Beih. Ber. Naturh. Ges.	5	Keller-Festschrift	Hannover 1968

Wechselbeziehungen zwischen angewandter Mikropaläontologie und Evolutionsforschung

Von FRANZ BETTENSTAEDT*)

Mit 11 Abbildungen

Zusammenfassung

Die angewandte Mikropaläontologie verdankt auch in Deutschland ihren raschen Aufschwung der Erdölindustrie, die Anfang der 30er Jahre begann, die in ihren Bohrungen durchteuften Schichten mit Hilfe von Mikrofossilien stratigraphisch zu gliedern. Ab 1938 wurden in dem reichlich anfallenden Foraminiferen-Material in zunehmendem Maße gleitende phylogenetische Reihen erkannt. Die biometrisch-statistische Analyse (ab 1950) ergab eine allmähliche zeitliche Verschiebung der Variationskurven und damit einen phylogenetischen Zeitmaßstab, der zuverlässige und detaillierte Altersbestimmungen ermöglichte. Zugleich vermittelte der Einblick in die statistisch erfaßten Populationsumwandlungen Hinweise für eine moderne „biologische" Taxonomie. — Ein Versuch, die phylogenetischen Datierungsmöglichkeiten für die Praxis noch stärker zu verfeinern, scheiterte an den Evolutionsschwankungen, die zu geringen Abweichungen von der generellen Entwicklungsrichtung geführt haben. Für diese regellosen, zufallsbedingten Schwankungen bot die Populationsgenetik eine ebenso plausible Erklärung wie die Mutations-Selektions-Theorie für den gesetzmäßigen Ablauf der gerichteten Artumwandlung. — Die Mikropaläontologie deckte ihrerseits (ab 1959) weitere Entwicklungsmodi (Abspaltung, Aufspaltung und Differenzierung) auf, die — erstmalig im fossilen Material variationsstatistisch nachgewiesen — wiederum für die Evolutionsforschung Bedeutung gewannen. Zahlreiche weitere Beobachtungen an abwandelnden Foraminiferen bestätigten auch im Detail vollauf die Vorstellungen der theoretischen Biologie und können teilweise als paläontologische Argumente für die Richtigkeit der Evolutionslehre gelten. Im Rahmen dieser sich ständig steigernden Wechselwirkung zwischen empirischer und theoretischer Forschung führte die populationsgenetische Deutung in den letzten Jahren zu einer neuen feinstratigraphischen Methode, die die von der Praxis ausgegangenen phylogenetischen Untersuchungen wieder in den praktischen Anwendungsbereich zurückführte.

Inhalt

1. Einleitung
2. Populationsumwandlung
3. Stratigraphie und „biologische" Taxonomie
4. Evolutionsschwankungen
5. Abspaltung, Aufspaltung und Differenzierung
6. Selektionstheorie
7. Methodischer Ausblick
8. Literatur

*) Prof. Dr. F. BETTENSTAEDT, c/o PREUSSAG, 3 Hannover, Leibnizufer 9.

1. Einleitung

Es ist eine aus Naturwissenschaften und Technik allgemein bekannte Tatsache, daß eine zweckfreie, reine Grundlagenforschung, wie sie vornehmlich an Hochschulen oder Forschungsinstituten betrieben wird, vielfach zu Ergebnissen führt, die später für die Praxis von größter Bedeutung werden. Doch die Beziehungen zwischen den wissenschaftlichen Forschungszentren und der Praxis sind nicht einseitig; auf vielen naturwissenschaftlichen Gebieten haben Industriegesellschaften selbst grundlegende Untersuchungen durchgeführt. Der von dieser Seite erzielte wissenschaftliche Fortschritt hat sich wiederum auf die Hochschulforschung ausgewirkt und teilweise sogar zur Einrichtung neuer Lehrstühle geführt. Auf weitere Sicht sind die Forschungsarbeiten der Privatunternehmen aber stets auf ihre Zwecke ausgerichtet und ihnen früher oder später zugute gekommen. Es gibt jedoch Beispiele, in denen solche Untersuchungen neben dem erreichten Ziel gleichzeitig weitab von der eingeschlagenen Arbeitsrichtung neue unvorhersehbare Einblicke eröffnet und Erkenntnisse vermittelt haben, wie man sie in der Regel nur von einer nicht zweckgebundenen Forschung erwartet. Von einem solchen Fall, dem der angewandten Mikropaläontologie innerhalb der Erdölindustrie, soll hier die Rede sein[1]).

Unter den mikroskopisch kleinen Fossilresten verschiedenster Organismen, die das Untersuchungsobjekt der Mikropaläontologie bilden, spielen die Foraminiferen — wegen ihres regelmäßigen und besonders häufigen Vorkommens in marinen Ablagerungen — die größte Rolle. Nach den ersten sporadischen Beschreibungen von Foraminiferen (seit 1731) wurde um 1800 schon häufiger über rezente und fossile Funde dieser Protozoen-Ordnung berichtet. 1826 konnte D'ORBIGNY in seiner klassischen Monographie bereits rund 700 Arten in ein System ordnen. Etwa von der Mitte des vorigen Jahrhunderts an datierten die ersten größeren Faunenbearbeitungen von Foraminiferen und anderen Mikrofossilien, besonders aus Tertiär, Kreide und Jura. Aus dieser Periode ist neben ROEMER, EHRENBERG, TERQUEM, GÜMBEL und vielen anderen vor allem der Name REUSS zu nennen, der mit der frühen Foraminiferen-Forschung unlöslich verbunden ist. Für weitere Einzelheiten sei auf die historischen Übersichten verwiesen, in denen STAESCHE (1950) und HILTERMANN (1958, 1965) ausführlich auf die Geschichte der Mikropaläontologie eingegangen sind.

---

[1]) Wechselbeziehungen zwischen Wissenschaft und Praxis verbinden oft auch Fachgebiete über die Grenzen eines Instituts — z. B. Paläontologie und Genetik, wie hier gezeigt werden soll — oder sogar über Fakultätsgrenzen hinweg wie in der Ingenieurgeologie. Dieser Zweig der angewandten Geologie, den besonders Prof. Dr. G. KELLER an der Technischen Universität Braunschweig vertritt, umfaßt das Grenzgebiet zwischen Geologie und Ingenieurwissenschaften (KELLER 1963, S. 140). Es ist fast trivial zu sagen, daß interdisziplinäre Querverbindungen der Gefahr einseitiger Spezialisierung entgegenwirken, mitunter überraschende Zusammenhänge aufdecken, methodische Vergleiche mit anderen Arbeits- und Denkweisen ermöglichen oder zu fruchtbaren Team-Arbeiten anregen können.

Während mehrere Forschergenerationen über ein Jahrhundert lang die große Formenfülle dieser winzigen Organismen beschrieben, blieb dennoch das Hauptinteresse der Paläontologie in systematischer, stratigraphischer und stammesgeschichtlicher Hinsicht stets mehr auf größere Fossilien gerichtet. Mikrofossilien waren schwerer zugänglich, mußten mit noch unzulänglichen Verfahren aus den Sedimentgesteinen herausgeschlämmt, aus den Schlämmrückständen isoliert und unter Mikroskopen untersucht werden, deren Qualität mit der unserer heutigen optischen Geräte nicht zu vergleichen ist[2]). — Diese Situation änderte sich von Grund auf gegen Ende des ersten Weltkriegs (1917), als die nordamerikanische Erdölindustrie begann, die in ihren Bohrungen durchteuften Schichten mit Hilfe von Foraminiferen einzustufen und zu gliedern (GALLOWAY 1933, S. 1). Die erfolgreiche Anwendung dieser Methode[3]) veranlaßte größere Erdölgesellschaften, eigene mikropaläontologische Laboratorien einzurichten, bessere Aufbereitungsverfahren zu entwickeln und einen Stab von Wissenschaftlern und Laboranten zu beschäftigen. Die bisher vorwiegend vom paläontologisch-systematischen Blickpunkt aus beschriebenen Mikrofossilien wurden nunmehr in einer vervielfachten Menge für stratigraphische Zwecke mikroskopiert. Neue Gliederungen wurden aufgestellt, erste Verbreitungstabellen erarbeitet und umfangreiche stratigraphische Grundlagenforschung betrieben. Fast 15 Jahre später griff diese Entwicklung auch auf Europa über. Folgende Daten und wichtigste Veröffentlichungen[4]) kennzeichnen die einzelnen Stadien des raschen Aufschwungs, den die angewandte Mikropaläontologie der intensiven Erdölbohrtätigkeit in NW-Deutschland verdankt:

1931 Einrichtung des ersten mikropaläontologischen Laboratoriums in Deutschland durch eine Erdölgesellschaft (HECHT 1937, S. 201).

1936 Beginn eines offenen Erfahrungsaustausches auf den „Austauschsitzungen für Mikropaläontologie und Stratigraphie" zwischen den Mikropaläontologen der Erdölindustrie und der Geologischen Landesämter.

1935—1949 Vorwiegend stratigraphisch orientierte Veröffentlichungen über NW-deutsche Mikrofaunen, teils mit provisorischen oder konventionellen Art-

---

[2]) Es erweckt größte Bewunderung für die Leistung der mikropaläontologischen Forscher des 18. und 19. Jahrhunderts, wenn man berücksichtigt, daß ihnen nur monokulare Mikroskope für ihre Beobachtungen und z. T. hervorragenden Zeichnungen zur Verfügung standen; das erste stereoskopische Binokular-Mikroskop wurde erst 1897 von ZEISS (Jena) gebaut.

[3]) Der Vorteil der Mikrofossilien liegt in ihrer Kleinheit (0,2—2 mm) sowie in ihrer hohen Stückzahl, die auch aus Bohrkernen mit begrenztem Durchmesser und — noch kostensparender — aus Spülproben gewonnen werden kann.

[4]) Diese Zusammenstellung erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit; sie enthält vor allem Arbeiten, die Verfasser bei seinen stratigraphischen Bestimmungen am häufigsten benutzt.

bestimmungen, teils noch mit Artnamen unter offener (Ziffern-)Nomenklatur[5]):

EICHENBERG 1935 (Unterkreide; mit Vorarbeiten ab 1933)
BARTENSTEIN & BRAND 1937 (Lias, Dogger)
STAESCHE 1938 (Tertiär)
WICHER 1938 (Lias)
HECHT 1938 (Unterkreide)
STAESCHE & HILTERMANN 1940 (Tertiär)
WICHER 1942 (Dogger, Malm, Unter- und Oberkreide)
WICK 1943 (tieferes Tertiär)
HILTERMANN 1949 (Jura bis Tertiär)
WOLBURG 1949 (Wealden)
BRAND 1949 (Dogger, Valendis)

1944—1949 Vorwiegend ökologisch-paläogeographische Studien an tertiären Mikrofaunen:

BETTENSTAEDT 1944, 1949
FAHRION 1949

1950—1966 Phylogenetische, meist biometrisch-statistische Untersuchungen an abwandelnden Arten, hauptsächlich aus Unterkreide und Oberkreide, vereinzelt Jura (Gattungszugehörigkeit der Arten in Klammern):

HILTERMANN & KOCH 1950, 1955, 1957 *(Bolivinoides, Neoflabellina)*
ALBERS 1952 *(Vaginulina)*
BETTENSTAEDT 1952, 1958, 1962 *(Conorotalites, Cytherelloidea, Bolivinoides* u. a.)
HILTERMANN 1952 *(Bolivinoides, Neoflabellina* u. a.)
GRABERT 1959 *(Gaudryina, Spiroplectinata)*
WOLBURG 1959, 1962 *(Cypridea)*
LUTZE 1960 *(Lophocythere)*
ZEDLER 1961 *(Marssonella, Spiroplectammina, Frondicularia, Lagena)*
TRIEBEL in BARTENSTEIN & BETTENSTAEDT 1962 *(Protocythere)*
GERHARDT 1963 *(Haplophragmium, Triplasia)*
AL-ABAWI 1964 *(Verneuilinoides)*
WITTHUHN 1965 *(Bolivina)*
MICHAEL 1966 *(Gavelinella, Gavelinopsis)*
BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1965, 1966 *(Pleurostomella, Lagena)*

1950—1967 Moderne taxonomische und feinstratigraphische Bearbeitungen NW-deutscher Foraminiferen-Faunen:

BARTENSTEIN & BRAND 1951 (Valendis)
BARTENSTEIN 1952, 1962, 1965 (Revision zu HECHT 1938, Unterkreide)
HILTERMANN & KOCH 1955 (Maastricht/Campan)
HOFKER 1957 (Oberkreide)
LUTZE 1960 (Callovien, Oxfordien)
ELLERMANN 1960 (Oligozän)
ZEDLER 1961 (Ober-Hauterive)
SPIEGLER 1965 (Mittel-Oligozän)
MICHAEL 1967 (Barrême)

[5]) Eine bemerkenswerte Ausnahme bilden die schon 1938 und 1940 erschienenen Veröffentlichungen von TRIEBEL, in denen stratigraphisch wichtige Unterkreide-Ostracoden vorbildlich taxonomisch bearbeitet wurden. Hierzu ist auch die ebenfalls bei Senckenberg durchgeführte Arbeit über Ostracoden des Purbeck und Wealden von MARTIN (1940) zu rechnen.

sowie NW-deutscher Ostracoden-Gattungen oder -Faunen:

TRIEBEL 1950, 1951 (Dogger)
SCHMIDT 1955 (mittlerer Malm)
MALZ 1958, 1959, 1962, 1966 (Malm, Dogger)
BARTENSTEIN 1959 (Valendis)
KLINGLER & NEUWEILER 1959 (Lias β)
WOLBURG 1959 (Wealden)
BRAND & MALZ 1961—1966 (Dogger)
PLUMHOFF 1963 (Aalenium, Bajocium)

1962 Zusammenfassende, taxonomisch überprüfte Darstellung der stratigraphischen Ergebnisse in Devon bis Tertiär, ab Keuper auch mit faziellen und paläogeographischen Hinweisen:

BARTENSTEIN, BETTENSTAEDT, BISCHOFF, BRAND, DOEBL, FAHRION, HILTERMANN, KLINGLER, KOCH, MALZ, MARTIN, SIMON, WICHER, WICK, WOLBURG („Leitfossilien der Mikropaläontologie", zitiert unter SIMON & BARTENSTEIN 1962)

In dieser Zusammenstellung dokumentiert sich u. a. die stratigraphische und taxonomische Forschungsarbeit, die allein im norddeutschen Raum über drei Jahrzehnte lang geleistet wurde. Bei dem ungeheuren Material, das im Rahmen der Routinebestimmungen täglich unter dem Binokular durchmustert wurde, war es nicht verwunderlich, daß man schon früh bei einigen Arten leichte morphologische Veränderungen im Zeitablauf feststellte. Diese ersten Hinweise auf Artumwandlungen wurden nach dem zweiten Weltkrieg (1946) näher untersucht und führten 1950 zu den erwähnten ersten phylogenetischen Veröffentlichungen. Heute überblicken wir, daß nur 7—10% der Arten einer Foraminiferen-Fauna Abwandlungen erkennen lassen. Mit diesem kleinsten, aber in mehrfacher Hinsicht interessantesten Teil der Fauna wollen wir uns im folgenden befassen.

2. Populationsumwandlung

Die erste phylogenetische Entwicklungsreihe, die in dem reichen, aus NW-deutschen Erdölbohrungen anfallenden Material entdeckt wurde, war die der Oberkreide-Gattung *Bolivinoides*. Schon 1938 hatte WICHER in einem Vortrag auf den genetischen Zusammenhang dreier *Bolivinoides*-Arten hingewiesen[6]) und später ein Stammbaumschema veröffentlicht (WICHER 1949, Taf. 7). 1950 erschien die eingehende Monographie von HILTERMANN & KOCH, die die Beobachtungen von WICHER vollauf bestätigte, sie ergänzte (6 Arten und Unterarten) sowie morphologisch, biometrisch und taxonomisch begründete. Weitere *Bolivinoides*-Arten und -Unterarten haben haben REISS (1954) aus Israel, EDGELL (1954) aus Australien, HOFKER (1957) aus Deutschland und BECKMANN & KOCH (1964) aus Trinidad beschrieben. Einen Überblick über die gesamte *Bolivinoides*-Evolution mit 15 Arten und Unterarten gab HILTERMANN (1963).

[6]) Protokoll der 26. Austauschsitzung für Mikropaläontologie am 25. 3. 1938 in Nienhagen (unveröffentlicht). — Hinweis auf diese Sitzung und die dort vorgetragene „Bolivinen-Gliederung" in WICHER 1939 a (ergänzt in WICHER 1939 b).

WICHER hat erstmals die zeitlich-phylogenetische Aufeinanderfolge von *B. strigillatus*, *B. decoratus* und *B. draco* sowie deren wesentlichste Unterschiede (Verhältnis von Gehäuselänge zu größter Gehäusebreite und Skulptur) erkannt. Als ungefähren diagnostischen Anhaltspunkt gab er damals für den Längen-Breiten-Index der 3 auseinander hervorgegangenen Arten die Werte 3 : 1, 2 : 1 und 1 : 1 an. Diese schematischen Zahlenangaben waren für Verfasser der Anlaß, sie durch genauere Werte zu ersetzen; sie wurden 1946 zunächst durch Messungen an fotografischen Abbildungen (vorwiegend aus WICHER 1942, Taf. 24 und 26) gewonnen und zusammen mit dem abwandelnden Schalenumriß in stratigraphi-

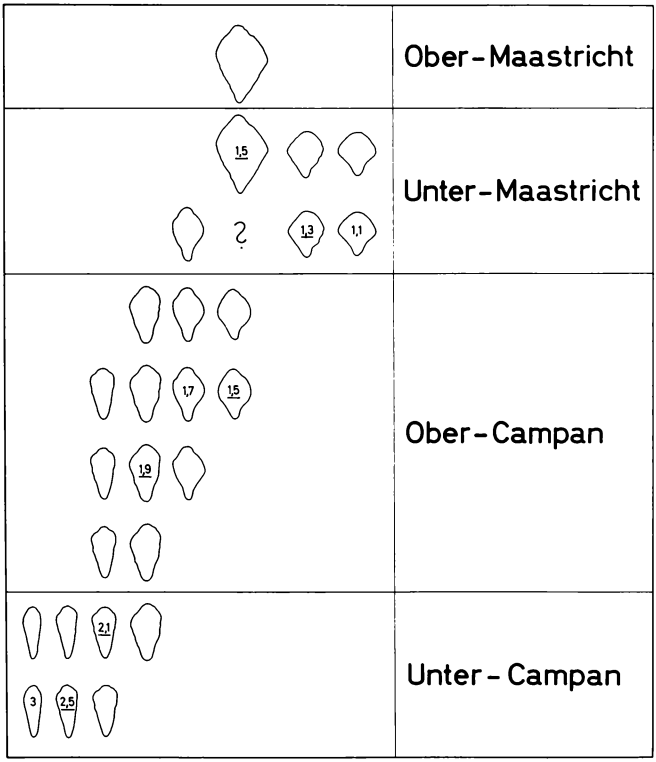


Abb. 1: „Varianten und Mutanten von *Bolivinoides*" (aus der WICHERschen „Bolivinen-Gliederung").
Unterstrichene Zahlen innerhalb der Schalenumrisse: Längen-Breiten-Index nach Messungen an fotografischen Abbildungen, besonders aus WICHER (1942, Taf. 24 und 26); übrige Zahlen inter- oder extrapoliert. — Gehäuselänge 0,5—0,8 mm.
Das Prinzip der zeitlich-stratigraphischen Anordnung von Variationsreihen wurde später auch allen Darstellungen von Variationskurven zugrunde gelegt.
Entwurf 1946 (Titel gekürzt, Darstellung vereinfacht, Zeitskala an die internationale Gliederung angepaßt).

scher Anordnung dargestellt (Abb. 1). Dieser erste Versuch, der schon in HILTERMANN (1949, S. 329, Abb. 1) abgebildet ist, wurde später in verbesserter Darstellung von HILTERMANN & KOCH (1950, Abb. 2—4) und WICHER & BETTENSTAEDT (1957, S. 14, Abb. 1) weitergeführt.

Obwohl der Entwurf 1946 (Abb. 1) nur als Grundlage für spätere variationsstatistische Messungen vorgesehen war, zeigt er schon die beiden wichtigsten Beobachtungen, die sich in der Folgezeit bei allen phylogenetischen Foraminiferen-Reihen als kennzeichnende Gesetzmäßigkeit herausgestellt haben:

1. Eine gewisse Variationsbreite innerhalb jeder Population; sie umfaßt ancestrale und progressive Varianten, wobei die progressiven Individuen die künftige, zeitlich-vertikale Entwicklung schon in der Horizontalen, der Zeitebene, andeuten.
2. Die allmähliche, zeitliche Verschiebung der Variationsbreiten in stratigraphisch aufeinanderfolgenden Horizonten.

Die bei diesem ersten Versuch ermittelten Variationsbreiten waren in ihren Grenzwerten naturgemäß noch sehr unvollständig[7]), wie schon wenige Jahre darauf ein Vergleich mit den von HILTERMANN & KOCH (1950, S. 627, Abb. 6) veröffentlichten 7 Variationskurven von *Bolivinoides* zeigte. Für einen näheren Einblick waren jedoch Messungen an Populationen erforderlich, die aus einem Profil in dichten Probenabständen aufgesammelt waren.

Diesen Messungen lagen folgende Überlegungen zugrunde. Wenn die Gesamtevolution der Gattung *Bolivinoides* in Richtung einer zunehmenden Schalenverbreiterung (Abnahme des Längen-Breiten-Index) verlief, sollte auch die infraspezifische Entwicklung der einzelnen Arten derselben Richtung folgen. Solange dies aber nicht durch Meßwerte geprüft war, mußte damit gerechnet werden, daß sich die Variationskurven im Zeitablauf entweder „kontinuierlich, sprunghaft oder stellenweise rückläufig" ändern (Brief des Verfassers an Dr. H. HILTERMANN vom 18. 3. 1950).

Eine kontinuierliche Verschiebung der Kurven würde eine exakte Stratigraphie ermöglichen. Außerdem könnte man mit der jeweiligen Entwicklungshöhe einer abwandelnden Art zu weitaus genaueren Altersbestimmungen gelangen als nur auf Grund ihrer gesamten Vertikalreichweite bzw. ihrer Lebensdauer. Für dieses Vorhaben stand unweit Hannover (Meßtischblatt Lehrte 3625) ein ungestörtes Oberkreide-Profil zur Verfügung. Als Folge des Krieges war die Bahnstrecke Hannover—Lehrte stellenweise von zahlreichen Bombentrichtern flankiert. Da die Bahnlinie den Westflügel der Lehrter Oberkreidemulde — westlich des Salzstocks Lehrte — annähernd senkrecht zum Streichen querte, erschloß die punktartige Trichterreihe einen breiten Ausstrich von Ober-Campan, das mit 8—13° nach E einfiel und etwa 350 m wahrer Mächtigkeit entsprach (BETTENSTAEDT & DIETZ 1957, S. 482—483; BETTENSTAEDT 1960, S. 62). Aufsammlungen aus

[7]) Es erhob sich damals die Frage, ob die beiden unregelmäßigen Begrenzungslinien der äußersten Extremvarianten in Abb. 1 bei vollständigem Material nicht zwei „schräg" verlaufende Gerade bilden würden — eine Frage, die erst 6 Jahre später eindeutig verneint werden konnte (Kapitel 4).

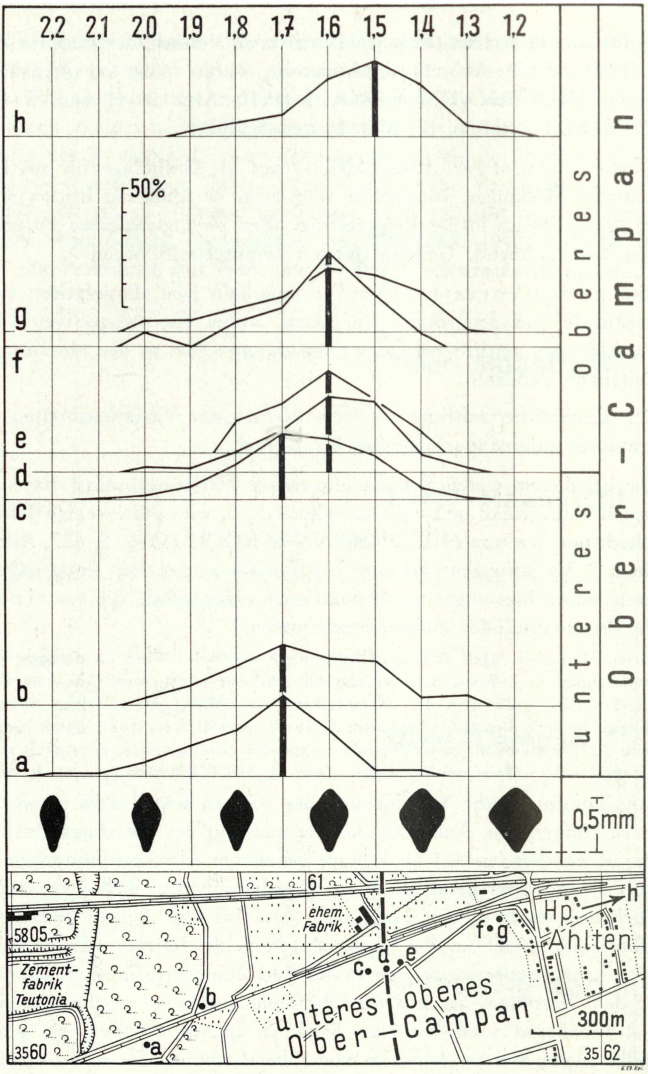


Abb. 2: Variationskurven von *Bolivinoides decoratus decoratus* (JONES). — Die Proben wurden 1949—1951 aus dem flach nach E einfallenden Ober-Campan der Lehrter Oberkreidemulde an der Bahnstrecke Hannover—Lehrte aus Bombentrichtern, seismischen Schußbohrlöchern und einer Aufgrabung aufgesammelt (Meßtischblatt Lehrte 3625).
Abszisse: Längen-Breiten-Index; Ordinate: Prozentuale Stückzahl pro Klasse. — Die Schalenumrisse (unten) entsprechen den Indizes (oben). Der zeitliche Abstand der Kurven entspricht dem der Entnahmepunkte der Proben. — Beobachtete Evolutionsdauer: rd. 5 Millionen Jahre.
Individuenzahlen der Populationen: a = 77, b = 127, c = 208, d = 189, e = 44, f = 49, g = 42, h = 141. — Aus BETTENSTAEDT 1960, Abb. 2.

diesen Trichtern, ergänzt durch Proben aus seismischen Schußbohrlöchern und Aufgrabungen lieferten in den Jahren 1949—1951 reiche, gut horizontierte Populationen von *Bolivinoides decoratus decoratus* (JONES). Variationsstatistische Messungen an 8 dieser Populationen ergaben eine kontinuierliche Verschiebung des Längen-Breiten-Index (Abb. 2). — Wählt man zur Kennzeichnung der Entwicklungshöhe einer abwandelnden Population das Häufigkeitsmaximum einer Variationskurve[8]), kann die Lebensdauer der Art unterteilt werden in

decoratus 1,5-Zone *decoratus* 1,6-Zone	oberes Ober-Campan
decoratus 1,7-Zone	unteres Ober-Campan

Das Ergebnis der Messungen entsprach den Erwartungen. Nunmehr war es möglich, allein mit Populationen von *Bolivinoides decoratus decoratus* unteres von oberem Ober-Campan zu trennen sowie das obere Ober-Campan noch zu untergliedern[9]). Demgegenüber reicht die Lebensdauer der Art vom hohen Unter-Campan bis ins Unter-Maastricht (HILTERMANN & KOCH 1962, S. 315).

In den folgenden Jahren wurden die *Bolivinoides*-Messungen auf den Zeitraum Ober-Santon bis Ober-Maastricht ausgedehnt. Das Material stammte aus Erdölbohrungen, die sich über den gesamten NW-deutschen Sedimentationsraum verteilen. 15 stratigraphisch übereinander geordnete Variationskurven ergaben — zusammen mit 6 Messungen von HILTERMANN & KOCH (1950) — ein Bild, das die Evolution der Gattung *Bolivinoides* in NW-Deutschland an Hand des Schalenumrisses widerspiegelt (BETTENSTAEDT 1958, S. 122—124, Abb. 3). Von diesen 21 Kurven sind die 11 repräsentativsten Populationen von *Bolivinoides strigillatus* (CHAPMAN), *B. decoratus* (JONES) und *B. draco* (MARSSON) in einer vereinfachten, möglichst anschaulichen Graphik dargestellt (Abb. 3) — ohne die frühe Abspaltung von *Bolivinoides draco miliaris* HILTERMANN & KOCH zu Beginn des Ober-Campan und ohne die bis ins Ober-Maastricht persistierende *Bolivinoides decoratus giganteus* HILTERMANN & KOCH.

[8]) Das Häufigkeitsmaximum einer Verteilungskurve wird in der Statistik als Dichtemittel (WEBER 1957) oder Modalwert (MARSAL 1967, S. 15) bezeichnet. Verfasser (1958, 1960, 1962) verwendet den verständlicheren Ausdruck Gipfelwert oder Kurvengipfel.

[9]) In ähnlicher Weise hatte schon BRINKMANN (1929, S. 238) angeregt, bei einer abwandelnden Entwicklungsreihe feinere Unterteilungen durch einen Meßwert vorzunehmen, der dem Unterartnamen folgen würde:

Kosmoceras (Zugokosmoceras) enodatum enodatum, Enddurchmessermittelwert = 56 mm.

Dieses Verfahren hat neuerdings ERNST (1964) für die stratigraphische Verfeinerung der *Gonioteuthis*-Reihe im Santon und Unter-Campan angewendet; nach ihm (S. 168) sind statistisch gemittelte Zahlenwerte exakter als „die durch unterschiedliche Definition belasteten Artnamen".

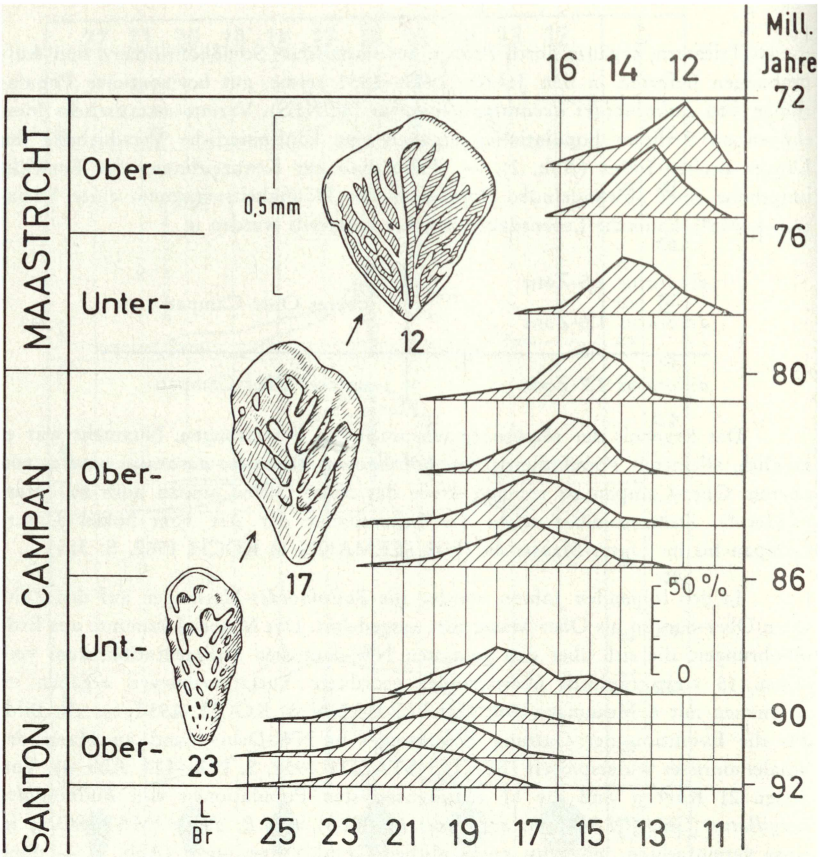


Abb. 3: Evolution der Foraminiferen-Gattung *Bolivinoides* in der höheren Oberkreide NW-Deutschlands. — Vereinfachte Darstellung der drei auseinander hervorgegangenen Hauptarten *Bolivinoides strigillatus* (CHAPMAN), *B. decoratus* (JONES) und *B. draco* (MARSSON) — ohne die sich zu Beginn des Ober-Campan abspaltende *B. draco miliaris* HILTERMANN & KOCH und ohne die bis ins Ober-Maastricht persistierende *B. decoratus giganteus* HILTERMANN & KOCH.
Die Gattungsentwicklung ist gekennzeichnet durch die kontinuierliche Verbreiterung der Gehäuse sowie durch die Umwandlung der ursprünglichen Knotenskulptur zu kurzen und schließlich langen, kräftigen Rippen. — Evolutionsdauer: rd. 20 Millionen Jahre (siehe Zeitskala rechts).
B. strigillatus (links unten) nach HILTERMANN & KOCH 1962, Taf. 48, Fig. 11. — Reichweite: Ober-Santon bis Unter-Campan.
B. decoratus decoratus (Mitte) nach HILTERMANN & KOCH 1950, Abb. 2, Fig. 19. — Hauptverbreitung: Ober-Campan.
B. draco draco (oben) nach HILTERMANN & KOCH 1950, Abb. 5. Fig. 69. — Maastricht.
Abszisse: Längen-Breiten-Index (Verhältnis von Schalenlänge zu größter Schalenbreite), multipliziert mit 10; Ordinate: Stückzahl pro Klasse in Prozenten zur Gesamtindividuenzahl der Population.
Individuenzahlen der Populationen (von unten nach oben): 248, 240, 103, 118, 208, 350, 233, 141, 88, 263, 42.
Die 11 ausgewählten Populationen stammen aus dem gesamten NW-deutschen Sedimentationsraum. Zwei Messungen nach HILTERMANN & KOCH (1950, Abb. 6), 9 Messungen nach BETTENSTAEDT (1958, Abb. 3).

Wie aus Abb. 2 und 3 ersichtlich, sind die Variationskurven in einem rechtwinklig-zweidimensionalen Koordinatensystem aufgetragen, dessen Abszisse, in Klassen eingeteilt, die Merkmalsskala darstellt, während die Ordinate die jeweilige Anzahl der Individuen einer Klasse in Prozenten zur Gesamtindividuenzahl der Population angibt. Mit der stratigraphischen Anordnung mehrerer Variationskurven können Merkmalsskala, Stückzahlskala und Zeitskala zu einer einzigen graphischen Darstellung kombiniert werden, wobei sich alle Kurven auf die gleiche

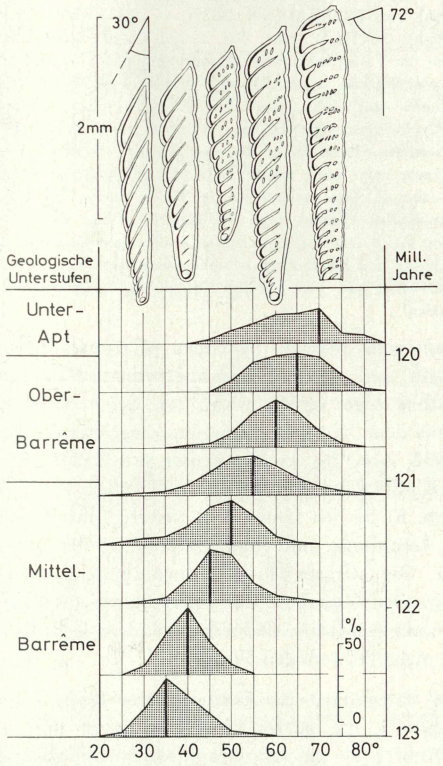


Abb. 4: Variationskurven von *Vaginulina procera* ALBERS aus der NW-deutschen Unterkreide. — Beispiel für eine infraspezifische Populationsumwandlung. Beobachtete Evolutionsdauer: über 3 Millionen Jahre (siehe Zeitskala rechts).

Abszisse: Nahtwinkel (Winkel zwischen Rückenrand und Nähten); Merkmalsklassen von 23—27° zu 25°, von 28—32° zu 30° usw. zusammengefaßt; Ordinate: Prozentuale Stückzahl pro Klasse. — Zeichnungen der Gehäuse nach ALBERS (1952).

Individuenzahlen der Populationen (von unten nach oben): 124, 164, 20, 65, 189, 56, 18, 31. Die meisten Proben stammen aus der Umgebung Hannovers (Ziegeleien Berenbostel und Moorberg). Messungen nach ALBERS (1952, Abb. 26), ZEDLER (1960, Abb. 3) und BETTENSTAEDT (1962, Abb. 5). — Einige Variationskurven wurden nach dem von SIMON (in SIMON & BARTENSTEIN 1962, S. 9) angegebenen Verfahren ausgeglichen.

Abszisse beziehen und so einen unmittelbaren zeitlichen Vergleich ermöglichen. Da der Evolutionsablauf auf diese Weise am besten veranschaulicht wird, sind Variationskurven für unsere Zwecke anderen statistischen Darstellungsmethoden vorzuziehen (GRABERT 1959, S. 24; BETTENSTAEDT 1962, S. 404).

Die ersten variationsstatistischen Messungen an fossilen Brachiopoden, Gastropoden, Korallen, Ammoniten und Trilobiten haben GOSSELET 1894, WILLIAMS 1910, WEDEKIND 1916, R. RICHTER 1916, 1928, KLÄHN 1920, v. BUBNOFF 1921, LOTZE 1928, KAUFMANN 1933 u. a. durchgeführt (zitiert in BRINKMANN 1929, S. 22—23 und GRABERT 1959, S. 23). Das klassische Standardwerk ist jedoch unbestritten die biometrisch-statistische Untersuchung an Dogger-Ammoniten *(Kosmoceras)* von BRINKMANN (1929). — Bei fossilen Protozoen war es, soweit Verfasser bekannt, zunächst SCHMID (1934, Taf. 2 und 3), der seine eingehenden Messungen an pliozänen Foraminiferen in Variationskurven (Frequenzpolygone) darstellte. Später hat COSIJN (1938, Taf. 2—5) — wohl erstmals in der Mikropaläontologie — eine Aufeinanderfolge von Foraminiferen-Populationen statistisch ausgewertet. Einige seiner „frequency-curves arranged chronologically" von *Cycloclypeus guembelianus* BRADY aus dem Oligozän und Unter-Miozän Spaniens lassen eine zeitliche Verschiebung der Gipfelwerte erkennen. Die phylogenetische Umwandlung von *Cycloclypeus* hatte schon früher TAN SIN HOK (1932) an Material aus Indonesien näher untersucht und dabei in einer grundlegenden Arbeit zuerst den Modus einer Populationsverschiebung bei Foraminiferen erkannt (vgl. POKORNY 1958, S. 49—50). Allerdings glaubte TAN in der Entwicklung dieser Gattung sprunghafte Änderungen zu sehen. DROOGER (1955), der eigens dieser Frage nachging und *Cycloclypeus*-Populationen aus dem gleichen Gebiet (Ost-Borneo) wie TAN statistisch bearbeitet hat, kam zu dem Schluß, daß „Saltationen in der Evolution von *Cycloclypeus* fraglich seien".

Unter den eingangs zitierten deutschen Mikropaläontologen war ALBERS (1952) der erste Autor, der stratigraphisch angeordnete Variationskurven einer fast lückenlosen Populationsfolge veröffentlicht hat. Seine Messungen an *Vaginulina procera* ALBERS aus dem Mittel-Barrême der Ziegeleigrube Berenbostel bei Hannover (ALBERS 1952, Abb. 26) wurden später von ZEDLER (1960, Abb. 3) und dem Verfasser (BARTENSTEIN & BETTENSTAEDT 1962, Abb. 21; BETTENSTAEDT 1962, Abb. 5) bis ins Unter-Apt weitergeführt. Eine Umzeichnung der ergänzten Kurven, kombiniert mit einer Darstellung der abwandelnden Gehäuse gibt Abb. 4 wieder. Die infraspezifische Umwandlung der Art kommt am deutlichsten in der gleitenden Zunahme des Nahtwinkels (Winkel zwischen Rückenrand und Nähten) zum Ausdruck; dadurch verändern sich die zunächst „schiefen" Kammern zu einer mehr rechteckigen Form.

Eine weitere unterkretazische Foraminiferen-Reihe bilden drei Arten der Gattung *Conorotalites*[10]), die zuerst 1952 beschrieben und — ähnlich wie die Schalenumrisse in Abb. 1 — als stratigraphisch übereinandergestellte Variationsreihen abgebildet wurden (BETTENSTAEDT 1952, Taf. 4). Auch bei dieser Artenreihe kann die Gehäuse-Umwandlung durch ein Winkelmerkmal erfaßt wer-

[10]) Die drei unmittelbar auseinander hervorgegangenen Taxa hat Verfasser 1952 wegen der relativ geringen Merkmalsänderungen als zeitliche Unterarten (historische Rassen) ausgeschieden und hauptsächlich durch ihre wechselnde Variationsbreite definiert. Die ursprünglichen Unterarten wurden später von KAEVER (1958, 1961) in den Artenrang erhoben (vgl. BETTENSTAEDT 1962, S. 419).

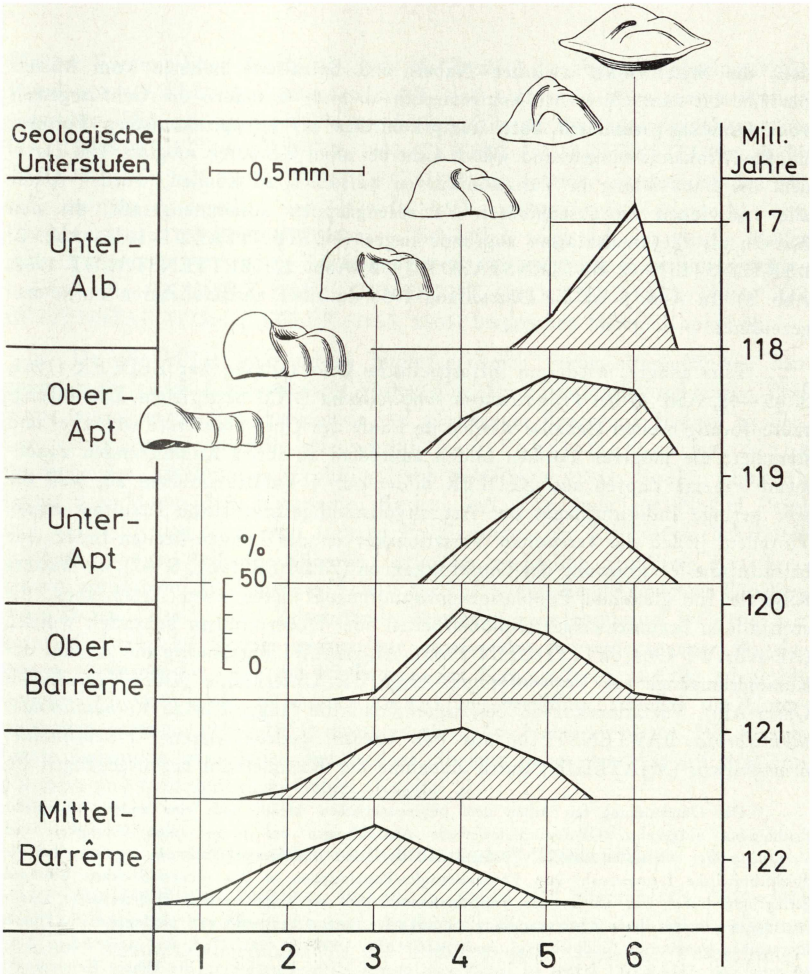


Abb. 5: Evolution der Foraminiferen-Gattung *Conorotalites* in der NW-deutschen Unterkreide. — Beispiel für eine zeitliche Artenreihe (transspezifische Artumwandlung): *Conorotalites bartensteini* (unteres Mittel-Barrême) — *C. intercedens* (oberes Mittel-Barrême) — *C. aptiensis* (BETTENSTAEDT) vom Ober-Barrême bis Unter-Alb. — Beobachtete Evolutionsdauer: rd. 4,5 Millionen Jahre (siehe Zeitskala rechts).
Abszisse: Variantengruppen 1—6, gekennzeichnet durch die Gehäusegestalt (von der Mündungsseite aus betrachtet):

1. Rechteckig-gerundet, niedrig;
2. Rechteckig-gerundet, hoch;
3. Stumpfkonisch, eine Seitenwand schräg abfallend;
4. Stumpfkonisch, beide Seitenwände schräg;
5. Spitzkonisch-hoch;
6. Spitzkonisch-flach, Nabelseite schwach glockenförmig.

Ordinate: Prozentuale Stückzahl pro Klasse.
Individuenzahlen der Populationen (von unten nach oben): 224, 64, 101, 118, 36, 106.
Die Proben stammen aus der Ziegelei Berenbostel bei Hannover und Bohrungen des Erdölfeldes Georgsdorf im Emsland. — Nach BETTENSTAEDT 1958, Abb. 2 (umgezeichnet).

den; die Seitenwinkel zwischen Nabel- und Spiralseite nehmen vom Mittel-Barrême bis zum Unter-Alb kontinuierlich ab und verändern die Gehäusegestalt von rechteckig-gerundeten über stumpfkonischen bis zu spitzkonischen Formen. Exakte Winkelmessungen sind jedoch nicht bei allen Gehäusen möglich. Um trotzdem die Entwicklung in Variationskurven darstellen zu können, wurden später alle Individuen zu auszählbaren Variantengruppen zusammengefaßt, die den Kurven als Merkmalsklassen zugrunde liegen (BETTENSTAEDT 1958, Abb. 2; BARTENSTEIN & BETTENSTAEDT 1962, Abb. 22; BETTENSTAEDT 1962, Abb. 6). In Abb. 5 ist die Darstellung 1958 zu einer anschaulicheren Form umgezeichnet.

Eine andere, wiederum infraspezifische Umwandlung hat ZEDLER (1961, S. 45—48, Abb. 6) bei *Frondicularia simplicissima* DAM beschrieben. Die anfangs rautenförmig-breiten Gehäuse werden im Laufe des Ober-Hauterive schlanker und schmaler; die jüngeren Formen bilden außerdem an ihren Kammerenden zunehmend winzige Zapfen aus. ZEDLER bildet nur 4 Variationsreihen ab, weil die sehr geringe Individuenzahl der Art unvollständige statistische Resultate ergab. Trotzdem ließen die versuchten Variationskurven des Längen-Breiten-Index eine beträchtliche Verschiebung der Gipfel erkennen (ZEDLER 1961, S. 47). — Weitere Beispiele für gleitende Populationsumwandlungen bieten zwei Artenreihen, die ebenfalls in Braunschweiger Diplomarbeiten oder Dissertationen behandelt wurden (AL-ABAWI 1964, WITTHUHN 1965). AL-ABAWI untersuchte die Anzahl der Kammerumgänge bei *Verneuilinoides*-Arten der Unterkreide (Ober-Valendis bis Unter-Alb). Variationskurven bestätigten, daß die langgestreckte *Verneuilinoides subfiliformis* BARTENSTEIN aus der älteren, gedrungeneren *Verneuilinoides neocomiensis* (MJATLIUK) durch Zunahme der Kammerzahl hervorgegangen ist.

Die Untersuchung hat neben dem phylogenetischen Ablauf noch eine andere biologische Erscheinung aufgezeigt. Ökologisch-statistische Auszählungen der prozentualen Häufigkeit von *Verneuilinoides* sowie des Anteils von Sand und Pyrit in 41 Schlämmrückständen ergaben, daß die durchschnittliche Kammerzahl von *Verneuilinoides*-Populationen in den sauerstoffreichen Biotopen geringfügig höher war als in den Faulschlammbezirken mit stagnierendem Bodenwasser. Damit überlagern sich bei dieser Artumwandlung modifikative (umweltbedingte) und phylogenetische (durch Mutationen gesteuerte) Einflüsse (vgl. auch MICHAEL 1966, S. 424). Nach der statistischen Auswertung von AL-ABAWI (1964) ist jedoch vom oberen Mittel-Barrême an die höhere Kammerzahl in der jüngeren Art e r b l i c h und von Umweltfaktoren unabhängig geworden. Damit wurden nach einer Zeit von rd. 10 Jahrmillionen (Ober-Valendis bis Mittel-Barrême) Modifikanten durch Mutanten ersetzt — ein Vorgang, der in der Evolutionsliteratur (RENSCH 1954, S. 199; KÜHN 1965, S. 267—268) theoretisch gefordert wird und hier erstmals in einem paläontologischen Beispiel zu erkennen ist.

WITTHUHN (1965) konnte die Ablösung einer *Bolivina* n. sp. im Lias γ durch die jüngere *Bolivina liasica liasica* (TERQUEM) im Lias δ durch sich allmählich verlagernde Variationskurven des Längen-Breiten-Index veranschaulichen. Schmale Gehäuse mit ovalem Querschnitt wandeln sich zu breiten Formen mit scharfkantig-zugespitzten Schmalseiten. Im unteren Lias δ bilden viele Populationen Ansätze zu Nahtwülsten aus *(Bolivina liasica amalthea* BRAND). —

Weitere Foraminiferen-Arten aus Jura bis Tertiär, die ebenfalls kontinuierliche Populationsverschiebungen erkennen lassen, sind noch nicht biometrisch-statistisch untersucht. Dies gilt auch für die auf S. 340 zitierten abwandelnden Ostracoden (BETTENSTAEDT 1958, LUTZE 1960, TRIEBEL in BARTENSTEIN & BETTENSTAEDT 1962). Allein WOLBURG (1959) hat in einer eingehenden Bearbeitung mehrere Artenreihen von *Cypridea* in Variationskurven dargestellt, deren Gipfelwerte sich zeitlich verschieben. — Schließlich zeigt sich der gleiche Modus auch in einzelnen Stadien der komplizierter verlaufenden Foraminiferen-Evolutionen, die GRABERT (1959), GERHARDT (1963), MICHAEL (1966) und BETTENSTAEDT & SPIEGLER (1965, 1966) beschrieben haben (Kapitel 5).

Da alle bisher untersuchten phylogenetischen Foraminiferen-Reihen ausnahmslos die gleiche kontinuierliche Verlagerung der Variationsbreiten zeigen, darf hierin eine gesetzmäßige Erscheinung von allgemeiner Bedeutung gesehen werden. Die Verschiebung entspricht offensichtlich einer Populationsumwandlung im Sinne der „phyletischen Evolution" von SIMPSON (1951, S. 282, Abb. 31), ferner dem Modus der „historischen Rassen- und Artbildung" (RENSCH 1954) und schließlich den schon von anderen Fossilgruppen her seit langem bekannten „orthogenetischen Reihen". Allerdings gründen sich solche geradlinig fortschreitenden, gerichteten „Orthogenesen" meist nur auf wenige Funde einzelner Fossilien, die noch dazu durch weite Zeitabstände voneinander getrennt sind, während hier kontinuierliche Folgen unmittelbar auseinander hervorgegangener Populationen vorliegen. Da aber die Phylogenie der Foraminiferen nur das schon bekannte Phänomen einer gerichteten Entwicklung bestätigte, schienen die Untersuchungen anfangs (1946—1953) nichts grundsätzlich Neues zu bieten. Die wesentlichste Bedeutung phylogenetischer Reihen sah man daher zunächst auf stratigraphischem und taxonomischem Gebiet (Kapitel 3).

3. Stratigraphie und „biologische" Taxonomie

Stratigraphische Tabellen, wie sie in vielen der eingangs (S. 340—341) zitierten Arbeiten veröffentlicht sind, bilden die Grundlage der mikropaläontologischen Routinebestimmungen in der Erdölgeologie. Derartige Verbreitungstabellen mußten jedoch erst erarbeitet werden, weil trotz der grundlegenden Arbeiten des 19. Jahrhunderts für die jetzt von der Praxis geforderten Aufgaben aus ihnen „keinerlei direkter Nutzen zu ziehen war" (HECHT 1937, S. 203). In stratigraphischer Hinsicht war der größte Teil von Jura, Kreide und Tertiär in NW-Deutschland bis 1931 faktisch mikropaläontologisches Neuland. Nach den jahrelangen Erfahrungen, die man bei der Aufstellung dieser Tabellen sammelte, mußten mit wachsendem Einblick in neue Bohrprofile die zuerst beobachteten Vertikalreichweiten der einzelnen Arten immer wieder verlängert werden. Die Ermittlung kurzlebiger Leitarten sowie die ständigen Kontrollen und Revisionen ihrer Reichweiten erforderten über 15 Jahre stratigraphischer Überprüfungen, bis man für einen einzigen Sedimentationsraum (NW-Deutschland) eine zuverlässige

Arbeitsgrundlage gewonnen hatte (BETTENSTAEDT 1960, S. 53). Trotzdem verblieb immer noch ein Unsicherheitsfaktor, der unmittelbar mit der grundsätzlichen Frage nach der Exaktheit der biostratigraphischen Methode zusammenhing. Obwohl wir mit den empirisch bewährten, vielfach überprüften „Leitfossilien" auch in anderen Ländern und Erdteilen stratigraphisch gut arbeiten konnten, war für die einzelne Art die Frage nie eindeutig zu beantworten, ob die beobachtete Reichweite ihrer wahren Lebensdauer oder nur der örtlichen, faziell beeinflußten Existenzdauer entsprach. Die einzige Ausnahme hiervon stellen phylogenetisch abwandelnde Arten dar. Bei transspezifischer Evolution ist die Lebensdauer der auseinander hervorgehenden Arten exakt faßbar, bei nur infraspezifischer Umwandlung gibt uns die jeweilige Entwicklungshöhe der Populationen genaue Datierungsmöglichkeiten. Der besondere Wert dieser Arten liegt daher in ihrer stratigraphischen Zuverlässigkeit. Abwandelnde Reihen bieten einen phylogenetischen Zeitmaßstab — weitgehend unveränderlich und unempfindlich gegenüber faziellen Änderungen in Zeit und Raum (BARTENSTEIN & BETTENSTAEDT 1962, S. 250), lückenlos nach dem kontinuierlichen Verlauf der Umwandlung und teilweise weltweit anwendbar nach der Verbreitung mancher ihrer Arten. Wenige Funde abwandelnder Arten wiegen stratigraphisch eine ganze Fauna auf. Ihr hoher Leitwert ist auch der Grund, weshalb die Praxis an solchen Untersuchungen interessiert ist. Wiederholt haben Erdölgesellschaften phylogenetische Grundlagenforschungen veranlaßt und unterstützt (BETTENSTAEDT & DIETZ 1957, S. 482; GRABERT 1959, S. 3, 7; ZEDLER 1961, S. 29; GERHARDT 1963, S. 13; MICHAEL 1966, S. 413). Einige Beispiele sollen die Bedeutung phylogenetischer Reihen für die Klärung stratigraphischer und tektonischer Fragen erläutern:

1. Rechtzeitiges Erkennen von tektonisch bedingten Störungen — eine bei der Abteufung von Erdölbohrungen besonders wichtige Forderung — durch die Datierung mit abwandelnden Arten (Beispiel: WOLBURG 1962, Abb. 10).
2. Feststellung einer sedimentären Schichtlücke durch einen scheinbaren Sprung in der phylogenetischen Entwicklung von *Vaginulina procera, Vaginulina striolata* (ALBERS 1952, Abb. 26—28) und *Conorotalites* (BETTENSTAEDT 1952, S. 290) im Mittel-Barrême der Ziegelei Berenbostel bei Hannover.
3. Nachweis einer lückenlosen Sedimentation an der Wende Barrême/Apt im Erdölfeld Georgsdorf (Emsland) — statt einer zunächst angenommenen Diskordanz — mit Hilfe der *Conorotalites-Reihe* (BETTENSTAEDT 1958, S. 121).
4. Ermittlung des Hangenden und Liegenden (Unter-Alb) in einer steilstehenden, gestörten Faltenschuppe des oberösterreichischen Helvetikum (Rehkogelgraben) sowie Schlußfolgerung auf eine sehr geringe Sedimentationsgeschwindigkeit aus Variationskurven der abwandelnden *Gaudryina compacta* (GRABERT 1959, S. 31, 33).

Weitere Folgerungen ergeben sich für die paläontologische Taxonomie. Die Tatsache, daß die fortschreitende Verschiebung der Variationsbreiten mehrfach zu neuen Arten führt (Abb. 3 und 5), läßt den Schluß zu, daß die einzelne Variationskurve, die zunächst nur das phänotypische Bild einer Art widerspiegelt, auch größtenteils dem erblich fixierten artlichen Genotyp entspricht (vgl. MICHAEL

1966, S. 444). Zwar führen umweltbedingte Modifikationen oft zu einem ähnlichen (S. 350) oder dem gleichen Erscheinungsbild wie durch Mutationen entstandene Erbänderungen (RENSCH 1954, S. 198; HEILBRONN & KOSSWIG 1966, S. 30), aber nichterbliche Modifikationen lassen sich nicht addieren (ZIMMERMANN 1954, S. 83) und können daher die sukzessive Verschiebung der jüngeren Kurven über die Variationsbreite der ältesten Population hinaus nicht erklären[11]). Zudem umfaßt jede einzelne Mikrofossil-Probe mehrere 1000 Foraminiferen-Generationen und damit jeweils eine „paläontologische Population" (BETTENSTAEDT 1962, S. 391), deren Mischung ein ausgeglichenes und repräsentatives morphologisches Bild der Art über viele Jahrtausende vermittelt. Im übrigen wurde auf die Alternative „Mutationen oder Modifikationen" bei fossilen Foraminiferen schon früher ausführlich eingegangen (BETTENSTAEDT 1962, S. 389—404).

Die Variationskurve eines taxonomisch wesentlichen Merkmals bildet daher das graphische Schema der fossilen Art. Dieses Schema ist einmal meßbar und daher in hohem Grade objektiv, zum anderen gesetzmäßig. Viele der in Abb. 2—5 dargestellten Variationskurven nähern sich einer symmetrischen Glokkenform an, d. h. einer „Normalverteilung", die nach den von GAUSS schon 1816 berechneten Gesetzen der Wahrscheinlichkeit vom Zufall bestimmt wird (DAEVES & BECKEL 1958, S. 35). Der Zufall ist auch in einer Population bei der Häufigkeitsverteilung der Varianten wirksam, die miteinander im Genaustausch stehen; durch Paarung und sexuelle Fortpflanzung werden die Erbfaktoren der einzelnen Individuen ständig in zufallsbedingten Kombinationen gemischt (Rekombination). Voraussetzung für eine „Normalkurve" ist ein zwar in gewissen Grenzen variables, aber sonst einheitliches (homogenes) Material, das einer ungehinderten, vollständigen Mischung unterliegt. Da die „Normalverteilung" nach MARSAL (1967, S. 49, 128) „nur eine unter unendlich vielen" Häufigkeitsverteilungen darstellt, sollte sich in ihr eine Gesetzmäßigkeit oder ein regulierender Faktor verbergen. GAUSS hat seinerzeit die Fehler und Abweichungen von einem zu messenden Objekt berechnet[12]). Ebenso wird bei biologischen Verteilungen ein Ziel angestrebt, nämlich eine artliche Merkmalskombination, die eine optimale Anpassung an Lebensweise und Umwelt gewährleistet. Diese Anpassung wird durch die Selektion gesteuert und kontrolliert, wobei man annehmen darf, daß die häufigsten Mittelvarianten am besten angepaßt sind.

[11]) Der in der Evolution der Foraminiferen erkennbaren zeitlichen Verschiebung der Variationskurven entspricht in Darstellung und Deutung ein Schema, mit dem KÜHN (1965, S. 267, Abb. 217) die Veränderung einer Rasse durch Mutationen unter verschiedenen Temperaturbedingungen veranschaulicht.

[12]) Der Titel der Arbeit von C. G. GAUSS lautet: Bestimmung der Genauigkeit der Beobachtungen. (Z. Astronom. u. verw. Wiss., **1**, 1816). Über 50 Jahre später erkannte F. GALTON die Bedeutung der „Normalkurve" für die statistische Biologie und Vererbungsforschung. Bekannt ist der GALTONsche Zufallsapparat, durch den der Mechanismus der Abweichungen veranschaulicht wird.

Die taxonomische Rolle, die das einzelne Individuum spielt, ist meist gering; einzelne Funde repräsentieren die Art nur sehr unvollkommen. Eine neue Spezies entsteht durch die Umwandlung der Population als Ganzes. Gerade unsere Variationskurven (Abb. 2—5) zeigen eindringlich, daß dieser Vorgang in stärkerem Maße durch die Verschiebung der Häufigkeiten zustande kommt als durch die Abwandlung der Individuen. Eine morphologische Veränderung tritt überhaupt nur bei den wenigen, neu erscheinenden Extremvarianten am rechten Ende der Variationskurve auf. Die Art selbst ist durch die Summe aller Varianten in einer bestimmten, statistisch nachprüfbaren Häufigkeitsverteilung charakterisiert, mit anderen Worten durch die Variationsbreite und den Gipfelwert.

Ergibt die statistische Auswertung eine eingipflige, annähernd symmetrische und glockenförmige Variationskurve, so ist sie — im Hinblick auf die erwähnten Parallelen zwischen biologischen und mathematischen Faktoren — zur Abgrenzung und Definition einer fossilen Art ebenso geeignet wie das Kreuzungsexperiment an rezenten Organismen[13]). Die Variationsstatistik wurde daher in mikropaläontologischen Arbeiten schon mehrfach mit Erfolg zur spezifischen Abgrenzung von Foraminiferen herangezogen, wobei sich manche „Arten" als Extremvarianten und damit als invalide Taxa und jüngere Synonyma herausstellten (ZEDLER 1961, GERHARDT 1963, MICHAEL 1966, AL-ABAWI 1968). Andererseits war ELLERMANN (1960, Abb. 3 und 10) berechtigt, eine oligozäne Foraminiferen-Art auf Grund von zweigipfligen Variationskurven in zwei Subspezies aufzuteilen, während ZEDLER (1961, Abb. 4) in einem anderen Fall die Validität zweier Hauterive-Arten durch zwei getrennte, sich kaum überschneidende eingipflige Kurven bestätigte (vgl. auch MICHAEL 1966, Abb. 14).

Während der Mikropaläontologie meist hohe Stückzahlen zur Verfügung stehen, liegen von größeren Fossilien (z. B. Mollusken) — von bemerkenswerten Ausnahmen abgesehen — oft nur isolierte Einzelfunde vor, die zunächst als neue Arten beschrieben werden. Bei Unkenntnis der Variationsbreite ist es unvermeidbar, daß manche nahverwandte „Arten" tatsächlich nur Varianten darstellen. Da die Fundorte vieler Erstbeschreibungen heute nicht mehr zugänglich sind, wird es schwierig sein, ein für statistische Auswertungen ausreichendes Material durch Neuaufsammlungen zusammenzutragen. In diesem Fall bietet das Denkschema einer „Variationskurve" für die kritische Beurteilung und Revision der unsicheren Taxa drei Fragestellungen:

1. Existieren die „Arten" bei nahezu gleicher stratigraphischer Reichweite zeitlich und räumlich nebeneinander?
2. Lassen die angeblich arttrennenden Merkmale fließende Übergänge erkennen?
3. Sind die „Mittelformen", d. h. die morphologisch in der Mitte stehenden „Arten" häufiger als die übrigen, deren Merkmale extremer ausgebildet sind?

Allerdings hängt der letzte Punkt, der für die nachträgliche Rekonstruktion einer Häufigkeitskurve besonders wichtig ist, entscheidend davon ab, inwieweit die älteren Autoren in ihren Beschreibungen die Anzahl der Stücke oder wenigstens entsprechende Angaben (häufig, selten) mitgeteilt haben.

Abschließend sei eine weitere Konsequenz diskutiert, die die Zuordnung und

[13]) Das Primat der Population gilt für die Taxonomie ebenso wie für den Ablauf der Evolution. In der Paläontologie und Genetik fungiert nicht das Individuum, sondern die Population als Evolutionseinheit (SIMPSON 1951, S. 3; HEBERER 1957, S. 859; LÜERS 1960, S. 83; MAYR 1967, S. 460).

Determinierung von Einzelfunden aus phylogenetischen Reihen außerordentlich erschwert. Morphologisch nicht unterscheidbare Individuen können verschiedenen Taxa angehören und sind mit verschiedenen Unterart-, Art- oder sogar Gattungsnamen zu bezeichnen (BETTENSTAEDT 1952, S. 286; 1958, S. 118; GRABERT 1959, S. 16; MICHAEL 1966, S. 430). Abb. 6 gibt die Umwandlung einer Population mit insgesamt 20 Varianten in einem Schema wieder, dem die *Conoro-*

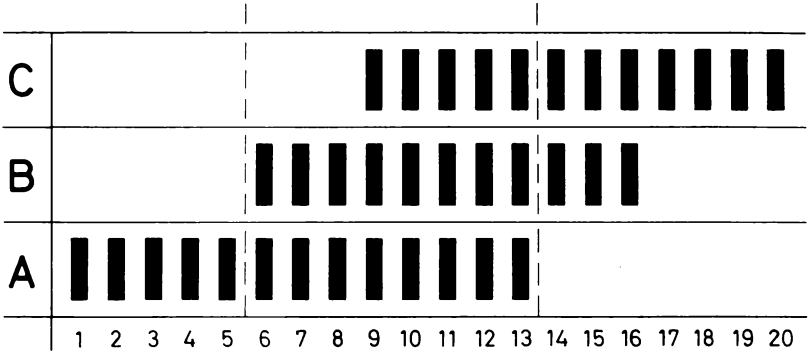


Abb. 6: Schema einer gleitenden Populationsumwandlung, entsprechend den Variationsreihen der *Conorotalites*-Arten (BETTENSTAEDT 1952, Taf. 4).

1—20: Varianten mit einem stufenweise abwandelnden Merkmal (Seitenwinkel); dieselben Varianten wurden in Abb. 5 zu 6 Gruppen zusammengefaßt.

A—C: Stratigraphische Horizonte einer Schichtenfolge (Mittel-Barrême bis Unter-Apt), gleichzeitig drei durch die kontinuierliche Populationsverschiebung auseinander hervorgegangene Arten.

Feine senkrechte Strichellinien: Abgrenzung einer unzulässigen „vertikalen Artfassung" (siehe Text).

talites-Reihe (Abb. 5) zugrunde liegt. Die langsame Populationsverschiebung hat zur Folge, daß die Varianten 6—8 und 14—16 in zwei stratigraphischen Horizonten, die Varianten 9—13 in allen drei Horizonten vorkommen. Ebenso läßt Abb. 4 erkennen, daß Varianten von *Vaginulina procera* mit einem Nahtwinkel von 50° während der gesamten Entwicklungszeit persistieren — in den ältesten Populationen als seltene progressive Extremvarianten, später in der Position der häufigsten Mittelformen und in den jüngsten Populationen als ancestrale Varianten, deren Stückzahl sich wieder verringert.

Für die Artfassung scheint es ein selbstverständlicher Grundsatz und der einzig gangbare Weg zu sein, morphologisch gleiche oder kaum voneinander unterscheidbare Einzelstücke mit demselben Namen zu belegen. So könnte man z. B. die in Abb. 6 durch feine gestrichelte Vertikallinien zusammengefaßten Varianten 6—13 zu einer taxonomischen Einheit mit gleicher nomenklatorischer Bezeichnung vereinigen und die übrigen Variationen als seitliche Abweicher getrennt ausscheiden.

Dieses einleuchtende Verfahren einer „vertikalen Artfassung" ist aber bei gleitenden Populationsumwandlungen biologisch und taxonomisch unzulässig, denn dadurch würde in den einzelnen Horizonten der Variantenbestand natürlicher Populationen, wie sie zu ihrer Zeit tatsächlich einmal existiert haben, deskriptiv in künstliche Teile zerrissen[14]) Es ist daher nur eine „horizontale Artfassung" möglich (vgl. auch GERHARDT 1963, S. 16). Damit kann aber für den Einzelfund einer phylogenetisch abwandelnden Art oft nur eine Alternativ-Bestimmung gegeben werden. Liegen dagegen mehrere Funde (5—20) vor, darf aus Gründen der Wahrscheinlichkeit erwartet werden, daß sie größtenteils aus dem Bereich der häufigsten Mittelvarianten stammen. In diesem Fall kann der Gipfelwert einer gedachten Variationskurve geschätzt und damit die Art oder die Entwicklungshöhe der Population annähernd bestimmt werden. — Es ist zu bemerken, daß dieses Problem bei über 90% der Arten nicht auftritt. Bei diesen, weitaus meisten Spezies, die jahrmillionenlang mit nur geringfügig schwankender Variationsbreite persistieren, sind horizontale und vertikale Artfassung identisch — vorausgesetzt, daß keine Varianten als „Arten" beschrieben sind, da dann die horizontale Taxonomie unvollständig wäre.

Ein Beispiel für vertikale Namengebung ist in einer Arbeit von RIEDEL (1931) angedeutet, in der er die Oberkreide im Becken von Münster (Westfalen) mit der abwandelnden *Gonioteuthis*-Reihe, insbesondere mit der zunehmenden Vertiefung der Alveole erfolgreich gegliedert hat. RIEDEL (S. 610) spricht davon, daß in den unteren Quadraten-Schichten (= Unter-Campan) „noch einzelne echte Exemplare von *Gonioteuthis granulata* (BLV.) als Nachzügler in der Entwicklung" auftreten. Korrekterweise würde man heute diese Funde als „ancestrale Extremvarianten von *Gonioteuthis quadrata* (BLAINVILLE) mit *granulata*-Merkmalen" bezeichnen (vgl. die entsprechende Formulierung in MICHAEL 1966, S. 429). ERNST (1964, S. 122), der später das Verhältnis von Rostrenlänge zu Alveolentiefe als „RIEDEL-Quotient" bezeichnet und zahlreiche Belemniten-Populationen in dieser Weise biostatistisch untersucht hat, verwendet konsequent eine horizontale Artfassung und Namengebung.

Ein weiteres Beispiel bietet die phylogenetische Entwicklung des *Desmoceras-Leymeriella*-Stammes. BRINKMANN (1937, S. 15) weist darauf hin, daß diese Stammesreihe eine lückenlose Zonengliederung im Unter-Alb ermöglicht und fährt fort:

> „D. h., in Wirklichkeit überschneiden sich die Zonen und Subzonen sogar teilweise, da die ausgeschiedenen Unterarten oft auf einer Strecke gemeinsam vorkommen. Das hängt damit zusammen, daß bei großer Variationsbreite eines sich entwickelnden Stammes genetische und systematische Gliederungsprinzipien sich schwer in Übereinstimmung bringen lassen. Eine zu bestimmter Zeit lebende Population ist zwar genetisch einheitlich, muß aber wegen der beträchtlichen Formenunterschiede ihrer extremen Glieder auf verschiedene Arten bzw. Unterarten aufgeteilt werden."

BRINKMANN hat damit im Hinblick auf die Schwierigkeiten, die sich aus der horizontalen Taxonomie ergeben, eine vertikale Artfassung gewählt. Die hohe Variabilität allein ist für

[14]) Die völlige Unhaltbarkeit jeder „vertikalen Artfassung" wird noch deutlicher, wenn wir dieses Verfahren in die Gegenwart projizieren. Danach wäre eine heute lebende Fortpflanzungsgemeinschaft mit morphologisch unterschiedlichen Varianten in zwei Arten zu trennen, obwohl sich alle Individuen kreuzen. Eine Art würde die Individuen umfassen, die sich allein in der rezenten Population finden, die andere Art die rezenten Varianten, von denen fossile Funde — etwa aus dem jüngeren Tertiär — überliefert sind.

den Zoologen und Mikropaläontologen kein Anlaß, eine Art aufzugliedern. Allerdings sind beide in einer günstigeren Lage, weil ihnen in der Regel ein reicheres Material als dem Ammoniten-Bearbeiter zur Verfügung steht. Doch auch der Taxonom eines zoologischen Museums steht bei der Bestimmung seiner Sammlungsstücke häufig vor der gleichen Schwierigkeit. Das paläontologische Problem deckt sich weitgehend mit dem Konflikt, in den das heute in der Rezentbiologie überholte „typologisch-morphologische Spezieskonzept" mit dem genetischen „Populationskonzept" der „Neuen Systematik" gerät. MAYR sieht jedoch keinen Grund, den neuen biologischen Artbegriff aufzugeben, nur weil seine Anwendung aus Mangel an Informationen auf große oder unüberwindliche Schwierigkeiten stößt (MAYR 1957, referiert in GÜNTHER 1962, S. 300, 302; vgl. auch MAYR 1967, S. 22—35).

Schließlich hat SIMPSON (1953, S. 387—388) den Populationsbegriff in einem pleistozänen Beispiel an der gleitenden Umwandlung von *Elephas planifrons* zu *E. meridionalis* erläutert. Da OSBORN (1942, in SIMPSON 1953 zitiert) die beiden Arten nach ihrer Molaren-Ausbildung vertikal abgegrenzt hat, erscheinen sie als zwei nebeneinander existierende „Arten" — nach SIMPSON eine schwerwiegende Verkennung der tatsächlichen Situation, bei der es während der gesamten Evolutionsdauer nur jeweils eine e i n z i g e (sich umwandelnde) Fortpflanzungsgemeinschaft gab. Um reale biologische Arten auszuscheiden, ist — in Übereinstimmung mit dem auf S. 356 Gesagten — eine z e i t l i c h e (horizontale) Trennungslinie in der fließenden Entwicklungsreihe zu ziehen.

4. Evolutionsschwankungen

Weltweite Parallelisierungen mit phylogenetischen Foraminiferen-Reihen sind für die Historische Geologie von großer Bedeutung, für die Aufsuchung lokaler Erdölfelder aber weniger interessant. Wichtiger hierfür ist die hohe stratigraphische Zuverlässigkeit, durch die sich abwandelnde Arten auszeichnen (S. 352). Ebenso großes Interesse hat die Praxis an möglichst d e t a i l l i e r t e n Altersbestimmungen. Je genauer ein einzelner, zur Orientierung gezogener Bohrkern eingestuft werden kann, desto sicherer läßt sich die Teufe des zu erwartenden Öl- oder Gashorizontes voraussagen. Gleichzeitig vermag der Mikropaläontologe dadurch beim Abteufen einer Bohrung kostspielige Kerne einzusparen.

Phylogenetisch abwandelnde Foraminiferen bieten meist schärfere Datierungsmöglichkeiten als andere Leitfossilien. Die Unterteilung des Ober-Campan auf Grund der Entwicklungshöhe von *Bolivinoides decoratus decoratus* (Abb. 2) erreicht denselben Grad stratigraphischer Gliederungsschärfe wie die Einstufung mit Belemniten (SCHMID 1956, S. 9, Tab. 1). Mit den sich kontinuierlich verschiebenden Gipfelwerten von *Vaginulina procera* (Abb. 4) lassen sich sogar Ammoniten-Zonen noch unterteilen (BETTENSTAEDT 1962, S. 411). Die Mächtigkeiten solcher Zonen sind allerdings je nach der damaligen Sedimentationsgeschwindigkeit oder der Lebensdauer der Zonen-Arten sehr verschieden; so umfaßt eine Ammoniten-Zone im Mittel-Barrême ca. 10 m Schichtmächtigkeit, eine Belemniten-Zone im Campan aber 80 m oder mehr. Der letztere Wert ist für die feinstratigraphische Gliederung eines Bohrprofils, wie sie die Praxis erwartet, recht hoch. Daher wurde schon 1950 versucht, das *Bolivinoides*-Material aus den Bombentrichtern bei Lehrte (S. 343) für feinere Unterteilungen auszuwerten. Es lag nahe, die erkannte Verschiebung der Kurvengipfel von 1,7 — 1,6 — 1,5 (Abb. 2) auf

1,70 — 1,65 — 1,60 — 1,55 — 1,50

zu verfeinern und so zu einer minuziöseren Genauigkeit zu gelangen. Dieser Versuch mißlang; es ergab sich eine zeitliche Aufeinanderfolge der Gipfelwerte von

1,75 — 1,60 — 1,65 — 1,55 — 1,60 — 1,60 — 1,50 — 1,55 —.

In dieser Zahlenreihe ist zwar die generelle Abnahme des Längen-Breiten-Index noch unverkennbar, aber die Häufigkeitsmaxima weichen von der durchschnittlichen Entwicklungsrichtung mehr oder weniger ab; einige Populationen eilen der Entwicklung etwas voraus, andere erscheinen rückläufig. Da zunächst angenommen wurde, daß dieser Befund auf subjektive Meßfehler zurückging, wurden eingehende optische Kontrollen durchgeführt[15]). Die ermittelten Fehler waren jedoch so gering, daß sie die Abweichungen nicht ausreichend erklären konnten. Die Unstimmigkeiten wurden daher als geringfügige Sprünge im Entwicklungsablauf gedeutet.

Nach heutigem Einblick sind die damaligen Unregelmäßigkeiten zu einem großen Teil dadurch zu erklären, daß durch die Verdopplung der Merkmalsklassen (1,65 und 1,70 statt 1,7) zuwenig Individuen auf die einzelne Klasse entfielen[16]). Trotzdem war der aus den statistisch nicht gesicherten Daten gezogene Schluß richtig, denn kurz danach wurden die gleichen Schwankungen auch bei der *Conorotalites*-Reihe, weiteren *Bolivinoides*-Arten und — nach Mitteilung von Dr. ALBERS (Celle) — auch bei *Vaginulina procera* festgestellt (BETTENSTAEDT 1952, S. 287—288; 1958, S. 119, 124—128). In der zeitlichen Verlagerung der Kurvengipfel machen sich geringe, aber eindeutige Beschleunigungen oder Verzögerungen der Entwicklung bemerkbar[17]). Derart pendelnde Ausschläge modifizieren jedoch nur das gesetzmäßige Gesamtbild der Evolution, weil sie durch den weiteren Ablauf immer wieder ausgeglichen werden. — Dieselbe Erscheinung wurde später auch bei anderen Foraminiferen-Reihen erkannt (GRABERT 1959, GERHARDT 1963, AL-ABAWI 1964, WITTHUHN 1965, MICHAEL 1966, BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1966), sobald die Populationsfolgen nur in genügend dichten Probenabständen untersucht wurden. Solche unregelmäßigen Evolutionsschwankungen sind daher eine natürliche Begleiterscheinung orthogenetischer Umwandlungen. Damit ist aber auch die methodische Grenze des phylogenetischen Zeitmaßstabs erreicht; die biostratigraphische Gliederung einer Schichtenfolge läßt sich selbst mit abwandelnden Arten nicht unbegrenzt verfeinern[18]).

Wie DOBZHANSKY (1966, S. 25) in einem anderen Zusammenhang be-

[15]) Dieselbe *Bolivinoides*-Population wurde mehrmals durch den gleichen oder verschiedene Bearbeiter gemessen, ferner mit verschiedenen Vergrößerungen, Zählscheiben und Meßokularen. Schließlich wurde der Meßfehler geprüft, der dadurch entstehen kann, daß die Breitseite des Foraminiferen-Gehäuses nicht genau horizontal, sondern etwas schräg auf dem Boden der Zelle aufliegt.

[16]) Hierfür spricht auch die Mehrgipfligkeit mancher Kurven.

[17]) Die Abweichungen der Gipfelwerte von der durchschnittlichen Entwicklungsrichtung betragen innerhalb eines Profils meist nur eine Merkmalsklasse (BETTENSTAEDT 1958, S. 127).

[18]) Zu demselben Ergebnis kam auch BRINKMANN (1929, S. 241).

merkt, „erweisen sich Mißerfolge manchmal als die Quellen neuer Entdeckungen". Jedenfalls war das stratigraphisch enttäuschende Ergebnis ein nachhaltiger Ansporn, nach den Ursachen hierfür zu suchen. Über diese Frage konnte die paläontologische Literatur keine Auskunft geben, solange das Phänomen der Entwicklungsschwankungen im fossilen Material kaum bekannt war. Allein BRINKMANN (1929, S. 228) hatte diese Erscheinung schon in seiner phylogenetischen Bearbeitung der Dogger-Ammoniten festgestellt und wie folgt formuliert: „So imponierend die Zielstrebigkeit der Entwicklung im Großen ist, so auffallend ist die Unsicherheit im Kleinen." Jedoch vermochte auch BRINKMANN (S. 244) keine sichere Erklärung zu geben; immerhin vermutet er, daß die Ursachen der Entwicklungsschwankungen eher „endogen" als „exogen bedingt" sind.

Es verblieb daher nur die damals verfügbare biologische Literatur, die sich speziell mit dem Verhalten von Populationen befaßte. Während RENSCH (1954, S. 10—11, 14) in seinem bekannten Werk über „Neuere Probleme der Abstammungslehre" nur kurz auf populationsgenetische Vorgänge eingeht, beschreibt DOBZHANSKY (1939, S. 93—96, 103) u. a. Standortsrassen von Landschnecken (Südseeinseln) oder lokale Wildpopulationen von *Drosophila* (Kaukasus), die sich in der Häufigkeitsverteilung verschiedener Merkmale deutlich voneinander unterscheiden. Auffallenderweise lassen aber die örtlichen Umweltbedingungen oder die verschiedene geographische Lage der Verbreitungsgebiete nicht die geringsten Beziehungen zu den Rassenunterschieden erkennen, die auf eine Anpassung und Auslesewirkung deuten könnten. DOBZHANSKY folgert daraus — in Übereinstimmung mit populationsmathematischen Berechnungen von WRIGHT —, daß bestimmte Merkmale bzw. die entsprechenden Allele[19]), die diese Merkmale steuern, zufällig in einigen Lokalrassen verlorengehen, in anderen erhalten bleiben oder sogar häufiger werden als in den übrigen Populationen der Art. Solche Zufallsschwankungen der Allelhäufigkeiten, die sich besonders in kleinen, isolierten Populationen auswirken[20]), wurden in der Genetik später als genetische Drift oder Allelendrift („SEWALL WRIGHT-Effekt") bezeichnet (SIMPSON 1951, S. 6, 103; DOBZHANSKY 1958, S. 136—139; LÜERS 1960, S. 91; FRITZ-NIGGLI 1961, S. 256; GÜNTHER 1962, S. 319; MAYR 1967, S. 168—175).

Es war nun zu prüfen, wie weit die mikropaläontologischen Befunde mit den rezentbiologischen Beobachtungen verglichen werden konnten. DOBZHANSKY spricht von den Allelen eines Gens und den sich erblich unterscheidenden Rassen. Wie bereits erwähnt (S. 352), sind auch die statistisch erfaßten Foraminiferen-Merkmale überwiegend genetisch bedingt. Ferner unterscheiden sich die rezenten

[19]) Allele sind verschiedene, durch Mutationen veränderte Zustandsformen desselben Gens; veränderte Allele können erbliche Merkmalsänderungen hervorrufen (Vereinfachte Zusammenfassung verschiedener Formulierungen der genetischen Literatur).

[20]) „Innerhalb einer einzelnen Kleinpopulation regiert der Zufall, um so stärker, je kleiner sie ist" (LUDWIG 1954, S. 685).

Rassen vor allem durch Häufigkeitsschwankungen des Allel- oder Merkmalsbestandes. Den gleichen Fall haben wir in den Foraminiferen-Populationen vor uns, die in der Häufigkeit ihrer Varianten von der durchschnittlichen Entwicklungsrichtung abweichen. Eine weitere Übereinstimmung liegt in der Regellosigkeit der Populationsschwankungen, die offensichtlich zufallsbedingt ist — im Gegensatz zu der Gesetzmäßigkeit des gerichteten Evolutionsablaufs.

Schließlich war zu klären, ob benthonische Kleinforaminiferen, wie sie hier hauptsächlich untersucht werden, ebensolche Standortspopulationen oder isolierte Kolonien bilden wie die von DOBZHANSKY erwähnten Lokalrassen. Diese Frage kann schon vom fossilen Befund her bejaht werden. Die in großer Anzahl untersuchten Bohrungen bieten genügend Beispiele dafür, daß eine in einem Profil beobachtete Art in demselben stratigraphischen Horizont eines benachbarten Profils selten wird oder ganz fehlt. Damit waren die einzelnen Foraminiferen-Arten vielfach in isolierte Kleinpopulationen aufgesplittert und haben immer nur begrenzte Flächen des Meeresbodens besiedelt. Der Durchmesser ihrer Verbreitungsareale betrug in der Unter- und Oberkreide meist 2—6 km, wie sich aus der genetischen Zusammensetzung der Populationen folgern läßt (BETTENSTAEDT 1962, S. 442; AL-ABAWI 1968). Diese Größenordnung wird auch durch Beobachtungen an rezenten Benthos-Foraminiferen bestätigt. Zahlreiche Verbreitungskarten, die u. a. WALTON (1955), ZALESNY (1959), BANDY, INGLE & RESIG (1964, 1965) aus kalifornischen Küstengewässern abbilden, zeigen für viele Arten begrenzte, längliche bis ovale Besiedlungsareale, die oft nur Flächen von wenigen Kilometern Ausdehnung umfassen[21]). Darüber hinaus führt der jahreszeitliche Wechsel, der bei Foraminiferen erhebliche Stückzahlschwankungen verursacht (REITER 1959, S. 612; RICHTER 1961, S. 165; BOLTOVSKOY 1965, S. 294), zeitweise zu einer noch stärkeren Isolierung und Aufsplitterung. TODD & LOW (1961, S. 13) berichten von unregelmäßig verteilten „Kolonien". RICHTER (1961) stellte an der Nordseeküste fest, daß die Besiedlungsdichte einer nur etwa 10 cm² kleinen Fläche des Meeresbodens schon auf wenige Meter Entfernung von 14 bis fast 300 (lebende) Foraminiferen wechselt. Dieselbe fleckenhafte Verbreitung auf engstem Raum bestätigte auch HAAKE (1967, S. 18) für die Kieler Bucht.

Die von DOBZHANSKY (1939) beschriebenen rezenten Verhältnisse stimmen daher in allen wesentlichen Punkten mit denen der fossilen Foraminiferen

[21]) Eine lückenhafte Verbreitung ist auch zu erwarten, nachdem erwiesen ist, daß rezente Foraminiferen teilweise empfindlich auf die vielfältigen hydrologischen Außenfaktoren reagieren; dabei variieren die ökologischen Ansprüche der einzelnen Foraminiferen-Arten, die, wie wir heute wissen, weitgehend spezialisiert sind. Solche Faktoren sind in erster Linie O_2-Gehalt, Temperatur, Salzgehalt, ferner Strömungen, Art der Nahrung, Sedimentbeschaffenheit, Wassertiefe oder Küstenabstand. Auch bei fossilen Foraminiferen konnte festgestellt werden, daß zumindest Temperatur und Wasserbewegung ihre paläogeographische Verbreitung entscheidend beeinflussen (WICHER & BETTENSTAEDT 1957, S. 38—43). — Andererseits kann die Verteilung der Foraminiferen-Kolonien in extremen Biotopen (ostsibirische Küste des Nördlichen Eismeers) auch stark zufallsbedingt sein (TODD & LOW 1966).

überein. Daß wir die phylogenetischen Abweichungen in dem Profil eines Fundpunktes beobachten, hat einen einfachen Grund. Jedem Mikropaläontologen ist bekannt, daß die Stückzahl einer Art zeitlich schon in kleinsten Probenabständen (10—20 cm) von 0 bis fast 1000 Exemplare schwankt (vgl. GRABERT 1959, Abb. 4). Diese Beobachtung deutet auf eine im Laufe von Jahrtausenden ständig wechselnde Besiedlungsdichte und, da die Arten in kleinen Populationen auftreten, in erster Linie auf horizontale Arealverschiebungen, d. h. auf Abwanderungen und Rückwanderungen. So erscheinen innerhalb einer Schichtenfolge nacheinander ortsfremde Populationen, die sich in ihrer genetischen Zusammensetzung von der jeweils älteren Population geringfügig unterscheiden. Auf diese Weise finden die Abweichungen von der durchschnittlichen Evolutionsrichtung eine zwanglose Erklärung. — Wie sich rückblickend zeigt, hat damit die Verfolgung einer rein stratigraphischen Frage, die sich der Mikropaläontologie in der Praxis stellte, weit in das Gebiet der Populationsgenetik, eines modernen Zweiges der theoretischen Biologie geführt.

5. Abspaltung, Aufspaltung und Differenzierung

Die phylogenetischen Untersuchungen an Foraminiferen, die sich mehr und mehr auf die fossilreiche Unterkreide richteten, führten einen großen Schritt weiter, als es GRABERT (1959) gelang, die Abspaltung einer Art durch Variationskurven graphisch sichtbar zu machen (Abb. 7). Die bisher behandelten phylogenetischen Reihen (Abb. 1—5) entsprechen dem Entwicklungsmodus einer Artumwandlung, der am weitaus häufigsten überliefert ist (SIMPSON 1951, S. 282). In der Evolution der Organismen spielt jedoch der Abspaltungsmodus eine erheblich größere Rolle. Statistische Faunenbetrachtungen und das in der Zeitfolge unvermittelte Erscheinen der meisten Fossilarten lassen vermuten, daß Abspaltungsvorgänge etwa 10mal so häufig zu neuen Arten und Gattungen geführt haben wie der Modus einer orthogenetischen Artumwandlung (BETTENSTAEDT 1962, S. 446—449). Die historische Darstellung erloschener Seitenzweige und heute noch lebender Ahnenformen erzwingt die Konstruktion eines verzweigten Stammbaum-Schemas. Aber noch niemals konnte der Gabelungspunkt eines Stammbaums zeitlich fixiert werden, an dem sich zwei Arten getrennt haben und zum Ausgangspunkt zweier divergierender Entwicklungslinien wurden. Dies ist dank des reichen Foraminiferen-Materials, von dem GRABERT fast 18 000 Gehäuse aus 60 Populationen stratigraphisch und statistisch ausgewertet hat, erstmalig in der Geschichte der Paläontologie gelungen[22]).

[22]) Das Raumbild (Abb. 7) gibt ein plastisches „Kurvengebirge" wieder — ein Ausdruck, den WEIGELT (1950, S. 424) wohl erstmalig prägte. Eine zeichnerische Darstellung dieses „dreidimensionalen Gebildes" konnte WEIGELT vor seinem Tode nicht mehr verwirklichen (BETTENSTAEDT 1962, S. 429). Ohne Kenntnis voneinander — WEIGELT starb im Jahre 1948, seine letzte Publikation erschien 1950 — hat TREVISAN (1949) ein derartiges „Kurvengebirge" an Hand von Häufigkeitskurven des Lamellar-Index in der gleitenden Molaren-Entwicklung pleistozäner Elefanten veröffentlicht (nach SIMPSON 1953, S. 387, Fig. 51).

Dieses Ergebnis, das weit über den Rahmen der angewandten Mikropaläontologie hinausging, bestätigte eine der Grundvorstellungen der Abstammungslehre und gewann somit unmittelbare Bedeutung für die Evolutionsforschung. Schon wenige Jahre nach Erscheinen der Abhandlung (1959) wurde das perspektivische Raumbild (Abb. 7) in paläontologische und biologische Lehr- und Handbücher übernommen und als instruktives Beispiel auch in mehreren allgemeinverständlichen Schriften abgebildet. — Eine Artaufspaltung hatte schon BRINKMANN (1929) in der phylogenetischen Entfaltung der *Kosmoceras*-Stämme mit dem unvermittelten Auftreten von Seitenästen, ihrer allmählichen morphologischen Divergenz und vor allem mit der statistisch gesicherten Zunahme der Variationsbreite kurz vor der Abspaltung sehr wahrscheinlich gemacht, doch war der eigentliche Trennungsvorgang durch Schichtlücken der Beobachtung entzogen. — Eine weitere, infraspezifische Aufspaltung konnte WOLBURG (1959, S. 293) noch im gleichen Jahr wie GRABERT — wenige Monate später — an einer Ostracoden-Reihe *(Cypridea setina*-Gruppe) im mittleren Wealden nachweisen; allerdings sind die nur 3 Variationskurven des Längen-Höhen-Index, die WOLBURG (Abb. 16) abbildet, infolge zu enger Klassenabstände auf der Abszisse mehrgipflig und nicht so instruktiv wie die weitaus umfangreichere Kurvenfolge von GRABERT.

Die Entwicklung der Foraminiferen-Gruppe, die GRABERT (1959) im Apt und Alb NW-Deutschlands untersucht hat, ging von *Gaudryina dividens* GRABERT aus. Ihre gedrungenen, pyramidenförmigen Gehäuse sind meist aus dreizeilig (triserial) angeordneten Kammern aufgebaut. Die ältesten Populationen setzen sich zu 80% aus solchen Individuen zusammen, die restlichen Varianten haben zusätzlich einige zweizeilig alternierende (biseriale) Endkammern ausgebildet. Im Laufe des Ober-Apt erscheinen neue Varianten mit steigender Anzahl biserialer Kammern, während sich der triseriale Gehäuseteil mehr und mehr reduziert. Gleichzeitig erhöht sich die Stückzahl der tri- und biserial gebauten Gehäuse auf Kosten der nur dreizeiligen Individuen. Die so auf zweifache Weise zunehmende Anzahl biserialer Kammern liegt auch der Merkmalsskala der Variationskurven (Abb. 7) zugrunde. Die Entwicklung schreitet so weit fort, bis schließlich im Mittel- und Ober-Alb alle Populationen nur noch aus vorwiegend zweizeiligen Gehäusen bestehen. Die Endglieder der Evolution sind flach, langgestreckt, 3- bis 5mal so groß wie die Ausgangsform und von ihr durch einen völlig umgestalteten Bauplan unterschieden. Fast lückenlos verfolgbar ist durch schrittweise Merkmalsänderungen aus einer einzigen Ursprungsart *(Gaudryina dividens)* eine neue Gattung *(Spiroplectinata)* mit 4 Arten hervorgegangen.

Während Populationsumwandlungen (Kapitel 2) höchstens zu neuen Arten geführt haben, ist hier eine neue Gattung entstanden. Dieser größere Evolutionsfortschritt wurde offensichtlich durch den Abspaltungsmodus erreicht, dessen wichtigste Voraussetzung die räumliche Trennung und Isolierung der Populationen bildet. An der Wende Ober-Apt/Unter-Alb erfolgte eine einschneidende Umweltänderung (vgl. BARTENSTEIN & BETTENSTAEDT 1962, S. 241), die die Lebensbedingungen für die meisten Foraminiferen verschärfte. Auch die im Ober-Apt noch sehr häufige *Gaudryina dividens* wird im Unter-Alb sehr selten; die Art konnte sich nur noch in kleinen Populationen halten, deren Areale völlig voneinander isoliert waren. — Betrachten wir die Gesamtevolution, dürfte die ständige Zunahme zweizeiliger Kammern kaum zufällig sein. „Da man nicht annehmen kann, daß die Entwicklung über so lange Zeiträume in einer für die Art

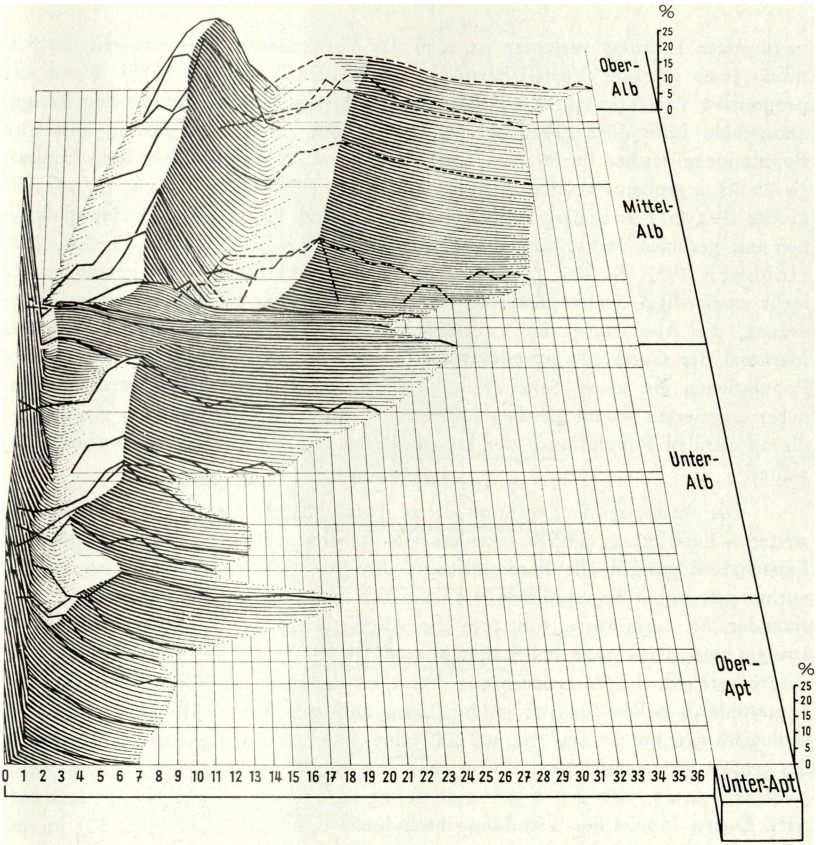


Abb. 7: Evolution der Foraminiferen-Gruppe *Gaudryina-Spiroplectinata* in der höheren Unterkreide NW-Deutschlands. — Der phylogenetische Ablauf ist durch die drei Entwicklungsmodi Artumwandlung, Abspaltung und Differenzierung gekennzeichnet. Der perspektivischen Darstellung des plastischen „Kurvengebirges" liegen 28 stratigraphisch übereinander gestellte Variationskurven zugrunde (GRABERT 1959, Abb. 26). — Beobachtete Evolutionsdauer: rd. 8 Millionen Jahre.
Abszisse: Anzahl der zweizeilig angeordneten Kammern (0—36) bei tri- und biserialen Gehäusen. 0 = nur triseriale (dreizeilige) Varianten.
Ordinate: Stückzahl pro Klasse in Prozenten zur Gesamtindividuenzahl der Population.
Individuenzahlen der Populationen: durchschnittlich 300.
Am linken Rande des Raumbildes erhebt sich die steile, gratartige Felsmauer der ancestralen Stammlinie (vorwiegend dreizeilige Gehäuse von *Gaudryina dividens).* Von ihr spaltet sich im höheren Ober-Apt der Seitenzweig progressiver *dividens*-Populationen als Gipfelzug ab, durch ein Tal deutlich von der Stammlinie getrennt. Die isolierten Populationen des Seitenzweiges wandeln sich im Unter-Alb zu einer neuen Art und Gattung *(Spiroplectinata lata).* Tal und Gipfelzug verlieren sich an der Wende Unter-/Mittel-Alb in einem breiten, flachen Abhang; er spiegelt die große Variationsbreite von *Sp. lata* wider, entstanden durch die Verschmelzung der vorher voneinander getrennten Populationen. Auf diesen Abhang folgen fast unmittelbar die beiden *Spiroplectinata*-Äste, die sich als zwei parallele Gebirgszüge herausheben — links der steilere von *Sp. annectens,* rechts der flachere von *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti.* Die drei neuen *Spiroplectinata*-Arten entwickeln sich im Mittel- und Ober-Alb getrennt weiter. — Die sich immer breiter entfaltende Foraminiferen-Gruppe ist aus einer einzigen Ursprungsart *(Gaudryina dividens)* hervorgegangen. — Aus GRABERT 1959, Abb. 27.

ungünstigen Richtung verlaufen ist, muß das Vorhandensein des zweizeiligen Stadiums einen gewissen Vorteil darstellen" (GRABERT 1959, S. 30)[23]). Wenn nun progressive Varianten mit einer höheren Anzahl biserialer Kammern den übrigen ancestralen Individuen gegenüber im Vorteil sind, werden sie sich in kleinen Populationen rascher durchsetzen, weil sie hier mit weniger Artgenossen konkurrieren als in großen Fortpflanzungsgemeinschaften (RENSCH 1954, S. 10, 14). Die größte Beschleunigung der Evolution ist daher in isolierten Kleinpopulationen mit geringen Individuenzahlen zu erwarten (SIMPSON 1951, S. 100, 136; HEBERER 1957, S. 908; LÜERS 1960, S. 91). Auf diese Weise gewannen die mehr zweizeiligen Individuen rasch die Oberhand. Hinzu kam eine weitere Änderung, die Abplattung des zweizeiligen Gehäuseteils — ein charakteristisches Merkmal der Gattung *Spiroplectinata*. Somit war aus den lokalen progressiven Populationen ein neuer Seitenzweig *(Spiroplectinata lata)* hervorgegangen. Daneben existierten — im gleichen Meeresraum, aber in ebenso kleinen Arealen — die ancestralen Populationen der konservativen Stammlinie *(Gaudryina dividens)* weiter.

Die wechselreiche Evolution dieser Foraminiferen-Gruppe läßt noch einen weiteren Entwicklungsmodus erkennen. Im höheren Unter-Alb besserten sich die Existenzbedingungen für Foraminiferen; ihre Individuenzahlen nahmen zu, die vorher getrennten Populationen breiteten sich aus und verschmolzen wieder miteinander. So vermischten sich auch die Allelbestände des *Spiroplectinata*-Seitenzweiges und der *Gaudryina*-Stammlinie; durch diesen umweltbedingten Vorgang vergrößerte sich die Variationsbreite von *Spiroplectinata lata* GRABERT in einem ungewöhnlich hohen Ausmaß (Abb. 7). Im untersten Mittel-Alb kam es dann in geologisch sehr kurzer Zeit (rd. 300 000 Jahre) zu einer Aufspaltung und Auflösung des großen Formenreichtums in drei neue, sich getrennt weiter entwickelnde *Spiroplectinata*-Arten, von denen jede eine geringere Variationsbreite als *Sp. lata* aufwies. Diesen Modus der Artbildung bezeichnete GRABERT (1959, S. 50) in Anlehnung an SIMPSON (1951, S. 278) als „Differenzierung".

Größere Evolutionsschritte, wie sie durch Abspaltungen erzielt werden, haben nach den bisherigen Untersuchungen sogar zu einer neuen Familie geführt. Einen solchen Fall hat ZEDLER (1961, S. 29—34) in der Entwicklung der *Marssonella-Spiroplectammina*-Gruppe im NW-deutschen Hauterive beschrieben. Bei *Marssonella kummi* ZEDLER, einer zweizeilig gebauten Foraminiferen-Art, sind meist auch ihre Anfangskammern schon alternierend angeordnet. ZEDLER konnte nun in einer Population alle Übergänge zu einer spiralen Einrollung in lückenloser Reihe feststellen; bei einigen Varianten beginnen sich zunächst 3 oder 4 Anfangskammern spiral zu gruppieren, bei anderen Gehäusen 5, 6 und schließlich 7, die eine vollständige, deutliche Spira bilden. Damit zeigt sich eine schrittweise Um-

[23]) Wie in Kapitel 6 näher ausgeführt, ist auch bei allen anderen phylogenetischen Abläufen ein „Selektionsvorteil" der entscheidende Faktor, der die Umwandlungsprozesse steuert.

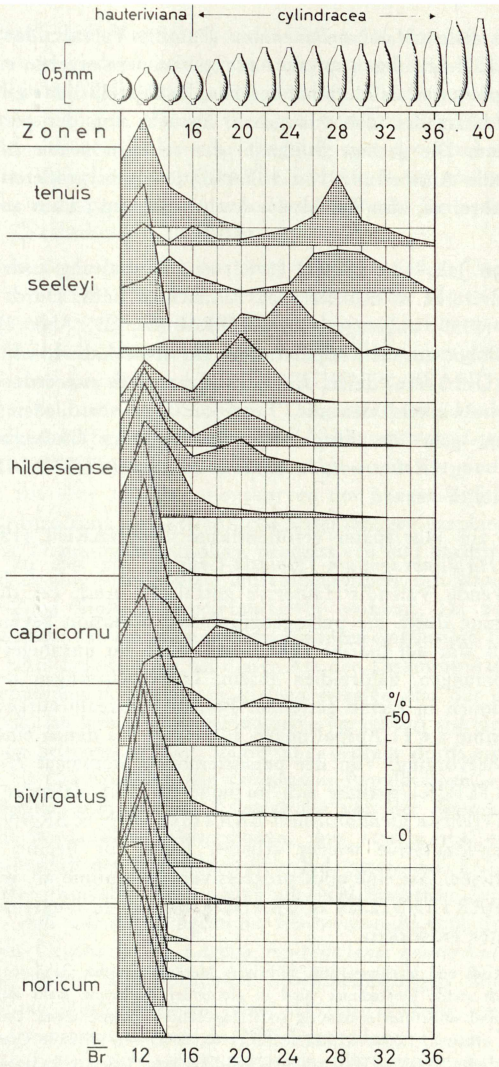


Abb. 8: Abspaltungsvorgang bei *Lagena hauteriviana* BARTENSTEIN & BRAND aus der tieferen Unterkreide (Hauterive) NW-Deutschlands. — Von *Lagena hauteriviana hauteriviana* zweigt sich — nach mehrfacher Verzögerung und erneut ansetzenden „Versuchen" — der Seitenast der *Lagena hauteriviana cylindracea* ab. Evolutionsdauer: rd. 4 Millionen Jahre. Abszisse: Längen-Breiten-Index der Gehäuse (ohne Mündungsröhrchen), multipliziert mit 10; Ordinate: Prozentuale Stückzahl pro Klasse.
Individuenzahlen der Populationen: im Durchschnitt 137, stellenweise über 400. — Herkunft der Proben: Erdölbohrungen aus dem gesamten NW-deutschen Raum (besonders Georgsdorf im Emsland) und Eisenerzbergbau Salzgitter. — Aus BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1966.

wandlung der biserialen *Marssonella kummi* (Familie Valvulinidae) zu *Spiroplectammina dorni* ZEDLER; deren spirale Anfangskammern ergeben einen grundsätzlich anderen Bauplan, der als Merkmal der Familie Textulariidae gilt. — *Sp. dorni*, eine kurzlebige Leitart des Ober-Hauterive, hat sich von der persistierenden *M. kummi* abgespalten. Die geringe Stückzahl der seltenen neuen Art ließ nur die variationsstatistische Auswertung von 3 Populationen in größeren Zeitabständen (0,5—1,5 Mill. Jahre) zu, aber der Modus der Abspaltung ist aus anderen Gründen gesichert (S. 380).

Im nächsten Jahr wies HERM (1962) eine Abspaltung auch an planktonischen Foraminiferen in mediterranen Sedimenten nach. Durch die Ergebnisse von GRABERT (1959) angeregt, führte HERM (S. 105, Abb. 8) biostatistische Messungen an Globotruncanen-Populationen aus dem kalkalpinen Gosau-Becken von Reichenhall (Ostbayern) durch. Aus 5 stratigraphisch angeordneten Variationskurven des Scheitelwinkels, den die Tangenten der verschieden hochgewölbten Dorsalseite bilden, geht die Abspaltung der Unterart *Globotruncana contusa galeoidis* HERM von *Globotruncana contusa contusa* (CUSHMAN) im höheren Maastricht anschaulich hervor.

Wiederum ein Jahr später veröffentlichte GERHARDT (1963) seine Messungen an der *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe, die sich im NW-deutschen Raum an der Wende Valendis/Hauterive entfaltete. Auch bei dieser Evolution wird die Abspaltung durch die paläogeographische Situation begünstigt; zur Zeit des Ober-Valendis war der marine Lebensraum noch ein unruhiges Flachmeer mit wechselnden Strömungen, zahlreichen Inseln, Landvorsprüngen und Buchten, in dem die Populationen in kleine getrennte Besiedlungsareale aufgesplittert waren. GERHARDT konnte zwei Abspaltungen aufzeigen, aus denen eine neue Gattung mit zwei Arten hervorging. Von der persistierenden Stammart *Haplophragmium subaequale* (MJATLIUK) spaltete sich im höheren Ober-Valendis der kurzlebige Seitenzweig der *Triplasia pseudoroemeri* BARTENSTEIN & BRAND ab, der schon im tiefsten Unter-Hauterive wieder erlischt. Kurz vor Beginn des Hauterive zweigt sich von diesem Ast eine noch progressivere Seitenlinie ab, die der *Triplasia georgsdorfensis* (BARTENSTEIN & BRAND), die sich in langsamer Populationsumwandlung weiter entwickelt.

Das taxonomisch und phylogenetisch wichtigste Merkmal ist der Gehäusequerschnitt; der bei *Haplophragmium* noch runde Querschnitt wird in gleitender Änderung mehr und mehr dreieckiggerundet *(Triplasia)* und schließlich dreikantig (mit eingedellten Seitenflächen). Um den Eindellungsgrad der Gehäuse zu erfassen, führte GERHARDT (1963, S. 33—41) diffizile Querschnittsmessungen durch; aus den Durchschnittswerten der größten und kleinsten Gehäuse-Radien berechnete er die Indizes, faßte diese Werte zu Klassen zusammen und verbesserte die gewonnenen Variationskurven durch ontogenetische Korrekturen.

Da sich die in dichter Folge untersuchten 40 Populationen auf einen geologisch relativ kurzen Zeitraum (knapp 1 Million Jahre) verteilen, zeigen die Variationskurven eindrucksvoll, wie kompliziert Abspaltungsvorgänge im einzelnen ablaufen. Die Aufgliederung in Kleinpopulationen spiegelt sich in besonders starken

Evolutionsschwankungen (Kapitel 4) wider. Es scheint, daß sich die isolierten Populationen zeitweise wieder mischten, um sich später erneut — diesmal mit stärkeren Unterschieden im Allelbestand — abzusondern. Die Abspaltung verläuft daher in ständigen Schwankungen, oftmals verzögert und mit mehrfach neu ansetzenden „Versuchen", ehe sich der Seitenzweig endgültig von der Stammlinie löst. Damit bestätigt sich die Feststellung von GRABERT (1959, S. 57), daß sich die Gabelung einer Abspaltung nicht generell in einem einzigen Punkt festlegen, sondern nur in einem gewissen Zeitabschnitt mitteln läßt.

Das gleiche Bild ergibt sich aus einer phylogenetischen Untersuchung (BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1966), deren umfangreiche Materialgrundlage (über 20 000 Gehäuse aus 147 Populationen) einen ebenso detaillierten Einblick in den Ablauf und Modus einer Abspaltung vermittelt[24]). Die vorwiegend kugelig gebaute *Lagena hauteriviana hauteriviana* BARTENSTEIN & BRAND wandelt sich im Laufe des Hauterive durch immer stärkeres Längenwachstum zu den ellipsoidischen bis extrem langgestreckten, walzenförmigen Gehäusen von *Lagena hauteriviana cylindracea* BARTENSTEIN & BRAND. In Abb. 8, die nur eine kleine, repräsentative Auswahl aus über 100 Variationskurven des Längen-Breiten-Index wiedergibt, wird die Abspaltung des *cylindracea*-Seitenzweiges graphisch sichtbar. Auch hier verläuft die Trennung in ständigen progressiven und ancestralen Schwankungen. Es fällt jedoch auf, daß die erste individuenreichere *cylindracea*-Population in der *capricornu*-Zone (tiefstes Ober-Hauterive) erscheint. Da zu dieser Zeit im gesamten Meeresraum für die meisten Foraminiferen ungünstige Existenzbedingungen herrschten, bestätigt sich auch bei dieser Art der Zusammenhang zwischen einer sporadischen Besiedlung in getrennten kleinen Arealen und der dadurch beschleunigten Abspaltung. Im höheren Ober-Hauterive vergrößert sich der morphologische Abstand zwischen Seitenzweig und Stammlinie, bedingt durch eine rasche infrasubspezifische Umwandlung der *cylindracea*-Populationen. — Die neue Unterart hat sich offenbar auch in ihrer Lebensweise von der Stammart entfernt. Ihr Vorkommen auf feinsandigen Meeresböden, ihre extrem-progressive Ausbildung im Wattenmeer-Bereich des Ober-Hauterive (Salzgitter; vgl. KOLBE 1957, S. 37) und ihre paläogeographische Verbreitung im NW-deutschen Sedimentationsraum sprechen dafür, daß sie strömungsreiche Flachwasser-Biotope in Küstennähe bevorzugt — im Gegensatz zu *Lagena hauteriviana hauteriviana*, die mehr in stillen Schlammgründen ihre optimalen Lebensbedingungen fand. Die morphologische Abspaltung läuft daher mit einer ökologischen Spezialisierung parallel. — *Lagena hauteriviana* tritt in NW-Deutschland an der Wende Valendis/Hauterive unvermittelt auf (BARTENSTEIN & BETTENSTAEDT 1962, Tab. 17). Wie morphologische Übergänge und eine zeitliche Verschiebung der Varianten-

[24]) Die in den Jahren 1964—1966 gemeinsam mit Frau Dr. SPIEGLER durchgeführten Untersuchungen über *Lagena* (Abb. 8) und *Pleurostomella* (Abb. 11) wurden durch Sachbeihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Bad Godesberg) ermöglicht. Für die wesentliche Unterstützung möchte der Verfasser an dieser Stelle seinen besonderen Dank aussprechen.

häufigkeit erkennen lassen, hat sich die Art von *Lagena apiculata apiculata* (REUSS) in einer gleitenden, aber sehr raschen Populationsumwandlung abgespalten. Damit ließ sich in dieser Evolution — ähnlich wie in der von GERHARDT (1963) beschriebenen Entwicklung — eine zweifache Abspaltung aufdecken; von der *apiculata*-Stammlinie zweigt sich in kürzester Zeit (schätzungsweise 100 000 Jahre) der *hauteriviana*-Ast ab, von dem sich wiederum der *cylindracea*-Zweig in allmählicher Trennung abspaltet.

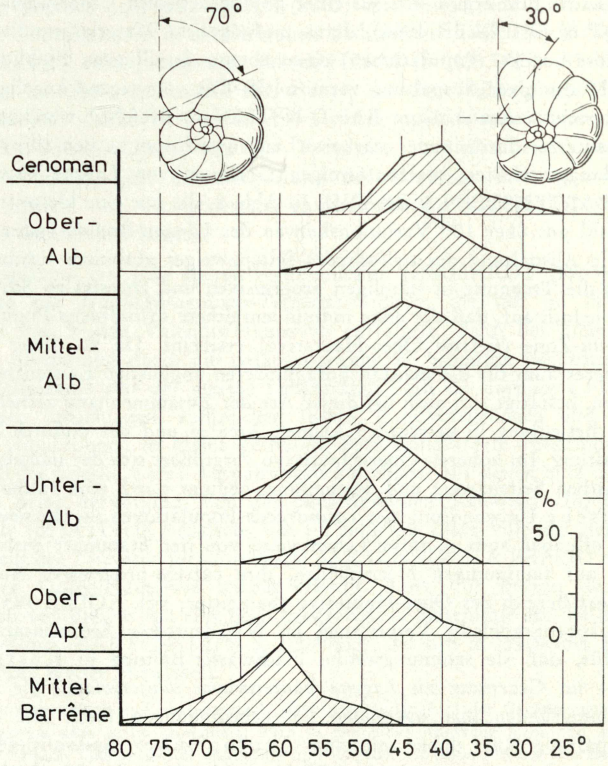


Abb. 9: Phylogenetische Abnahme des Nahtwinkels bei Gavelinelliden-Arten der NW-deutschen Unterkreide (vgl. Abb. 10). — Der Nahtwinkel stellt kein artspezifisches, sondern ein Evolutionsmerkmal der Familie dar. — Die Entwicklung verläuft kontinuierlich; die scheinbare Beschleunigung zwischen Mittel-Barrême und Ober-Apt ist nur vorgetäuscht (Probenlücke).

Abszisse: Nahtwinkel auf der Spiralseite der Gehäuse; Ordinate: Prozentuale Stückzahl pro Klasse.

Individuenzahl der Gavelinelliden-Faunen: jeweils mindestens 100.

Das Material stammt aus Kernproben der Erdölbohrungen Georgsdorf 3 (unterste Kurve) und Georgsdorf 55 (übrige Kurven). — Aus MICHAEL 1966, Abb. 7 (Geologische Zeitskala links leicht verändert; schematisch).

Eine dreifache Abspaltung von einer Stammlinie konnte MICHAEL (1966) in der Evolution der unterkretazischen Gavelinelliden nachweisen. Wie in der von GRABERT (1959) untersuchten Foraminiferen-Gruppe sind auch hier aus einer einzigen Ursprungsart *(Gavelinella barremiana)* 4 neue Arten und eine neue Gattung *(Gavelinopsis)* hervorgegangen. Die einzelnen Arten sind durch eine Kombination von über 30 Merkmalen definiert, die „mosaikartig" jeweils verschieden stark abwandeln[25]). Abb. 9 gibt die phylogenetische Abnahme des Nahtwinkels als Maß für den wechselnden Krümmungsgrad der Nähte wieder. Da sich der Nahtwinkel — ebenso wie die allgemein zunehmende Gehäusegröße — bei allen Arten im gleichen Sinne verändert, stellt er ein Evolutionsmerkmal der Familie dar. Für die statistische Darstellung der Arten-Entfaltung wählte MICHAEL (1966, S. 440) den Gehäusequerschnitt, der die unterschiedlichen Symmetrieverhältnisse der Arten widerspiegelt. Der Querschnitt wurde durch die beiden Indizes Gehäusedicke zu Endkammerdicke und Durchmesser zu Gehäusedicke erfaßt. Aus den Variationskurven dieser Indizes (Abb. 10) läßt sich der phylogenetische Ablauf vom Mittel-Barrême bis zum Ober-Alb ablesen. — *Gavelinella barremiana* BETTENSTAEDT, eine kleinwüchsige, schmale Art, wandelt sich kontinuierlich zu *Gavelinella intermedia* (BERTHELIN), die sich durch größere und dickere Gehäuse auszeichnet. Schon im Barrême und Unter-Apt bilden sich in getrennten Kleinpopulationen progressive und ancestrale Rassen heraus. Im Ober-Apt mit seinen günstigen Lebensbedingungen verschmelzen wiederum die unterschiedlichen Allelbestände und vergrößern erheblich die Variabilität von *G. intermedia.* Der so entstandene Formenreichtum bildet — ähnlich wie bei *Spiroplectinata lata* — das genetische Ausgangsmaterial, aus dem sich im Laufe des Alb sukzessive neue Arten abspalten. Besonders instruktiv zeigt sich dieser Vorgang bei *Gavelinopsis berthelini* (KELLER) — in Abb. 10 durch schwarz ausgefüllte Kurvenfelder hervorgehoben. Im Ober-Apt erscheinen als seltene Extremvarianten Gehäuse mit einem kleinen Spiralknopf. Diese Varianten werden häufiger und sondern sich in progressiven Populationen ab, besonders als sich im Unter-Alb die Umweltverhältnisse verschärften. Noch mischten sie sich vorübergehend mit den ancestralen *intermedia*-Populationen, erst im höchsten Unter-Alb trennt sich die neue Art endgültig von der Stammlinie. Der Spiralknopf, der sich zunehmend verstärkt, bildet ein kennzeichnendes Merkmal der im Querschnitt asymmetrischen Gattung *Gavelinopsis.* Die Kurvenfolge zeigt daher in anschaulicher Weise, wie sich diese neue Gattung zögernd und allmählich aus dem Genbestand einer Art herauslöst. — Nach demselben Abspaltungsmodus, der allerdings nicht durch eine so lückenlose Populationsfolge belegt ist, spalten sich im höchsten Mittel-Alb *Gavelinella ammonoides*

[25]) Der „Mosaikmodus der Evolution" — von DE BEER (1954) als „WATSON'sche Regel" bezeichnet — wurde zuerst in der Wirbeltier-Paläontologie erkannt und von GROSS (1956) noch einmal an Hand überzeugender Beispiele erläutert. In der Mikropaläontologie hat GRABERT (1959, S. 57) diesen Modus erstmals festgestellt, nach dem die einzelnen Merkmale heterochron, verschieden rasch und unabhängig voneinander abwandeln.

(REUSS) und im mittleren Ober-Alb *Gavelinopsis cenomanica* (BROTZEN) von der persistierenden *G. intermedia* ab. Die im Endstadium erreichte Gehäusegestalt der plankonvexen *G. berthelini* läßt auf eine sessile Lebensweise schließen, die der bilateral-symmetrischen *G. ammonoides* auf eine erhöhte Schwebefähigkeit. So laufen auch in dieser Evolution morphologische Umgestaltung und ökologische Anpassung an verschiedene Lebensweisen parallel.

Nach den drei Entwicklungsmodi Artumwandlung, Abspaltung und Differenzierung wurde ein weiterer, letzter Modus an der Foraminiferen-Gattung *Pleurostomella* registriert (BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1965). Die Arten dieser sich im NW-deutschen Alb entfaltenden Gattung wandeln in Merkmalen ab, die teilweise nur schwer biometrisch zu erfassen sind (Gehäusegestalt, Kammerform, Verlauf der Nähte, vor allem aber die Form der Mündung). Ihre Gehäuse wurden daher — wie die der *Conorotalites*-Reihe (Abb. 5) — zu auszählbaren Variantengruppen zusammengefaßt (Abb. 11). — Die kleinwüchsige, indifferente Ausgangsart *Pleurostomella* sp. A[26]) tritt in sehr geringer Stückzahl im mittleren Unter-Alb auf. Ihre isolierten Kleinpopulationen bilden den Ursprung zweier divergierender Entwicklungslinien, die sich morphologisch mehr und mehr voneinander entfernen. Die eine Linie führt in gleitender Populationsumwandlung über *Pleurostomella subnodosa* REUSS (höheres Unter-Alb) zu *Pleurostomella obtusa* BERTHELIN (Mittel-Alb) und stirbt mit schlanken, zierlichen Endformen (subsp. B) im unteren Ober-Alb aus. Die andere Linie wandelt sich über *Pleurostomella* sp. C (unteres Mittel-Alb) zu *Pleurostomella bulbosa* (DAM) im höheren Mittel-Alb bis Ober-

---

Abb. 10: Entfaltung der Foraminiferen-Familie Gavelinellidae in der NW-deutschen Unterkreide. — Nach der Artumwandlung von *Gavelinella barremiana* zu *Gavelinella intermedia* spalten sich nacheinander *Gavelinopsis berthelini, Gavelinella ammonoides* und *Gavelinopsis cenomanica* von der *intermedia*-Stammlinie ab. — Evolutionsdauer: rd. 13 Millionen Jahre.

Abszisse der linken Kurvenfolge: Verhältnis von größter Gehäusedicke zu größter Endkammerdicke, multipliziert mit 100;

Abszisse der rechten Kurvenfolge: Verhältnis von Gehäusedurchmesser zu größter Gehäusedicke, multipliziert mit 10;

Ordinate: Prozentuale Stückzahl pro Klasse.

Individuenzahl der Gavelinelliden-Faunen: jeweils mindestens 100, teilweise über 200.

Signaturen der Kurvenfelder:

Punktiert: *Gavelinella barremiana* BETTENSTAEDT.

Weiß: *Gavelinella intermedia* (BERTHELIN).

Schwarz: *Gavelinopsis berthelini* (KELLER) oder (im Ober-Apt und Unter-Alb) Extremvarianten von *G. intermedia* mit *berthelini*-Merkmalen.

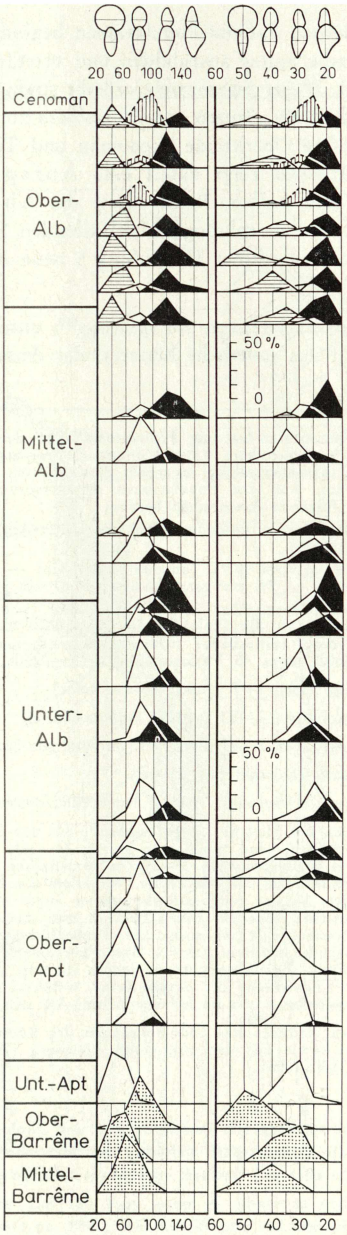
Horizontal schraffiert: *Gavelinella ammonoides* (REUSS) oder (im Mittel-Alb) Extremvarianten von *G. intermedia* mit *ammonoides*-Merkmalen.

Senkrecht schraffiert: *Gavelinopsis cenomanica* (BROTZEN).

Aus MICHAEL 1966, Abb. 15 (dort auch ausführliche Fundortsangaben).

---

[26]) Um die Veröffentlichung von nomina nuda zu vermeiden, erscheinen die neuen Arten vorläufig unter offener Nomenklatur. Dies gilt auch für die von WITTHUHN (1965) neu beschriebene *Bolivina* (S. 350).


20 60 100 140
60 50 40 30 20
Cenoman
Ober-
Alb
Mittel-
Alb
Unter-
Alb
Ober-
Apt
Unt.-Apt
Ober-
Barrême
Mittel-
Barrême
50 %
0
50 %
0
z
y
x
w
v
u
t
s
r
q
p
o
n
m
l
k
i
h
g
f
e
d
c
b
a
20 60 100 140
60 50 40 30 20

Alb. Einige sich absondernde *bulbosa*-Populationen beginnen auf der Endkammer des Gehäuses eine schwache Spitze auszubilden und verstärken dieses Merkmal bis zu einem langen Stachel. Dieser Seitenzweig erlischt schon im mittleren Ober-Alb, während die häufigsten Mittelvarianten von *Pl. bulbosa* zu *Pleurostomella elongata* (STORM) bis in die tiefere Oberkreide (Cenoman und Turon) weiterführen. Die Evolution von *Pleurostomella* zeigt damit eine Aufspaltung in die beiden Hauptäste der *obtusa*- und *bulbosa*-Reihe sowie die Abspaltung eines kurzlebigen, durch seinen Stachel morphologisch auffallenden Seitenzweiges. Aus einer Ursprungsart sind in kontinuierlicher Umbildung 5 neue Arten und eine Unterart hervorgegangen[27]).

Der Modus der divergierenden Aufspaltung[28]) unterscheidet sich von einer Abspaltung dadurch, daß das genetische Material der Ausgangsart nicht als per-

---

Abb. 11: Evolution der Foraminiferen-Gattung *Pleurostomella* in der höheren Unterkreide (Alb) NW-Deutschlands. — Erkennbare Entwicklungsmodi: Aufspaltung in zwei divergierende Entwicklungslinien, Artumwandlung innerhalb dieser Linien und Abspaltung eines kurzlebigen Seitenzweiges. Aus den Populationen der Ursprungsart *Pleurostomella* sp. A (Klasse 1/I) gehen folgende Artenreihen hervor:

Linke Reihe: *Pleurostomella subnodosa* (höheres Unter-Alb) — *Pl. obtusa* (Mittel-Alb bis unteres Ober-Alb).

Rechte Reihe: *Pleurostomella* sp. C (unteres Mittel-Alb) — *Pl. bulbosa* (höheres Mittel-Alb bis Ober-Alb) — *Pl. elongata* (höchstes Ober-Alb bis Turon).

Beobachtete Evolutionsdauer: über 7 Millionen Jahre (siehe absolute Zeitskala rechts; aus Darstellungsgründen ist die Skala für das Mittel-Alb nicht maßstabsgetreu). — Dem in Anlehnung an Abb. 7 (GRABERT 1959) entworfenen (hier jedoch nicht perspektivisch verkürzten) Raumbild liegen 46 Variationskurven zugrunde.

Abszisse: Variantengruppen 1—7 (links: *obtusa*-Reihe),

Variantengruppen I—VI (rechts: *bulbosa*-Reihe),

Variantengruppen A—C (oben: *Pl. bulbosa* mit Stachel).

Ordinate: Prozentuale Stückzahl pro Klasse.

Gehäuselängen 0,7 mm (Ursprungsart) bis 1,2 mm (Endformen).

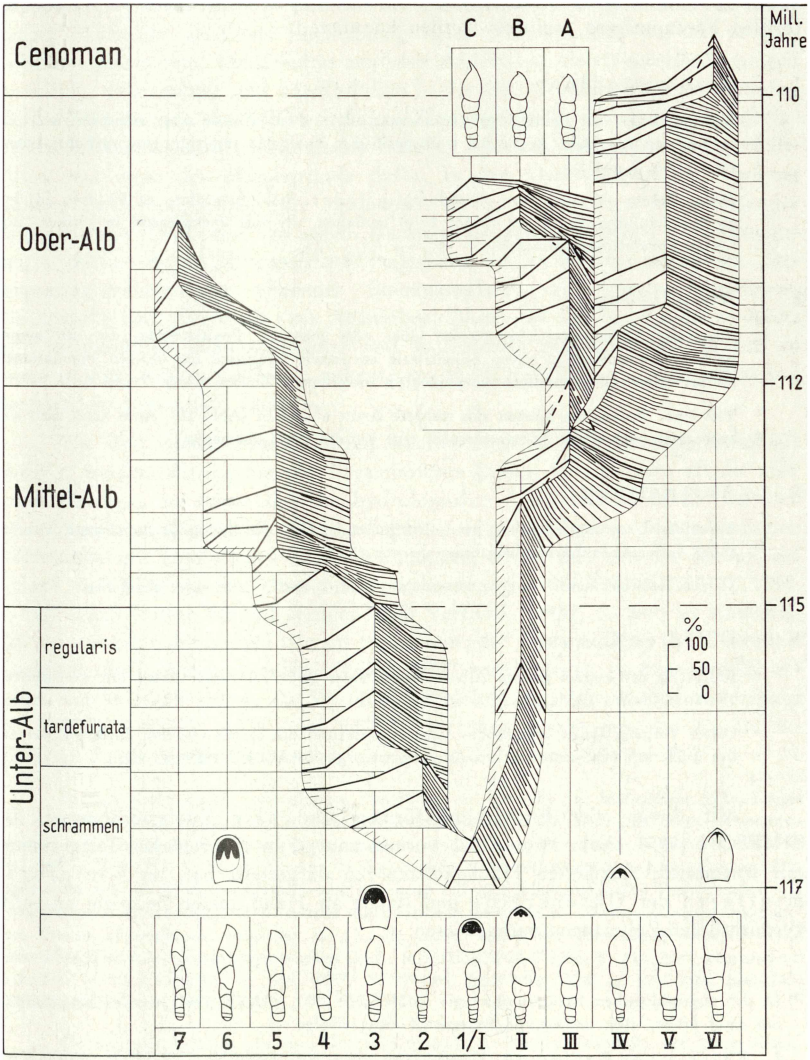
Die Individuenzahlen der ältesten „Populationen", die nur eine einzige Variantengruppe (I, II oder A) umfassen, sind meist sehr gering (4—31), die Stückzahl der jüngeren Populationen beträgt im allgemeinen 25—70 (*bulbosa*-Reihe) oder 50—200 (*obtusa*-Reihe). Die Evolution verändert fast alle Merkmale, vor allem die Mündung, die in der *obtusa*-Reihe immer offener, in der *bulbosa*-Reihe immer enger wird (siehe Mündungsfiguren unten). Die Populationen wandeln sich allmählich um; das z. T. abrupte seitliche Versetzen der Variationskurven geht nicht auf Probenlücken, Sprünge oder kurzfristige Beschleunigungen zurück, sondern auf die Zusammenfassung der Varianten in eine nur grobe Klasseneinteilung. Bemerkenswert ist jedoch die mit fast gleichmäßiger Geschwindigkeit verlaufende Entwicklung der *obtusa*-Reihe, während der *bulbosa*-Ast sich anfangs nur zögernd umwandelt und erst im höheren Mittel-Alb sich stärker entfaltet.

Die 46 Populationen stammen aus Erdölbohrungen des Raumes Hannover—Braunschweig und des Emslandes sowie aus dem Aufschluß Lüneburg (Zeltberg). — Aus BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1965.

---

[27]) Auch bei dieser Gattung entsprechen sich morphologische und ökologische Divergenz. *Pleurostomella bulbosa* lebte wie die Ursprungsart weiterhin am Meeresboden, während die zierlichen Endformen der *obtusa*-Reihe eher auf eine frei schwebende Lebensweise deuten.

[28]) Eine Aufspaltung haben erstmalig — wenn auch nur mit wenigen Variationskurven — BRINKMANN (1929) an Ammoniten und WOLBURG (1959) an Ostracoden aufgezeigt (S. 362).


Cenoman
Ober-Alb
Mittel-Alb
Unter-Alb
regularis
tardefurcata
schrammeni
C B A
Mill. Jahre
110
112
115
117
%
100
50
0
7 6 5 4 3 2 1/I II III IV V VI

sistierende Art erhalten bleibt, sondern von den Folge-Arten übernommen und umgewandelt wird. Abschließend seien die vier Evolutionsmodi[29]) noch einmal zusammengefaßt, soweit sie bisher durch biometrisch-statistische Untersuchungen an fossilen Foraminiferen ermittelt werden konnten:

1. Artumwandlung

Kontinuierliche und gleichzeitige Veränderung aller Populationen einer manchmal weltweit verbreiteten Art (Abb. 1—5). Bei transspezifischer Evolution resultiert eine zeitliche Artenreihe (Abb. 3 und 5).

Dieser Modus (1) stellt den Grundvorgang jeder Artbildung dar; er ist auch in den übrigen Evolutionsvorgängen (Modi 2—4) enthalten, die sich überwiegend in kleinen, isolierten Populationen abspielen.

2. Abspaltung

Räumliche Absonderung (Separation) einer oder mehrerer Populationen, die sich immer stärker umwandelnd zu einem Seitenzweig entwickeln, während die übrigen Populationen als persistierende Stammlinie morphologisch unverändert bleiben (Abb. 7 und 8).

Von einer Stammlinie können sich mehrere Arten abspalten (Abb. 10). Auch kann sich, wie beobachtet, von einem Seitenast erneut eine weitere Linie abzweigen.

3. Aufspaltung

Aus einer Ursprungsart gehen zwei divergierende, sich morphologisch zunehmend voneinander entfernende Entwicklungslinien hervor (Abb. 11).

Je nach Richtung der Divergenz können die Modi 2 und 3 ineinander übergehen.

4. Differenzierung

Auflösung des extrem großen Allelbestandes einer Art in mehrere Arten mit verringerten Variationsbreiten (Abb. 7).

Dieser Vorgang ähnelt dem Modus 3; er unterscheidet sich jedoch von ihm durch die wesentlich größere Variationsbreite der Ausgangsart (vgl. GRABERT 1959, S. 50).

Mit diesen vier Entwicklungsformen sind alle Evolutionsmuster, die SIMPSON (1951, Abb. 31 und 32) vorausschauend in theoretischen Diagrammen mit schematisch skizzierten Häufigkeitskurven dargestellt hat, an Kleinforaminiferen der Unterkreide und damit an Hand realer Beispiele aus erdgeschichtlichen Zeiträumen nachgewiesen.

[29]) In der angelsächsischen Evolutionsbiologie (SIMPSON 1951, MAYR 1967) werden hauptsächlich nur zwei große, alles umfassende Kategorien unterschieden:

1. Phyletische Evolution (Umwandlung einer Art, evolutive Umbildung, Abwandlung in der Zeit) entsprechend der in Kapitel 2 behandelten gleitenden Populationsumwandlung.
2. Speziation (Aufgliederung einer einzigen Art in mehrere Arten, Vervielfachung von Spezies) entsprechend unseren Modi Abspaltung, Aufspaltung und Differenzierung.

6. Selektionstheorie

„Orthogenesen" haben — als eines der eindrucksvollsten paläontologischen Phänomene — schon früh das Interesse der Evolutionsforscher gefunden. Die „zielstrebig" wirkende, gerichtete Entwicklung vieler Stammesreihen war um so auffallender, als sie trotz wiederholter zeitlicher Änderungen der Umweltbedingungen geradlinig, unbeeinflußt und unaufhaltsam in der einmal eingeschlagenen Richtung fortschreitet. Gerade das Fehlen jeglichen Zusammenhangs mit den in der geologischen Schichtenfolge oft wechselnden faziellen und paläogeographischen Verhältnissen war einer der Hauptgründe dafür, in den Orthogenesen die Wirkung „innerer Entfaltungskräfte oder autonomer, in den Organismen selbst liegender Faktoren oder Tendenzen" zu sehen. Derartige prädeterminierende Entwicklungskräfte schienen einen „Zwangsablauf" zu steuern, der im Endstadium zu den „Degenerationserscheinungen alternder Stammesreihen", zu Überspezialisationen, Riesenwuchs und schließlich zum Aussterben führte. So war es eine ganze Reihe sehr verschiedener paläontologischer und geologischer Erscheinungen, die sich zu einem in sich widerspruchslosen, zuletzt von SCHINDEWOLF (1950) umfassend dargestellten Gesamtbild fügten.

Ein Teil dieser Beobachtungen konnte auch in der Mikropaläontologie bestätigt werden. Phylogenetische Foraminiferen-Reihen überschreiten oft die zeitlichen Grenzen, an denen sich die hydrologischen Umweltfaktoren des marinen Lebensraumes einschneidend geändert haben, oder durchlaufen mikrofossilarme Unterstufen mit ungünstigen Lebensbedingungen, o h n e daß sich ein Einfluß auf Ablauf und Richtung der Umwandlung erkennen läßt (BETTENSTAEDT 1958, S. 125—126). Dieser Befund erschien auch Verfasser (1952, S. 288) so eindeutig, daß er seinerzeit die „unaufhaltsam fortschreitende" Umwandlung der *Conorotalites*-Reihe auf „innere organische Triebkräfte" zurückführte. — Einen völlig anderen Aspekt ergab jedoch das Studium der biologischen Literatur, das Verfasser mit DOBZHANSKY (1939) und RENSCH (1954) begann, um der damals ungeklärten Frage der Evolutionsschwankungen nachzugehen (Kapitel 4).

Hierbei waren einige Feststellungen bemerkenswert. Obwohl von biologischer Seite, besonders von der Genetik der letzten Jahrzehnte eine erdrückende Fülle neuer Ergebnisse zusammengetragen war, hatten die Auffassungen der modernen Biologie — mit wenigen Ausnahmen (GROSS 1943, WEIGELT 1954) — kaum Eingang in die deutsche paläontologische Literatur gefunden. Dagegen hatte sich die Evolutionsbiologie sehr eingehend mit der paläontologischen Interpretation der Orthogenesen auseinandergesetzt. So waren die klassischen Beispiele für überspezialisierte ausgestorbene Formen (Riesenhirsch, Säbeltiger u. a.), die immer wieder zur Begründung orthogenetischer Entwicklungsfaktoren herangezogen wurden (z. B. SCHINDEWOLF 1950, S. 331, 334), überzeugend entkräftet (SIMPSON 1951, S. 241; 1957, S. 47—51; RENSCH 1954, S. 232, 234, 240—245; DOBZHANSKY 1958, S. 370—375).

Ein weiteres Faktum, das eine übereinstimmende Auffassung innerhalb der Naturwissenschaften erschwerte, war die bei jedem Wissensfortschritt unvermeidbare Ausweitung der F a c h s p r a c h e n. Dies gilt besonders für die Genetik, die — nach rascher Entwicklung in viele theoretische und angewandte Spezialgebiete aufgegliedert — sich ein eigenes umfangreiches Vokabularium als Arbeitsinstrument geschaffen hat (vgl. RIEGER & MICHAELIS 1958). Die Folge sind unleugbare

Sprachschwierigkeiten, die uns heute von den Wissenschaftlern der gleichen Fakultät trennen. Dabei ist der Ausdruck „Sprachschwierigkeiten" noch zu schwach, denn bei einer Fremdsprache sind nur andere Vokabeln für bekannte Begriffe zu lernen, bei einer Fachsprache aber neue Worte für neue Begriffe und Vorstellungen, die die Nachbarwissenschaft in jahrzehntelanger Forschung erarbeitet hat.

So erklärt sich eine Situation, in der den meisten Paläontologen die geologische Fachsprache geläufiger ist als die biologische, obwohl Paläontologie und Biologie in den Organismen das gleiche Objekt untersuchen. Ein fast paradoxes Beispiel bietet das teilweise gerade für den Paläontologen geschriebene Werk des Zoologen RENSCH über „Neuere Probleme der Abstammungslehre" (1954). Es ist keineswegs übertrieben, wenn man feststellt, daß ein Paläontologe, der nicht Biologie als Haupt- oder Nebenfach studiert hat, beim ersten Lesen nicht ein einziges Kapitel restlos versteht. In manchen Unterkapiteln stößt er fast auf jeder Seite auf ihm unbekannte biologische Termini, deren Sinn er nicht einmal erraten kann.

Auch Wandlungen oder unterschiedliche Auslegungen der Begriffsinhalte können zu Mißverständnissen führen. Es ist schwer nachprüfbar, aber durchaus wahrscheinlich, daß schon der einfache Begriff „Selektion" — in der Neo- und Paläozoologie verschieden verstanden — zu der Divergenz in der Theorienbildung beigetragen hat. Im allgemeinen sieht man in der Selektion die Auslesewirkung anorganischer Umweltfaktoren (Hitze, Kälte, Dürreperioden, Überschwemmungen, allgemeine geographische oder in marinen Biotopen hydrologische Bedingungen). Der Biologe rechnet zur Umwelt aber ebenso alle lebenden Elemente, die wechselseitig aufeinander einwirken — als Feinde, Räuber, Parasiten und nicht zuletzt als miteinander konkurrierende Varianten der gleichen Art (RENSCH 1954, S. 12). Gerade der innerartliche (infraspezifische) Konkurrenzkampf um Nahrung und Raum löst — ohne Einwirkung der unbelebten Natur — einen höchst wirkungsvollen Mechanismus aus, der zu einer gerichteten Artumwandlung führt. Faktisch ist dies die „Natural Selection", der geniale Grundgedanke der DARWINschen Abstammungslehre (1859), der seitdem von zahlreichen biologischen Disziplinen unabhängig voneinander überprüft, vielfach ergänzt und modifiziert, aber in seiner Grundkonzeption vollauf bestätigt wurde. Heute meist als Mutations-Selektions-Theorie oder Evolutionslehre bezeichnet, wird sie als eine der am besten begründeten naturwissenschaftlichen Lehren von allen führenden Genetikern und Evolutionsforschern der Deutung jeden Artenwandels zugrunde gelegt (DOBZHANSKY 1939, 1958, 1960, 1966, SIMPSON 1951, 1957, LUDWIG 1954, RENSCH 1954, 1959, ZIMMERMANN 1954, HEBERER 1957, LÜERS 1960, FRITZ-NIGGLI 1961, KÜHN 1965, MAYR 1967).

In dem Vorgang der Artentstehung sieht die moderne Genetik eine Störung des balancierten Gleichgewichts zwischen komplizierten biologischen Systemen (Gen — Individuum — Population), die in sich, miteinander und mit der Umwelt in ständiger Wechselwirkung stehen. Eine solche Störung des Gleichgewichts wird durch mehrere Evolutionsfaktoren verursacht. Der wichtigste Faktor sind Mutationen, erbliche Veränderungen der Molekularstruktur eines Gens, die der Evolution ein sich ständig ergänzendes Rohmaterial zur Verfügung stellen. Über 95% aller Mutationen sind tödlich oder schädlich (RENSCH 1954, S. 5), aber einige seltene können ein morphologisches Merkmal oder eine physiologische Eigenschaft verbessern (LÜERS 1960, S. 86). Schon der geringste Selektionsvorteil wirkt sich aus (LÜERS 1960, S. 88) und führt zu einer sich steigernden Kettenreaktion.

Da die mutativ verbesserten, leistungsfähigeren Organismen die größten Chancen haben, zu überleben und sich fortzupflanzen, muß ihr prozentualer Anteil innerhalb der Population zunehmen. Das mutierte Erbgut wird von Generation zu Generation durch eine stetig wachsende Anzahl von Nachkommen mit besseren Überlebens-Chancen weitergegeben und setzt sich so allmählich durch. Da Lebensraum und Nahrung begrenzt sind, werden gleichzeitig die weniger geeigneten (nicht mutierten) Varianten ausgemerzt.

Auf diese Weise ergibt sich zwangsläufig eine Verschiebung in der genetischen Zusammensetzung einer Population. Diese Verschiebung entspricht nun genau dem Bild, das die stratigraphisch übereinandergeordneten Variationskurven der fossilen Foraminiferen-Populationen wiedergeben (Abb. 2—5). Der geschilderte Evolutionsvorgang könnte graphisch kaum besser dargestellt werden als durch die Kurvenfolgen, die im fossilen Material tatsächlich gemessen wurden. Die so weitgehende Übereinstimmung zwischen Theorie und Befund berechtigt zu der folgenden plausiblen Deutung[30]) der vier gleichlaufenden Vorgänge, durch die die zeitliche Populationsverschiebung zustandekommt:

1. An den rechten Enden der Variationskurven erscheinen neu mutativ leicht abgeänderte Gehäuse.
2. Die mutierten (progressiven) Individuen nehmen dank ihrer Überlegenheit an Häufigkeit zu.
3. An den linken Enden der Variationskurven vermindert sich die Stückzahl der unveränderten (ancestralen) Varianten.
4. Die nicht mutierten Extremvarianten werden von der Selektion ausgemerzt und verschwinden aus dem Kurvenbild.

In der graphischen Darstellung der Kurvenfolge wird daher noch heute der ständige Konkurrenzkampf zwischen den Varianten einer vor Jahrmillionen ausgestorbenen Foraminiferen-Art sichtbar. Die Selektion hat aus den laufend anfallenden, richtungslosen Mutationen die seltenen vorteilhaften ausgelesen, die das gleiche Merkmal immer wieder in demselben Sinne verbessert haben. Anhaltend gleichgerichtete Selektion — auch als Orthoselektion bezeichnet (RENSCH 1954, S. 216, 239; DOBZHANSKY 1958, S. 374) — bestimmt die Entwicklungsrichtung. Orthoselektion[31]) verursacht Orthogenesen; sie führt zu der gleichen zielstrebig und zwangsläufig erscheinenden Entwicklung, deren ursächliche Faktoren man zunächst in „inneren Entfaltungskräften" zu sehen glaubte. Damit erweist sich die Annahme solcher Kräfte als eine entbehrliche „ad-hoc-Hypothese". Einleuchtender und überzeugender wirkt eine Deutung, die ohne unbewiesene und

[30]) Auch die Evolutionsprozesse der Abspaltung und Aufspaltung (Kapitel 5) gehen wie die der Artumwandlung auf Mutationen zurück; sie verändern zunächst nur wenige Individuen, bis schließlich die gesamte Population umgewandelt ist, aus der der neue Seitenzweig hervorgeht. Ebenso ist die allmähliche Änderung eines Merkmals, das sich zunehmend verstärkt, auf eine Vielzahl kleinster Mutationsschritte zurückzuführen.

[31]) Während hier unter Orthoselektion vor allem Konkurrenz-Selektion innerhalb der lebenden Umwelt verstanden wird, kann eine gerichtete Auslese auch durch eine kontinuierliche zeitliche Änderung der anorganischen (faziellen oder klimatischen) Umweltfaktoren ausgelöst werden. Dieser Fall scheint aber nach den Beobachtungen der Paläontologie sehr selten zu sein.

kaum nachweisbare Hilfshypothesen auskommt[32]). — Darüber hinaus stehen einige Folgerungen, die sich aus der Theorie „eigengesetzlicher Richtungsfaktoren" ergeben, im Widerspruch zu den Befunden der Experimentalgenetik[33]), während die mikropaläontologischen Beobachtungen sich zwanglos in den Rahmen der heutigen Evolutionsgenetik einfügen. Vor allem ist ein Auslesevorteil — die grundsätzliche Voraussetzung der Selektionstheorie — bei vielen phylogenetischen Foraminiferen-Reihen sehr wahrscheinlich.

In der *Bolivinoides*-Evolution entwickeln sich aus der ursprünglichen Knotenskulptur erst kurze, dann immer länger und kräftiger werdende Rippen (Abb. 3). Auch die Gavelinelliden-Arten (MICHAEL 1966, S. 444) weisen Skulptur-Entwicklungen auf, die die mechanische Widerstandsfähigkeit der Gehäuse erhöhen. Gehäuseverfestigungen spielen bei den zarten und zerbrechlichen Foraminiferen-Schalen zweifellos eine große Rolle — als Schutz gegen Beschädigungen durch starke Strömungen und Sedimentumlagerungen oder als Panzerung gegen kleine Feinde (z. B. Copepoden), die auf Foraminiferen-Nahrung spezialisiert sind. Auf die Bedeutung einer Festigkeitsauslese bei benthonischen Foraminiferen hat schon RHUMBLER (1911, S. 22 ff.) nachdrücklich hingewiesen.

Dagegen haben phylogenetische Umwandlungen der Gehäusegestalt offenbar eine funktionelle Bedeutung. Durch eine stab- oder scheibenförmige Gestalt wird die Schalenoberfläche vergrößert, der Reibungswiderstand verstärkt und dadurch die Schwebefähigkeit erhöht (REMANE in GRABERT 1959, S. 54, 56) — eine sehr vorteilhafte Eigenschaft für Foraminiferen, die in ihrer Ausbreitung fast ausschließlich auf passive Verdriftung angewiesen sind (vgl. RICHTER 1965, S. 51). So werden die im Endstadium der Entwicklung breiten oder langen, abgeplatteten Gehäuse von *Bolivinoides* und *Spiroplectinata* durchschnittlich häufiger von zeitweiligen Strömungen aufgenommen und in andere Meeresbiotope verdriftet sein als die ihrer ancestralen Ahnenformen. Ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Gehäuseform und Lebensweise besteht bei der langgestreckten *Lagena hauteriviana cylindracea*, die in strömungsreicher Flachwasser-Fazies besonders häufig wird. Spezialisierung auf andere Lebensweisen eröffnet den neu entstehenden Arten oft neue, konkurrenzarme „ökologische Nischen". Nach morphologischen Vergleichen mit rezenten Plankton-Foraminiferen dürften *Conorotalites aptiensis, Gavelinella ammonoides* und die Endformen von *Pleurostomella obtusa* sogar zu einer frei schwebenden Lebensweise übergegangen sein. Dieser Wechsel ist nur wenigen benthonischen Foraminiferen gelungen und führte mit der Eroberung eines neuen Lebensraumes zu einem beträchtlichen Auslesevorteil.

Diese Beispiele mögen genügen. Bei unserer noch geringen Kenntnis über die Ökologie rezenter Foraminiferen ist nicht zu erwarten, daß wir schon heute jeden Selektionsvorteil erkennen. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß physiologische Mutationen, deren Auswirkung fossil nicht sichtbar wird, zumindest die gleiche, wenn nicht eine größere Rolle gespielt haben. Sobald eine physiologisch

[32]) „Das vornehmste Ziel aller wissenschaftlichen Erkenntnis besteht darin, das größtmögliche Tatsachengebiet aus der kleinstmöglichen Anzahl von Hypothesen oder Axiomen zu erhellen." (EINSTEIN in BARNETT 1958, S. 139. Diese Definition stammt nach einer anderen Quelle sinngemäß aus der Arbeit EINSTEINs: Das Raum-, Äther- und Feld-Problem der Physik. — Forum Philosophicum (1930).

„Wesenheiten (in Theorien oder Hypothesen) sind nicht unnötig zu vermehren" (WILLIAM VON OCCAM, zitiert nach SIMPSON 1957, S. 41).

Weniger anspruchsvoll und kürzer formuliert sprach Prof. Dr. F. SCHALLER (Wien, früher Braunschweig) von dem „Prinzip der sparsamsten Erklärung".

[33]) „Gerichtete oder wenigstens nicht völlig ungerichtete Mutationen", wie sie SCHINDEWOLF (1950, S. 425) fordert, haben sich in keinem der unzähligen Experimente bestätigen lassen, die seit über 50 Jahren von Genetikern in vielen Ländern laufend durchgeführt werden.

vorteilhafte Entwicklung durch ein pleiotropes Gen[34]) gesteuert wird, kann sie als Nebenwirkung zugleich ein selektiv neutrales Gehäusemerkmal in einer scheinbar unmotivierten Weise verändern[35]). Es ist deshalb für unsere Argumentation bereits von Bedeutung, wenn überhaupt Hinweise auf Selektionsvorteile schon schalenmorphologisch festzustellen sind.

Eine weitere Übereinstimmung liegt darin, daß die wichtigsten Evolutionsfaktoren (LUDWIG 1954) auch in den Foraminiferen-Umwandlungen erkennbar sind. Mutation und Selektion sind die beiden Hauptfaktoren, die zu einer Artumwandlung führen. Bei Abspaltungsvorgängen wird zusätzlich das Faktorenpaar Isolation und Zufall wirksam. Auf die Bedeutung des Isolationsfaktors wurde schon in Kapitel 5 mehrfach hingewiesen. Abspaltungen (Stammbaumgabelungen) sind ohne räumliche Trennung (Separation), die gleichzeitig Rückkreuzungen verhindert, nicht möglich (vgl. LUDWIG 1954, S. 686). Der Zufallsfaktor wirkt sich besonders in kleinen Populationen aus; er spiegelt sich in den Evolutionsschwankungen isolierter Populationen wider (Kapitel 4), die eine Abspaltung einleiten können. Damit waren offensichtlich alle 4 Faktoren (Mutation, Selektion, Isolation, Zufall), die von der Evolutionsbiologie angenommen werden, tatsächlich an den vor Jahrmillionen abgelaufenen Evolutionsvorgängen beteiligt[36]).

Das stärkste Gewicht haben jedoch drei Beobachtungen, die sich auch im Detail so weitgehend mit den Vorstellungen der Selektionstheorie decken, daß sie durch diese Theorie einleuchtender als durch jede andere Version erklärt werden. Teilweise sind diese Befunde überhaupt nur durch die Anschauungen der Populationsgenetik verständlich und können deshalb als paläontologische Argumente für die Richtigkeit der Evolutionslehre gelten.

1. Ein neues Merkmal tritt, wie mehrfach bei Abspaltungen festgestellt, zunächst unvermittelt an nur wenigen Individuen auf (Individualmerkmal), wird dann in den jüngeren (stratigraphisch höheren) Populationen immer häufiger, bis schließlich alle Individuen einer Population dieses Merkmal aufweisen (Rassen- oder Artmerkmal). So fand GRABERT (1959,

---

[34]) Als pleiotrop (oder polyphän) wird ein Gen bezeichnet, das nicht ein einziges, sondern mehrere Merkmale kontrolliert (DOBZHANSKY 1958, S. 43—45; KÜHN 1965, S. 134—136). Eine pleiotrope Genwirkung ist offenbar die Regel (RENSCH 1954, S. 5; HEILBRONN & KOSSWIG 1966, S. 10).

[35]) Ein solcher Fall konnte bei der unterkretazischen *Vaginulina procera* und der rezenten *Globigerina pachyderma* (EHRENBERG) wahrscheinlich gemacht werden (BETTENSTAEDT 1962, S. 416—417).

[36]) Auch der von LUDWIG (1954) vertretene, allerdings nicht von allen Biologen anerkannte 5. Evolutionsfaktor, die Annidation (Einnischung), könnte in vielen Evolutionen wirksam gewesen sein, wenn man hierzu alle Spezialisierungen rechnet, die den Arten neue ökologische Nischen erschlossen haben. Annidation bietet eine gute Erklärung für die zunehmende Vergrößerung der Variationsbreite (Abb. 4) bei *Vaginulina procera* (BETTENSTAEDT 1962, S. 416). Auch GRABERT (1959, S. 56) hat schon vermutet, daß dieser Faktor bei dem Modus der Differenzierung mitwirkt.

S. 31, 42, 55) das *Spiroplectinata*-Merkmal, die Abplattung des zweizeiligen Gehäuseteils, in drei *Gaudryina*-Populationen des mittleren Unter-Alb bei wenigen Individuen (3—5% der Population) teils angedeutet, teils schon deutlich ausgeprägt. Eine Ammoniten-Zone später (rd. 650 000 Jahre) hat sich die Abplattung bereits in einigen Populationen völlig und nach weiteren rd. 500 000 Jahren in allen Populationen von *Spiroplectinata lata* durchgesetzt. — ZEDLER (1961, S. 32—34) entdeckte in einer *Marssonella*-Population des Unter-Hauterive ein einziges *Spiroplectammina*-Gehäuse unter 200 Exemplaren (0,5%), während im Ober-Hauterive die Populationen der neuen Art nur noch aus *Spiroplectammina*-Individuen bestehen *(Sp. dorni).* Ebenso erscheinen in den *Lagena-* und *Gavelinella*-Populationen (Abb. 8 und 10) schon sehr selten (2—3%) Extremvarianten mit den taxonomischen Merkmalen der sich erst viel später abspaltenden *Lagena hauteriviana cylindracea* und *Gavelinopsis berthelini.* Der prozentuale Anteil dieser progressiven Varianten steigt zunächst allmählich und dann in den abgesonderten Populationen rasch an (vgl. MICHAEL 1966, S. 443, 450). Der zeitliche Abstand vom ersten Auftreten des neuen Merkmals bis zum Erscheinen der ersten vollständig umgewandelten Population beträgt auch hier etwa 0,7—0,8 Mill. Jahre, bis zur endgültigen Abspaltung der neuen Taxa jedoch 1,5—2,5 Jahrmillionen. — Diese Befunde lassen sich biologisch kaum anders deuten, als daß eine spontan aufgetretene selektionsbegünstigte Mutation sich allmählich über die gesamte Population ausgebreitet hat.

2. Die sich steigernde Wirkung der Selektion ist besonders instruktiv in der *Conorotalites*-Evolution überliefert. Die ältesten Populationen im unteren Mittel-Barrême, die zeitweise auffallend hohe Stückzahlen (bis über 300) aufweisen, umfassen noch 5 Variantengruppen (Abb. 5), unter ihnen viele Exemplare mit unregelmäßig und unsymmetrisch gebauten, z. T. fast „pathologisch" anmutenden Gehäusen (vgl. BETTENSTAEDT 1962, Abb. 7). In dieser hohen Variabilität spiegelt sich einmal die Richtungslosigkeit der Mutationen wider, die den großen Formenreichtum hervorbrachte, zum anderen die günstigen Existenzbedingungen, die bei geringem Selektionsdruck auch den „unregelmäßigen" Individuen Lebensmöglichkeiten boten. — Im Laufe des Barrême und Apt nimmt die Variationsbreite der meisten Merkmale kontinuierlich ab, bis sich die jüngsten Populationen an der Wende Apt/Alb nur noch aus zwei Variationsgruppen zusammensetzen. Im Endstadium der Evolution sind alle pathologischen Formen sowie 4 Variantengruppen ausgemerzt, während die noch verbliebenen Individuen regelmäßig und symmetrisch gebaute Gehäuse besitzen. Verglichen mit der Ursprungsart erscheinen sie gleichsam „technisch gut durchkonstruiert" und weisen eine harmonische, fast elegante Form auf. Da die phylogenetische Entwicklung keinen Zusammenhang mit den mehrfach wechselnden Umwelt-

bedingungen erkennen läßt, ist hier eine sich ständig verschärfende infraspezifische Konkurrenz-Selektion wirksam gewesen. — Der Ablauf entspricht in allen Punkten dem Bild eines Züchtungsvorgangs. Aus einem sehr formenreichen, ungeordnet erscheinenden Variantenbestand wurde in 4,5 Mill. Jahren eine (auf freischwebende Lebensweise) spezialisierte Art von hoher Einheitlichkeit und optimaler morphologischer Konstruktion durch die natürliche Selektion herausgezüchtet.

3. Eine Nahrungskonkurrenz, wie sie die Selektionstheorie fordert, konnte GRABERT (1959, S. 38—40, Abb. 21) durch statistische Auszählungen an den dreizeiligen Varianten von *Gaudryina dividens* und *Spiroplectinata lata* bestätigen. Wie wir sahen (S. 362), haben sich die progressiven Individuen mit zweizeiligen Endkammern als überlegen erwiesen und die ancestralen, nur dreizeiligen Varianten im Laufe der Evolution ausgemerzt. Der infraspezifische Konkurrenzkampf spiegelt sich jedoch nicht nur in der allmählichen Zunahme progressiver Varianten auf Kosten der ancestralen Individuen wider, sondern auch in der wechselnden Kammerzahl der triserialen Gehäuse. Die Auszählung in 6 Populationen ergab, daß die dreizeiligen Individuen regelmäßig dann die meisten Kammern (durchschnittlich 16—19) ausbilden, wenn auch ihr prozentualer Anteil an der Population noch relativ hoch war (45—62%). Herrschten dagegen hochentwickelte progressive Individuen vor (76—92%), war die durchschnittliche Kammerzahl der in der Minderheit befindlichen dreizeiligen Formen auf 12—14 reduziert[37]). Die progressiven Individuen haben daher außer der Stückzahl auch das Wachstum der ancestralen Varianten eingeschränkt, das bei Protozoen von der vorhandenen Nahrungsmenge abhängt (DOFLEIN — REICHENOW 1949, zitiert in GRABERT, S. 39)[38]).

Für weitere Daten und Details, die das vielfältige Bild der hier nur kurz beschriebenen Evolutionsvorgänge ergänzen, sei auf die zitierten phylogenetischen Foraminiferen-Arbeiten verwiesen.

7. Methodischer Ausblick

Für eine exakte Erfassung der Umwandlungsprozesse stand bisher die biometrisch-statistische Bearbeitung im Vordergrund, doch ergeben sich schon heute — über das deskriptive Stadium hinaus — weitere Möglichkeiten, das individuenreiche Foraminiferen-Material nach evolutionsbiologischen und genetischen Gesichtspunkten auszuwerten:

[37]) Die angegebenen Werte sind der Tabelle 3 in GRABERT (1959, S. 39) entnommen und auf ganze Zahlen abgerundet.

[38]) Bei fortschreitender Reduzierung der Kammerzahl wird schließlich der kritische Punkt erreicht, an dem die letzten ancestralen Jungindividuen nicht mehr adult und fortpflanzungsfähig werden.

1. Berechnung des Selektionsvorteils[39]).

In der Populationsmathematik wird die Größe des Selektionsvorteils — ausgedrückt durch den prozentualen Zuwachs pro Generation bei gleichbleibender Nachkommenzahl der Vergleichspopulation — meist mit 1% angesetzt (LUDWIG 1954, S. 671, 680, 685; RENSCH 1954, S. 14). Jedoch wies bereits LÜERS (1960, S. 88) darauf hin, daß sich schon der geringste Selektionsvorteil auswirkt, also ein weitaus geringerer Wert als 1%. Dies konnte GERHARDT (1963, S. 66—67) an einem realen Evolutionsvorgang bestätigen; bei der von ihm untersuchten Foraminiferen-Gruppe *(Haplophragmium-Triplasia)* kam er zu einem Wert von 0,002%. Dieser minimale, schon für die Evolution wirksame Vorteil entspricht für die progressive Variantengruppe einer Nachkommenzahl von 100 002 gegenüber 100 000 Nachkommen der ancestralen Individuen. Trotzdem reichte die geringe Überlegenheit aus, um die ancestralen Formen in rd. 500 000 Jahren faktisch völlig auszumerzen.

2. Entwicklungsfortschritt und Evolutionsfaktoren.

Als Ergebnis einer quasi „Vergleichenden Evolutionsforschung" zeigt die statistische Betrachtung aller phylogenetischen Umwandlungen einen aufschlußreichen Unterschied zwischen den beiden hauptsächlichsten Entwicklungsmodi. Artumwandlungen führen in dem Zeitraum von einigen Jahrmillionen nur zu neuen Unterarten oder Arten, Abspaltungsvorgänge dagegen in der gleichen Zeit auch zu neuen Gattungen oder Familien. Da bei einer Artumwandlung nur zwei Evolutionsfaktoren wirksam (Mutation und Selektion), bei einer Abspaltung aber die beiden Faktoren Isolation und Zufall zusätzlich beteiligt sind (S. 37ᵛ), wird der größte Evolutionsfortschritt durch das Zusammenwirken aller 4 Faktoren erreicht.

3. Evolutionsgeschwindigkeit und Individuenzahl.

Drei Evolutionen lassen sich in ihrem Ausmaß und der Kompliziertheit ihres Ablaufs miteinander vergleichen, die der Foraminiferen-Gruppe *Gaudryina-Spiroplectinata* (GRABERT 1959), der Gattung *Pleurostomella* (BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1965) und der Familie Gavelinellidae (MICHAEL 1966). In allen drei Entwicklungen sind jeweils aus einer Ursprungsart 4—5 neue Arten hervorgegangen, jedoch bestehen Unterschiede in der Evolutionsdauer und der Häufigkeit der abwandelnden Arten. Als Anhaltspunkt für die Häufigkeit wurden bei jeder Gruppe die Individuenzahlen der 5 reichsten Populationen in reichen Foraminiferen-Faunen (rd. 200 000 bis 350 000 Individuen) ausgezählt bzw. geschätzt und gemittelt:

	Evolutionsdauer in Jahrmillionen	Maximale Stückzahlen
Pleurostomella	7	ca. 140
Gaudryina-Spiroplectinata	8	ca. 1 000
Gavelinellidae	13	ca. 14 000

Aus dieser Gegenüberstellung geht — in Übereinstimmung mit populationsgenetischen Vorstellungen (SIMPSON, RENSCH, HEBERER, siehe S. 364) — hervor, daß die Evolutionsgeschwindigkeit zunimmt, sobald die Individuenzahl der abwandelnden Populationen geringer wird (BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1965).

[39]) Verfasser (1962, S. 414) hatte früher auf Grund der ersten Berechnung in der Dissertation (GERHARDT 1962) den nicht zutreffenden Wert von 0,00002% referiert.

4. Mutationsforschung.

Die phänotypische Auswirkung von Mutationen läßt sich nicht nur an neu auftretenden Merkmalen, sondern auch an bestimmten Gehäuse-Anomalien untersuchen (in der Foraminiferen-Literatur auch als Aberrationen, Deformationen, Gehäuse-Abnormitäten oder pathologische Mißbildungen bezeichnet und u. a. abgebildet in MICHAEL 1967, Taf. 14 und 15). Hierzu gehören z. B. extrem verformte Kammern, Krümmung der Wachstumsrichtung, Merkmalsverdopplungen oder Defektmutationen (Skulpturverlust, Ausfall eines Kammerbaustadiums). Ferner hat Verfasser (1962, S. 454, Abb. 17, Fig. 2) an einem solchen Gehäuse (*Vaginulina arguta* REUSS) eine Rückmutation wahrscheinlich gemacht. Aberrationen werden in einer Population zwar relativ selten (weniger als 1%), aber mit statistischer Regelmäßigkeit gefunden; sie summieren sich bei der hohen Stückzahl der Foraminiferen und der jahrmillionenlangen Überlieferung zu einem umfangreichen Material, das bisher nur vereinzelt beschrieben, aber im Rahmen einer „paläontologischen Mutationsforschung" noch kaum ausgewertet ist. — Auch ließe sich mit einer sehr großen Probenmenge durchaus die Mutationsrate eines Gens an Hand einer wiederholt auftretenden, abnormen Merkmalsänderung in einer lückenlosen Populationsfolge ermitteln. (Vorläufige Auszählungen ergaben für ein Allel die Größenordnung von 0,05—0,5‰.)

5. MENDEL'sche Gesetze[40]).

Der heterophasische Generationswechsel bei Foraminiferen (geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung) bietet die Möglichkeit, das 2. MENDEL'sche Vererbungsgesetz (1866) auch im fossilen Material zu bestätigen. Die Tatsache, daß die durch rezessive Mutationen entstandenen Merkmale sich in den Heterozygoten nicht phänotypisch ausprägen, spiegelt sich in einer Verschiebung der Variationskurven zwischen mikrosphärischer (diploider) und megalosphärischer (haploider) Generation wider. Wie erste Ergebnisse an mendelnden *Bolivinoides*-Populationen aus dem Unter-Campan der Bohrung Lehrte 11 zeigen, waren offenbar auch vor 90 Millionen Jahren schon die gleichen Gesetze der Erbübertragung wirksam wie heute. Es scheint, daß sich mit diesen Untersuchungen — zusammen mit einer künftigen Mutationsforschung an paläontologischen Objekten — eine neue Arbeitsrichtung („Fossilgenetik") abzuzeichnen beginnt.

Nach diesem Ausblick seien in einer kurzen Rückschau noch einmal die engen Verbindungen und wechselseitigen Beziehungen zwischen angewandter Mikropaläontologie und Evolutionsforschung hervorgehoben. Die ersten phylogenetischen Beobachtungen (1938) ergaben sich zunächst am Rande stratigraphischer Routinebestimmungen und führten ab 1946 zur Aufdeckung mehrerer abwandelnder Foraminiferen-Reihen. Doch schon bei näherer Analyse (1950) stieß man in den Evolutionsschwankungen auf ein Phänomen, das erst durch das Studium rezentbiologischer Befunde verständlich wurde. Auch für die Ursachen der Artumwandlung gab allein die Selektionstheorie eine plausible Deutung. Die Mikropaläontologie wies ihrerseits (ab 1959) drei weitere Entwicklungsmodi — z. T. erstmalig — variationsstatistisch nach, die wiederum für die Evolutionsforschung Bedeutung gewannen. Die im fossilen Material erkannten Modi, Faktoren, Entwicklungsgeschwindigkeiten, Selektionsvorteile und Begleitumstände der phylogenetischen Ab-

[40]) Über dieses Thema hat Verfasser auf der Jahresversammlung der Paläontologischen Gesellschaft in Münster 1966 vorgetragen.
Für die hier verwendeten biologischen Termini sei auf RIEGER & MICHAELIS (1958) oder KÜHN (1965) verwiesen.

läufe bestätigten vollauf die modernen biologischen Anschauungen über das Evolutionsgeschehen. So ergänzten sich in ständig steigernder Wechselwirkung theoretische und empirische Forschung. — Die angewandte Mikropaläontologie hatte sich mit den phylogenetischen Ergebnissen ein zuverlässiges stratigraphisches Instrument geschaffen, mit dem sie viele Datierungen sichern und manche Fehlbestimmungen vermeiden konnte. Dennoch könnte es scheinen, daß die Evolutionsforschung aus den wechselseitigen Beziehungen den größeren Gewinn gezogen hat, doch nahm der Gang der Untersuchungen in den letzten Jahren noch eine überraschende Wendung.

Evolutionsschwankungen kommen, wie uns die Populationsgenetik zeigen konnte (S. 359), durch zufällige Unterschiede in der genetischen Zusammensetzung kleiner, isolierter Populationen zustande (Allelendrift). Innerhalb der einzelnen Population, deren Individuen miteinander im ungehinderten Genaustausch stehen, herrscht dagegen eine einheitliche „Normalverteilung" (in Form einer eingipfligen Variationskurve, siehe S. 353). Da die Allelhäufigkeiten jedoch geringfügig im Zeitablauf schwanken, bestand die Möglichkeit, eine Schichtenfolge mit den zeitlichen Veränderungen einer lokalen Population zumindest auf begrenztem Raum stratigraphisch zu gliedern. Die Anwendbarkeit dieser Methode hing allerdings entscheidend von der Größe des Areals ab, das eine zusammenhängende Fortpflanzungsgemeinschaft seinerzeit besiedelt hat. Wie sich im Laufe dieser Untersuchungen herausstellte, schwankt der Durchmesser der Verbreitungsgebiete im allgemeinen zwischen 2 und 6 km.

Die ersten Versuche in dieser Richtung wurden auch hier wieder an *Bolivinoides*-Populationen aus Oberkreide-Sedimenten bei Hannover (Meßtischblatt Lehrte) angestellt. 1961 konnte erstmals in einer Bohrung (Höver-Wealden 1) die Grenze Santon/Campan mit einer lokalen, auffallend progressiven Population von *Bolivinoides strigillatus* festgelegt werden, deren stratigraphische Position von zwei benachbarten Profilen bekannt war. Die progressive Ausbildung ergab sich in diesem Fall aus dem Längen-Breiten-Index der Gehäuse (vgl. Abb. 1—3). Ein weiteres, genetisch bedingtes Merkmal stellt die Rechts- oder Links-Aufrollung trochospiral gewundener Foraminiferen dar (BETTENSTAEDT 1962, S. 417)[41]). Dieses morphologisch eindeutige, leicht auszählbare Merkmal, das schon früh das Interesse vieler Mikropaläontologen gefunden hat[42]), eignet sich ebenfalls gut für stratigraphische Parallelisierungen benachbarter Profile. Unter den deutschen Autoren hat KAEVER (1960) im Münsterschen Kreidebecken zwei 4 km voneinander entfernte Bohrprofile der Oberkreide mit den „Verhältniskurven" der zeitlich

[41]) Ein drittes Merkmal, die Kammerzahl, hat AL-ABAWI (1964) in unterkretazischen *Verneuilinoides*-Populationen auf diese Weise ausgewertet.

Für einen stratigraphischen Vergleich der Profile sind parallelisierbare Kurven herzustellen. Auf der Ordinate (Zeitskala) werden die Bohrteufen, Probenabstände, Aufschlußhöhen, Mächtigkeiten oder Zonen aufgetragen, auf der Abszisse entweder die Gipfelwerte der Variationskurven (Längen-Breiten-Index oder Kammerzahl) oder der prozentuale Anteil rechts- und linksgewundener Gehäuse in einer Population.

[42]) Die Frage, ob die Windungsrichtung durch phylogenetische oder umweltbedingte Faktoren beeinflußt wird, hat eine widerspruchsvolle Diskussion ausgelöst (vgl. KAEVER 1960), zu der Verfasser (1962, S. 417) schon früher kurz Stellung genommen hat. Tatsächlich ist der zeitliche Wechsel der Windungsrichtung in den meisten Fällen nicht auf diese Faktoren, sondern auf zufallsbedingte Schwankungen (Allelendrift) zurückzuführen.

wechselnden Windungsrichtung von *Globorotalites* miteinander parallelisiert — allerdings nur „in groben Zügen" mit „langperiodischen Schwankungen" (KAEVER, S. 821, 825). Ein besseres Resultat erzielte AL-ABAWI (1968), der diese Gliederungsmöglichkeit mit derselben *Globorotalites*-Art unter Kontrolle von zwei weiteren feinstratigraphischen Methoden und von elektrischen Bohrlochmessungen geprüft hat[43]). Zwei fast 5 km voneinander entfernte Obersanton-Profile — einen Mergelkalkbruch und eine Bohrung — konnte er trotz unterschiedlicher Sedimentationsgeschwindigkeiten auf 0—1 m genau parallelisieren. Es scheint, daß die Fehlergrenze dieser Methode nur von der Dichte der Probenabstände abhängt; sie betrugen bei dieser Untersuchung 0,3—1 m, können aber ohne weiteres auf 10 cm verringert werden. Mit den kleinsten Zeiteinheiten der biostratigraphischen Gliederung (Cephalopoden-Zonen und -Subzonen) oder mit der Entwicklungshöhe abwandelnder Foraminiferen-Arten war es bisher bestenfalls möglich, Schichten von 5—10 m Mächtigkeit auszuscheiden. Demgegenüber bedeutet die von AL-ABAWI erreichte stratigraphische Trennschärfe eine Verfeinerung unserer Gliederungsmöglichkeiten um das 10- bis 20fache. Der Genauigkeitsgrad kann sogar den der Diagramme elektrischer Bohrlochmessungen übertreffen, die in der Erdölindustrie seit langem zur Detailgliederung herangezogen werden. Darüber hinaus hat das Verfahren den Vorteil, daß es nicht nur in Bohrungen, sondern in allen Tagesaufschlüssen mariner Sedimente — zumindest aus Kreide und Tertiär — angewendet werden kann, die erfahrungsgemäß ausreichend rotaliide oder andere Foraminiferen führen. Wie AL-ABAWI (1968) ferner gezeigt hat, läßt sich eine Parallelisierung auch mit Populationen aus Spülproben in Meißelbohrungen durchführen. Damit war eine feinstratigraphische Methode auf Grund der gleichen Evolutionsschwankungen gewonnen, die früher eine verfeinerte Stratigraphie verhindert haben (S. 358) — allerdings mit der Einschränkung, daß dieses Verfahren nur für begrenzte Entfernungen anwendbar ist[44]).

Jedenfalls lassen sich in Zukunft alle örtlichen stratigraphischen und tektonischen Fragen weitaus genauer klären. Dies gilt besonders für die Tektonik von salzstocknahen Erdölfeldern, deren Längserstreckung in NW-Deutschland selten 5 km übersteigt. Während AL-ABAWI (1968) mit *Globorotalites* und *Gyroidina* Bohrungen des Ölfeldes Lehrte schärfer gliedern konnte, führte kürzlich auch der Vergleich mit einer Populationsfolge von *Bolivinoides* zu einem neuen Ergebnis; die in der Aufschlußbohrung Lehrte-Ost 6 bisher als Störung gedeutete Schichtgrenze zwischen Ober-Santon und Ober-Alb stellte sich dadurch als Transgression heraus. Die Diagramme der elektrischen Messungen waren in dieser Bohrung mehrdeutig; auch lagen nur Spülproben vor, deren mikrofaunistische und petrographische Untersuchung keine nähere Aussage zuließ. Die Alternative

---

[43]) Da die Arbeit von AL-ABAWI (1968) in der vorliegenden Festschrift als nächster Beitrag erscheint, kann hier auf nähere Angaben verzichtet werden.

[44]) Die Entfernungen betragen 2—6 km, nach AL-ABAWI (1964) sogar 20 km. Diese Werte gelten für benthonische Foraminiferen *(Bolivinoides, Globorotalites, Gyroidina, Verneuilinoides)*, deren Verbreitung von den räumlich stark wechselnden ökologischen Verhältnissen am Meeresboden abhängt (vgl. Fußnote 21 auf S. 360). Für planktonische Foraminiferen ändert sich die Umwelt an der Meeresoberfläche in weniger starkem Ausmaß. So konnten ERICSON, WOLLIN & WOLLIN 1955 und NAGAPPA 1957 (zitiert in KAEVER 1960 und AL-ABAWI 1968) mit der Windungsrichtung von *Globorotalia*-Arten rezente, pleistozäne und alttertiäre Sedimente jeweils über 400 km weit miteinander parallelisieren.

Störung oder Transgression, die für die seismische Auswertung und den Ansatzpunkt einer späteren Bohrung auf Erdöl entscheidend sein kann, war daher nur mit Hilfe dieser Methode zu beantworten.

Da sich die neue Gliederungsmöglichkeit auf die zeitlichen Änderungen in der Häufigkeitsverteilung erblich fixierter Gehäusemerkmale oder — in der Sprache der Genetik — auf die wechselnden Allelfrequenzen gründet, hat Verfasser (1962, S. 417) sie als „Allel-Stratigraphie" bezeichnet. Im weiteren Sinne könnte dieser Begriff auch alle Einstufungen mit phylogenetischen Reihen umfassen, die ebenfalls Verschiebungen der Allelhäufigkeiten darstellen. Dieser Vorgang wird aber von der Orthoselektion gesteuert (Kapitel 6). Die allelstratigraphische Methode im engeren Sinne stützt sich auf zufallsbedingte Schwankungen, die von der Selektion unabhängig sind, und ist deshalb bei allen meßbaren Populationsfolgen, auch die nicht abwandelnder Arten, anwendbar. Mit dieser feinstratigraphischen Methode, für die die Populationsgenetik die theoretische Grundlage bot, führte der Weg der vor drei Jahrzehnten von der Praxis ausgegangenen phylogenetischen Untersuchungen nach einem weiten Exkurs in die Rezentbiologie und Genetik wieder in den Bereich der praktischen Anwendung zurück.

8. Literatur

Allgemeines

BARNETT, L.: EINSTEIN und das Universum. — (Fischer-Bücherei) Frankfurt am Main und Hamburg 1958.

KELLER, G.: Ingenieurgeologie und Bauwesen. — Z. deutsch. geol. Ges., **114,** S. 139—144, Hannover 1963.

KOLBE, H.: Fazies und Geochemie der Kreideerze des nördlichen Harzvorlandes. — Z. deutsch. geol. Ges., **109,** S. 36—40, Hannover 1957.

WEIGELT, J.: Die tektonische Prädestination des Lebensraumes alttertiärer Wirbeltierfaunen Deutschlands. — Z. deutsch. geol. Ges., **100,** S. 410—426, Stuttgart 1950.

Evolution, Genetik und Statistik

Mikropaläontologische Veröffentlichungen zur Phylogenie und Evolution sind im übernächsten Abschnitt „Mikropaläontologie" aufgeführt.

DAEVES, K., & BECKEL, A.: Großzahl-Methodik und Häufigkeits-Analyse. — Weinheim/Bergstr. 1958.

DOBZHANSKY, TH.: Die genetischen Grundlagen der Artbildung. — Ins Deutsche übertragen von W. LERCHE, Jena 1939.

—: Die Entwicklung zum Menschen. Evolution, Abstammung und Vererbung. — Übersetzung von H. SCHWANITZ, Hamburg und Berlin 1958.

—: Die Ursachen der Evolution. — In: Hundert Jahre Evolutionsforschung, herausgegeben von G. HEBERER und F. SCHWANITZ; übersetzt von G. HEBERER, S. 32—44, Stuttgart 1960.

—: Vererbung und Menschenbild. — Aus dem Amerikanischen von G. HEBERER, München 1966.

FRITZ-NIGGLI, H.: Vererbung bei Mensch und Tier. Eine Einführung in die Genetik. — Stuttgart 1961.

GROSS, W.: Paläontologische Hypothesen zur Faktorenfrage der Deszendenzlehre. — Naturwiss., **31,** S. 237 ff., Berlin 1943.

—: Über die „WATSON'sche Regel". — Paläont. Z., **30,** S. 30—40, Stuttgart 1956.

GÜNTHER, K.: Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954—1959. — Fortschr. Zool., **14,** S. 267—547, Stuttgart 1962.

HEBERER, G.: Theorie der additiven Typogenese. — In: G. HEBERER, Die Evolution der Organismen, **2,** S. 857—914, Stuttgart 1957.

HEILBRONN, A., & KOSSWIG, C.: Principia genetica. — Hamburg und Berlin 1966.

KÜHN, A.: Grundriß der Vererbungslehre. — Heidelberg 1965.

LUDWIG, W.: Die Selektionstheorie. — In: G. HEBERER, Die Evolution der Organismen 1 S. 662—712, Stuttgart 1954.

LÜERS, H.: Die moderne Evolutionsgenetik. — Biol. Jh. 1960 Verb. deutsch. Biol. Iserlohn, S. 81—99, 1960.

MARSAL, D.: Statistische Methoden für Erdwissenschaftler. — Stuttgart 1967.

MAYR, E.: Artbegriff und Evolution. — Aus dem Englischen übertragen von G. HEBERER, Hamburg und Berlin 1967.

RENSCH, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. — Stuttgart 1954.

—: Gerichtete Entwicklung in der Stammesgeschichte. — Nova Acta Leopoldina, N. F., **21,** Nr. 143, S. 101—116, Leipzig 1959.

RIEGER, R., & MICHAELIS, A.: Genetisches und Cytogenetisches Wörterbuch. — Berlin — Göttingen — Heidelberg 1958.

SCHINDEWOLF, O. H.: Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung, organische Stammesentwicklung, biologische Systematik. — Stuttgart 1950.

SIMPSON, G. G.: Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution (Tempo and Mode in Evolution). — Übersetzt u. eingeleitet von G. HEBERER, Göttingen 1951.

—: The Major Features of Evolution. — Columbia Biol. Ser., **17,** S. 1—434, New York 1953.

—: Auf den Spuren des Lebens. Die Bedeutung der Evolution. — Deutsche Übersetzung von W. und H. LASKOWSKI, Berlin 1957.

WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler und Mediziner. — Jena 1957.

WEIGELT, J.: Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung. — Überarbeitet von G. HEBERER. In: Die Evolution der Organismen, **1,** S. 203—277, Stuttgart 1954.

ZIMMERMANN, W.: Methoden der Phylogenetik. — In: G. HEBERER, Die Evolution der Organismen, **1,** S. 25—102, Stuttgart 1954.

Cephalopoden-Paläontologie

BRINKMANN, R.: Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. — Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., N. F., **13,** 3, S. 1—249, Berlin 1929.

—: Biostratigraphie des Leymeriellenstammes nebst Bemerkungen zur Paläogeographie des nordwestdeutschen Alb. — Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **16,** S. 1—18, Hamburg 1937.

ERNST, G.: Ontogenie, Phylogenie und Stratigraphie der Belemnitengattung *Gonioteuthis* BAYLE aus dem nordwestdeutschen Santon/Campan. — Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **7,** S. 113—174, Krefeld 1964.

RIEDEL, L.: Zur Stratigraphie und Faciesbildung im Oberemscher und Untersenon am Südrande des Beckens von Münster. — Jb. preuß. geol. Landesanst., **51,** S. 605—713, Berlin 1931.

SCHMID, F.: Jetziger Stand der Oberkreide-Biostratigraphie in Nordwestdeutschland: Cephalopoden. — Paläont. Z., **30,** Sonderheft, S. 7—10, Stuttgart 1956.

Mikropaläontologie (vorwiegend Foraminiferen)

Da der vorliegende Beitrag in erster Linie die Evolution von Foraminiferen behandelt, werden die in der Einleitung (S. 341) erwähnten Veröffentlichungen über Ostracoden hier nur zum Teil angeführt; sie sind jedoch in SIMON & BARTENSTEIN 1962 ausführlich zitiert. Auch die Ostracoden-Arbeiten nach 1962 sind wie fast alle früheren in den senckenbergischen Schriftenreihen erschienen.

AL-ABAWI, T.: Phylogenetische und ökologische Untersuchungen an *Verneuilinoides* (Foram.) aus der nordwestdeutschen Unterkreide. — Diplomarbeit, unveröffentlicht, Braunschweig 1964.

—: Methodische Untersuchungen zur Feinstratigraphie an Oberkreide-Foraminiferen im Raum Hannover-Lehrte. — Beih. Ber. Naturhist. Ges., **5,** Keller-Festschrift, S. 393, Hannover 1968.

ALBERS, J.: Taxonomie und Entwicklung einiger Arten von *Vaginulina* D'ORB. aus dem Barrême bei Hannover (Foram.). — Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **21,** S. 75—112, Hamburg 1952.

Arbeitskreis deutscher Mikropaläontologen: siehe SIMON & BARTENSTEIN 1962.

BANDY, O., INGLE, J., & RESIG, J.: Facies trends, San Pedro Bay, California. — Bull. Geol. Soc. Amer., **75,** S. 403—424, 1964.

—: Foraminiferal trends, Hyperion Outfall, California. — Limnol. Oceanogr., **10,** S. 314—332, 1965.

BARTENSTEIN, H.: Taxonomische Revision und Nomenklator zu FRANZ E. HECHT „Standard-Gliederung der Nordwestdeutschen Unterkreide nach Foraminiferen" (1938). Teil 1: Hauterive, Teil 2: Barrême. — Senckenbergiana, **33,** S. 173—183, 297—312, Frankfurt a. M. 1952. — Teil 3: Apt, Teil 4: Alb. — Senck. leth., **43,** S. 125—134; **46,** S. 327—366, Frankfurt a. M. 1962, 1965.

—: Feinstratigraphisch wichtige Ostracoden aus dem nordwestdeutschen Valendis. — Paläont. Z., **33,** S. 224—240, Stuttgart 1959.

BARTENSTEIN, H., & BETTENSTAEDT, F.: Marine Unterkreide (Boreal und Tethys). — In: Leitfossilien der Mikropaläontologie, herausgegeben von einem Arbeitskreis deutscher Mikropaläontologen, S. 225—297, Berlin-Nikolassee 1962.

BARTENSTEIN, H., & BRAND, E.: Mikropaläontologische Untersuchungen zur Stratigraphie des nordwestdeutschen Lias und Doggers. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **439,** S. 1—224, Frankfurt a. M. 1937.

—: Mikropaläontologische Untersuchungen zur Stratigraphie des nordwestdeutschen Valendis. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **485,** S. 239—336, Frankfurt a. M. 1951.

BECKMANN, J. P., & KOCH, W.: Vergleiche von *Bolivinoides, Aragonia* und *Tappanina* (Foraminifera) aus Trinidad (Westindien) und Mitteleuropa. — Geol. Jb., **83,** S. 31—64, Hannover 1964.

BETTENSTAEDT, F.: Neues aus der angewandten Mikropaläontologie (X). Nordwestdeutsches Paläozän und Eozän, Methodisches. — Öl und Kohle, **40,** S. 77—87, Berlin 1944.

—: Paläogeographie des nordwestdeutschen Tertiär mit besonderer Berücksichtigung der Mikropaläontologie. — In: Erdöl und Tektonik in Nordwestdeutschland, S. 143—172, Hannover-Celle 1949.

—: Stratigraphisch wichtige Foraminiferen-Arten aus dem Barrême vorwiegend Nordwest-Deutschlands. — Senckenbergiana, **33,** S. 263—295, Frankfurt a. M. 1952.

—: Phylogenetische Beobachtungen in der Mikropaläontologie. — Paläont. Z., **32,** S. 115—140, Stuttgart 1958.

—: Die stratigraphische Bedeutung phylogenetischer Reihen in der Mikropaläontologie. — Geol. Rundschau, **49,** S. 51—69, Stuttgart 1960.

—: Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen. — Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **31,** S. 385 bis 460, Hamburg 1962.

BETTENSTAEDT, F., & DIETZ, C.: Tektonische und erdölgeologische Untersuchungen im Raum Lehrte östlich Hannover. — Geol. Jb., **74,** S. 463—521, Hannover 1957.

BETTENSTAEDT, F., & SPIEGLER, D.: Die Evolution der Gattung *Pleurostomella* (Foram.) im NW-deutschen Alb. — Unveröffentlichter Bericht (DFG), Hannover 1965.

—: Zur Phylogenie von *Lagena hauteriviana* (Foram.) im NW-deutschen Hauterive. — Unveröffentlichter Bericht (DFG), Hannover 1966.

BOLTOVSKOY, E.: Beitrag zur Kenntnis der Jahreszyklen der Foraminiferen. — Int. Revue ges. Hydrobiol., **50,** S. 293—296, 1965.

BRAND, E.: Neue Ergebnisse zur mikropaläontologischen Gliederung des nordwestdeutschen Dogger und Valendis. — In: Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland, S. 335—348, Hannover-Celle 1949.

COSIJN, A. J.: Statistical studies on the phylogeny of some Foraminifera. — Leidsche geol. Mededeel., Deel X, Aflevering, **1,** S. 1—62, Leiden 1938.

DROOGER, C. W.: Remarks on *Cycloclypeus*. — Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., Ser. B, **58,** No. 5, S. 415—433, Amsterdam 1955.

EDGELL, H. S.: The stratigraphical value of *Bolivinoides* in the Upper Cretaceous of Northwest Australia. — Contrib. CUSHMAN Found. Foram. Research, **5,** 2, S. 68—76, Washington 1954.

EICHENBERG, W.: Mikrofaunen-Tafeln zur Bestimmung von Unterkreide-Horizonten in Bohrkernen norddeutscher Ölfelder. — Öl und Kohle, **11,** S. 388—412, Berlin 1935.

ELLERMANN, C.: Foraminiferen aus dem Oligozän des Schachtes Kapellen (Niederrhein) mit Variationsstatistik von *Elphidium subnodosum* (Roemer). — Geol. Jb., **77,** S. 645—710, Hannover 1960.

FAHRION, H.: Zur Gliederung und Paläogeographie des Tertiärs im Raum Celle-Gifhorn-Ülzen (Nienhagen, Wesendorf, Bodenteich). — Erdöl und Kohle, **2,** S. 381—386, Hamburg 1949.

GALLOWAY, J. J.: A manual of Foraminifera. — Bloomington, Ind. 1933.

GERHARDT, H.: Biometrische Untersuchungen zur Phylogenie von *Haplophragmium* und *Triplasia* (Foram.) aus der tieferen Unterkreide Nordwestdeutschlands. — Boll. Soc. Paleont. Italiana, **2,** Nr. 2, S. 9—74, Modena 1963.

GRABERT, BR.: Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.), besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **498,** S. 1—71, Frankfurt a. M. 1959.

HAAKE, F.-W.: Zum Jahresgang von Populationen einer Foraminiferen-Art in der westlichen Ostsee. — Meyniana, **17,** S. 13—27, Kiel 1967.

HECHT, F. E.: Die Verwertbarkeit der Mikropaläontologie bei Erdöl-Aufschlußarbeiten im norddeutschen Tertiär und Mesozoikum. — Senckenbergiana, **19,** S. 200—225, Frankfurt a. M. 1937.

—: Standard-Gliederung der Nordwest-deutschen Unterkreide nach Foraminiferen. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **443,** S. 1—42, Frankfurt a. M. 1938 — (siehe hierzu BARTENSTEIN 1952—1965).

HERM, D.: Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchungen der Oberkreide im Lattengebirge und Nierental (Gosaubecken von Reichenhall und Salzburg). — Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abh. N. F., **104,** S. 1—119, München 1962.

HILTERMANN, H.: Die wichtigsten Ergebnisse der mikropaläontologischen Arbeiten von Nordwestdeutschland. — In: Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland, S. 326—334, Hannover-Celle 1949.

—: Stratigraphische Fragen des Campan und Maastricht unter besonderer Berücksichtigung der Mikropaläontologie. — Geol. Jb., **67,** S. 47—66, Hannover 1952.

—: Aus der Geschichte der angewandten Mikropaläontologie. — In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, **2,** Teil 3, S. 1—12, Frankfurt am Main 1958.

—: Zur Entwicklung der Benthos-Foraminifere *Bolivinoides*. — In: Evolutionary Trends in Foraminifera, S. 198—223, Amsterdam-London-New York 1963.

—: Zur Geschichte der angewandten Mikropaläontologie. — Ber. Naturhist. Ges., **109,** S. 23—47, Hannover 1965.

HILTERMANN, H., & KOCH, W.: Taxonomie und Vertikalverbreitung von *Bolivinoides*-Arten im Senon Nordwestdeutschlands. — Geol. Jb., **64,** S. 595—632, Hannover-Celle 1950.

—: Biostratigraphie der Grenzschichten Maastricht-Campan in Lüneburg und in der Bohrung Brunhilde. 2. Teil.: Foraminiferen. — Geol. Jb., **70,** S. 357—384, Hannover 1955.

—: Revision der Neoflabellinen (Foram.). I. Teil: *Neoflabellina rugosa* (D'ORB.) und ihre Unterarten. — Geol. Jb., **74,** S. 269—304, Hannover 1957.

—: Oberkreide des nördlichen Mitteleuropa. — In: Leitfossilien der Mikropaläontologie, herausgegeben von einem Arbeitskreis deutscher Mikropaläontologen, S. 299—338, Berlin-Nikolassee 1962.

HOFKER, J.: Foraminiferen der Oberkreide von Nordwestdeutschland und Holland. — Beih. Geol. Jb., **27,** S. 1—464, Hannover 1957.

KAEVER, M.: Über *Globorotalites* BROTZEN 1942 und *Conorotalites* nov. gen. — Geol. Jb., **75,** S. 433—436, Hannover 1958.

—: Biostratigraphische Auswertung der Windungsrichtung von Foraminiferen. — Geol. Jb., **77,** S. 821—832, Hannover 1960.

—: Morphologie, Taxionomie und Biostratigraphie von *Globorotalites* und *Conorotalites* (Kreide-Foram.). — Geol. Jb., **78,** S. 387—438, Hannover 1961.

LUTZE, G. F.: Zur Stratigraphie und Paläontologie des Callovien und Oxfordien in Nordwestdeutschland. — Geol. Jb., **77,** S. 391—532, Hannover 1960.

MICHAEL, E.: Die Evolution der Gavelinelliden (Foram.) in der NW-deutschen Unterkreide. — Senck. leth., **47,** S. 411—459, Frankfurt a. M. 1966.

—: Die Mikrofauna des nw-deutschen Barrême. Teil I: Die Foraminiferen des nw-deutschen Barrême. — Palaeontographica, Suppl.-Bd., **12,** S. 1—171, Stuttgart 1967.

POKORNY, V.: Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. — Bd. **I,** Berlin 1958.

REISS, Z.: Upper Cretaceous and Lower Tertiary *Bolivinoides* from Israel. — Contrib. CUSHMAN Found. Foram. Research, **5,** 4, S. 154—164, Washington 1954.

REITER, M.: Seasonal variations in intertidal Foraminifera of Santa Monica Bay, California. — J. Paleont., **33,** S. 606—630, Tulsa/Okl. 1959.

RHUMBLER, L.: Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. Zugleich Entwurf eines natürlichen Systems der Foraminiferen auf Grund selektionistischer und mechanisch-physiologischer Faktoren. Erster Teil: Die allgemeinen Organisationsverhältnisse der Foraminiferen. — S. 1—331, Kiel und Leipzig 1911.

RICHTER, G.: Beobachtungen zur Ökologie einiger Foraminiferen des Jade-Gebietes. — Natur und Volk, **91,** S. 163—170, Frankfurt a. M. 1961.

—: Zur Ökologie der Foraminiferen. III. Verdriftung und Transport in der Gezeitenzone. — Natur und Museum, **95,** S. 51—62, Frankfurt a. M. 1965.

SCHMID, K.: Biometrische Untersuchungen an Foraminiferen *(Globorotalia menardii* (d'Orb.) — *Globorotalia tumida* (Brady) und *Truncatulina margaritifera* Brady — *Truncatulina margaritifera granulosa* Fischer) aus dem Pliocaen von Ceram (Niederl.-Indien). — Eclog. geol. Helv. **27,** S. 45—134, Basel 1934.

SIMON, W., & BARTENSTEIN, H. (Redaktion): Leitfossilien der Mikropaläontologie. Ein Abriß, herausgegeben von einem Arbeitskreis deutscher Mikropaläontologen (15 Mitarbeiter). — Berlin-Nikolassee 1962.

SPIEGLER, D.: Biostratigraphie des Rupels auf Grund von Foraminiferen im nördlichen Deutschland. — Geol. Jb., **82,** S. 447—486, Hannover 1965.

STAESCHE, K.: Die Gliederung des nordwestdeutschen Tertiärs auf Grund von Mikrofossilien. — Jb. preuß. geol. Landesanst., **58,** S. 730—745, Berlin 1938.

—: Deutsche mikropaläontologische Forschung. — Z. deutsch. geol. Ges., 100, S. 106—128, Hannover 1950.

STAESCHE, K., & HILTERMANN, H.: Mikrofaunen aus dem Tertiär Nordwestdeutschlands. — Abh. Reichsanst. Bodenforsch., N. F., **201,** S. 1—26, Berlin 1940.

TAN SIN HOK: On the genus *Cycloclypeus* CARPENTER, Part I. — Wetensch. Mededeel Dienst Mijnb. Nederl.-Indie, **19,** S. 1—194, Batavia 1932.

TODD, R., & LOW, D.: Near-shore Foraminifera of Martha's Vineyard Island, Massachusetts. — Contrib. CUSHMAN Found. Foram. Research, **12,** 1, S. 5—21, Washington 1961.

—: Foraminifera from the Arctic Ocean off the Eastern Siberian coast. — U. S. Geol. Survey, Prof. Paper **550**-C, S. C79—C85, Washington 1966.

WALTON, W.: Ecology of living benthonic foraminifera, Todos Santos Bay, Baja California. — J. Paleontol., **29,** S. 952—1018, Menasha 1955.

WICHER, C. A.: Mikrofaunen aus Jura und Kreide, insbesondere Nordwestdeutschlands. 1. Teil: Lias α—ε. — Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F., **193,** S. 1—16, Berlin 1938.

—: Neues aus der angewandten Mikropaläontologie. Alttertiär, Senon, Rhät-Lias-Grenze, Wert von Spülproben, Mikropaläontologie und Kartierung. — Petroleum, **35,** S. 1—2, Berlin und Wien 1939 (1939 a).

—: Neues aus der angewandten Mikropaläontologie. Tertiär, Oberkreide, Alb, Feststellung von Störungen, Anwendbarkeit der Mikrostratigraphie auf außerdeutsche Proben. — Petroleum, **35,** S. 63—65, Berlin und Wien 1939 (1939 b).

—: Praktikum der angewandten Mikropaläontologie. — Berlin-Zehlendorf 1942.

—: On the Age of the higher Upper Cretaceous of the Tampico Embayment Area in Mexico, as an example of the worldwide existence of microfossils and the practical consequences arising from this. — Bull. Muséum Hist. Natur. Pays Serbe, Série A-2, S. 76—105, Belgrad 1949.

WICHER, C. A., & BETTENSTAEDT, F.: Zur Oberkreide-Gliederung der bayerischen Innviertel-Bohrungen. Mit Beiträgen von O. SEITZ und R. OBERHAUSER. — Geologica Bavarica, **30,** S. 3—54, München 1957.

WICK, W.: Mikrofaunistische Untersuchung des tieferen Tertiärs über einem Salzstock in der Nähe von Hamburg. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **468,** S. 1—40, Frankfurt a. M. 1943.

WITTHUHN, W.: Zur Phylogenie von *Bolivina* (Foram.) aus dem Mittleren Lias Nordwestdeutschlands. — Diss., unveröffentlicht, Braunschweig 1965.

WOLBURG, J.: Ergebnisse der Biostratigraphie nach Ostracoden im nordwestdeutschen Wealden. — In: Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland, S. 349—360, Hannover-Celle 1949.

—: Die Cyprideen des NW-deutschen Wealden. — Senck. leth., **40,** S. 223—315, Frankfurt a. M 1959.

—: Artenumwandlung und Artenabspaltung an einem Beispiel aus der Ostracodengattung *Cypridea*. — Paläont. Z., H. SCHMIDT-Festband, S. 254—265, Stuttgart 1962.

ZALESNY, E.: Foraminiferal ecology of Santa Monica Bay, California. — Micropaleontology, **5,** S. 101—126, New York 1959.

ZEDLER, BR.: Mikropaläontologische Untersuchungen in den Unterkreide-Aufschlüssen Moorberg und Stöcken bei Hannover. — Ber. Naturhist. Ges., **104,** S. 25—45, Hannover 1960.

—: Stratigraphische Verbreitung und Phylogenie von Foraminiferen des nordwestdeutschen Oberhauterive. — Paläont. Z., **35,** S. 28—61, Stuttgart 1961.