammierten Markierungen kann jedes Exemplar identifiziert werden, wie bereits im Anhang zum Kapitel über die Messungen ausgeführt wurde. Dort sind auch die entsprechenden Markierungen (Buchstaben und Zahlen) zusammen mit der jeweiligen Spezimen-Nummer und den entsprechenden Originalmessdaten aufgeführt.

Für die 117 Ammoniten wurde für jedes Variabelpaar ein Streuungsdiagramm aufgestellt (also Variable 1 gegen Variable 2, gegen Variable 3 usw., dann Variable 2 gegen Variable 3 usw., insgesamt 21 Streuungsdiagramme); das gilt selbstverständlich nur für die Variablen 1 bis 7.

Dasselbe Verfahren wurde auch für die Nigericeras-Arten durchgeführt. Hier wurden nur die Variablen 1, 2, 3 und 6 verwendet (Durchmesser, Umbilikaldiameter, Windungsbreite und Windungshöhe). Das Ergebnis zeigen Fig. 7 bis Fig. 10. Figur 7 zeigt das Streuungsdiagramm der Variable 3 (Windungshöhe) gegen die Variable 6 (Windungsbreite); Fig. 8 zeigt die Variable 1 (Durchmesser) gegen die Variable 2 (Umbilikaldiameter). Es wird deutlich, wie nahe die verschiedenen Spezimen, die laut SCHNEEGANS (1943) vier verschiedenen Arten, und dazu einigen Varietäten innerhalb dieser Arten, angehören, beieinander liegen, und wie gering die Variation zwischen ihnen ist. Die einzelnen Spezimen können durch die Buchstabenmarkierung identifiziert werden, die Liste der Originaldaten ist im Anschluss an das Kapitel Messwerte angegeben und ermöglicht daher auch direkte Vergleiche mit den Beschreibungen und Abbildungen in SCHNEEGANS' Arbeit.

Noch schöner zeigt sich die Zugehörigkeit zu nur einer Art, auf die im taxonomischen Teil eingegangen wird, wenn die Originaldaten in mm angewendet werden, was in Fig. 9 und Fig. 10 durchgeführt wurde. Hier wurden Durchmesser gegen Windungsbreite, und Durchmesser gegen Windungshöhe abgetragen. Die vier Nigericeras-Arten nach SCHNEEGANS wurden durch Zeichen markiert. Es zeigt sich auch hier deutlich, wie gering die Streuung um die Regressionslinie herum ist, so deutlich, dass von deren Einzeichnung abgesehen werden konnte.

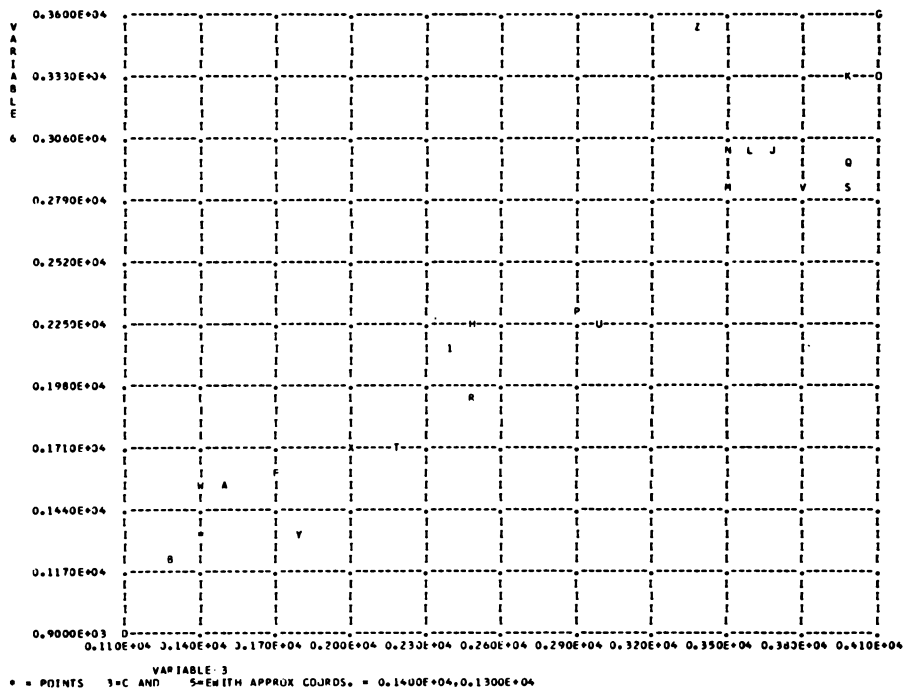


Fig. 7-

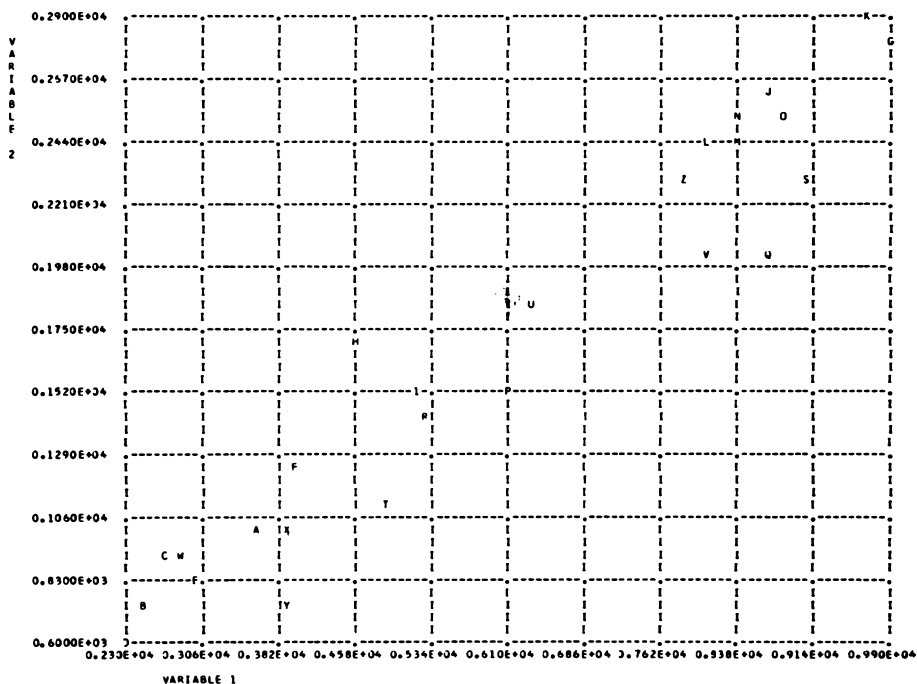


Fig. 8-

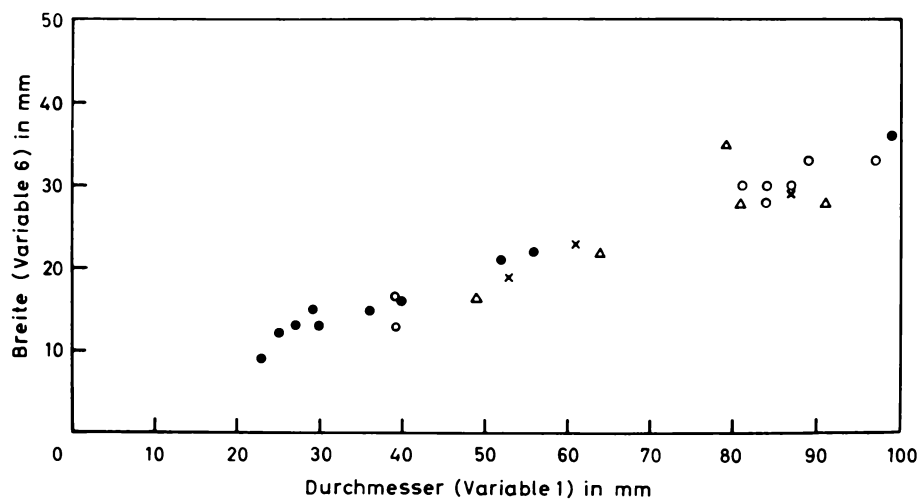


Fig. 9-

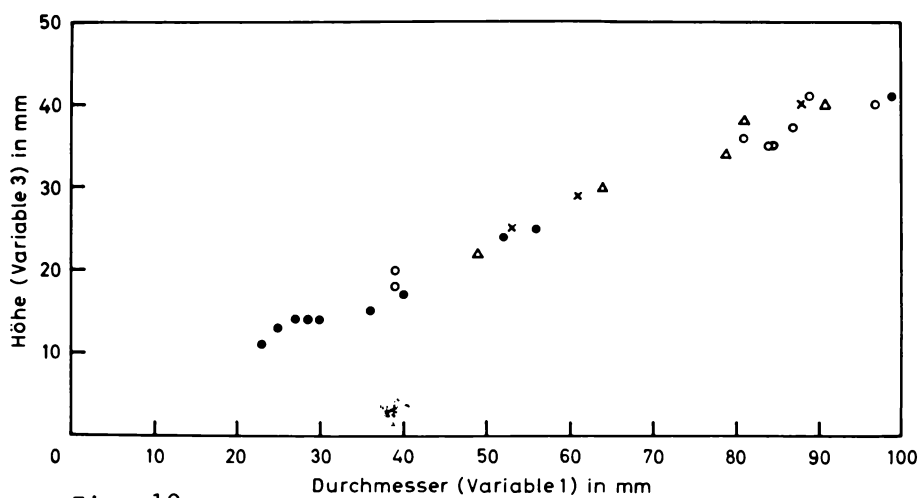


Fig. 10-

- *Ngericeras gignouxii*
- *Ngericeras lamberti*
- x *Ngericeras gadeni*
- △ *Ngericeras jacqueti*

Die durch die Streuungsdiagramme erhaltenen Resultate wurden durch die entsprechenden Regressionsanalysen und Korrelationsanalysen bekräftigt. Es würde viel zu weit führen, die Resultate aller dieser Berechnungen hier aufzuführen. Die Originalmessdaten wurden deshalb ja im Anhang zum Kapitel Messungen veröffentlicht, damit jeder an diesen Daten Interessierte die Möglichkeit hat, selbst diese Berechnungen, für die Computerprogramme vorhanden sind, durchzuführen.

Noch eine letzte univariatstatistische Aufstellung wurde durchgeführt. Es wurden durch den Computer die Streuungsdiagramme der gesammelten Messwerte der 117 und der Nigericeras-Ammoniten aufgestellt, und zwar für die Variablen 1, 2, 3 und 6. Dabei wurden die Nigericeras-Arten mit A, die tuberkelführenden Ammoniten mit B und die tuberkellosen Ammoniten mit C auf den Computer-Diagrammen markiert. Die Absicht dabei war, aufzuzeigen, ob diese drei Gruppen auf den Streuungsdiagrammen für die einzelnen Variablen gewisse Tendenzen zeigen, und ob sich gewisse Gruppierungen herauskristallisieren lassen. Zusammenfassend für diese Aufstellung lässt sich sagen, dass sie die durch die Koordinatenanalyse und Komponentenanalyse gewonnenen Resultate bekräftigt. Von einer Besprechung der einzelnen Computer-Diagramme wird abgesehen, denn ohne gleichzeitige Veröffentlichung dieser Streuungsdiagramme gibt eine Beschreibung nur wenig, wenn sie nicht durch Anschauungsmaterial ergänzt wird.

2. Koordinatenanalyse

Das Problem einer jeglichen statistischen Bearbeitung ist die Wahl einer geeigneten Methode, um das vorliegende Material zu ordnen und dabei eventuell vorliegende Gesetzmässigkeiten aufzuzeigen. Bei den zu bearbeitenden Damergou-Vascoceratiten stellt sich die Frage: Ist das Material homogen, oder besteht die vorliegende Stichprobe aus Individuen, die mehr als einer morphologischen Kategorie angehören? Im Laufe der Zeit wurden drei verschiedene Methoden eingesetzt, die etwa vorhandenen Strukturen zu entdecken:

1. Faktoranalyse (FA)
2. Hauptkomponentenanalyse (Principal component analysis = PCA) (PCOMP)
3. Hauptkoordinatenanalyse (Principal coordinate analysis = PCDA) (PCOORD)

Eine Diskussion dieser Methoden und ihrer jeweiligen Vor- und Nachteile findet sich in BLACKITH & REYMENT (1971), eine kurzgefasste Übersicht in REYMENT (1972).

Die bei der Bearbeitung angewandte Hauptkoordinatenanalyse wurde von GOWER entwickelt und beschrieben (GOWER 1966). GOWERS Koordinatenanalyse ist ein sogenanntes Q-Mode-Verfahren, mit dem die graphischen Relationen zwischen Individuen in einem Distanzdiagramm dargestellt werden können. Diese Distanzen sind euklidisch und auf p Variablen basiert. Das Verfahren führt eine mathematische Projektion von einer Datamatrix $X_{(N \times p)}$ aus, deren Reihen den ursprünglichen Stichprobenpunkten, P_i , und deren Kolonnen den p Variablen entsprechen.

Normalerweise kann man die Verhältnisse zwischen den N Individuen nicht in mehr als zwei Dimensionen gleichzeitig darstellen.

Die Punkte P_i ($i = 1, \dots, N$) werden zu den Punkten Q_i transformiert, die auf folgende Weise auf p Variablen basiert sind:

Berechne aus der Datamatrix eine Assoziationsmatrix, H .
 Im Prinzip ist jede Assoziationsmatrix brauchbar, in dieser Arbeit wird jedoch ein von GOWER (1966) vorgeschlagener Koeffizient angewendet. Die Assoziationsmatrix wird zu H^* transformiert, indem jedes Element auf folgende Weise berechnet wird:

$$h_{ij}^* = h_{ij} - \bar{h}_i + \bar{h}_j - \bar{h}$$

wobei $\bar{h}_i$ und $\bar{h}_j$ die Mittelwerte der Reihen und Kolonnen, und $\bar{h}$ der Gesamtmittelwert der Matrix sind. Die gewünschten Koordinaten werden durch die Berechnung der Eigenwerte und Eigenvektoren von H^* erhalten, wobei die Koordinatenmatrix $U\Lambda^{\frac{1}{2}}$ wird. Hier ist U eine $(N \times N)$ -Matrix, die aus den normalisierten Eigenvektoren besteht, und Λ eine $(N \times N)$ -Diagonalmatrix mit den Eigenwerten in der Diagonalen.

Wenn wir $V = U\Lambda^{\frac{1}{2}}$ setzen, werden die Koordinaten:

Punkte	Koord.- Vektor 1	Koord.- Vektor 2	Koord.- Vektor N
Q_1	$v_1^{(1)}$	$v_1^{(2)}$	$v_1^{(N)}$
Q_2	$v_2^{(1)}$	$v_2^{(2)}$	$v_2^{(N)}$
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
Q_N	$v_N^{(1)}$	$v_N^{(2)}$	$v_N^{(N)}$

Informationsprozent:

$$\frac{\lambda_1}{\text{tr } H^*} \quad \frac{\lambda_2}{\text{tr } H^*} \quad \frac{\lambda_N}{\text{tr } H^*}$$

H^* = transformierte Assoziationsmatrix entspricht

$$\text{tr } H^* = h_{11} + h_{22} + \dots + h_{NN}$$

$$= \lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_N$$

$$(\text{tr } H^* = \text{trace } H^* = \text{Spur } H^*)$$

In der Regel entsprechen die ersten Koordinaten dem Hauptteil der Information in der Assoziationsmatrize H^* . In unserem Problem sind
$$\frac{\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3}{\text{tr } H^*} = 60 \%$$

was in einer Q-Mode-Analyse dieser Art als ein verhältnismässig hoher und zuverlässiger Wert angesehen werden kann (vgl. GOWER 1966). Dies bedeutet, dass eine gute Representation der Distanzverhältnisse durch die Benutzung der drei ersten Koordinatenachsen erhalten werden kann.

Die Punkte Q_i stellen daher eine Annäherung an die ursprünglichen Punkte dar, jedoch mit dem Vorteil, dass sie eine multivariate Relation darstellen und dass sie approximativ in zwei und drei Dimensionen dargestellt werden können, wobei jedoch die multivariaten Eigenschaften beibehalten worden sind.

Die Koordinatenanalyse zeigt daher auf der Grundlage von p Dimensionen, wie sich die individuellen Ammoniten einander gleichen. Liegen Q_1 und Q_2 nahe beieinander, so zeigt dies, dass sie einander sehr ähnlich sind; liegen sie jedoch auf dem grössten möglichen Abstand voneinander, so weist dies darauf hin, dass die behandelten Ammoniten so verschieden wie nur möglich sind.

Es seien hier nochmals die für die Koordinatenanalyse verwendeten Variablen aufgeführt:

1. Durchmesser der letzten erhaltenen Windung.
2. Umbilikaldurchmesser
3. Höhe der letzten erhaltenen Windung (Umbilikalsaum - Peripherie), äussere Windungshöhe.
4. Höhe der letzten erhaltenen Windung (Dorsum - Peripherie), innere Windungshöhe.
5. Höhe der vorletzten erhaltenen Windung (Umbilikalsaum - Peripherie), äussere Windungshöhe.
6. Grösste messbare Breite der letzten erhaltenen Windung.
7. Grösste messbare Breite der vorletzten Windung
8. Mit Umbilikaltuberkeln (Nabelknoten): + 1
Ohne Umbilikaltuberkeln (Nabelknoten): - 1

Die Nummerierung der Figuren bezieht sich auf die Figuren im Text. Sie sind Wiedergaben der Streudiagramme, die bei der Behandlung der Data durch den Computer erhalten wurden. Nach der Identifizierung der einzelnen Punkte wurden die entsprechenden Ammoniten in der durch die Punkte gegebenen Anordnung aufgelegt und danach abfotografiert. Aus Raumgründen musste dies durch mehrere Fotografien geschehen; nach der Montage ergaben sich dann die Tafel 2 (für Fig. 11) und Tafel 3 (für Fig. 14).

Durch die Einprogrammierungen der Markierungen in die Computerprogramme durch L. MARCUS wurde die Identifizierung sehr erleichtert. Die Berechnungen wurden einmal ohne Berücksichtigung der Nabelknoten, mit 7 Variablen, und einmal unter Einbeziehung der Nabelknoten, mit 8 Variablen, durchgeführt. Die erste Berechnung läuft unter der Bezeichnung "PCOORD OF JÜRGENS VASCOCERATIDS USING QUANTITATIVE DATA", die andere unter der Bezeichnung "PCOORD OF JÜRGEN'S VASCOCERATIDS USING QUANT AND DICHOT DATA < 1 VARIAB". Zur Identifizierung der einzelnen Spezimen werden jeweils die Computer-Tabellen beigelegt, die Originaldaten können dann aus der Messdatentabelle im Anhang an das Kapitel über Messungen ersehen werden.

Das Bild der Fig. 11 zeigt die Projektion der Ebene der 1. und 2. Koordinatenachse. Sie weist eine parabolische Form auf, die im wesentlichen eine Grössenverteilung und Grössenabstufung (Gradation) repräsentiert. Selbst wenn einige Abweichungen in der Gradationsrichtung vorkommen, ist doch die allgemeine Gradationsrichtung klar: die kleinsten Exemplare finden sich im einen Ende des Parabelschwanzes, die grössten im anderen. Auch gewisse andere Tendenzen lassen sich aufzeigen, wovon die wichtigste die Variation des Nabeldurchmessers darstellt.

Figur 11 zeigt die Relationen zwischen den Variablen, wenn die Nabelknoten bei der Bearbeitung ausser acht gelassen wurden.

Figur 14 zeigt, was mit der Gruppierung geschieht, wenn die Nabelknoten mit in die Berechnung einbezogen werden, Man bekommt hier, wie nicht anders zu erwarten, eine deutliche Aufteilung in zwei langschmale Gruppen, die eine für

die Ammoniten mit Umbilikaltuberkeln, die andere, grössere, für die Exemplare, denen diese Tuberkel fehlen bzw. bei denen sie nicht beobachtet werden konnten.

In der Gruppe mit Nabelknoten sieht man eine Tendenz zur Grössenabstufung, während die Grössengradation in der anderen Gruppe durch andere Faktoren kompliziert wird. Es geht zwar deutlich eine Grössenabstufung aus der Figur hervor, sie ist jedoch nicht "rein" und, wie aus der Tafel 2 deutlich ersichtlich ist, liegen einige grosse Exemplare zusammen mit kleineren Stücken. Aus beiden Diagrammen gehen folgende Punkte klar und deutlich hervor:

1) Der taxonomisch wichtigste Faktor bei den hier behandelten Ammoniten sind das Vorhandensein oder Fehlen von Nabelknoten. Folglich wird ein Exemplar, bei dem etwa vorhandene Nabelknoten nicht erkannt werden – was auf dem Erhaltungszustand, den Präparationsfehlern, der Schwierigkeit, bei ausgewachsenen Exemplaren die nur im Jugendstadium vorhandenen Nabelknoten durch die Präparation freilegen zu können, oder auch der oft nur sehr schwachen Ausbildung dieser Tuberkel auf den Rippen beruhen kann – mit grösster Wahrscheinlichkeit falsch plaziert. Dies geht eindeutig aus der Fig. 11 hervor, die zeigt, dass ohne Rücksichtnahme auf die Umbilikaltuberkel ein weicher und ungebrochener Übergang zwischen praktisch allen Formen beobachtet werden kann. Wie im taxonomischen Teil dargestellt wird, ist es oft äusserst schwierig zu entscheiden, ob ein Nabelknoten vorhanden ist oder nicht, da alle Übergänge zwischen starkem Ausprägungsgrad und nur schwachen Andeutungen bzw. völligem Fehlen desselben bei den hier bearbeiteten Ammoniten auftreten. (Schwankungen derselben Art treten übrigens auch in der Ausformung der Rippen von stark berippt bis leicht gewellt mit allen erdenklichen Übergängen auf).

Fig. 14 (und Tafel 3) illustriert, dass auch bei der aufteilung des Materiales in zwei Gruppen mittels Nabelknoten eine deutliche Abstufung innerhalb der Gruppen bestehen bleibt.

2) Taf. 3 zeigt indessen auch, dass in der Gruppe ohne identifizierbare Nabelknoten die Möglichkeit besteht, dass diese aus zwei taxonomisch trennbaren Einheiten besteht. Dies wird im taxonomischen Teil berührt werden.

Auch wenn die wesentlichste Information innerhalb der ersten beiden Koordinatenachsen zu finden ist, gibt es doch Gründe, auch noch wenigstens eine weitere Koordinatenachse zu beachten, nämlich die dritte Koordinatenachse. Fig. 15 zeigt die Ebene der 1. und 3. Koordinatenachse. Hier sind die Nabelknoten in die Berechnung mit einbezogen (also 8 Variablen). Es zeigt sich deutlich, dass diese Projektion in allen wesentlichen Teilen mit der Projektion der 1. und 2. Koordinatenachse für die Koordinatenanalyse ohne Nabelknoten (also mit 7 Variablen) übereinstimmt (mit Fig. 11).

Dies bedeutet, dass die 2. Koordinatenachse die meiste Information enthält, die der Nabelknotenvariablen entstammt. Diese Auffassung wird durch Fig. 16 bestärkt, die die Projektion der Ebene für die 2. und 3. Koordinatenachse (mit 8 Variablen) zeigt. Dabei wird ersichtlich, dass die 2. Achse für die Einteilung in zwei Gruppen verantwortlich ist. Von Bedeutung ist es auch, dass die Gruppe ohne Nabelknoten als aus zwei Konstellationen oder Untergruppen bestehend gedeutet werden kann. Dies geht besonders aus den Figuren 12 und 13 klar hervor, die die Projektion der Ebene der 1. und 3. (Fig. 12) bzw. 2. und 3. (Fig. 13) Koordinatenachse (für 7 Variablen) zeigen. Beide Untergruppen stehen sich morphologisch sehr nahe, können aber möglicherweise taxonomisch unterschieden werden. Diese Beobachtung stärkt die Auffassung, die aus der Betrachtung der Tafel 3 gewonnen werden kann, und die oben bereits angedeutet wurde. In den hier vorliegenden Projektionen wird dies noch deutlicher.

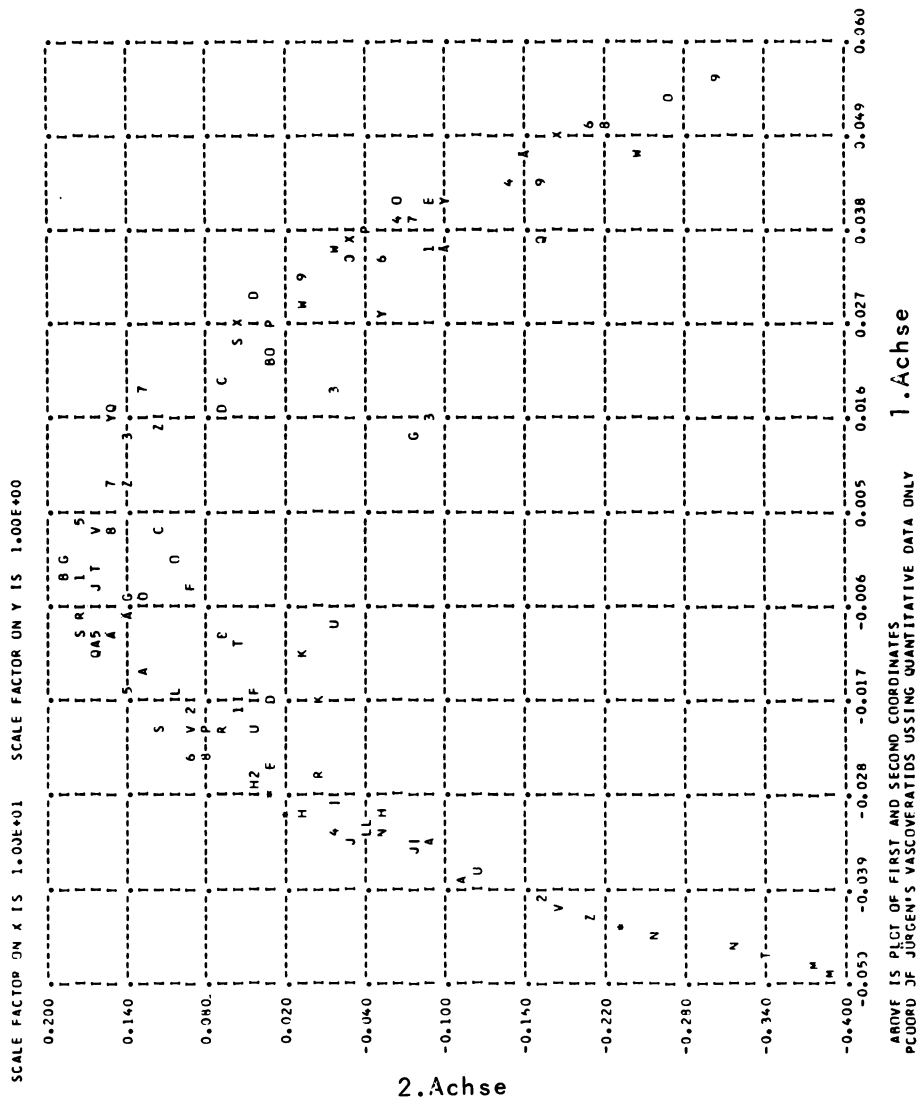
In diesem Zusammenhang soll auch darauf hingewiesen werden, dass Streudiagramme dieser Art leicht Fehldeutungen unterworfen sein können, wenn man sich damit begnügt, nur eine Projektion zu interpretieren, da z.B. Punkte, die in der Richtung der 3. Achse weit voneinander entfernt liegen, scheinbar auftreten, als würden sie nahe beieinander sein.

Es ist dies das gleiche Phänomen, das am Nachthimmel sichtbar ist, wenn Sterne scheinbar nahe beieinander stehen, in Wirklichkeit jedoch durch Hunderttausende oder Millionen von Lichtjahren voneinander entfernt sind. In dieser Untersuchung ist dies beispielsweise der Fall: In Fig. 11 ist angedeutet, dass die Punkte in unmittelbarer Nähe liegen, durch Fig. 14 und Fig. 15 wird jedoch aufgedeckt, dass sie wohlunterscheidbar in zwei Hauptgruppen getrennt sind.

Fig. 16 zeigt auch, dass die Gruppe mit Umbilikalknoten möglicherweise aus zwei Untergruppen bestehen kann. In diesem Fall ist diese Tendenz allerdings weniger klar als bei der Gruppe ohne Nabelknoten, Es ist fraglich, ob diese Untergruppen taxonomisch unterscheidbar sind, oder ob es sich um ein zufälliges Resultat, durch die Stichprobenentnahme bedingt, handelt.

Zusammenfassend hat die Koordinatenanalyse folgendes taxonomisches Resultat ergeben:

- 1) Die Nabelknoten sind die wichtigste unterscheidbare Eigenschaft. Wird auf sie keine Rücksicht genommen, liegt eine stufenlose Gradation aller Individuen ineinander vor.
- 2) Selbst wenn mehrere taxonomische Einheiten in diesem Material vorkommen, sind die einzelnen Individuen morphologisch einander sehr ähnlich, welches als eine Indikation für eine enge Verwandtschaft gewertet werden kann.
- 3) Die Gruppe, die die Ammoniten ohne Nabelknoten umfasst, besteht möglicherweise aus zwei taxonomischen Einheiten, die jedoch, auf Grund der studierten Variablen sehr nahe miteinander verwandt sind.



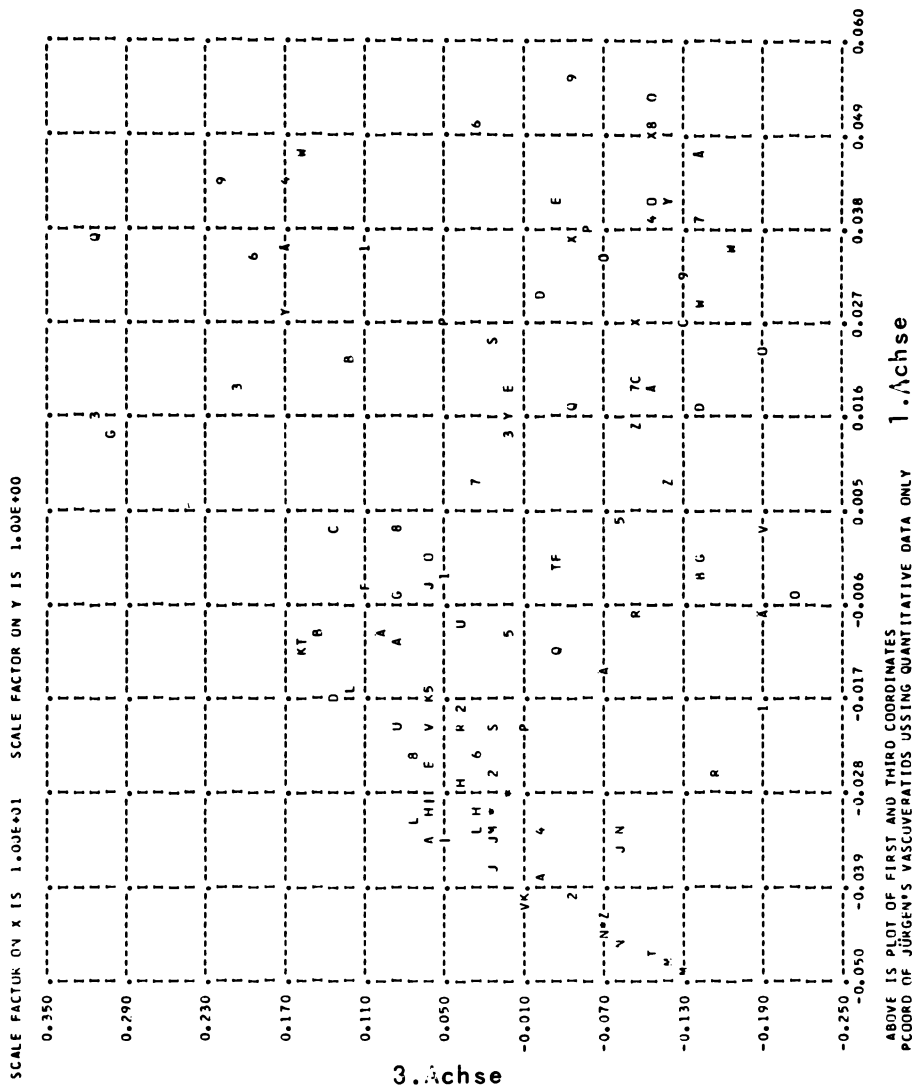


Fig. 12 zeigt die Projektion der Ebene der 1. und 3. Koordinatenachse. Berechnung mit 7 kontinuierlichen Variablen.

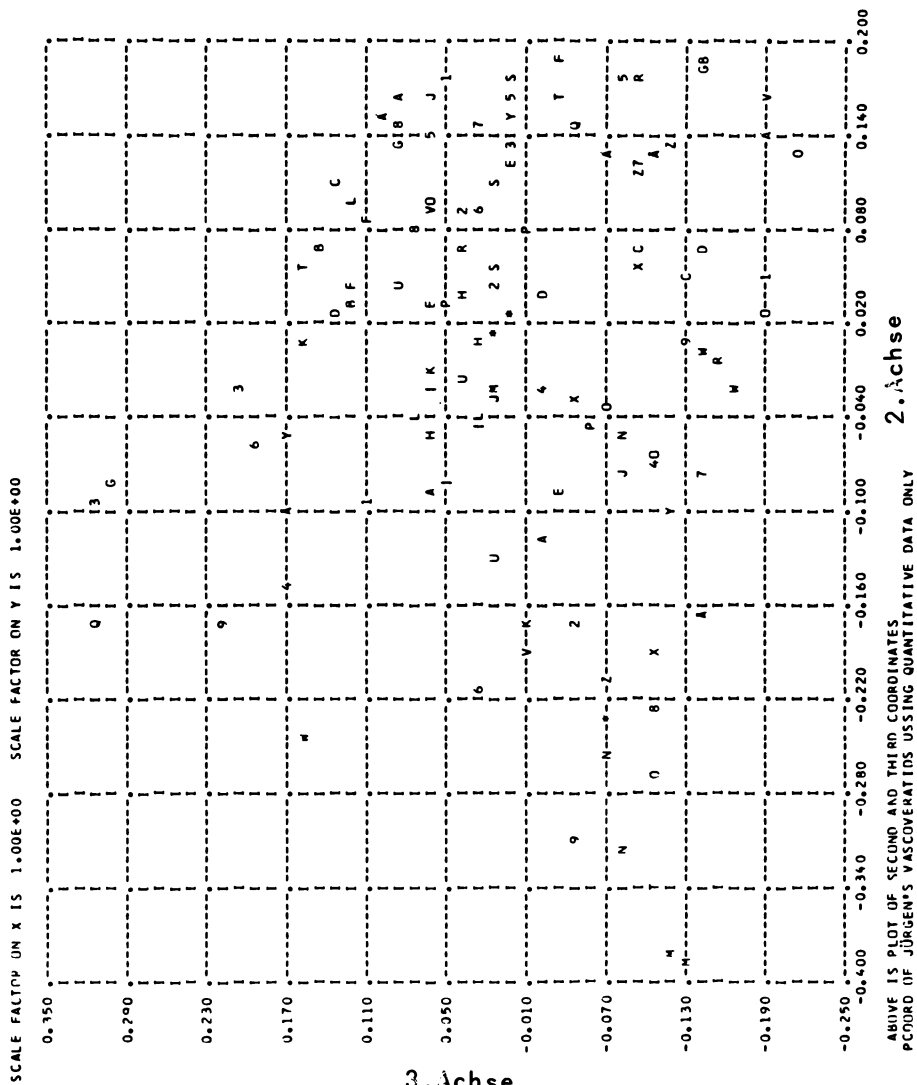


Fig. 13 zeigt die Projektion der Ebene der
2. und 3. Koordinatenachse. Berechnung mit
7 kontinuierlichen Variablen.

PCOORD OF JÜRGENS VASCOCRATIDS USING QUANTITATIVE DATA

SPECIMEN COORDINATES			SPEC. IDENTIFICATION			
1	2	3	4	5	6	7
1	-0.32647	-0.08517	0.06225	A	2201	1
2	-0.36927	-0.11725	-0.02000	A	2217	1
3	-0.09515	0.16478	0.08358	A	2220	1
4	-0.08792	0.07103	0.14554	B	2221	1
5	0.23460	0.03342	0.11894	B	2223	1
6	-0.02542	0.19137	-0.13725	B	2225	1
7	0.27035	0.05023	-0.12539	C	2230	1
8	0.03244	0.11534	0.13716	C	2231	1
9	0.20650	0.06838	-0.09517	C	2236	1
10	0.18167	0.07270	-0.14518	D	2242	1
11	-0.16326	0.03088	0.13504	D	2243	1
12	0.30989	0.03977	-0.01649	D	2276	1
13	-0.24419	0.03429	0.05871	E	2278	1
14	0.41569	-0.08343	-0.02804	E	2284	1
15	0.20331	0.12352	0.00626	E	2290	1
16	-0.02945	0.09035	0.10463	F	2300	1
17	0.00053	0.19082	-0.03872	F	2304	1
18	-0.14942	0.04702	0.12150	F	2305	1
19	0.00070	0.18565	-0.13735	G	2307	1
20	-0.04139	0.13981	0.08506	G	2308	1
21	0.13857	-0.07859	0.29742	G	2311	1
22	-0.30050	0.01055	0.03026	H	2315	1
23	-0.29702	-0.04637	0.05744	H	2318	1
24	-0.26103	0.03911	0.04338	H	2319	1
25	-0.28691	-0.01661	0.06548	I	2322	1
26	-0.31663	-0.04354	0.02761	I	2325	1
27	-0.32430	-0.07761	0.05600	I	2326	1
28	-0.34225	-0.07436	-0.08421	J	2328	1
29	-0.32680	-0.02393	0.01674	J	2329	1
30	-0.03163	0.16910	0.06294	J	2348	1
31	-0.10653	0.00907	0.15879	K	2350	1
32	-0.16130	-0.00617	0.06564	K	2364	1
33	-0.39933	-0.17197	-0.01434	K	2373	1
34	-0.30540	-0.03573	0.07551	L	2378	1
35	-0.32182	-0.03587	0.02750	L	2379	1
36	-0.15547	0.09913	0.12351	L	2383	1
37	-0.47920	-0.38697	-0.12662	N	2385	1
38	-0.47729	-0.38056	-0.12367	N	2204	-1
39	-0.31378	-0.01993	0.01825	M	2205	-1
40	-0.45365	-0.31421	-0.08387	N	2206	-1
41	-0.43870	-0.25551	-0.07244	N	2208	-1
42	-0.31790	-0.04706	-0.08761	N	2211	-1
43	0.41315	-0.05918	-0.10183	G	2222	-1
44	0.23869	0.02746	-0.19369	C	2224	-1
45	0.00440	0.10106	0.06506	O	2226	-1
46	-0.19300	0.08488	-0.00754	P	2227	-1
47	0.27846	0.03551	0.04869	P	2228	-1
48	0.39038	-0.04440	-0.06028	P	2229	-1
49	0.17357	0.14967	-0.04504	Q	2235	-1
50	-0.11297	0.16804	-0.03591	Q	2232	-1
51	0.36974	-0.17127	0.31062	Q	2234	-1
52	-0.25407	-0.00276	-0.15680	R	2238	-1
53	-0.19325	0.07207	0.03661	R	2240	-1
54	-0.06995	0.17785	-0.09682	R	2241	-1
55	-0.19591	0.11299	0.01250	S	2245	-1
56	-0.09147	0.17647	-0.00033	S	2251	-1
57	0.25397	0.05812	0.01279	S	2255	-1

1. Achse 2. Achse 3. Achse

58	-0.10221	0.05600	0.15474	T	2257	-1
59	-0.46514	-0.33790	-0.10595	T	2258	-1
60	-0.01461	0.16573	-0.02804	T	2263	-1
61	-0.36725	-0.12567	0.01901	U	2266	-1
62	-0.07446	-0.01069	0.03729	U	2267	-1
63	-0.19595	0.04405	0.08328	U	2269	-1
64	-0.40400	-0.18516	-0.01589	V	2270	-1
65	0.03025	0.16551	-0.18867	V	2271	-1
66	-0.19846	0.09281	0.06543	V	2273	-1
67	0.47691	-0.23940	0.15778	W	2274	-1
68	0.35972	-0.02126	-0.16075	W	2275	-1
69	0.29370	0.00739	-0.14457	W	2277	-1
70	0.37712	-0.02589	-0.04442	X	2279	-1
71	0.27330	0.05705	-0.09168	X	2280	-1
72	0.49239	-0.18958	-0.10373	X	2281	-1
73	0.16124	0.15700	0.00056	Y	2282	-1
74	0.28534	-0.04674	0.17162	Y	2283	-1
75	0.42163	-0.09703	-0.12184	Y	2285	-1
76	-0.41753	-0.20601	-0.07157	Z	2286	-1
77	0.09359	0.13924	-0.11468	Z	2287	-1
78	0.15130	0.12009	-0.09805	Z	2288	-1
79	0.20077	0.13242	-0.10421	Ä	2289	-1
80	0.35863	-0.09767	0.16589	Ä	2291	-1
81	0.47417	-0.16037	-0.13636	Ä	2292	-1
82	0.35215	-0.03195	-0.07268	Ö	2293	-1
83	0.54143	-0.26674	-0.11090	Ö	2294	-1
84	-0.04376	0.13047	-0.20929	Ö	2295	-1
85	-0.06053	0.14593	-0.18693	Ä	2297	-1
86	-0.09006	0.15620	0.10089	Ä	2298	-1
87	-0.12770	0.12821	-0.06709	Ä	2301	-1
88	-0.17105	0.05476	-0.19213	1	2302	-1
89	0.36867	-0.09110	0.10834	1	2306	-1
90	-0.01779	0.18040	0.04768	1	2309	-1
91	-0.17733	0.09701	0.03546	2	2310	-1
92	-0.24809	0.04446	0.00818	2	2314	-1
93	-0.40056	-0.16886	-0.04924	2	2317	-1
94	0.19641	-0.01910	0.20265	3	2334	-1
95	0.16260	-0.08975	0.31393	3	2335	-1
96	0.13910	0.13691	0.00395	3	2336	-1
97	0.43649	-0.14633	0.17320	4	2337	-1
98	0.39885	-0.06980	-0.10412	4	2338	-1
99	-0.31733	-0.01902	-0.02672	4	2339	-1
100	-0.15448	0.14336	0.05748	5	2340	-1
101	-0.08458	0.16627	0.00671	5	2342	-1
102	0.04760	0.17922	-0.08307	5	2349	-1
103	-0.23055	0.09330	0.02708	6	2355	-1
104	0.50632	-0.21231	0.02597	6	2358	-1
105	0.35243	-0.05684	0.18869	6	2359	-1
106	0.20129	0.12737	-0.09354	7	2360	-1
107	0.08550	0.14816	0.02449	7	2362	-1
108	0.40067	-0.07171	-0.14035	7	2365	-1
109	0.51199	-0.22266	-0.10069	8	2366	-1
110	-0.22544	0.08279	0.07155	8	2367	-1
111	0.03862	0.14608	0.08232	8	2368	-1
112	0.33160	0.01050	-0.12727	9	2369	-1
113	0.44027	-0.17160	0.21903	9	2370	-1
114	0.56491	-0.30880	-0.04391	9	2371	-1
115	-0.27039	0.02829	-0.00363	*	2372	-1
116	-0.29572	0.01932	0.01834	*	2377	-1
117	-0.42897	-0.22724	-0.06695	*	2381	-1

1.Achse

2.Achse

3.Achse

PCOORD OF JÜRGEN'S VASCCERATIONS USING QUANT & DICHOT DATA
SPECIMEN COORDINATES SPEC. IDENTIFICATION

1	-0.44341	0.14990	0.10372	A	2201	1
2	-0.46972	0.10417	0.12439	A	2217	1
3	-0.25554	0.25640	-0.13086	A	2220	1
4	-0.25981	0.28959	-0.03165	B	2221	1
5	0.01667	0.38849	-0.01135	B	2223	1
6	-0.18984	0.25851	-0.16991	B	2225	1
7	0.04088	0.41922	-0.02397	C	2230	1
8	-0.15975	0.33726	-0.07469	C	2231	1
9	-0.00995	0.38852	-0.04025	C	2236	1
10	-0.03630	0.39532	-0.04087	D	2242	1
11	-0.32217	0.25892	0.00687	D	2243	1
12	0.07180	0.44057	-0.01198	D	2276	1
13	-0.37737	0.19070	-0.00736	E	2278	1
14	0.16070	0.47797	0.10276	E	2284	1
15	-0.01602	0.39783	-0.08961	E	2290	1
16	-0.21278	0.31766	-0.04885	F	2300	1
17	-0.17896	0.30181	-0.15731	F	2304	1
18	-0.30914	0.25982	-0.01013	F	2305	1
19	-0.17161	0.27919	-0.16153	G	2307	1
20	-0.20657	0.26380	-0.11289	G	2308	1
21	-0.06722	0.36614	0.10509	G	2311	1
22	-0.41944	0.15365	0.01016	H	2315	1
23	-0.42241	0.17258	0.07054	H	2318	1
24	-0.38666	0.16948	-0.01728	H	2319	1
25	-0.41487	0.17933	0.04291	I	2322	1
26	-0.43438	0.15143	0.06299	I	2325	1
27	-0.44266	0.15407	0.09772	I	2326	1
28	-0.44178	0.09860	0.07759	J	2328	1
29	-0.43755	0.13165	0.03946	J	2329	1
30	-0.20809	0.29745	-0.13076	J	2340	1
31	-0.27208	0.27280	0.02607	K	2350	1
32	-0.31972	0.25714	0.04155	K	2364	1
33	-0.49236	0.08513	0.17477	K	2373	1
34	-0.42629	0.15994	0.05747	L	2378	1
35	-0.43352	0.13394	0.05121	L	2379	1
36	-0.30677	0.23529	-0.06703	L	2383	1
37	-0.54423	0.00693	0.36286	M	2385	1
38	-0.28765	-0.40896	0.32750	M	2204	-1
39	-0.17025	-0.28460	0.00446	M	2205	-1
40	-0.27252	-0.38510	0.26960	N	2206	-1
41	-0.26153	-0.37404	0.21587	N	2208	-1
42	-0.16570	-0.31110	0.02090	N	2211	-1
43	0.41236	0.06447	0.05202	O	2222	-1
44	0.28178	-0.04784	-0.04487	O	2224	-1
45	0.08937	-0.14454	-0.10966	O	2226	-1
46	-0.07642	-0.21655	-0.09033	P	2227	-1
47	0.30371	0.00305	-0.03764	P	2228	-1
48	0.39318	0.05656	0.03898	P	2229	-1
49	0.21787	-0.04204	-0.14878	Q	2235	-1
50	-0.00813	-0.19002	-0.17302	Q	2232	-1
51	0.37935	0.03829	0.16057	Q	2234	-1
52	-0.11090	-0.29160	-0.02526	R	2238	-1
53	-0.07849	-0.21045	-0.07466	R	2240	-1
54	0.02544	-0.16721	-0.18216	R	2241	-1
55	-0.07355	-0.24338	-0.12175	S	2245	-1
56	0.00525	-0.16790	-0.17614	S	2251	-1
57	0.28132	0.00000	-0.05662	S	2255	-1

1.Achse 2.Achse 3.Achse

58	-0.01254	-0.14486	-0.04906	T	2257	-1
59	-0.27938	-0.39806	0.28931	T	2258	-1
60	0.07259	-0.14860	-0.17077	T	2263	-1
61	-0.21520	-0.30511	0.10540	U	2266	-1
62	0.02432	-0.17862	-0.00514	U	2267	-1
63	-0.07503	-0.22874	-0.05257	U	2269	-1
64	-0.23952	-0.33885	0.15619	V	2270	-1
65	0.11120	-0.13635	-0.17620	V	2271	-1
66	-0.08509	-0.20538	-0.09180	V	2273	-1
67	0.46690	0.08422	0.22486	W	2274	-1
68	0.36991	0.03770	0.01392	W	2275	-1
69	0.31932	-0.00049	-0.01565	W	2277	-1
70	0.38290	0.04903	0.02126	X	2279	-1
71	0.29413	0.01661	-0.05505	X	2280	-1
72	0.47870	0.09288	0.17460	X	2281	-1
73	0.20695	-0.04441	-0.15401	Y	2282	-1
74	0.30824	0.00909	0.04329	Y	2283	-1
75	0.42290	0.05657	0.08375	Y	2285	-1
76	-0.24434	-0.36403	0.16925	Z	2286	-1
77	0.16048	-0.10139	-0.14800	Z	2287	-1
78	0.20885	-0.08026	-0.13097	Z	2288	-1
79	0.23859	-0.02583	-0.13127	Å	2289	-1
80	0.37580	0.01558	0.08056	Å	2291	-1
81	0.46424	0.08422	0.14693	Å	2292	-1
82	0.36474	0.03207	0.02547	Ö	2293	-1
83	0.52039	0.10877	0.24685	Ö	2294	-1
84	0.05831	-0.19181	-0.15056	Ö	2295	-1
85	0.03606	-0.17322	-0.15730	Ä	2297	-1
86	0.00387	-0.15923	-0.15266	Ä	2298	-1
87	-0.02010	-0.19739	-0.13587	Ä	2301	-1
88	-0.04429	-0.25181	-0.07983	1	2302	-1
89	0.37578	0.04664	0.08607	1	2306	-1
90	0.06145	-0.12348	-0.17498	1	2309	-1
91	-0.06236	-0.21354	-0.10303	2	2310	-1
92	-0.11757	-0.25264	-0.05602	2	2314	-1
93	-0.23350	-0.34707	0.13723	2	2317	-1
94	0.22952	-0.01024	0.02443	3	2334	-1
95	0.21527	-0.06680	0.07741	3	2335	-1
96	0.19444	-0.07148	-0.14111	3	2336	-1
97	0.43404	0.06621	0.13432	4	2337	-1
98	0.40455	0.04618	0.05777	4	2338	-1
99	-0.17201	-0.28976	0.00188	4	2339	-1
100	-0.04518	-0.19841	-0.14475	5	2340	-1
101	0.01525	-0.17822	-0.17045	5	2342	-1
102	0.12138	-0.11639	-0.18442	5	2349	-1
103	-0.10478	-0.23954	-0.09978	6	2355	-1
104	0.49043	0.09793	0.19706	6	2358	-1
105	0.36171	0.04141	0.05244	6	2359	-1
106	0.24180	-0.03397	-0.12888	7	2360	-1
107	0.15193	-0.09815	-0.15212	7	2362	-1
108	0.40412	0.05330	0.06267	7	2365	-1
109	0.49524	0.09978	0.20629	8	2366	-1
110	-0.10431	-0.22610	-0.08578	8	2367	-1
111	0.10158	-0.08075	-0.13537	8	2368	-1
112	0.34673	0.02652	-0.01561	9	2369	-1
113	0.43696	0.06867	0.15996	9	2370	-1
114	0.53952	0.11875	0.28732	9	2371	-1
115	-0.12935	-0.28074	-0.04577	*	2372	-1
116	-0.15766	-0.26988	-0.03074	*	2377	-1
117	-0.25448	-0.36678	0.19011	*	2381	-1

1. Achse

2. Achse

3. Achse

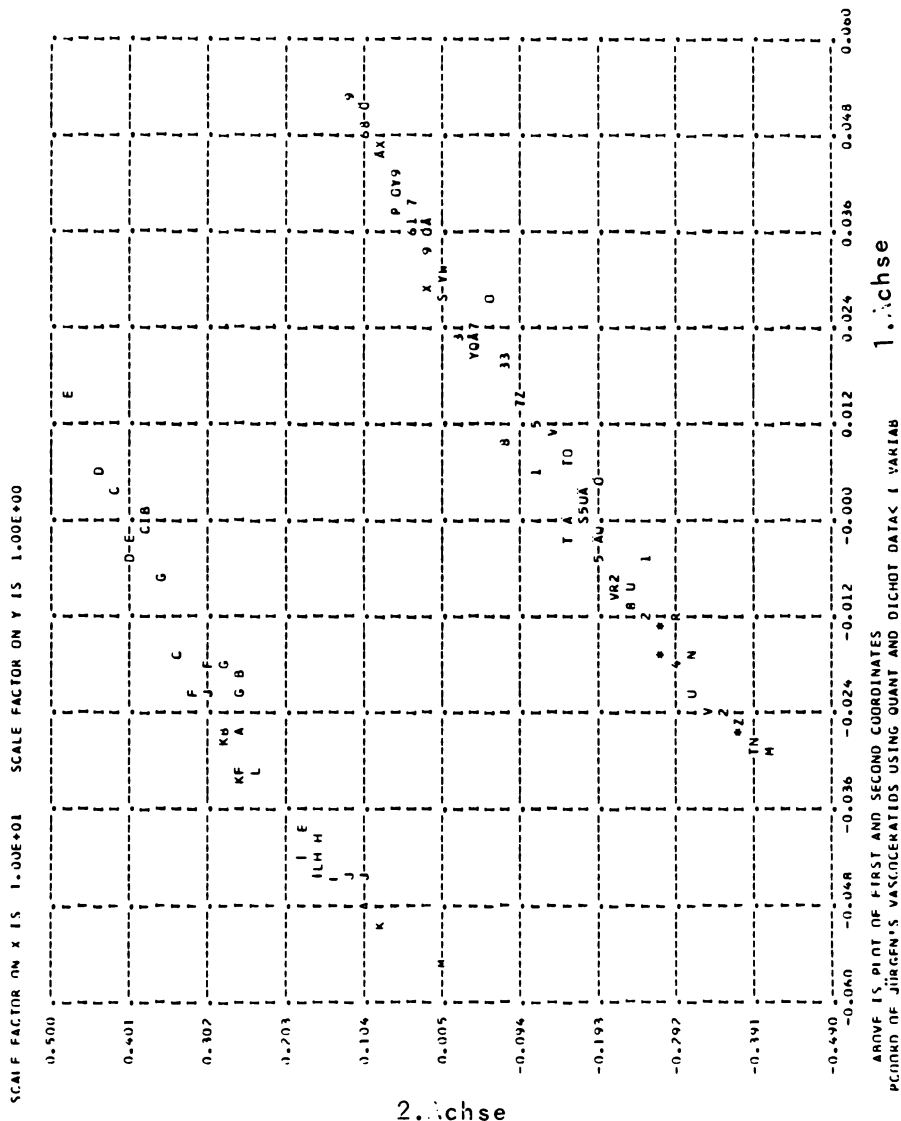


Fig. 14 zeigt die Projektion der Ebene der
1. und 2. Koordinatenachse. Berechnung mit
8 Variablen.

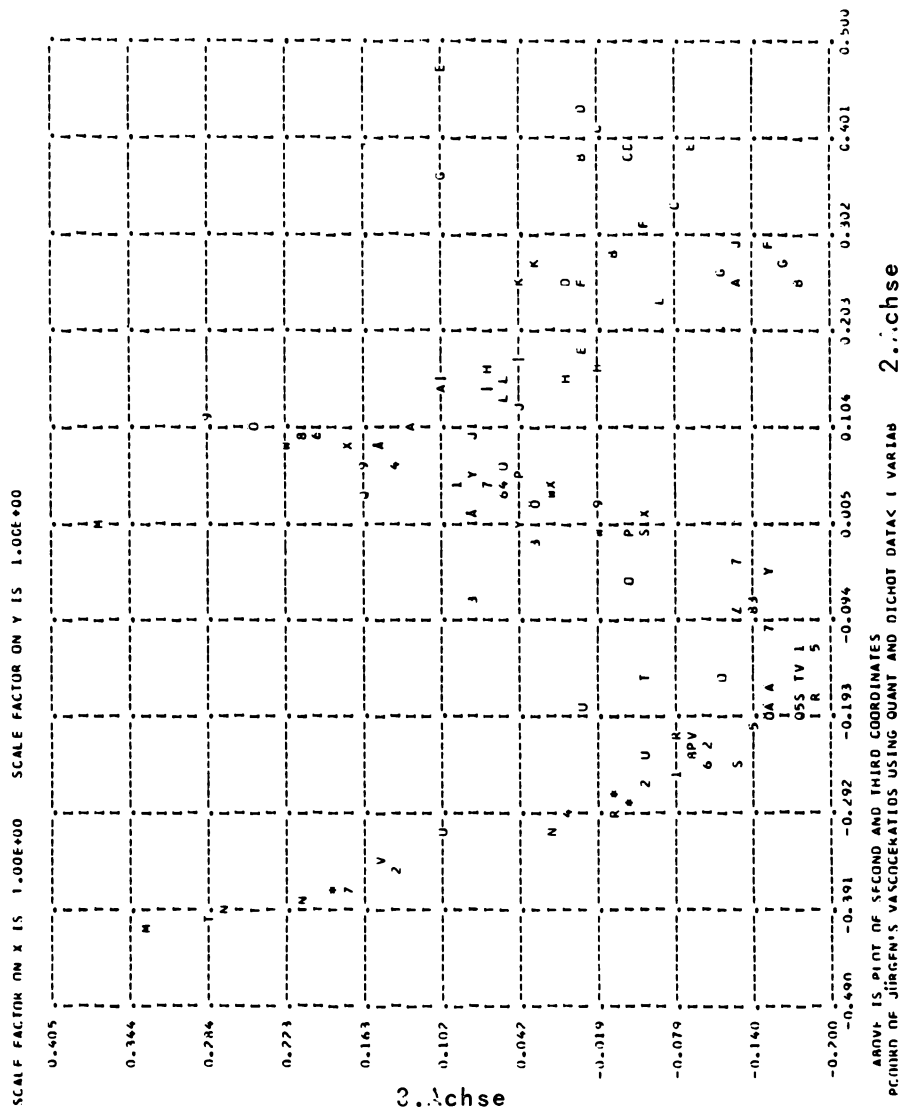


Fig. 16 zeigt die Projektion der Ebene der 2. und 3. Koordinatenachse. Berechnung mit 8 Variablen.

3. Vorläufige Faktoranalyse des Gesamtmaterials

Es handelt sich hier nur um eine sehr approximative Untersuchung, die durchgeführt wurde, um die hohe Integration der morphologischen Variablen aufzuzeigen. Die Korrelationen sind meist sehr hoch und deuten darauf hin, dass die sieben Variablen stark integriert sind.

Die rotierten Faktoren (Varimaxmethode) deuten darauf hin, dass das Material drei taxonomische Einheiten enthalten könnte, welche sich voneinander durch ihre Variationsnormen unterscheiden. Die Ergebnisse sind jedoch nicht eindeutig und es wird daher von Interpretierungsversuchen abgesehen.

4. Hauptkomponentenanalyse.

Ergänzend zu den vorstehend aufgeführten Berechnungen wurden auch noch folgende 4 Hauptkomponentenanalysen (PCA) durchgeführt:

- 1) PCA für 7 Variablen, log der quantitativen Daten, bei denen eine Covarianzen-Matrize benutzt wurde.
- 2) PCA für 7 Variablen, log der quantitativen Daten, bei denen eine Korrelations-Matrize benutzt wurde.
- 3) PCA für 4 Variablen (Nigericeras-Arten), log der quantitativen Daten, bei der sowohl Covarianz-Matrize als auch Korrelations-Matrize benutzt wurden.
(Es ergaben sich hier sehr hohe Korrelationen !)
- 4) PCA für 4 Variablen (Nigericeras-Arten und die 117 Ammoniten zusammengenommen), log der quantitativen Arten. Auch hier wurden sowohl eine Covarianz-Matrize, als auch eine Korrelationsmatrize benutzt.

Eine Ausdeutung, die von Prof. L. MARCUS vorgenommen wurde, ergab eine Bestätigung der durch die Hauptkoordinaten-Analyse erhaltenen Ergebnisse. Eine Aufstellung der erhaltenen zahlenmässigen Ergebnisse würde hier viel zu weit führen. Ich möchte aber dennoch wenigstens ein Computer-Diagramm mit aufnehmen, in dem die Nigericeras-Arten durch den Buchstaben A, die tuberkulaten Ammoniten aus der Damergou-Sammlung mit B und die nicht-tuberkulaten Damergou-Ammoniten mit C markiert sind. Es handelt sich um eine Projektion der Achsen 2 und 3. Wie sich hier zeigen lässt, sind alle Nigericeras-Exemplare in einer grösseren Sammlung tuberkulater Ammoniten enthalten. Es zeigt sich auch hier, dass die nicht-tuberkulaten Ammoniten sich in zwei Untergruppen aufspalten lassen. Bei der Berechnung und Aufstellung dieses Diagrammes wurde der Effekt, der durch die Grösse hervorgerufen wird, entfernt (oder, um es populär auszudrücken, die Ammoniten wurden in ein Prokrustes-Bett gezwängt). Dieses Computer-Diagramm ist in Figur 17 dargestellt. (Um keine Missverständnisse aufkommen zu lassen, sei erwähnt, dass natürlich auch alle Nigericeras-Exemplare, die in der SCHNEEGANS'schen Arbeit von 1943 beschrieben sind, aus dem Damergou-Gebiet stammen.)

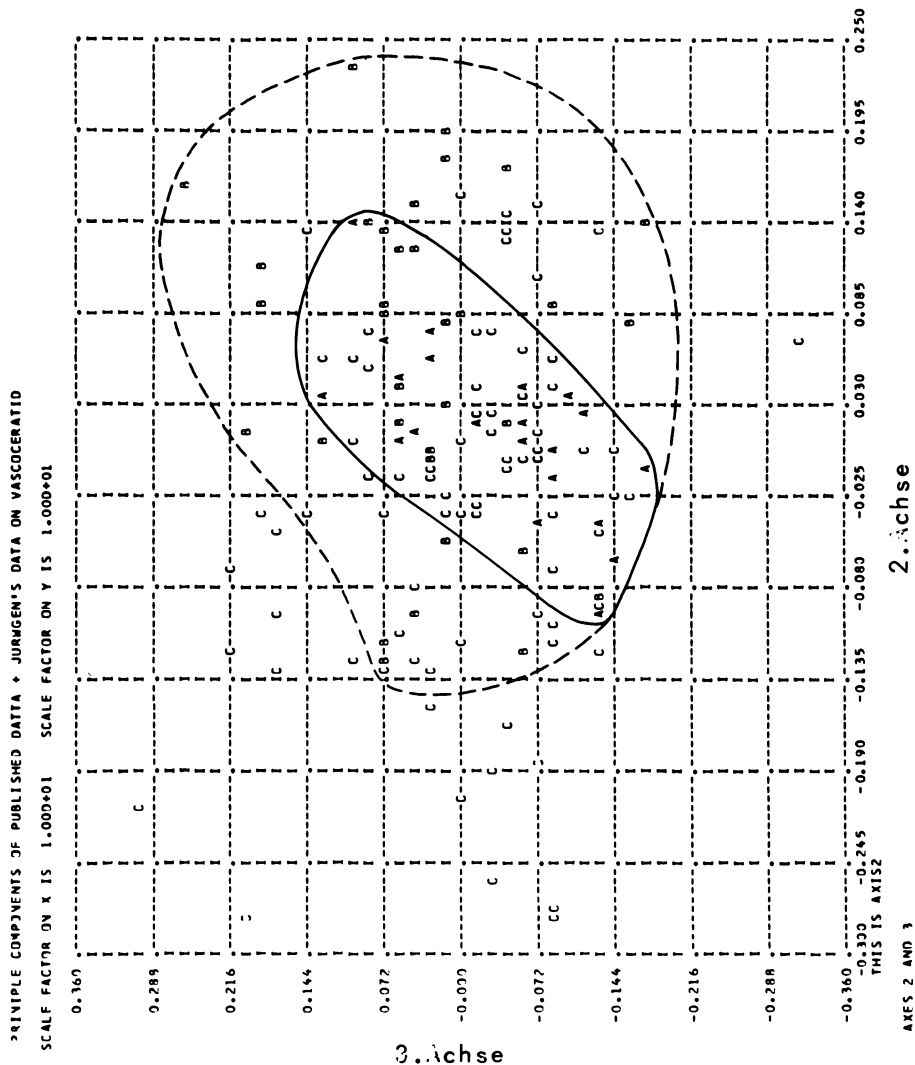


Fig. 17 zeigt das Ergebnis der Hauptkomponentenanalyse der 117 bearbeiteten Vascoceratiten und der 26 Exemplare der Nigericeras-Arten SCHNEEGANS'.
A = von SCHNEEGANS (1943) beschriebene Nigericeras sp.
B = Tuberkulate Vascoceratiten der REYMENT'schen Sammlung.
C = Vascoceratiten ohne Tuberkel, REYMENT'sche Sammlung.

5) PCA für 8 Variablen, log der quantitativen Daten,
bei denen eine Covarianz-Matrize benutzt wurde.

Ursprünglich waren nur 114 Ammoniten bearbeitet worden,
wie aus den Tafeln bei genauer Nachzählung hervorgeht.
Durch die Einführung von Kennzeichen auf den Computer-
Diagrammen wurde die Identifizierung wesentlich erleich-
tert, und es ist nun möglich, weitere Konfigurationen
verhältnismässig schnell aufzulegen.

Zusammenfassend können wir sagen, dass durch die
Anwendung statistischer Methoden die Ausnützung des
eingesammelten Fossilmaterials wesentlich gesteigert wer-
den kann.

Es gibt selbstverständlich eine grosse Zahl biometrischer
Methoden, und es ist nicht gesagt, dass nur die eine
oder nur die andere zu brauchbaren Resultaten führen kann.
Die Bearbeitung von paläontologischem Material mit
dem Computer steht sicher erst am Anfang und es werden
noch viele Jahre vergehen, bis wir die nötige Sicherheit
in der Wahl des jeweils besten Bearbeitungsverfahrens
erreicht haben.

TAXONOMIE

Die Familie Vascoceratidae ist zeitlich meistens auf das Unterturon begrenzt, was in hohem Masse ihre Bedeutung als Leitfossilien begründet. BERTHOU & LAUVERJAT (1974) haben darauf hingewiesen, dass die Familie ihre Wurzeln im Ober-Cenoman hat, jedenfalls im klassischen Fundgebiet in Portugal. Der Ursprung der Familie wird bei den Lyelliceratidae (mit dem Genus Stoliczkaia) vermutet, die im Unter-Cenoman zur Entwicklung der Acanthoceratidae und nachfolgender Radiation führte und über die Unterfamilie Mantelliceratinae zu den Acanthoceratinae. Als das der Familie zugrunde liegende Genus wird Nigericeras angesehen (REYMENT 1955, S. 62). Dieses Genus bildet den Übergang zwischen den Acanthoceratinae und den eigentlichen Vascoceratinae und kann beiden Familien zugerechnet werden. Die Vascoceratidae ihrerseits bilden vermutlich den Ursprung der Familien Tissotiidae und Coilopoceratidae.

Eine andere Auffassung vertritt WIEDMANN (1962), der die Unterfamilie Mantelliceratinae als Synonym der Acanthoceratinae auffasst, da zwischen diesen sehr enge Querverbindungen bestehen. Er fasst weiterhin die Familie Vascoceratidae als eine Gesellschaft acanthoceratider wie auch mammitider Nebenformen auf, und bezweifelt den engen Zusammenhang der Familien Pseudotissotiidae und Tissotiidae.

Die Familie Vascoceratidae wurde 1911 von DOUVILLE aufgestellt, der die Verwandtschaft der Genera Vascoceras CHOFFAT und Fagesia PERVINQUIERE konstatierte und diese unter der Namenform "Vascoceratinées" vereinigte. Die formale Namengebung der Familie als "Vascoceratidae" erfolgte durch SPATH 1925. Das hatte zur Folge, dass z.B. in der russischen Literatur, aber auch vereinzelt von anderen Autoren, z. B. BENAVIDES-CACERES 1956, DOUVILLE 1911 bzw. 1912 als Begründer der Familie akzeptiert wird; in der englischen, deutschen und auch zum Teil der französischen Literatur dagegen SPATH 1925. Die unterschiedlichen Zeitangaben rühren daher, dass DOUVILLE seine Arbeit "Evolution et Classification des Pulchelliidées" in der Sitzung der

Société Géologique de France am 1. Mai 1911 vorlegte, die Arbeit auch im Bulletin der Gesellschaft für das Jahr 1911 erschien (Bull. Soc. Géol. France, Ser. 4, No. 11, S. 285-320), jedoch erst am 25. Mai 1912 bzw. am 29. Mai 1912, wie aus den Seiten 289 bzw. 305 der genannten Arbeit hervorgeht, abgedruckt wurde. Das korrekte Datum dürfte daher DOUVILLE 1912 sein.

Die französischen Endungen der Familien sind den latinisierten Endungen -idae bzw. -inae, jedenfalls was Prioritätsgründe betrifft, gleichzustellen.

Der Name der Familie leitet sich von Vascoceras gamai CHOFFAT, 1898 ab; Vascoceras seinerseits wurde nach dem portugiesischen Seefahrer Vasco da Gama benannt und zuerst von dem schweizer Geologen CHOFFAT aus Portugal beschrieben.

In Anlehnung an die Arbeiten von REYMENT (1954 a; 1954 b; 1955), WRIGHT (1957) und CHAKIMOV (1971) wird folgende Diagnose der Familie Vascoceratidae gegeben, wobei berücksichtigt ist, dass die von WRIGHT (1957) gegebene Diagnose sich auf die genannten Arbeiten REYMENTS und PERVINQUIERES (1907) stützt:

Abkömmlinge der Acanthoceratinae, welche die für diese Unterfamilie typischen Tuberkel im Erwachsenenstadium verlieren und nur stumpfe Umbilikaltuberkel aufweisen. Diese Nabelknoten können auch ganz fehlen. Die meist geblähten Gehäuse sind glatt oder entwickeln wenige, grobe Rippen, einige Genera zeigen auch nur flache, unregelmässige Falten. Die Gehäuse sind mässig evolut, mit abgerundeter Ventralseite. Windungsquerschnitt und Involutionsgrad variieren jedoch; diese Variation findet sich sogar innerhalb der einzelnen Arten. Die Skulptur besteht, wenn sie überhaupt vorhanden ist, entweder aus flachen unregelmässigen Falten, die in grobe Rippen übergehen können, oder es sind einzelne, grobe Rippen ausgebildet, die teilweise an der Ventralseite mit einer schwachen Krümmung nach vorn umbiegen oder im ganzen prorsiradiat sind. Einige Formen zeigen acanthoceratine Ornamentierung noch in den Jugendwindungen und weisen in diesem Fall zitzenförmige oder punktförmige siphonale, ventrolaterale und laterale Knoten auf; die ventrolateralen Knoten

schwächen sich grösstenteils schnell ab und verschwinden. An Jugendwindungen können Einschnürungen bestehen. Die Suturlinie ist grösstenteils nur schwach gegliedert, mit zweigeteilten oder fingerartigen Loben; die mehr evoluten Formen innerhalb der Familie zeigen dabei flache, unregelmässige und gezähnte Elemente, die mehr involuten dagegen weisen enger stehende, tiefere und mehr eingeschnittene Lobenlinien auf. Es ist jedoch anzumerken, dass die Suturen sehr variabel sind und sogar auf beiden Flanken desselben Exemplares verschieden sein können. KULLMANN & WIEDMANN (1970, S. 25) geben die Lobenformel für die Familie folgendermassen an : $*ELU_2U_1I \rightarrow ELU_2U_3U_5:U_4U_1I$. Die Abbildung einer Lobenlinie findet sich in der genannten Arbeit auf Seite 31, Fig. 16,1.

Zeitliches Vorkommen der Familie: Obere Kreide, möglicherweise oberes Cenoman, sicher im Unterturon, dort mit wichtigen Leitfossilien.

Räumliches Vorkommen: WRIGHT (1957) beschreibt das Vorkommen als "Typically Tethyan in occurrence " (S. L418). Bisher sind Vertreter der Familie bekannt geworden aus: Indien, Turkestan, Nordafrika, Ägypten, Israel, Spanien, Portugal, Frankreich, England, Westafrika, Niger, Nigeria, Kongo, Brasilien, Peru, Mexico, Texas, Oregon, Kalifornien, Japan.

Übersichten über die Entwicklung und den Umfang der Familie geben REYMENT (1954) und CHAKIMOV (1971). (Die letztgenannte Arbeit war mir nur in deutscher Übersetzung zugänglich.) CHAKIMOV (1971) führt in seiner Arbeit eine Gliederung in drei Unterfamilien ein. Er wendet sich gegen das von COLLIGNON (1964) gewählte Typgenus Masioposites für die Unterfamilie Neoptychitinae mit der Begründung, dass gemäss den Regeln der ICZN der Name der Familie aus dem Namen der typischen Gattung gebildet werden sollte und schlägt deshalb als Typgenus Neoptychites KOSSMAT vor. Eine Liste mit der Gliederung nach CHAKIMOV wird nachfolgend, mit einigen leichten Änderungen, gegeben. WIEDMANN (1960, S. 758) stellt auch die Unterfamilie Pseudotissotiinae zu den Vascoceratidae; er will die Fam. Coilopoceratidae auflösen und den Pseudotissotiinae zuordnen (WIEDMANN 1962, S. 131).

Unterteilung der Familie Vascoceratidae DOUVILLE 1912

Unterfamilie Vascoceratinae DOUVILLE 1912

Gattung Vascoceras CHOFFAT 1898

Untergattung Greenhornoceras COBBAN & SCOTT 1971

Gattung Paravascoceras FURON 1935

Paramammites FURON 1935

Ezilloella REYMENT 1954

Fagesia PERVINQUIERE 1907

Unterfamilie Fallotitinae WIEDMANN 1959

Gattung Fallotites WIEDMANN 1959

Untergattung Ingridella WIEDMANN 1959

Gattung Gombeoceras REYMENT 1959

Nigericeras SCHNEEGANS 1943

Plesiovascoceras SPATH 1925

Koulabiceras ATABEKJAN 1966

Spathites KUMMEL & DECKER 1954

Unterfamilie Neptychitinae COLLIGNON 1964

Gattung Thomasites PERVINQUIERE 1907

Neptychites KOSSMAT 1895

Untergattung Spathitoides WIEDMANN 1959

Gattung Masioposites COLLIGNON 1964

Die Gattungen Broggiiceras BENAVIDES - CACERES 1956 und Discovascoceras COLLIGNON 1957 werden zu dem Genus Paravascoceras gestellt, wie dies auch bereits durch WIEDMANN (1959) und FREUND & RAAB (1969) geschehen ist. Die Gattung Pachyvascoceras FURON 1935 wurde von SCHNEEGANS (1943) und von BARBER (1957), sowie auch von FREUND & RAAB (1969) mit Paravascoceras vereinigt. REYMENT (1954) und WRIGHT (1957) fassten Pachyvascoceras als selbständige Gattung, WIEDMANN (1959) als Untergattung von Vascoceras auf. OLIVEIRA & BRITO (1969) führen die Art Vascoceras hartti (HYATT) zu Pachyvascoceras, den diese Autoren als selbständige Gattung auffassen. Da die Typart von Pachyvascoceras, P. crassum FURON 1935, SD REYMENT 1954 in dieser Arbeit wieder mit Paravascoceras vereinigt wird, wird eine Revision der Gattung bzw. Untergattung Pachyvascoceras notwendig.

Da hier keine allgemeine Revision der Familie Vascoceratidae beabsichtigt ist, mag obige Aufstellung genügen.

Vorbemerkung: Werden die in dieser Arbeit behandelten Ammoniten der Unterfamilie Vascoceratinae in herkömmlicher Weise behandelt, ist man gezwungen, sie in eine grössere Zahl mehr oder weniger gut definierter Arten und Unterarten einzuteilen. Wie bereits an anderer Stelle angeführt, sind die Einteilungen in Gattungen, Arten und Unterarten der Vascoceratidae auf kleine Sammlungen begründet, wobei es ganz natürlich ist, jeder abweichenden Form einen eigenen Namen zu geben. Wie ebenfalls bereits ausgeführt, haben wir es in unserem Fall mit einer grösseren Aufsammlung aus dem gleichen Horizont und vom gleichen Fundplatz zu tun. Die Sammlung zeigt alle erdenklichen Übergänge zwischen Formen, die in der Literatur unter verschiedenen Namen beschrieben worden sind. Die biometrische Analyse hat gezeigt, dass wir es in unserem Fall mit zwei Gruppen nahe verwandter Formen zu tun haben. Selbstverständlich kann man nun eine Reihe Exemplare herausnehmen, sie mit Abbildungen vergleichen und den entsprechenden Arten, Unterarten, Formen und Varietäten zuordnen. Dieses Verfahren wird ganz bewusst angewandt, jedoch kommen dann zwischen den Exemplaren, die als "typisch" angesehen werden, stufenlose Übergänge vor. Hält man sich an dieses gebräuchliche Verfahren, kann man eine grosse Anzahl neuer Gattungen, Arten, Unterarten usw. aufstellen, die zwischen den variationsstatistisch extremen Formen liegen. Ein solches Vorgehen wäre wenig biologisch. Die Untersuchung führt zwanglos zu der Stellungnahme, dass hier eine Verminderung an Stelle einer Vermehrung der Namensflut am Platze ist. Auch hat die variationsstatistische Bearbeitung der Nigericeras-Arten in der SCHNEEGANS'schen Fassung gezeigt, dass sich dessen Arteinteilung nicht aufrechterhalten lässt. SCHNEEGANS selbst ist auch nicht imstande, die verschiedenen, von ihm aufgestellten Arten differentialdiagnostisch zu unterscheiden und klare Abgrenzungen zu geben. Wenn es sich nun zeigt, dass alle von ihm aufgestellten Formen

zur gleichen Zeit am gleichen Platz mit allen erdenklichen Übergängen vorkommen, und wenn ausserdem durch variationsstatistische Verfahren verschiedener Art gezeigt werden kann, dass sich seine Formen eng aneinander anschliessen lassen (siehe die Abbildungen auf S. 87 und 88 und das Computerdiagramm auf S. 109), dann besteht kein Grund, die von ihm aufgestellten Arten aufrechtzuerhalten.

Weiter wurde auf S. 109 gezeigt, dass alle von SCHNEEGANS beschriebenen Nigericeras-Arten, auf dem Computerdiagramm mit A markiert, innerhalb einer grösseren Einheit angeordnet werden können. Diese Einheit, markiert durch das Vorkommen tuberkulater Ammoniten, B, zeigt, dass die Variationsbreite der Gattung Nigericeras grösser ist als von SCHNEEGANS angenommen.

Die Kennzeichen, die bei der Aufstellung der Arten verwendet wurden, sind neben Windungsbreite und Windungshöhe besonders die Suturlinien. Nun ist bekannt, dass gerade in dieser Familie dieses sonst so verlässliche Merkmal der Arten und Gattungen der Ammoniten von geringer Bedeutung ist und dass die Suturlinien ungewöhnlich stark variieren können; selbst auf beiden Seiten desselben Individuums kann sich eine verschieden ausgebildete Lobenlinie zeigen. Wenn dann eine Lobenlinie etwas mehr "festonée" (wörtlich "blumengewunden") ist (SCHNEEGANS, 1943, S. 120) als eine andere, dann ist darauf als Artkriterium nicht viel Verlass.

Es war mir aus zeitlichen Gründen leider nicht mehr möglich, eine Untersuchung der Variabilität der Suturlinien durch deren ontogenetische Entwicklung hindurch vorzunehmen. (Jeder, der das einmal gemacht hat, weiss wie zeitraubend das ist.) Ich muss mich daher leider darauf beschränken, die Variabilität bei den untersuchten Formen festzustellen, ohne sie in den Einzelheiten belegen zu können. Da die Erhaltung der Ammoniten teils kalkig, teils mergelig ist, stösst man bei der Präparation dauernd auf die Schwierigkeit, dass einem die mergeligen Teile unter den Händen wegbröckeln und die Präparation der ontogenetischen Stufen daher oft technisch nicht möglich ist.

Auf die andere oft angewandte Einteilungsweise, nach den Skulpturelementen und deren Ausbildung, ist bei den hier

untersuchten Formen ebenfalls wenig Verlass, da auch sie einer starken Variation unterworfen sind. Die Rippen sind mehr oder weniger stark ausgebildet, unregelmässig, oft nur im Jugendstadium auftretend und dann wieder verschwindend, bei anderen Exemplaren dagegen erst auf der Endwindung in Erscheinung tretend, orad stärker werdend, im letzten Teil der Windung aber wieder abgeschwächt. Auch was dieses Kriterium betrifft, treten eine grosse Zahl von Übergangsformen auf, so dass eine grosse Anzahl Unterarten aufgestellt werden könnte.

Auf Grund der durchgeführten Variationsanalyse schlage ich deshalb vor, die im Damergou- Gebiet in der Paravascoceras-Nigericeras-Zone im Horizont 6 (nach JOULIA 1951 und FAURE 1966) auftretenden Vascoceratiten zu revidieren und in zwei Genera mit jeweils einer Art zusammenzufassen.

Genus Nigericeras SCHNEEGANS 1943

Typus Art: Acanthoceras ? gadeni CHUDEAU 1909

Bull. Soc. Géol. France, 5. 71, Taf. III, Fig. 6

Holotypus: Typ von CHUDEAU, aufbewahrt in der Collection de la Sorbonne.

Herkunft des Holotypus: Falaise de Béréré, Unteres Unter-turon, Horizont 6, Nigericeras-Paravascoceras-Zone.

Nigericeras gadeni (CHUDEAU) 1909

Tafel 6, Fig. 1 - 3.

Synonymie: siehe Aufstellung auf S. 118

Diagnose: Mitteltgrosse Abkömmlinge der Acanthoceratinae, Jugendformen mit acanthoceratiner Skulptur, Rippen im Jugendstadium fehlend, abgeflacht oder hervortretend. Es können bis zu einem Durchmesser von etwa 40 mm siphonale, doppelte ventrolaterale und umbilikale Tuberkel auftreten. Nur Umbilikaltuberkel noch bei älteren Formen persistierend. Die Tuberkel sitzen auf den mehr oder weniger stark ausgeprägten Rippen. Altersformen glatt, mit wellenförmigen Falten, oder prorsiradiaten Rippen. Nabelkante meist leicht abgerundet. Nabel von wechselnder Tiefe, Nabelwände von variierender Steilheit. Die Flanken sind konvex und gehen meist mit gleichmässiger Einkrümmung in die Ventralseite über; grösste Breite im allgemeinen in der Nähe des Nabels oder im 1. Drittel (nach HAAS 1942). Windungsquerschnitt

variierend, meist höchst undig, breit undig Formen kommen vor. Ventralseite abgerundet. Wenn Rippen oder Falten vorhanden sind, überziehen diese die Ventralseite. Die Suturlinie ist vascoceratid, zeichnet sich jedoch durch grosse Variabilität aus.

In der Art Nigericeras gadeni (CHUDEAU) werden folgende Arten zusammengefasst:

Nigericeras gadeni (CHUDEAU) 1909
Nigericeras gignouxi SCHNEEGANS 1943
Nigericeras lamberti SCHNEEGANS 1943
Nigericeras jacqueti SCHNEEGANS 1943
Nigericeras sp. I SCHNEEGANS 1943
Nigericeras sp. II SCHNEEGANS 1943

In dieser Liste sind auch die von COLLIGNON 1965 beschriebenen Arten enthalten, ebenso wie der von FURON 1935 beschriebene Acanthoceras ? gadeni CHUDEAU, den SCHNEEGANS zum Holotyp seiner Art Nigericeras gignouxi gemacht hatte. Gemäss den Regeln der ICZN hat N. gadeni (CHUDEAU) 1909 eindeutig Priorität. SCHNEEGANS beschreibt auch eine Art Nigericeras gadeni (SCHNEEGANS 1943, S. 123, Taf. VII, Fig. 3-4), die er auf CHUDEAU'S Holotype stützt. Es ist diese Art, die als Typ-Art für das Genus Nigericeras angesehen werden muss.

Bemerkungen: In diese Revision sind nicht die Nigericeras-Arten: N. costatum BARBER*, N. alabrum BARBER*, N.(?) intermedium BARBER*, N.sp. BEURLIN 1969

N. scotti COBBAN 1971, N. ogojaense REYMENT (1956)
N. sp. FREUND & RAAB 1969 eingeschlossen, da sie, soweit erkennbar ist, aus anderen stratigraphischen Horizonten stammen.

Mit gewissen Zweifeln kann man auch die von COLLIGNON 1965 S. 17, Fig. F, Fig. 2 beschriebene Art Nigericeras (?) vel Furoniceras (?) indet. zu Nigericeras gadeni (CHUDEAU) 1909 stellen.

Soweit ich beurteilen kann, gehören sämtliche tuberkulaten Ammoniten der REYMENT'schen Sammlung aus dem südlichen Damergou, die in dieser Arbeit behandelt wurden, zu der Art Nigericeras gadeni.

Genus Paravascoceras FURON, 1935

Typus-Art: Vascoceras cauvini CHUDEAU 1909

Bull. Soc. Geol. France, IV. Série, B. IX, S. 68, Taf. I, II, II, Fig. 1-2.

Holotypus: Typ von CHUDEAU. Falaise de Béréré, Unteres Unterturon, Horizont 6, Zone ð Nigericeras-Paravascoceras.

Paravascoceras cauvini (CHUDEAU) 1909

Taf. 4, Fig. 1 - 3, Taf. 5, Fig. 1 - 4

Synonymie:

1909 Vascoceras cauvini CHUDEAU, S. 68, Taf. 1-3

1915 Acanthoceras mantelli (?) SOW?; GRECO, S. 207, Taf. 18.
Fig. 1-2

1921 Thomasites cauvini (CHUDEAU); CHUDEAU S. 463, Fig. 1

1933 Vascoceras cauvini CHUDEAU ; FURON S. 268, Taf. 9,
Fig. 17

1935 Vascoceras (Pachyvascoceras) crassus FURON, S. 58, Taf. 3, Fig. 2; Text-Fig. 17

1935 Vascoceras (Paracanthoceras) chevalieri FURON, S. 59,
Taf. 4, Fig. 1; Text-Fig. 18.

1935 Vascoceras (Paravascoceras) cauvini CHUDEAU; FURON,
S. 60, Taf. 5, Fig. 1

1935 Vascoceras (Paravascoceras) cauvini var. semiglabra
FURON, S. 61, Taf. IV, Fig. 3

1935 Vascoceras (Paravascoceras) chudeaui FURON, S. 61,
Taf. 4, Fig. 2

1921 Thomasites meslei PERVINQUIERE; CHUDEAU, S. 465,
Taf. 1, Fig. 1,2 ; Text-Fig. 2

1943 Nigericeras jacqueti SCHNEEGANS, S. 125, Taf. 7, fig. 1

1943 Paravascoceras cauvini (CHUDEAU); SCHNEEGANS, S. 128,
Taf. 5, Fig. 2

1943 Paravascoceras cauvini (CHUDEAU) var. inflata SCHNEEGANS, S. 131.

1943 Paravascoceras cauvini (CHUDEAU) var. evoluta
SCHNEEGANS, S. 130, Taf. 8, Fig. 2

1943 Paravascoceras crassus FURON; var bullata SCHNEEGANS,
S. 131, Taf. 8, Fig. 3-4

1943 Paravascoceras chevalieri FURON; SCHNEEGANS, S. 132,
Taf. 4, Fig. 7

- 1943 Paravascoceras cf. baroicensis CHOFFAT; SCHNEEGANS
S. 134, Taf. 8, Fig. 1
- 1956 Broggioceras humboldti BENAVIDES-CACERES, S. 471, Taf.
56, Fig. 3-6
- 1956 Broggioceras olssoni BENAVIDES- CACERES S. 471., Taf.
55, Fig. 1-4
- 1957 Paravascoceras aff. cauvini (CHUDEAU); BARBER, S. 37
Taf. 14, Fig. 2-3, Taf. 32, Fig. 8-9
- 1957 Paravascoceras rumeau COLLIGNON, S. 10, Taf. 1, Fig. 2.
- 1956 Paravascoceras aff. chevalieri (FURON); REYMENT, S.63,
Taf. 14, Fig. 1.
- 1965 Paravascoceras aff. cauvini (CHUDEAU), COLLIGNON,
S. 21
- 1969 Paravascoceras cauvini (CHUDEAU), FREUND & RAAB,
S. 20, Taf. 3, Fig. 1-3
- 1969 Paravascoceras rumeau COLLIGNON; FREUND & RAAB,
S. 21, Taf. 3, Fig. 4-5, Text. Fig. 5.
- 1969 Paravascoceras tavense FARAUD; FREUND & RAAB, S. 23,
Taf. 2, Fig. 9, Text. Fig. 5
- 1969 Paravascoceras crassum (FURON) ; FREUND & RAAB, S. 24,
Text. Fig. 5

Diagnose: Vascoceratiten ohne Tuberkel. In den Jugendstadien hochmündig und involut, in späteren Stadien mehr evolut werdend. Die Jugendstadien können glatt sein oder schwache Rippen zeigen, die älteren Stadien sind glatt, zeigen feine Zuwachsstreifen und können prorsiradiate Rippen wechselnder Stärke aufweisen. Wenn Rippen vorhanden sind, ziehen sie ununterbrochen über die abgerundete Ventralseite. Der Windungsquerschnitt ist sehr variabel von hochmündig bis breitmündig mit allen Übergängen. Die Rippen erreichen nicht die Nabelkante. Diese ist abgerundet, die Nabelwand im allgemeinen ziemlich steil. Die Sutura ist vascoceratid und sehr variabel.

Bemerkungen: Die Definition dieser Gattung wechselt stark auf Grund der starken Variabilität. Die Geschichte der verschiedenen Revisionen wurde von REYMENT (1956), BARBER (1957) und FREUND & RAAB (1969) beschrieben; es dürfte sich daher erübrigen, sie hier nochmals darzustellen. Die verschiedenen "Pachyvascoceras"-Arten aus dem Ligurien und Gard werden von dieser Revision nicht berührt, sie

liegen stratigraphisch höher. Dies gilt auch für die aus Spanien und Portugal beschriebenen Gattungen und Arten, ebenso für die bisher aus Brasilien bekannten.

Die Ammoniten der REYMENT'schen Sammlung aus dem südlichen Damergou weisen eine beinahe extrem grosse Variation auf. Wie durch die variationsstatistischen Verfahren gezeigt werden konnte, scheint sich die Gruppe der Ammoniten ohne Nabelknoten in zwei Gruppen aufspalten zu lassen. Die eine Gruppe tendiert zu mehr hochmündigen Gehäusen (Paravasvoceras sensu strictu), die andere zu mehr breitmündigen Gehäusen. Sie bilden eine Gruppe die unter der Gattungsbezeichnung "Pachyvasco-ceras" beschrieben worden war. Beide Gruppen sind jedoch durch alle möglichen Zwischenstufen verbunden, wie sich aus den Computer-Diagrammen ergibt. Auf den Tafeln wurde versucht, dies durch die Anordnung der Abbildungen darzustellen: Tafel 4 zeigt die Tendenz zur Entwicklung breitmündiger morphologischer Typen, Tafel 5 die Tendenz zu mehr hochmündigen. In den Jugendstadien sind, wie aus den Tafeln 2 und 3 hervorgeht und auch durch die Computer-Diagramme anschaulich gemacht wird, die beiden morphologischen Gruppen nicht zu unterscheiden. Es ist daher meines Erachtens legitim, alle diese verschiedenen morphologischen Formen, die bisher, wie aus der Synonymieliste hervorgeht, mit zahlreichen verschiedenen Namen belegt waren, unter einer Artbezeichnung zu vereinigen, zumal die in der beschreibenden Literatur gegebenen Differentialdiagnosen meist so schwebend formuliert sind, dass sie erkennen lassen, wie schwierig die Abgrenzungen der verschiedenen aufgestellten Arten, Unterarten, Formen und Varietäten gegeneinander sind.

Eine für die Altersstadien gültige Aufspaltung liesse sich vertreten; sie könnte etwa so geschehen, dass man eine breitmündige ("crassus") Gruppe definiert, bei der die Windungsbreite grösser ist als die Windungshöhe; eine zweite ("cauvini") Gruppe wäre dann dadurch gekennzeichnet, dass die Windungshöhe die Windungsbreite übersteigt. Eine formale Trennung der beiden Gruppen wäre eine rein artifizielle Einteilung, die auf schwacher biologischer Grundlage stünde.

Durch die Vereinigung der Typart der Gattung Pachyvasco-
ceras, P. crassum, mit Paravascoceras wird eine Revision
der Gattung bzw. Untergattung Pachyvascoceras notwendig.

Durch die starke Variation helfen uns im Fall der Damergou-
Ammoniten weder die Skulpturelemente noch die Suturlinien
bei der Abgrenzung biologischer Einheiten. Das einzige
Merkmal in diesem Fall ist das Fehlen oder Vorhandensein
von Tuberkeln. Es liegt jedoch auch hier ein ungelöster
Fall vor: Nigericeras jacqueti SCHNEEGANS. Nach
der Originaldefinition ist diese Form durch alle Entwick-
lungsstadien hindurch glatt, sie zeigt also auch im
Jugendstadium keine Knoten. Warum sie als eine Art der
Gattung Nigericeras beschrieben wurde, ist nicht so
richtig klar zu erkennen, es wäre natürlicher gewesen,
sie zu Paravascoceras zu stellen. Es ist richtig, dass
sie im Jugendstadium ziemlich hochmündig ist, aber das
Kennzeichen der Umbilikalknoten fehlt. Soweit erkennbar,
wurde sie auf Grund der Suturlinien bei Nigericeras
untergebracht, da diese aber starker Variation unterworfen
sind, kann dieses Kriterium hier nicht ohne Einschränkung
angewendet werden. Tafel 5, Fig. 2 zeigt eine Form, die nach
herkömmlicher Einteilung als eine Jugendform dieser Art
angesehen werden könnte. In den Synonymielisten ist diese
Art durch ihre Altersform bei Paravascoceras cauvini, durch
ihre Jugendform dagegen bei Nigericeras gadeni untergebracht
worden.

Dass die Suturlinie im Falle der Vascoceratiten kein
sicheres Kennzeichen zur Abgrenzung von Arten und Gattungen
ist, erkennt auch SCHINDEWOLF, 1966, S. 793, der darüber
berichtet, dass kaum einmal eine vollständige Lobenlinie
von dieser Familie veröffentlicht wurde.

Zusammenfassend wurde in diesem Kapitel ein kurzer Überblick
über die Fam. Vascoceratidae gegeben und als deren Urheber
DOUVILLE 1912 bestätigt; es wird eine Diagnose der Familie
gestellt. Ferner werden die Gattungen Nigericeras SCHNEEGANS
und Paravascoceras FURON auf Grund der durch die variations-
statistischen Bearbeitung gewonnenen Gesichtspunkte revi-
diert und für Nigericeras die Typus-Art Nigariceras gadeni
(CHUDEAU) 1909 festgestellt.

Eine vergleichende Untersuchung der Messmethoden bei Ammoniten ergab das Resultat, dass Messwerte verschiedener Autoren nur schwer miteinander vergleichbar sind. Die Anwendung von Punktdiagrammen, die entweder durch den Computer (Fig. 7 und 8) oder zeichnerisch (Fig. 9 und 10) aufgestellt werden können, ergibt einen Überblick über das bearbeitete Material und zeigt Zusammenhänge auf, die leicht verständlich sind und die oft eine Indikation für die weitere Bearbeitung geben können. Wie am Beispiel der Gattung Nigericeras gezeigt werden konnte, gestattet ihre Anwendung in diesem Fall die Reduzierung von 4 Arten auf eine Art, Nigericeras gadeni (CHUDEAU, 1909), die als Typus-Art der Gattung angesehen werden muss.

Die Verwendung von Quotienten und Indizes wird als unzufriedenstellend angesehen, und ebenfalls die Angabe der Messwerte in Prozent des Durchmessers kritisiert. Durch die Anwendung geeigneter univariatstatistischer und multivariatstatistischer Methoden wird dem untersuchten Material ein grösserer Gehalt an Information entzogen. Durch die Methode der Hauptkoordinatenanalyse wird das starker Variation unterworfenen Ammonitenmaterial in überschaubare Konfigurationen eingeteilt, die graphisch dargestellt werden können. Wird ausserdem jedem untersuchten Exemplar eine Kennzeichnung zugeteilt, ist es möglich, eine rasche Identifizierung auf den Computer-Diagrammen vorzunehmen und die Ergebnisse dann fotografisch zu dokumentieren, wie dies auf Tafel 2 und Tafel 3 geschah.

Die univariatstatistischen Werte können durch Histogramme und kumulative Frequenzverteilungskurven anschaulich dargestellt werden, wie dies auf den Seiten 82 - 85 durchgeführt wurde. Die Ergebnisse der Regressions- und Korrelationsanalysen wurden nicht in die Arbeit eingefügt; da die Originalmessdaten publiziert werden, können sie durch die entsprechenden Computerprogramme schnell erhalten werden und eine Aufstellung erscheint daher nicht notwendig zu sein.

Als Ergebnis der statistischen Behandlung kann die Art Paravascoceras cauvini (CHUDEAU 1909) als die einzige in diesem Horizont vertretene Art angesehen werden. Sie lässt sich in zwei morphologische Gruppen gliedern, die im Jugendstadium jedoch nicht voneinander zu trennen sind: eine "crassus" -Gruppe, bei der die Windungsbreite die Windungshöhe übersteigt, und eine "cauvini" - Gruppe, bei der die Windungshöhe grösser ist als die Windungsbreite. Da zwei Subspezies nicht zusammen vorkommen können, wird von einer formalen Trennung abgesehen. Es könnte sich unter Umständen um "sibling species" im Sinne E. MAYR's handeln, die sich in verschiedenen Bereichen der Flachsee, die im unteren Unterturon einen Teil des afrikanischen Kontinentes bedeckte, entwickelten und dann in den Schillbänken in einer Thaphozönose (W.QUENSTEDT 1927), einer Grabgemeinschaft zusammengeschwemmt wurden. Wahrscheinlicher ist jedoch, dass es sich nur um eine starke Variationsbreite der entsprechenden Variablen handelt.

Um die starke Variation zu erklären, wird ferner versucht, die Vascoceratiten des Damergou vom genetischen Standpunkt aus zu betrachten. Werden zur Erreichung der sexuellen Reife zwei Jahre veranschlagt, so müssen wir mit etwa 750 000 bis 1 Million Generationen in dem kurzen Zeitraum des unteren Unterturon rechnen; jede Generation weist eine gewisse quantitative und qualitative Variation auf. Hinzu kommt die für Ammoniten fremde Umwelt des Flachmeeres. Es sollte daher die biologische Variation unter dem Aspekt aufeinanderfolgender Generationen und weniger unter dem Gesichtspunkt der totalen Lebensspanne der entsprechenden Gruppe betrachtet werden.

Da die Gattung "Pachyvascoceras" ihre Typus-Art crassus verliert, sollte eine Revision dieser Gattung vorgenommen werden. Dies gilt besonders für die aus stratigraphisch höher liegenden Horizonten beschriebenen - und zudem unzureichend abgebildeten - Arten aus dem 'Ligérien' du Gard in Südfrankreich.

Als taxonomisch wichtiges Trennungsmerkmal zwischen den Gattungen Paravascoceras und Nigericeras wird das Fehlen bzw. Vorhandensein von Umbilikaltuberkeln angesehen.

LITERATURVERZEICHNIS

- ADKINS, W.S. 1928: Handbook of Texas Cretaceous Fossils. Univ. Texas Bull. 2838; 385 S., 37 Taf.
- ARAMBOURG, C. & JOLEAUD, C. 1943: Vértébrés fossiles du Bassin du Niger. Bull. Dir. Mines A.O.F., 7:27-84.
- ARKELL, W.J. 1935-1948: Monograph on the ammonites of the English Corallian beds. Palaeontogr. Soc. (London), LXXXIV + 420 S., 78 Taf.
- ARKELL, W.S. 1951: Monograph on the English Bathonian ammonites. Palaeontogr. Soc. (London), Parts 1-5: 1-140, 17 Taf.
- BARBER, W. 1957: Lower Turonian Ammonites from North-eastern Nigeria. Bull. Geol. Surv. Nigeria; 26: 86 S., 34 Taf., 3 Karten.
- BARBER, W. 1960: Notes on Upper Cretaceous Ammonoidea from North-Eastern Nigeria. Rec. Geol. Surv. Nigeria, 1957; 60-67, Taf. 13-14.
- BASSE, E. 1953: Description d'une nouvelle espèce d'Ammonites tunisiennes appartenant au genre Néolobites 1882. N. medinensis nov. sp. et considérations sur ce genre. Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie 6:197-204, 23 Taf.
- BASSE, E. & LAPPARENT, A.-F. DE. 1953: Précisions stratigraphiques sur le Crétacé de la Hamada de Tinrhert (Sahara). Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 39: 139-
- BENAVIDES-CACERES, V.E. 1956: Cretaceous system in northern Peru. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 108:357-493, Taf. 31-66.
- BEURLIN, G. 1969: Uma nova fauna de amonóides da Formação Sapucari-Laranjeiras (Cretáceo de Sergipe). Bol. Tecn. Petrobrás, 12,2:147-169, 6 Taf. 1 Karte.
- BEURLIN, K. 1961: O Turoniano Marinho do Nordeste do Brasil. Bol., Soc. Bras. Geol. 10,2:39-52.
- BLACKITH, R.E. & REYMENT, R.A. 1971: Multivariate Morphometrics. Academic Press, London, 412 S.
- BRESCH, C. 1965: Klassische und molekulare Genetik. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 319 S.
- BUCKMAN, S.S. 1913: Yorkshire Type Ammonites II, London.
- BUSSON, G. 1972: Principes, méthodes et résultats d'une étude stratigraphique du Mésozoïque saharien, Mem. Mus. nat. Hist. nat., N.S., C. 26: 1-441, 8 Taf. 22 Fig.
- BERTHOU P.Y. & LAUVERJAT, J. 1974: La limite Cénomanién-Turonien. Essai de corrélation entre la série portugaise à Vascoceras de l'Europe du Sud-Ouest et de l'Afrique du Nord. Paris. C.R.Acad. Sc. 278.

*) 1948

- CAIN, A.J. 1954: Animal Species and Their Evolution.
Reprint 1960 Harper torchbooks, Harper Bros. New York.
190 S.
- CHAKIMOV, F. CH: Zum Umfang der Familie Vascoceratidae H. Douvillé, 1911 (Ammoniten). (Maschinengeschriebene Übersetzung aus dem Russischen). Doklady AN Tadžikskoj SSSR. Paleontologija, 14 (1971), H. 6, S. 53-55.
- CHOFFAT, PAUL 1898: Recueild'études paléontologiques sur la Faune Crétacique du Portugal. Vol 1. Espèces nouvelles ou peu connues. Direction des Travaux géologiques du Portugal. Deuxieme série. Les Ammonées du Bellasien, des Couches à Neolobites Vibrayeana, du Turonien et du Sénonien. S. 41-86, Taf. 3-22. Lisbonne 1898.
- CHOFFAT, PAUL. 1905: Nouvelles données sur la zone littorale d'Angola. Contr. à la connaissance géologique des Colonies Portugaises d'Afrique. S. 31-75 (1-45) 4 Taf.
- CHUDEAU, R. 1906 a: D'Iférouane à Zinder. C.R.Acad.Sc. 142:530-531
- CHUDEAU, R. 1906 b: De Zinder au Tchad. C.R. Acad. Sc. 143:193-195.
- CHUDEAU, R. 1907: Excursion géologique au Sahara et au Soudan. Bull. Soc. Geol. France, 319-346, 1 Karte.
- CHUDEAU, R. 1909 a: Ammonites du Damergou. Bull. Soc. Geol. France, 9:67-71, 3 Taf.
- CHUDEAU, R. 1909 b: Non-existence probable de la mer de Tombouctou C.R.Soc. Geol.Fr., 385-386.
- CHUDEAU, R. 1921: Ammonites turoniennes du Soudan. Bull. Mu.Hist.Nat., 6,27:463-470, 5 Fig.
- COLLIGNON, MAURICE. 1932: Fossiles du Crétacé supérieur du Menabe. XVII. Ann. Paléont. 21:35-
- COLLIGNON, M. 1957: Céphalopodes Néocrétacés du Tinrhert (Fezzan). Ann. Paléont. 43:113-136, Taf. 16-18.
- COLLIGNON, M. 1965: Nouvelles Ammonites néocrétacés sahariennes. Ann. Paléont. 51,2:164-202, 8 Taf.
- COLLIGNON, M. 1967: Les Ammonites crétacées du bassin côtier de Tarfaya, Sud Marocain. C.R.Acad.Sc.Paris, 264:1390-1392. Série D.
- COLLIGNON, M.; LEFRANC, JEAN-PHILIPPE & TOUTIN, NADEGE. 1970: Une série turonienne type dans le Nord du Sahara: les formations à l'Ouest de Fort-Miribel (Algérie). (Note). C.R.Acad.Sc.Paris, 270:3014-3016, Série D.
- DENTON, E.J. & GILPIN-BROEN, J.B. 1966: On the buoyancy of the pearly nautilus. J.mar.biol.Ass.U.K., 46:723-759.
- DAVID-HENRIET, R. 1962. Etude biometrique de l'espèce Hildoceras bifrons BRUGIERE (Toarcien). Ann.Sc.Univ. Besançon, 2e Série, Geol, Fasc. 16.
- DOBBZHANSKY, T. Genetics and the Origin of Species, 3rd. ed. New York; Columbia Univ. Press. 364 S.

- DOUVILLE, H. 1912: Evolution et Classification des Pulchelliides. Bull.Soc.Géol.Fr. 4. Sér.,XI:285-320.
- DOUVILLE, H. 1928 (gedruckt 1931): Ammonites de la Craie Supérieur en Egypt et au Sinai'. Mem.Acad.Sc.Inst.Fr. 60: 1-44, Taf. 1-7.
- DOUVILLE, H. & TILHO, J. 1933: La géologie de la région au Nord du Tchad. C.R.Acad.Sci.Fr. 197:1012-1016, 1 Karte.
- FARAUD, M. 1934: Le Ligérien de la Colline de Bernon près de Tresques (Gard). Extrait du Bull.Soc.Et.Sc.Nat. Vaucluse, 1934, 1:1-11, 10 Fig. Avignon.
- FARAUD, M. 1936: Sur deux Ammonites du Turonien des environs de Bagnols-sur-Cèze. Extrait Bull. Soc.d'Etude Sc. Nat. Vaucluse, 7e année, 1:1-10 Avignon.
- FARAUD, M. 1940: Le Genre Vascoceras dans le Turonien du Gard. Bull.Soc.Etude Sci. Nat. Vaucluse, 1940, 3 et 4: 1-24, Taf. 1-11. Avignon.
- FARAUD, M. 1951: La famille des Tissotiidae dans le Turonien inférieur du Gard. Extrait Bull.Soc. Géol. Fr. 6e série, tome 1, année 1951. 147-157, Taf. Va.
- FAURE, H. 1966: Reconnaissance Géologique des Formations Sédimentaires Post-Paléozoïques du Niger Oriental. Mém.Bur.Rech.Géol.Min. 47, 1; 630 S. 179 Fig. 12 Taf.
- FREUND, R. 1961: Distribution of Lower Turonian Ammonites in Israel and the neighbouring countries. Bull.Res. Council Israel, Sect G. Geo-Sciences, Vol. 10 G, 1-2:79-99, 3 Karten.
- FREUND & RAAB, 1969: Lower Turonian Ammonites from Israel. Spec. Papers in Palaeont., 4, 1969; 1-83, 10 Taf. 15 Fig.
- FURON, R. 1933 a: Nouvelles observations sur l'extension du Crétacé et de l'Eocène dans la colonie du Niger. C.R.Acad.Sci. 194: 1033-1034.
- FURON, R. 1933 b: Découverte du Cénomaniens transgressif fossilifère et nouveaux gisements turoniens dans la colonie du Niger. (Matériaux rapportés par M. Auguste CHEVALIER.). C.R.Acad.Sci. ,196:793-795.
- FURON, R. 1933 c: Etude Géologique de la zone fossilifère d'Ouézeï (Niger français). Bull. Mus. Hist. nat. 5: 429-432.
- FURON, R. 1933 d: Observations sur la stratigraphie de l'Ouest africain (Mauritanie et Soudan). C.R.Acad. Sc. 196:1905-1906.
- FURON, R. 1934 a: Faunes et extension du Crétacé au Sud de l'Ahaggar. Bull. Soc.Géol. Fr. 5,3:259-280.
- FURON, R. 1934 c: Observations préliminaires sur l'existence, au Damergou (Niger), d'une faune crétacée analogue à celle du Djoua (Sud algérien).C.R.Acad. Sc. 198:1248-1249.
- FURON, R. 1934 b: Vue d'ensemble sur la Géologie du Damergou (Niger français). Bull. Mus.Hist.nat. 6,3: 320-323.

- FURON, R. 1935: Le Crétacé et le Tertiaire du Sahara Soudanais. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, Sér. 6, 13: 1-96, 7 Taf.
- FURON, R. 1968: Géologie de l'Afrique. Paris. Payot. 374 S. 35 Fig.
- FURON, R. & KILIAN, C. 1934 a: Primaire et Crétacé entre le Tibesti et l'Aïr. C.R.Acad. Sc. 198: 1798-1800.
- FURON, R. & KILIAN, C. 1934 b: Découverte du Sénonien au Damergou (Niger français). C.R.Acad.Sc. 198: 1619-1620.
- GARDE, G. 1910: Description générale des régions situées entre le Niger et le Tchad et à l'Est et au Nord-Est du Tchad. Thèse. 1 Vol. 284 S. 66 Fig. 2 Karten, 1 Taf.
- GEISLER, R. 1939: Zur Stratigraphie des Hauptmuschelkalks in der Umgebung von Würzburg mit besonderer Berücksichtigung der Ceratiten. Jahrb. Preuss. Geol. Landesanstalt, Berlin, 59 (A): 197-248.
- GREIGERT, J. 1963: Description des formations crétacées et tertiaires du bassin des Iullemmeden. Publ. Dir. Mines et Géol., No. 2, Rép. Niger 1966, 234 S., 86 Fig. 1 Karte.
- GREIGERT, J. & PUGNET, R. 1967: Essai de description des formations géologiques de la République du Niger. Mém. Bur. Rech. Géol. Min. (B.R.G.M.) 48, 238 S. 21 Fig. 5 Taf.
- GROSSOUVRE, A. DE, 1901: Recherches sur la Craie supérieure. I. Stratigraphie générale. Mém. Carte Géol. France. 783 S.
- GOWER, J.C. 1966: A Q-technique for the calculation of canonical variates. Biometrika, 53: 588-589.
- HAARLÄNDER, W. 1952: Die Spirale der Ammonidea. Geol. Bl. N.O. Bayern 2 (1952): 1-15.
- HAAS, O. 1942: Cretaceous Ammonites from Angola. Bull. Mus. Nat. Hist. 81: 2-224, 47 Taf.
- HAAS, O. 1955: Revision of the Jurassic Ammonite Fauna of Mount Hermon, Syria. Am. Mus. Nat. Hist. 108, 1: 1-210, 30 Taf.
- HAUGHTON, S.H. 1963: Stratigraphic history of Africa south of the Sahara. Edinburgh, Oliver & Boyd.
- HUXLEY, J. 1932: Problems of Relative Growth, London, Methuen & Co.
- JOULIA, F. 1950: Rapport de fin de campagne géologique 1950. Feuille Zinder-Ouest (Niger). Arch. Dir. Mines A.O.F.
- JOULIA, F. 1951: Rapport de mission géologique au Niger. Arch. Dir. Mines A.O.F.
- JOULIA, F. 1952: Rapport de mission géologique au Niger, campagne 1952. Arch. D.F.M.G., Dakar.
- JOULIA, F. 1952 a: Niger, in Rapport annuel D.F.G.M. Dakar.

- JEPSEN, G.L., SIMPSON, G.G. & MAYR, E. (Ed.) 1949: Genetics, Paleontology and Evolution. Princeton Univ. Press.
Reprint 1963: Atheneum, New York. 475 S.
- JOLEAUD, L. & HSU-TE-YOU, 1935: Crustacés Décapodes du Crétacé de Tanout (Damergou, Niger Français). Arch. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 6e série, 13:99-110, 11 fig.
- JOYSEY, K.A. 1956: The Nomenclature and Comparison of Fossil Communities. In: The species concept in Palaeontology, SYLVESTER-BRADLEY, P.C. (Ed.), Systematics Assoc. Publ. No. 2: 83-94.
- KARRENBURG, H. 1935: Ammonitenfaunen aus der Nordspanischen Kreide. Palaeontographica, 82 A:125-164, Taf. 30-33, 5 Text.-Fig.
- KILIAN, C. 1930 a: Du Crétacé du versant nord du Massif central saharien. C.R.Soc.Géol.Fr. S. 125.
- KILIAN, C. 1930 b: Des bois silicifiés et des grès concrétionnés en grains de Hani bel Guebbour (Sahara sud-constantinois). C.R.Soc. Geol. France, S. 125.
- KILIAN, C. 1931: Des principaux complexes continentaux du Sahara. C.R. Soc. Geol. France, 109-111.
- KULICKI, C. 1974: Embryogeny and postembryonal development of Ammonites. Acta Geol. Polonica, 19,2:201-224, Taf. 4-9.
- KULLMANN, J. & SCHEUCH, J. 1970: Wachstums-Änderungen in der Ontogenese paläozoischer Ammoniten (Konstruktions-Morphologie Nr. 2). Lethaia, 3:397-412.
- KULLMANN, J. & WIEDMANN, J. 1970: Significance of Sutures in Phylogeny of Ammonoidea. Univ. Kansas Paleont. Contrib. 47:1-32, 16 Fig.
- KUMMEL, B. & DECKER, J. 1954: Lower Turonian Ammonites from Texas and Mexico. J. Paleont. 28,3:310-319, Taf. 30-33, 10 Text.-Fig.
- LAMBERT, R. 1933: Observations géologiques dans la région comprise entre Agadez et Zinder (Niger). C.R.Acad. Sc. 197:489-490
- LAMBERT, R. 1943: Note stratigraphique sur le Crétacé supérieur du Damergou. Bull. Dir. Min. Gouv. Gen. A.O.F. 7: 11-24, 5 Fig. ; Appendice p. 144 sur les Echinides provenant de Marma.
- LAPPARENT, A. DE. 1903: Sur de nouveaux fossiles du Soudan. C.R.Acad. Sc. 136:1297-1298.
- LAPPARENT, A. DE. 1906: Traité de Géologie, 5e éd.; Géologie Proprement dite; S. 1289-2015. Masson, Paris.
- LEHMANN, U. 1964: Paläontologisches Wörterbuch. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart. 335 S., 3 Taf. 102 Fig.
- LEHMANN, U. 1966: Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias Geschiebe. Paläont. Z. 40,1/2:26-55.
- LE PICHON, X. 1968: Sea-floor spreading and continental drift. J. Geophys. Res. 73:3611-3697.
- LÜTTIG, G. 1968: Bio-Zone, Chrono-Zone, Geo-Zone ? Geol. Jahrb. 86:1-4, 1 Tab.

- MAKOWSKI, H. 1962 a: Recherches sur le dimorphisme sexuel chez les Ammonoidés. Księga pamiątkowa ku czci profesora Jana Samsonowicza. S. 32-42. Warschau (Warszawa).
- MAKOWSKI, H. 1962 b: Problem of sexual dimorphism in ammonites (Zagadnienia dymorfizmu płciowego u amonitów). Palaeont. Pol. 12: 1-92, Taf. 1-20; Warszawa.
- MAKOWSKI, H. 1971: Some remarks on the ontogenetic development and sexual dimorphism in the Ammonoidea. Acta Geol. Pol., 21,3: 321-340. Warszawa.
- MANGOLD, C. 1970: Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura Méridional au Bathonien et au Callovien. Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon; 41 (fasc.2), 1970. 246 S. 16 Taf.
- MAYR, E. 1942: Systematics and the origin of species. Columbia University Press. New York. 334 S.
- MAYR, E. 1963: Animal species and evolution. The Bellknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Mass. 797 S.
- MAYR, E. 1969: Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, Inc. New York. 428 S.
- MEISCHNER, D. 1968: Perniciöse Epökie von Placunopsis auf Ceratites. Lethaia, 1:156-174.
- MULLER, S.W. & SCHENCK, H.G. 1943: Standard of Cretaceous system. Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol. 27,3:262-278.
- MÜNTZING, A. 1964: Ärftlighetsforskning. En översikt av metoder och huvudresultat. 3. Uppl.; LTs förlag, Stockholm. 400 s.
- MUTVEI, H. 1957: On the relations of the principle muscles to the shell in Nautilus and some fossil nautiloids. Arkiv Minerl. Geol. 2:219-254, 20 Taf. 24 Fig.
- MUTVEI, H. 1975: The mode of life in Ammonoids. Paläont. Z. (Im Druck).
- MUTVEI, H. & REYMENT, R.A. 1973: Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. Palaeontology, 16,3: 623-636.
- MUUS, B.J. 1959: Skallus, Søtænder, Blæksprutter. Danmarks Fauna 65. 239 S. 117 Fig. G.E.C.GADS forlag, København.
- OBATA, I. 1965: Allometry of Reesidites minimus, a Cretaceous ammonite species. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S. 58:39-63.
- PERRIN, J. & THEOBALD, N. 1961: Etude biometrique de l'espèce Grammoceras fallaciosum BAYLE (Toarcien supérieur). Ann. Sci. Univ. Besançon, 2e Sér.-Géologie, fasc. 14:85-118, 1 Taf., 21 Fig.
- PERVINQUIERE, L. 1907: Etudes de paléontologie tunisienne 1. Céphalopodes des terrains secondaires. Mém. Carte géol. Tunisie. 483 S. 27 Taf.
- POMPECKJ, F. 1914: Die Bedeutung des schwäbischen Jura für die Erdgeschichte. 64 S. Schweizerbart Verlag, Stuttgart

- POWELL, D. 1963 a: Cenomanian-Turonian (Cretaceous) Ammonites from Trans-Pecos Texas and Northeastern Chihuahua, Mexico. J. Paleont. 37,2:309-322.
- POWELL, D. 1963 b: Turonian (Cretaceous) Ammonites from Northeastern Chihuahua, Mexico. J. Paleont. 37,6: 1217-1232, Taf. 166-171, 6 Text.Fig.
- RANGHEAD, Y. & THEOBALD, N. 1961: Signification biologique de la coquille des Ammonites. Ann.Sci. Univ. Besançon, 2e sér. Géologie, fasc. 14: 119-133, 2 Text.-Fig.
- RAUP, D.M. 1973: Depth inferences from vertically imbedded cephalopods. Lethaia, 6:217-226.
- RAUP, D.M. & STANLEY, S.M. 1971: Principles of Paleontology. Freeman & Co. San Francisco. 388 S.
- REYMENT; R.A. 1954 a: New Turonian (Cretaceous) Ammonite Genera from Nigeria. Colon. Geol. min. Resour. 4,2: 149-164. 4 Taf.
- REYMENT: R.A. 1954 b: Some New Upper Cretaceous ammonites from Nigeria. Colon. Geol. min. Resour. 4,3:248-270, 5 Taf.
- REYMENT, R.A. 1954 c: Notes on fossils from the northern and eastern Regions. Rep. geol. Surv. Nigeria, 1952-1953, 20-22.
- REYMENT, R.A. 1955 a: The Cretaceous Ammonoidea of southern Nigeria and the southern Cameroons. Bull. Geol. Surv. Nigeria, 25:1-112, 25 Taf.
- REYMENT, R.A. 1955 b: Some examples of homeomorphy in Nigerian Cretaceous ammonites. Geol. Fören. Förhand. 77,4:567-594. Stockholm
- REYMENT, R.A. 1956 b: On the stratigraphy and palaeontology of Nigeria and the Cameroons, British West Africa. Geol. Fören. Stockholm Förhand. 78,1:17-96.
- REYMENT, R.A. 1956 a: Zur Stammesentwicklung der Ammonitengattungen Gombeoceras REYMENT und Pseudotissotia PERON. Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh. 1956, TT:520-524.
- REYMENT, R.A. 1958: Some factors in the distribution of fossil cephalopods. Stockholm Contrib. Geol., 1(6):97-184.
- REYMENT, R.A. 1959: Review of the Stratigraphy of the Cretaceous System in Nigeria. Congr. Geol. Intern., XX. Sesión-Ciudad de México, 1956, Symposium del Cretácico, 119-134, 1 Fig. Mexico, D.F. 1959.
- REYMENT, R.A. 1964: Review of Nigerian Cretaceous Cenozoic Stratigraphy. J. Nigerian Mining, Geol. Metallurg. Soc., Vol. 1,3:61-80, 1 Fig.
- REYMENT, R.A. 1965: Aspects of the Geology of Nigeria. The Stratigraphy of the Cretaceous and Cenozoic Deposits. Ibadan University Press. 145 S. 18 Taf, 23 Text.Fig.
- REYMENT, R.A. 1970: Vertically inbedded cephalopod shells. Some factors in the distribution of fossil cephalopods, 2. Palaeogeography, Palaeoclimatol, Palaeoecol., 7(2): 103-111.

- REYMENT, R.A. 1971 a: Vermuteter Dimorphismus bei der Ammonitengattung Benuites. Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, N.S. 3,1:1-18.
- REYMENT, R.A. 1971 b: L'histoire de la mer transcontinentale saharienne pendant le Cénomanién-Turonien. Bull. Soc. Géol. France, (7), XIII, 1971, 5-6:528-531.
- REYMENT, R.A. 1971 c: Introduction to Quantitative Paleogeology. Elsevier, Amsterdam. 226 S.
- REYMENT, R.A. 1972: Application of Multivariate Morphometrics in Paleontology. Int. Geol. Congr., 24 th sess. Montreal, Canada, 1972, Section 7. Paleontology, 238-245
- REYMENT, R.A. 1973 a: Factors in the Distribution of Fossil Cephalopods. Part 3: Experiments with Exact Models of Certain Shell Types. Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, N.S. 4,2:7-41.
- REYMENT, R.A. 1973 b: Paléontologie évolutive et nouvelle tectonique. XVIIe Congrès Int. Zool. Monte-Carlo. Theme N° 1, Biogéographie et liaisons inter-continentales au cours du Mésozoïque. Monte-Carlo 25-30 sept. 1973. Reprint: Publ. Palaeont. Inst. Univ. Uppsala, 135:1-18.
- REYMENT, R.A. 1974: Application des méthodes paléobiologiques à la théorie de la dérive des continents, illustrée par l'Atlantique Sud. Rev. Géogr. Phys. Géol. Dynamique (2), Vol. XVI, Fasc. 1:61-70. Paris.
- REYMENT, R.A. & TAIT, E.A. 1972a: Biostratigraphical dating of the early history of the South Atlantic Ocean. Phil. Trans. R. Soc. London, B. Biological Sciences, Vol. 264, No. 858:55-95. 3 Taf. 1 Karte.
- REYMENT, R.A. & TAIT, E.A. 1972b: Faunal evidence for the Origin of the South Atlantic. Int. Geol. Congr. 24th Sess. Montreal, Canada, Section 7, Paleontology, 316-323.
- REYRE, D. (ed.), 1966: Bassins sédimentaires du littoral Africain. Sedimentary Basins of the African coasts. 1re partie: Littoral Atlantique
1st part: Atlantic Coast
Symposium (New Delhi 1964). Ass. Serv. Géol. Africaine; Ass. African Geol. Surv. S. 1-304, I-VII.
- SCHINDEWOLF, O.H. 1929: Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonitenlinie. Abh. preuss. geol. Landesanst., n.F. 115:1-102, 1 Tafel, 40 Abb.
- SCHINDEWOLF, O.H. 1961-1968: Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfrg. I-VII. Abh. Akad. Wiss. u. Liter. Mainz, Math.-naturw. Kl., 1-901, 3 Taf. 478 Fig.
- SCHLEGELMILCH, R. 1972: Zur Bestimmung von Ammoniten-Bruchstücken. Der Aufschluss, 23,3:91-96.
- SCHMIDT, MARTIN, 1925: Ammonitenstudien. I. Einiges über neue und ungenügend bekannte Ammoniten des schwäbischen Unterlias. II. Über die Bewegungsart der Ammonitentiere und damit zusammenhängende Fragen. Fortschr. Geol. Paläont. 10:275-360, 1 Taf. 35 Text.-Fig.

- SCHNEEGANS, D. 1935: Etude paléontologique préliminaire des fossiles recueillis par R. LAMBERT, entre Agadez et Zinder (Niger). C.R.Acad., 198:2191-2193.
- SCHNEEGANS, D. 1943: Invertébrés du Crétacé supérieur du Damergou (Territoire du Niger). Gouv. gén. A.O.F. Bull. Dir.Mines, 7:87-150, Taf. 1-8.
- SIMPSON, G.G., ROE, A. & LEWONTIN, R.C. 1960: Quantitative Zoology. Harcourt, Brace & Cie, New York, 1-440, I-IV.
- SIMPSON, G.G. 1961: Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York. 247 S.
- SPATH, L.F. 1923: Ammonoidea of the Gault. Palaeontograph. Soc. 75, 1:8-9 (1921).
- SPATH, L.F. 1925: On Upper Albian Ammonoidea from Portugese East Africa with an appendix on Upper Cretaceous ammonites from Maputoland. Ann. Transvaal Mus. 11:179-200, 10 Taf.
- SPATH, L.F. 1926: On new ammonites from the English Chalk. Geol. Mag. 93:77-83.
- STEBBINS, G.L. 1966: Processes of organic evolution. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J. 191 + XII S.
- TAUBENHAUS, H. 1920: Die Ammoniten der Kreideformation Palästinas und Syrien. Z.deutsch. Palästina-Vereins, 43; 48 S. 9 Taf.
- THEVENIN, A. 1905: Les fossiles de l'Afrique centrale. Rev. Col., 5:655-667.
- THOMEL, G. 1969: Sur quelques ammonites turoniennes et sénoniennes nouvelles ou peu connues. Annal. Paléont., 55, 1:109-124, Taf. A-G.
- THOMPSON, D'ARCY. 1917: Growth and Form. Cambridge, England. Cambridge University Press. (Neudruck 1942)
- VAN EYSINGA, F.W.B. 1970: Stratigraphic terminology and nomenclature; a guide for Editors and Authors. Earth Sci. Rev., Elsevier, Amsterdam 6:267-288.
- WADDINGTON, C.H. 1929: Notes on Graphical Methods of Recording the Dimensions of Ammonites. Geol. Mag. 66:180-186.
- WENGER, R. 1957: Die Germanischen Ceratiten. Palaeontographica, A, 108, 1-4:57-129, 13 Taf.
- WESTERMANN, G.E.G. 1971: Form, Structure and Function of Shell and Siphuncle in Coiled Mesozoic Ammonoids. Life Sci. Contr., R. Ontario Mus. 78:1-39.
- WIEMANN, J. 1960: Le crétacé supérieur de l'Espagne et du Portugal et ses Céphalopodes. C.R. Congr. sav., Sect. Sci., Sous-Sect. Géol., Coll. Crétacé sup. fr. Dijon 1959, 709-764, 16 Abb., Taf. 2-8, Paris (Gauthier-Villars) 1960.
Reprint 1965: Estud. geol. 20:107-148, 39 Abb. Inst. "Lucas Mallada", C.S.I.C. (España).
- WIEMANN, J. 1962: Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina. Palaeontographica, (A) 118:119-237, Taf. 8-14, 58 Abb.

- WIEDMANN, J. 1968: Neue Vorstellungen Über Stammesgeschichte und System der Kreideammoniten. 1968 Proceed. IPU, XXIII Intern. Geol. Congr. S.93-120.
- WIENBERG RASMUSSEN, 1969: Palæontologi. Fossile invertebrater. Munksgaard, København. 420 S.
- WOODS, H. 1911: The paleontology of the Upper Cretaceous deposits of northern Nigeria. In FALCONER, J.D., 1911: The geology and geography of northern Nigeria, 273-286, Taf. 19-24. London.
- WRIGHT, C.W. 1957: In MOORE, R.C. (ed): Treatise on Invertebrate paleontology (Cretaceous ammonites). Part L: Mollusca, 4. Cephalopoda: Ammonoidea. Geol. Soc. America, New York.
- WYLLIE, J.P. 1971: The Dynamic Earth: Text Book in Geosciences. John Wiley & Sons, New York. 416 S.
- YOUNG, K. 1957: Upper Albian (Cretaceous) Ammonoidea from Texas. J. Paleont. 31,1:1-33, Taf. 1-10, 3 Fig.
- YOUNG, K. 1957: Cretaceous ammonites from Eastern Apache County, Arizona. J. Paleont. 31,6:1167-1174, Taf. 149-150, 2 Text-Fig.
- ZIEGLER, B. 1962: Die Ammonitengattung Aulacostephanus im Oberjura (Taxionomie, Stratigraphie, Biologie). Palaeontographica, (A), 119:1-172, Taf. 1-22, 85 Abb.
- NACHTRAG:
- BRITO, I.M. 1970: A distribuição dos amonitas no cretáceo do Nordeste Brasileiro. Bol. Geologia, No 5. Inst. Geociências, Univ. Fed. Rio de Janeiro. 35-39.
- COBBAN, W.A. 1971: New and little-known ammonites from the Upper Cretaceous (Cenomanian and Turonian) of the Western Interior of the United States. U.S.Geol. Surv. Prof. Paper, 699:1-24.
- KRAUS, O. 1967: Zoologische Terminologie: Taxonomie und Taxon, nicht "Taxionomie" und "Taxion". Senckenbergiana biol. 48, 5/6:437-440.
- MOORE, R.C. (ed.), 1957: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L: Mollusca, 4. Cephalopoda: Ammonoidea. Geol. Soc. America, New York. XXII + 420 S. 558 Fig.
- MOORE, R.C. (ed.), 1964: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K: Mollusca, 3. Cephalopoda: General features; Endoceratoidea - Actinoceratoidea - Nautiloidea - Baculitoidea. Geol. Soc. America, New York. XXVIII + 519 S. 361 Fig.
- OLIVEIRA, P. E. DE & BRITO, I. M. 1969: Amonitas Turonianos do Estado de Sergipe. An Acad. brasil. Ciênc., (1969), 41,2: 215-233, 5 Taf. 13 Text.-Fig.

TAFELERKLÄRUNG

TAFEL 1

Fig. 1 zeigt im Vordergrund die durch Winderosion verursachte Verebnung; im Hintergrund das Damergou - Hochplateau.

Fig. 2 und Fig. 3 zeigen den Fundplatz der in dieser Arbeit behandelten Ammoniten der Familie Vasoceratidae. Die Fotografien wurden nach Originaldias von RICHARD A. REYMENT hergestellt.

TAFEL 2

Die durch das Computer-Diagramm (Fig. 11) erhaltene Konfiguration wurde der Anordnung der Ammoniten zugrunde gelegt. Sie zeigt die Projektion der Ebene der 1. und 2. Koordinatenachsen. Hauptkoordinatenanalyse, 7 kontinuierliche Variablen.

TAFEL 3

Die durch das Computer-Diagramm (Fig. 14) gewonnene Konfiguration zeigt was geschieht, wenn die achte Variable (Vorhandensein oder Fehlen von Tuberkeln) in die Berechnung mit einbezogen wird. Projektion der Ebene der 1. und 2. Koordinatenachse. Hauptkoordinatenanalyse, 7 kontinuierliche und eine Plus-Minus-Variablen.

TAFEL 4

Die Figuren 1a, 2a und 3a zeigen Paravascoceras cauvini von der Seite her gesehen.

Die Figuren 1b, 2b und 3b zeigen Paravascoceras cauvini von der Mündung her gesehen.

Die Figuren 1c, 2c und 3c zeigen Paravascoceras cauvini von der der Mündung entgegengesetzten Seite her gesehen.

Die Anordnung soll die Tendenz zur Entwicklung breitmündiger Formen veranschaulichen.

Fig. 1: C 2255; Fig. 2: C 2370; Fig. 3: C 2274.

TAFEL 5

Die Figuren 1 bis 4 zeigen Paravascoceras cauvini von der Seite (Fig. 1a bis 4a), von der Mündung her (Fig. 1b bis 4b) und von der der Mündung entgegengesetzten Seite her (Fig. 1c bis 4c). Die Anordnung soll die Entwicklung zu hochmündigen Formen verdeutlichen. Figur 2 würde auch als Nigericeras jacqueti - Jugendform gedeutet werden können, wenn die konventionelle Betrachtungsweise zugrunde gelegt wird.

Fig. 1: C 2358; Fig. 2: C 2238; Fig. 3: C 2360; Fig. 4: C 2368.

TAFEL 6

Die Figuren 1 bis 6 zeigen verschiedene Ausbildungsformen von Nigericeras gadeni (CHUDEAU 1909). Die Umbilikal-tuberkeln sind nur auf den Jugendwindungen stärker ausgeprägt.

Fig. 1: C 2284; Fig. 2: C 2230; Fig. 3: C 2364; Fig. 4: C 2350.

Sämtliche Exemplare werden im Institut für Historische Geologie und Paläontologie der Universität Uppsala aufbewahrt.

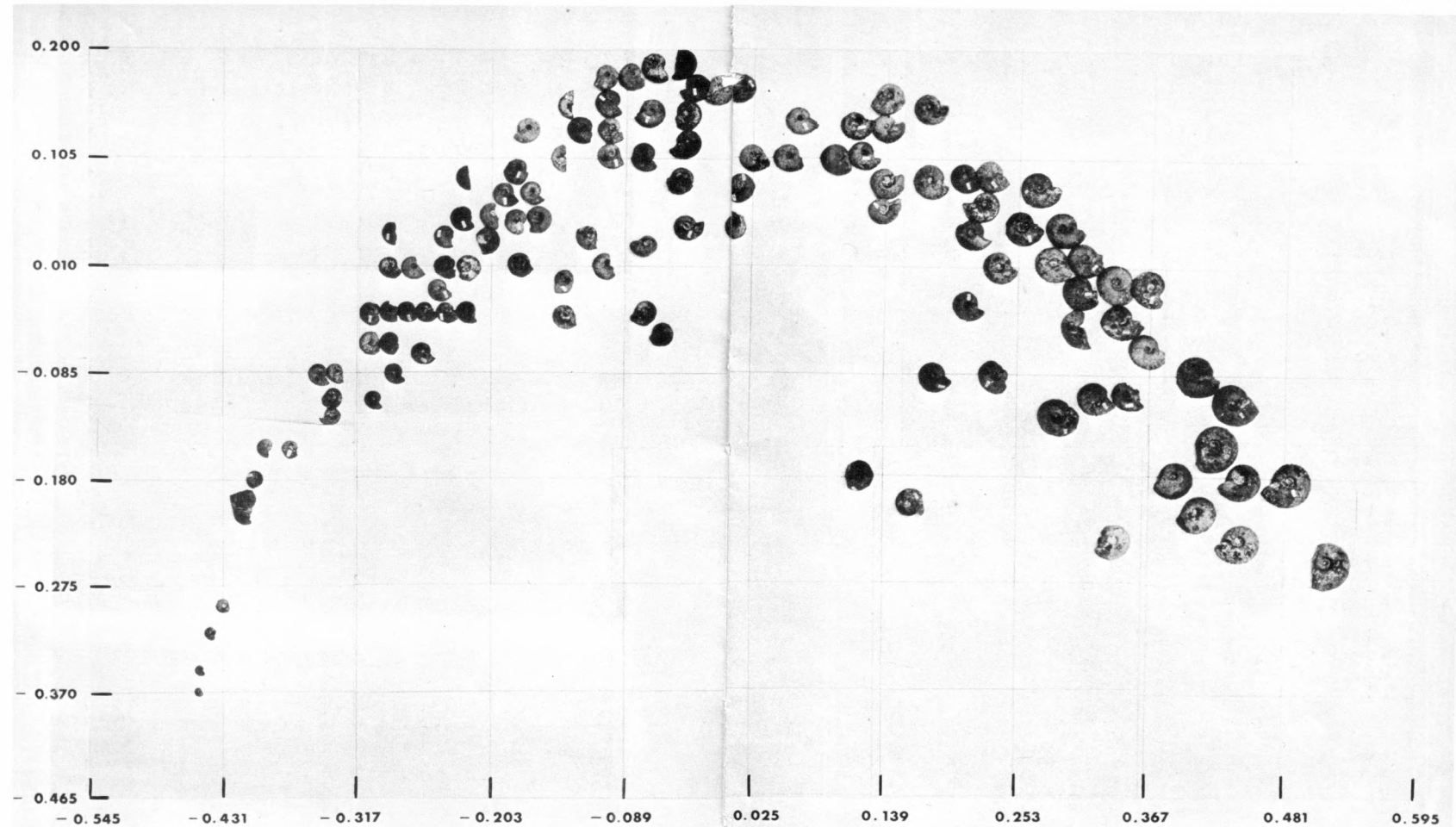
Errata und Ergänzungen:

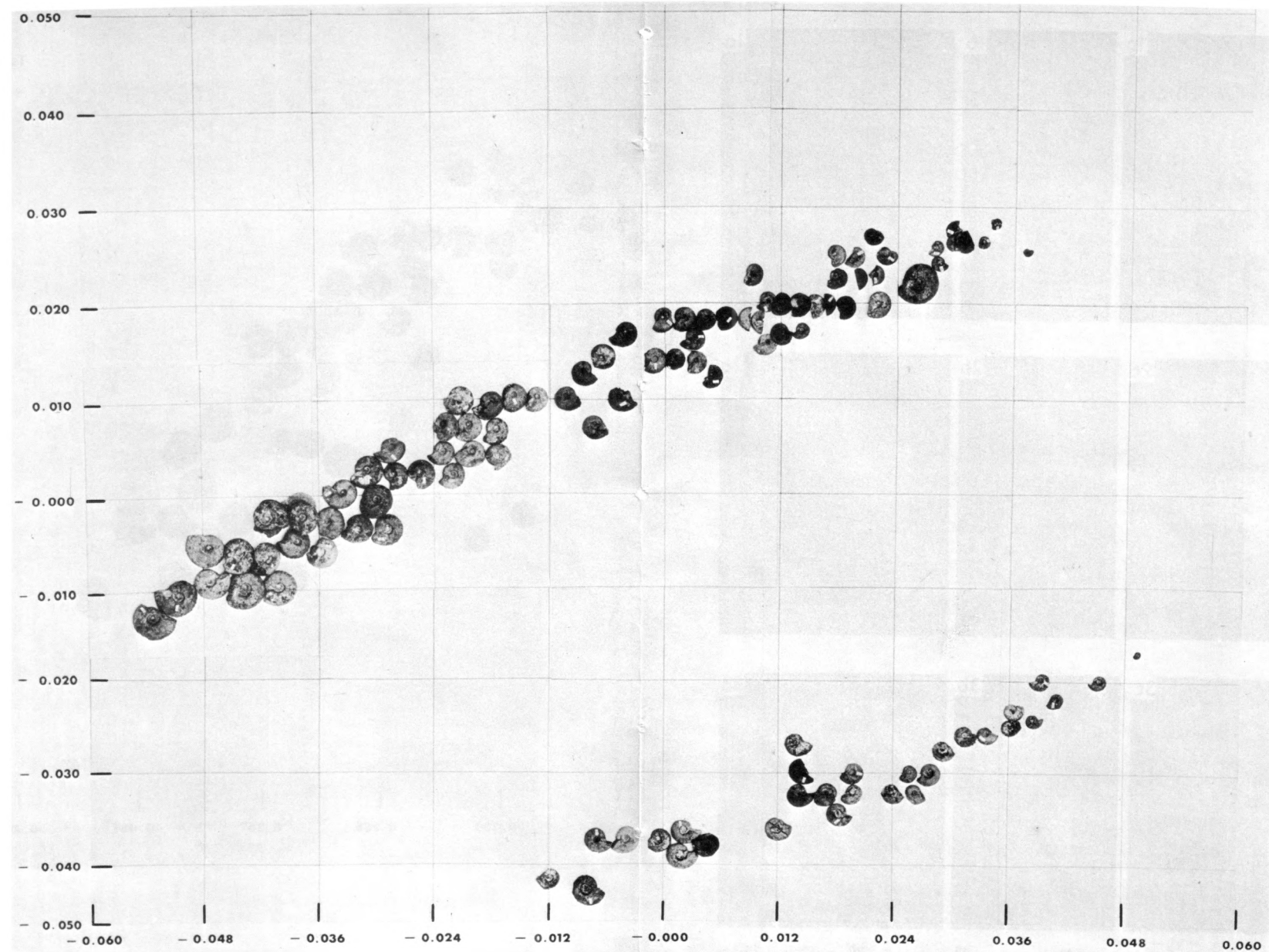
- Seite 7, Zeile 16: Übergangsform statt Übergangsform
Seite 19, Zeile 32: COLLIGNON, PHILIPPE & NADEGE (1970)
Seite 24, Zeile 19: Mächtigkeit statt Mächtigkeit
Seite 36, Zeile 13: 3. The Youngest Beds
Seite 50, Zeile 2: Varianzquotient statt Variansquatient
Seite 51, Zeile 2: soll statt sei
Seite 52, Zeile 38: Variablen statt Variblen
Seite 76, Zeile 37: Übergangsformen statt Übergangsformen
Seite 78, Zeile 24: REYLENT (1971 c)
Seite 78, Ergänzung: Auch Serpuliden kommen als Epöken vor.
Seite 80, Zeile 30: REYLENT (1971 c)
Seite 82 bis 85: Variabel ist durch Variable zu ersetzen
Seite 118, Zeile 27: REYLENT (1955 a) statt REYMENT (1956)
Seite 120, Zeile 5 : Broggliceras statt Broggoiceras
Seite 123, Zeile 7 : Überblick über statt Überblick über
Seite 124, Zeile 11: "sympatric species" statt "sibling species"
Seite 126, Zeile 44: GILPIN-BROWN statt GILPIN-BROWN
Seite 134, Zeile 4 : RASMUSSEN, W, 1969: Palæontologi. Fossile
invertebrater. Munksgaard, København. 420 S.
statt WIENBERG RASMUSSEN. Auf Seite 131 im
Literaturverzeichnis einzufügen.

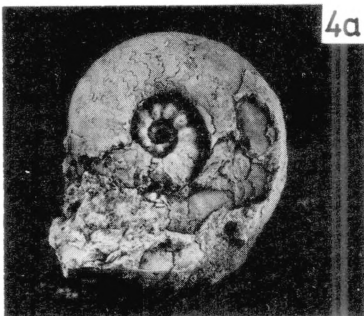
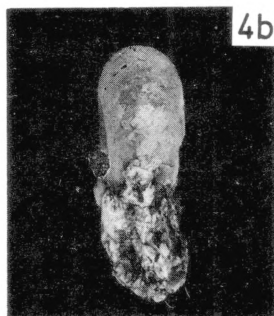
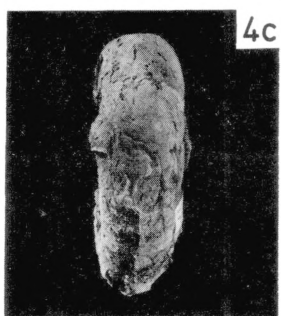
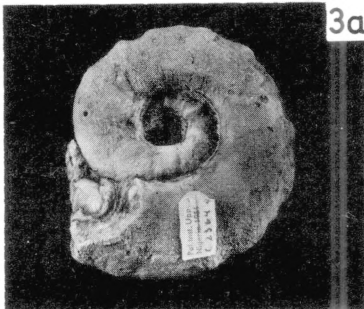
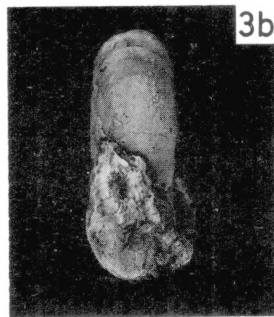
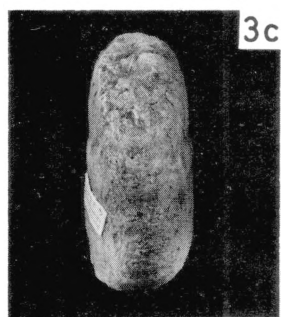
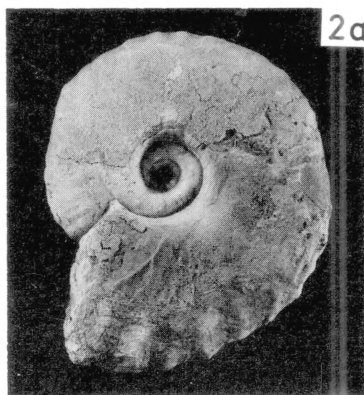
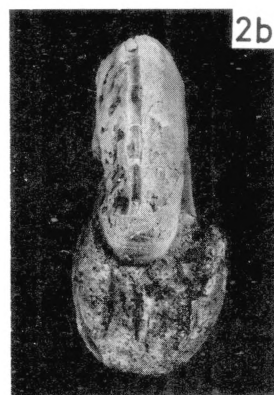
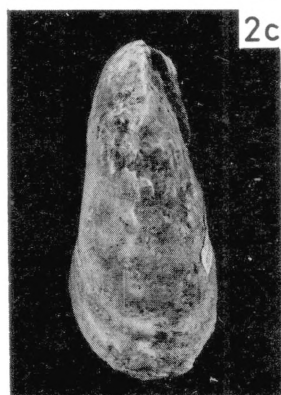
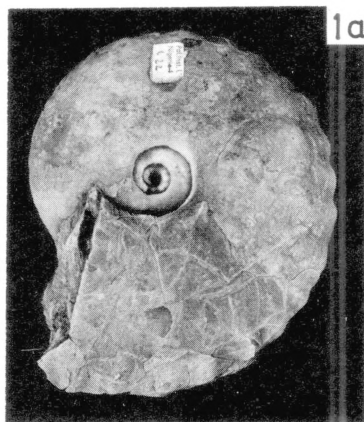
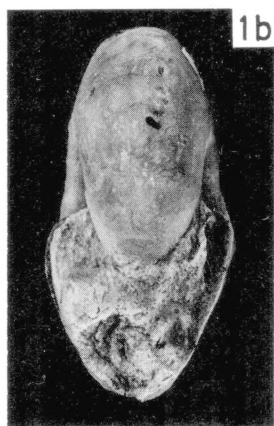
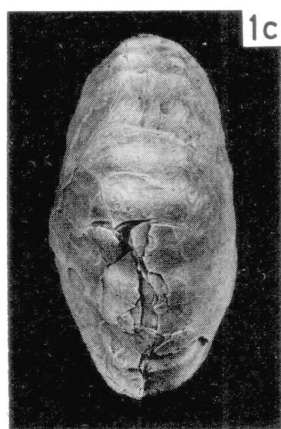
Ergänzungen zum Literaturverzeichnis:

- NILSSON-EHLE, H. 1908: Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer
und Weizen. -- Botan. Notiser, 1908. S. 257-294.
NILSSON-EHLE, H. 1909: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Wei-
zen I. Lund Univ. Årsskrift; N.F. Afd. 2, Bd. 5 Nr. 2:1-122.
NILSSON-EHLE, H. 1911: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Wei-
zen II. Lund Univ. Årsskrift; N.F. Afd. 2, Bd. 7 Nr. 6:1-84.
ZUEV, G.W. & NESIS, E.N. 1971: Kalmary., S. 1-348. Moskau.

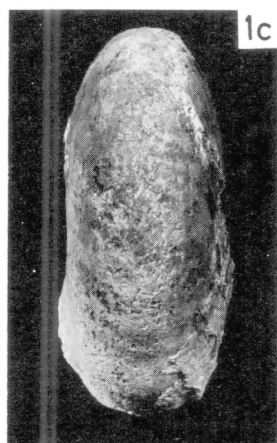








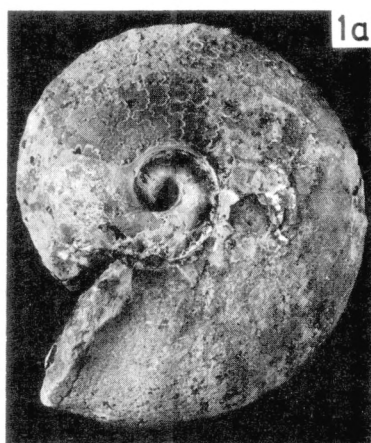
0 5 10 15 20 25 cm



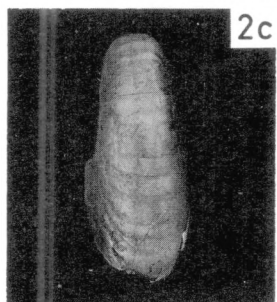
1c



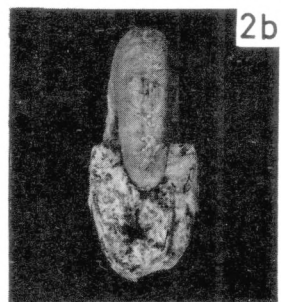
1b



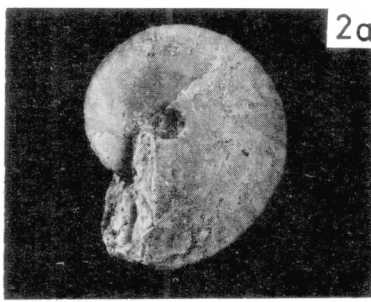
1a



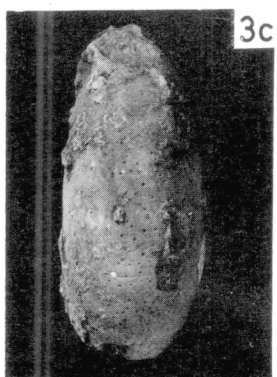
2c



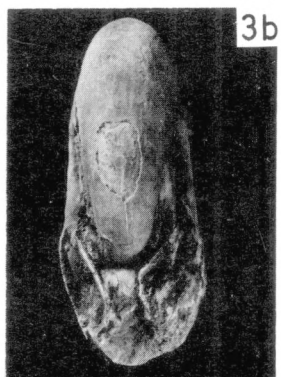
2b



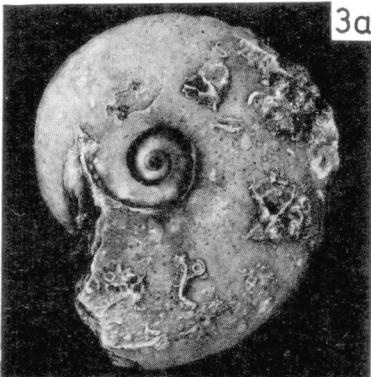
2a



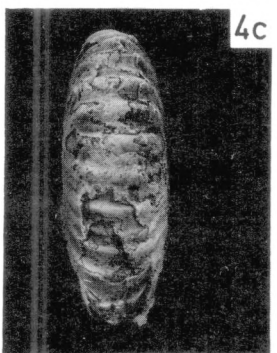
3c



3b



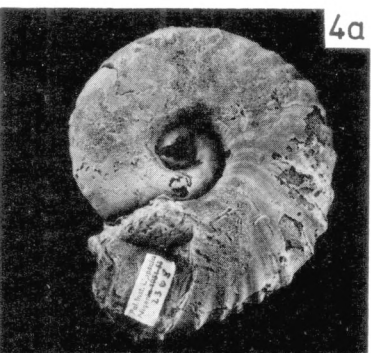
3a



4c

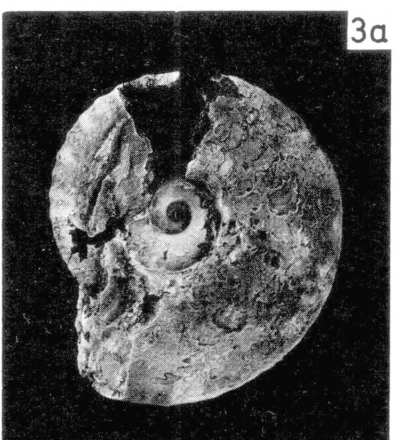
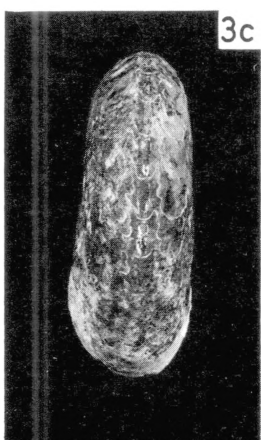
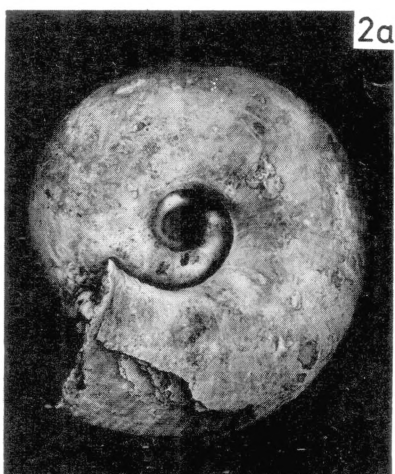
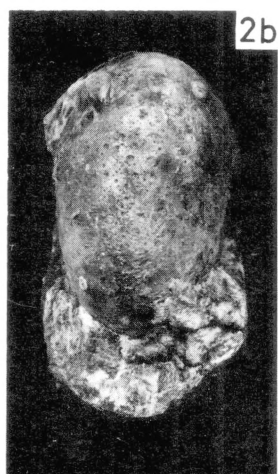
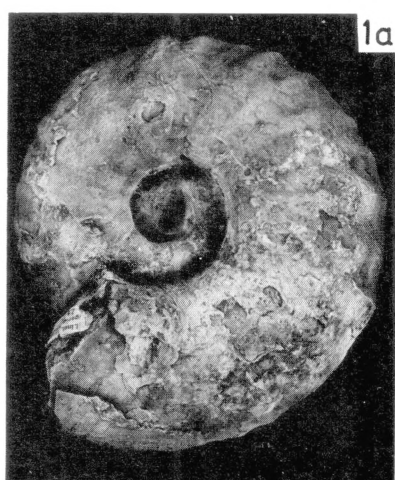


4b



4a

0 5 10 15 20 25 cm



0 5 10 15 20 25 cm

