

<b>Zeitschrift:</b>	Eclogae Geologicae Helvetiae
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Geologische Gesellschaft
<b>Band:</b>	67 (1974)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Variationsstatistische Untersuchungen an Diplopora annulata (Schafh.) und D. philosophi (Pia), Kalkalge der alpinen Mitteltrias
<b>Autor:</b>	Zorn, Helmut
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-164278">https://doi.org/10.5169/seals-164278</a>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 22.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Variationsstatistische Untersuchungen an *Diplopora annulata* (SCHAFH.) und *D. philosophi* (PIA), Kalkalgen der alpinen Mitteltrias

Von HELMUT ZORN

Geologisch-Paläontologisches Institut der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Frankfurt a. M.

## ZUSAMMENFASSUNG

Umfangreiches Material aus dem Südtessin und den Lombardischen Alpen, einige Proben aus dem Karwendelgebirge der Nördlichen Kalkalpen und Schliffe aus der Sammlung Pia wurden statistisch untersucht. Es ist möglich, die sehr ähnlichen und variablen Spezies *Diplopora annulata* und *D. philosophi* zu trennen. Das Typusmaterial von *D. philosophi* (Pia 1912) gehört zu *D. annulata*, nicht jedoch die später beschriebenen Formen, die mit dem neuen Artnamen *exuberans* belegt werden. Die beiden Subspezies werden beibehalten. Der Name der bisherigen Typusunterart wird durch *trümpyi* ersetzt.

Im Tessin und bei Pontafel (Niederösterreich) tritt *Diplopora annulata* schon im Anis auf. *D. exuberans trümpyi* ist im Anis und unteren Ladin verbreitet und wird im höheren Ladin durch *D. ex. exuberans* abgelöst.

Die Variabilität der Astform von *Diplopora annulata* kann weder auf die Fortpflanzung noch auf den Standort und die geographische Verbreitung noch auf phylogenetische Veränderungen zurück geführt werden. Die Gliederung des Skelettes scheint bei beiden Arten von der Wasserbewegung beeinflusst gewesen zu sein.

## ABSTRACT

By biometrical methods it is possible to separate the two very similar species *Diplopora annulata* and *D. philosophi*. However, the type material of *D. philosophi* (Pia 1912) belongs to *D. annulata*. The specimens later described by J. PIA (1920) and C. ZANIN BURI (1965) as *D. philosophi* are different and therefore called *Diplopora exuberans exuberans* and *D. ex. trümpyi*.

*D. annulata* formerly only reported from the Ladinian ranges down into the Anisian. *D. exuberans trümpyi* was found in the Anisian and Lower Ladinian, whereas *D. ex. exuberans* is known from the upper Ladinian.

The variability of the branches of *D. annulata* can not be explained by reproduction, phylogenetic changes, or by different ecologic conditions. The annulation presumably is influenced by turbulence.

## INHALTSVERZEICHNIS

1. Einführung . . . . .	2
1.1 Problemstellung . . . . .	2
1.2 Untersuchungsmaterial . . . . .	3
1.21 <i>Diplopora annulata</i> (SCHAFH.) . . . . .	3
1.22 <i>Diplopora philosophi</i> (PIA) . . . . .	4
1.23 Sammlung Pia . . . . .	4
1.3 Gemessene Merkmale . . . . .	4

2.	<i>Diplopora annulata</i> (SCHAFHÄUTL)	5
2.1	Äusserer Durchmesser D	5
2.2	Innerer Durchmesser d	8
2.3	Wirteläste	10
2.4	Gliederung des Skelettes	13
2.41	Annulation A	13
2.42	Wirtelabstand h	14
2.43	Form der Furchen	15
3.	Beziehungen zu <i>Diplopora annulatissima</i> PIA	16
4.	Beziehungen zu <i>Diplopora philosophi</i> (PIA)	17
4.1	Originalmaterial zu <i>Kantia philosophi</i> PIA 1912	18
4.2	Belegmaterial von J. PIA 1920	18
5.	<i>Diplopora exuberans</i> nom. nov.	19
5.1	Äusserer Durchmesser D	19
5.2	Innerer Durchmesser d	20
5.3	Wirteläste	20
5.4	Gliederung des Skelettes	22
5.41	Annulation A	22
5.42	Wirtelabstand h	23
5.43	Form der Furchen	24
5.5	Vorkommen	24
6.	Wie ist die grosse Variabilität des Skelettes beider Arten zu erklären?	25
6.1	Wirteläste von <i>Diplopora annulata</i>	25
6.2	Annulation	26
6.21	<i>Diplopora annulata</i>	26
6.22	<i>Diplopora exuberans</i>	27
6.3	<i>Diplopora exuberans</i> als Standortvarietät von <i>Diplopora annulata</i> ?	28
	Literaturverzeichnis	29

## 1. Einführung

### 1.1 Problemstellung

Die Dasycladaceen, eine Familie der Grünalgen, erreichen in der alpinen Mitteltrias einen Höhepunkt der Formenvielfalt und Häufigkeit des Auftretens. In seinen grundlegenden Arbeiten von 1912 und 1920 erkannte J. PIA ihre stratigraphische Bedeutung, die er später allerdings überschätzte. «In der Mitteltrias gibt es keine Fossilgruppe, die eine ebenso feine und sichere Gliederung ermöglicht, wie die Algen» (P. PIA 1942, S. 26).

Erst in jüngster Zeit wurde man auf die starke Faziesabhängigkeit der Dasycladaceen aufmerksam (T. BECHSTÄDT und R. BRANDNER 1970, E. OTT 1967, 1972c, H. ZORN 1971).

Eine hervorragende Stellung sowohl als «Leitfossil» als auch als Faziesfossil nimmt *Diplopora annulata* (SCHAFHÄUTL) ein. Sie ist in den Alpen nicht nur weit verbreitet, sondern tritt auch in ungeheurer Zahl auf. Bislang galt sie als Leitfossil für das Ladin. Sie tritt jedoch schon im oberen Anis auf und reicht nicht bis ins Cordevol hinauf, das vielfach noch zum Ladin gestellt wird (E. OTT 1972 a, 1972 b, H. ZORN 1971). Nach E. OTT (1967) und H. ZORN (1971) besiedelte sie rifferne und ruhige Lagunenbereiche, wo sie rasenförmige Monokulturen bildete.

Das röhrenförmige Kalkskelett von *Diplopora annulata*, welches durch tiefe ringförmige Einkerbungen (Furchen) gegliedert ist, ist äusserst variabel. Zum einen

sind die Abstände zwischen den Furchen (Annulation) sehr verschieden (Fig. 1c), zum anderen haben die Poren, welche von den Wirtelästen herrühren, unterschiedliche Gestalt (Fig. 1b, Tf. I, Fig. 4), nämlich

- sich nach aussen allmählich erweiternd (phloiphor),
- blasenförmig endigend (vesiculifer),
- schlank und sich nach aussen verjüngend oder zumindest nicht erweiternd (trichophor).

Diese drei Asttypen sind durch Übergangsformen verbunden.

Die grosse Variabilität bereitete Schwierigkeiten, die Art exakt zu umschreiben und gegen verwandte Formen abzugrenzen. So versuchten ihre Bearbeiter das Problem durch eine Aufgliederung in Varietäten oder Unterarten zu bewältigen. Keiner dieser Versuche konnte Klarheit bringen und die Gefahr von Fehlbestimmungen verhüten.

In dieser Situation bieten sich variationsstatistische Untersuchungen an. Mit ihrer Hilfe sollen folgende Fragen angegangen werden:

1. Ist *Diplopora annulata* gegen die beiden sehr ähnlichen Arten *D. annulatissima* PIA und *D. philosophi* (PIA) abzugrenzen? Gibt es Übergangsformen (J. PIA 1936, S. 23)? Oder sind es nur Standortvarietäten einer Art (E. OTT 1972a, S. 98)?
2. Welche Schlussfolgerungen ergeben sich für die Stratigraphie aus der Beantwortung obiger Fragen?

Gehören die aus dem Anis beschriebenen Formen von *D. annulata* tatsächlich zu dieser Art?

Ist *D. philosophi* nur im Anis und dann erst wieder im höheren Ladin in den Alpen zu finden («Rekurrenz», J. PIA 1936)?

3. Wie ist die grosse Variabilität zu erklären?

Hängt es mit der Fortpflanzung zusammen (J. PIA 1920)?

Ist sie durch eine rasche phylogenetische Umwandlung der Merkmale bedingt (M. HERAK 1957)?

Oder ist sie auf unterschiedliche Standortbedingungen zurückzuführen?

Die für die Variationsstatistik notwendigen Berechnungen wurden auf der Rechenanlage des Zentralen Recheninstituts der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität Frankfurt a.M. durchgeführt.

## 1.2 Untersuchungsmaterial

Der grössere Teil des Materials stammt aus dem Südtessin und den Lombardischen Alpen. Die Aufsammlungen wurden durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanziell unterstützt. Dafür sei auch an dieser Stelle aufrichtig gedankt. Zum Vergleich wurden einige Proben aus den Nördlichen Kalkalpen untersucht. Herr Dr. E. Gasche, Naturhistorisches Museum Basel, stellte mir ausserdem Dünnschliffe aus der Sammlung Pia zur Verfügung, wofür ich ihm bestens danke.

Im einzelnen sind es folgende Fundpunkte:

### 1.21 *Diplopora annulata* (SCHAFH.)

Südtessin

Probe 747: Monte San Salvatore, 70 m E Seilbahn, etwa 650 m NN, Mittlerer Salvatoredolomit (unteres Ladin)

Probe 1325: Monte San Salvatore, P. 820,3, Mittlerer Salvatoredolomit (unteres Ladin)

Probe AE 2: Monte San Salvatore, Vallone, am Nordrand des Schuttkegels, 415 m NN, Salvatore-dolomit

Probe 621: Monte San Salvatore, 1 km S Capo di San Martino, Salvatoredolomit (Schuttblock)

Proben 830 und 831: Campione, Steinbruch Fornace, anisischer Diploporendolomit

Esino, Grignagruppe (Lombardei)

Probe Es 1-3: Strasse Varenna-Eseno, etwa 1 km W Esino-Superiore, Esinokalk (oberes Ladin)

Probe PC 2: Cima dei Cic (Pizzo Cainallo), SE des Gipfels, oberer Esinokalk (oberes Ladin)

Val Brembana (Bergamasker Alpen)

Proben B 100 und 102: Lumachelle von Ghegna bei Roncobello, beide Proben aus einem Schuttblock

Die Fauna wurde von A. TOMMASI (1911, 1913) bearbeitet. Er stufte sie ins Karn ein. Nach H. RIEBER (mündl. Mitt.) ist sie auf Grund der Ammonoideen ins Ladin (höchstwahrscheinlich in den unteren Teil) zu stellen.

Karwendelgebirge (Nördliche Kalkalpen)

Ka 1 und 6: Schlauchkar, oberhalb Karwendelhaus, Wettersteinkalk (Ladin)

Ka 8 und 9: Brunnensteinspitze, etwa 0,5 km NW Gipfel, Wettersteinkalk (Ladin)

## 1.22 *Diplopora philosophi* (PIA)

Südtessin

Alle Funde stammen aus dem Gervillienhorizont (unteres Ladin).

Probe 187: Monte San Salvatore, 100 m E Ciona

Probe 847: Monte San Salvatore, 280 m NE Gipfel

Proben 887 und 1471: Monte San Salvatore, 20 bzw. 50 m E Seilbahn, etwa 670 m NN

Proben 280 und 332: Campione, Steinbruch Fornace

Probe IA 3: Neue Strasse Brusimpiano-Ardena, etwa 600 m ENE Ardena

Esino, Grignagruppe (Lombardei)

Proben PC 5 und 7: Cima dei Cic (Pizzo Cainallo, wenige Meter SW Gipfel, oberer Esinokalk (oberes Ladin)

Val Brembana (Bergamasker Alpen)

Proben B 103 und 130: Lumachelle von Ghegna bei Roncobello, Schuttblöcke mit *Bakevella costata* (v. SCHLOTH.) und *Modiolus salzstettensis* HOHENSTEIN, unteres Ladin.

## 1.23 Sammlung Pia

*Diplopora philosophi* (PIA)

DS XIV: Pontafel, unterer Muschelkalk, Originalmaterial zu PIA (1912) (*Kantia philosophi*)

DS 21: Wien, Geschiebe im Schotter oder Muschelkalk, südliche Ostalpen, Originalmaterial zu PIA (1920).

*Diplopora philosophi* var. *exuberans* PIA

DS CDXL, DS DCXXXIV, DS 679: Cima dei Cic (Pizzo Cainallo) bei Esino, oberster Esinokalk (oberes Ladin), leg. E. Trümpy.

*Diplopora philosophi* var. *philosophi* ZANIN BURI

DS CDXLVI: Parlasco, Valsassina, Grignagruppe, Mendoladolomit (Anis), Originalmaterial zu C. ZANIN BURI (1965), leg. E. Trümpy.

Leider stand mir kein Material von *Diplopora annulatissima* PIA zur Verfügung. Sie kommt in den Lombardischen Alpen nicht vor (C. ZANIN BURI 1965).

## 1.3 Gemessene Merkmale

Diploporen sind nur in Dünnschliffen zu untersuchen. Es können also nur Schnitte durch die Kalkröhre vermessen werden. Meist sind nur Bruchstücke des Skelettes überliefert.

Übliche Maße sind der äussere und innere Durchmesser (D bzw. d) des Kalkmantels (messbar an Quer- und Schrägschnitten) und der Porendurchmesser p. Letzterer wurde jeweils an der dicksten Stelle der Pore gemessen (Fig. 1). Der innere Durchmesser entspricht nicht genau dem Stammzellendurchmesser, denn der Kalkmantel liegt ihr nicht immer direkt auf.

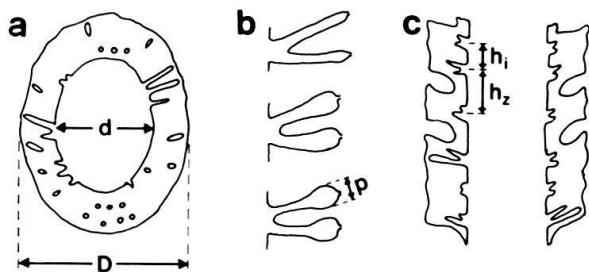


Fig. 1. Gemessene Merkmale der Diploporeskelette. a Schrägschnitt, D äusserer Durchmesser, d innerer Durchmesser. b primäre Wirteläste, p Porendurchmesser. c Längsschnitt mit zwei-, ein- und dreiwirteligem Glied,  $h_i$  Wirtelabstand innerhalb eines Gliedes,  $h_z$  Wirtelabstand benachbarter Glieder.

Als weiteres Merkmal wurde die Annulation der Kalkröhre ausgewertet (Fig. 1c). Je nach Zahl der Wirtel pro Glied (= Skelettab schnitt zwischen zwei Furchen) wurden ein-, zwei-, dreiwirtelige usw. Glieder unterschieden und ihre Häufigkeiten gezählt. Am besten ist dies an Längs- und Tangentialschnitten zu bestimmen. Da bei diesen Schnitten D und d nicht genau zu ermitteln sind, wurden bei der Auszählung der Glieder nur drei Größenklassen von D unterschieden. Von jeder Stichprobe wurde die durchschnittliche Wirtelzahl pro Glied (Annulation A) errechnet nach der Formel

$$A = 1/n (1n_1 + 2n_2 + \dots + mn_m), \text{ wobei}$$

n = Gesamtzahl der ausgezählten Glieder,

$n_1$  = Anzahl der einwirteligen Glieder,

$n_2$  = Anzahl der zweiwirteligen Glieder usw.

An einigen Längsschnitten wurde auch der Abstand (h) von Wirtel zu Wirtel gemessen und unterschieden, ob dazwischen eine Furche liegt ( $h_z$ ) oder nicht ( $h_i$ ) (Fig. 1c).

## 2. *Diplopora annulata* (SCHAFHÄUTL)

In diesem Abschnitt werden die statistischen Erhebungen über die Merkmale von *Diplopora annulata* (SCHAFHÄUTL) wiedergegeben. In zwei anschliessenden Kapiteln soll eine morphologische Abgrenzung gegenüber *Diplopora annulatissima* PIA und *Diplopora philosophi* (PIA) versucht werden.

### 2.1 Äusserer Durchmesser D

Der äussere Durchmesser D wurde bei 10 Stichproben und bei insgesamt 525 Exemplaren gemessen. Das arithmetische Mittel aller Messungen beträgt 2,50 mm. Die Häufigkeitsverteilungen von D sind in Figur 2 dargestellt. Die Mittelwerte und Standardabweichungen sind Tabelle 1 zu entnehmen. Die Höchstwerte von D liegen meist nicht über 4,0 mm. Nur bei den Proben aus dem Karwendelgebirge überschreiten sie die Grenze (Ka 1 4,50 mm; Ka 9 4,55 mm; Ka 6 4,9 m). Man vergleiche dazu Figur 2 e, h, i.

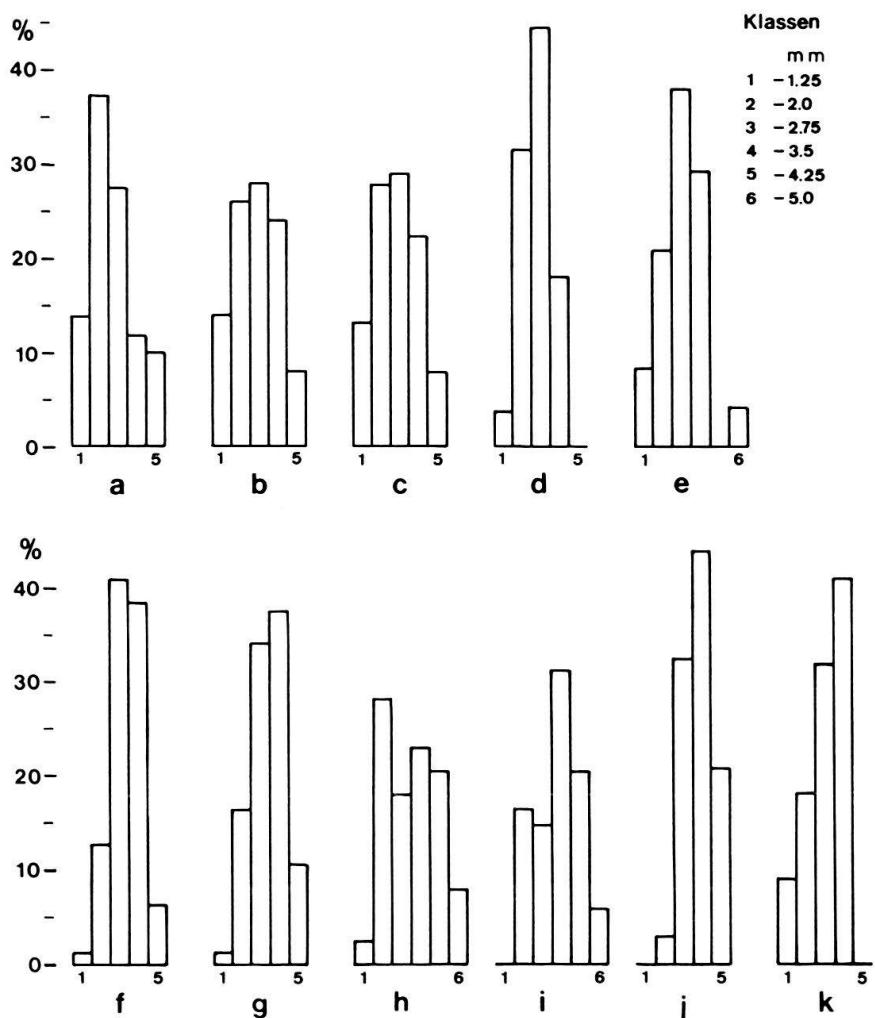


Fig. 2. *Diplopora annulata*. Häufigkeitsverteilungen des äusseren Durchmessers D (Nr. der Proben s. Tab. 1 A).

Die Mittelwerte schwanken erheblich, ebenso die Standardabweichungen bzw. Varianzen ( $s^2$ ). Der Test von Bartlett ergibt, dass keine Varianzenhomogenität angenommen werden darf:

Zahl der Stichproben:  $k = 10$

Gesamtzahl der Messwerte von D:  $n = \sum n_i = 525$

Varianz der  $i$ -ten Stichprobe:  $s_i^2$

$$\text{Schätzwert der gemeinsamen Varianz: } s^2 = \frac{\sum (n_i - 1) s_i^2}{\sum (n_i - 1)} = 0,573$$

$$B = 2,3026 [(n - k) \log s^2 - \sum (n_i - 1) \log s_i^2] = 37,6869$$

$$C = 1 + \frac{1}{3(k-1)} \left[ \sum \frac{1}{n_i - 1} - \frac{1}{n - k} \right] = 1,0083$$

$$\frac{B}{C} = \chi^2 = 37,38 \quad 9 \text{ Freiheitsgrade}$$

$$\chi^2(0,95;9) = 16,92 \quad \chi^2(0,99;9) = 21,67$$

Da  $\chi^2 > \chi^2(0,99;9)$ , wird die Nullhypothese (Gleichheit der Varianzen) abgelehnt.

Deshalb musste darauf verzichtet werden, mittels Varianzanalyse zu prüfen, ob sich die Mittelwerte von D signifikant unterscheiden. Es sei nur darauf hingewiesen, dass zwischen den Proben e und f der Tabelle 1 eine Lücke bezüglich D besteht.

In der letzten Spalte der Tabelle 1A ist die Form der Äste angegeben. Sieht man von Probe 621 ab, so könnte man vermuten, dass die kleinwüchsigen Populationen dicke Wirteläste (vesiculifer oder phloioiphor) besitzen und Formen mit schlanken Ästen grösser sind. Diese Hypothese wird nicht bestätigt durch Proben, in denen beide Asttypen vertreten sind (Fig. 3). Zwar unterscheiden sich die Verteilungen der

Tabelle 1. Korrelation zwischen  $D$  und  $d$ . Mittelwerte des äusseren und inneren Durchmessers ( $\bar{D}$  bzw.  $\bar{d}$ ), Standardabweichung von  $D$  ( $s_D$ ), Konstanten der Korrelationslinie  $d = a \cdot D^b$  mit 95%-Konfidenzintervall ( $b \pm 1,96 s_b$ ), Korrelationskoeffizient  $r$ , Streuung um die Korrelationslinie ( $s_k$ ) und Stichprobenumfang  $n$ .

Probe	$\bar{D}$ (mm)	$s_D$	$\bar{d}$ (mm)	$b \pm 1,96 s_b$	$a$	$r$	$s_k$	$n$	a) Astform b) Unterart
<b>A. <i>Diplopora annulata</i></b>									
a PC 2	2,10	0,85	1,31	$1,225 \pm 0,063$	0,518	0,979	0,034	51	dick
b B 100	2,22	0,80	1,33	$1,392 \pm 0,065$	0,423	0,982	0,032	50	dick
c B 102	2,22	0,81	1,36	$1,346 \pm 0,054$	0,449	0,980	0,033	76	dick
d Es 1-3	2,26	0,59	1,16	$1,356 \pm 0,092$	0,378	0,961	0,034	54	schlank
e Ka 1	2,34	0,83	1,20	$1,413 \pm 0,135$	0,345	0,966	0,045	24	schlank
f 1325	2,63	0,61	1,52	$1,326 \pm 0,084$	0,416	0,944	0,035	78	gemischt
g 747	2,66	0,66	1,59	$1,430 \pm 0,084$	0,386	0,951	0,037	85	gemischt
h Ka 9	2,70	1,02	1,61	$1,312 \pm 0,093$	0,424	0,965	0,041	39	schlank
i Ka 6	2,82	0,90	1,68	$1,467 \pm 0,126$	0,357	0,973	0,043	34	schlank
j 621	3,07	0,53	1,81	$1,443 \pm 0,171$	0,355	0,929	0,033	34	dick
k Pia XIV	2,44	0,67	1,55	$1,486 \pm 0,099$	0,400	0,987	0,026	22	dick
<b>B. <i>Diplopora exuberans</i></b>									
a 1471/1	1,45	0,34	0,86	$1,374 \pm 0,070$	0,510	0,977	0,0252	68	trümpyi
b B 103	1,51	0,36	0,87	$1,393 \pm 0,112$	0,480	0,952	0,0370	55	trümpyi
c Pia CDXLVI	1,61	0,38	0,93	$1,377 \pm 0,144$	0,477	0,946	0,0397	37	trümpyi
d 187	1,64	0,51	0,97	$1,360 \pm 0,094$	0,484	0,975	0,0323	39	trümpyi
e IA 3	1,66	0,40	1,01	$1,471 \pm 0,120$	0,470	0,972	0,0288	32	trümpyi
f Pia DCXXXIV	1,58	0,63	0,95	$1,248 \pm 0,084$	0,521	0,983	0,0348	28	exuberans
g Pia 21	1,58	0,27	0,98	$1,486 \pm 0,150$	0,489	0,946	0,0274	39	exuberans
h PC7	1,59	0,51	0,98	$1,209 \pm 0,084$	0,548	0,975	0,0344	40	exuberans
i Pia 679	1,81	0,48	1,10	$1,400 \pm 0,115$	0,469	0,975	0,0303	28	exuberans
k PC5	1,98	0,39	1,27	$1,300 \pm 0,097$	0,519	0,975	0,0203	33	exuberans

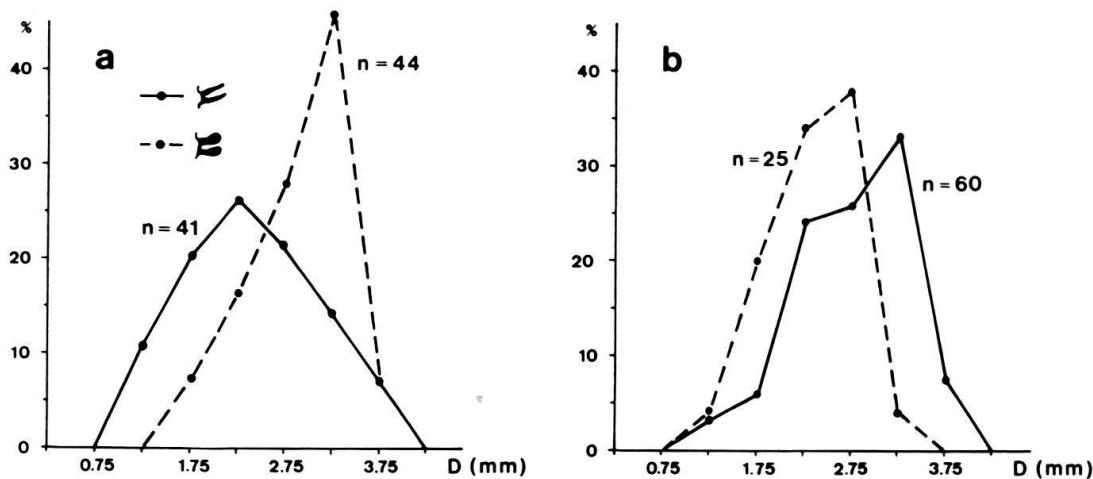


Fig. 3. *Diplopora annulata*. Häufigkeitsverteilung des äusseren Durchmessers  $D$  bei Formen mit dicken (gestrichelt) und dünnen Ästen (durchgezogen). a Probe 747, b Probe 1325.

beiden Asttypen jeweils signifikant ( $\chi^2$ -Test, Signifikanzniveau 5%), bei Probe 747 sind jedoch die phloioophoren Formen grösser, während für Probe 1325 das Umgekehrte gilt.

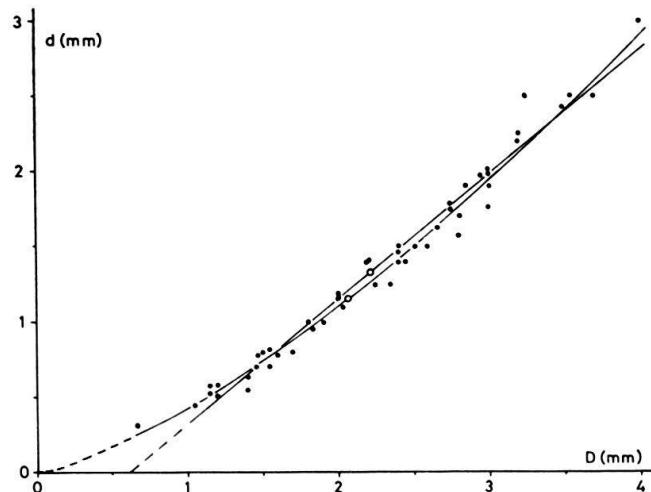


Fig. 4. *Diplopora annulata*. Streudiagramm des äusseren (D) und inneren Durchmessers (d) mit linearer und parabolischer Korrelationslinie. Probe B 100.

Auf Grund der verfügbaren Daten besteht keine Berechtigung, eine Beziehung zwischen Astform und Grösse der Pflanze abzuleiten.

Die grosse Streuung von D bei den Proben Ka 1, 6 und 9 ist durch das Auftreten sehr grosser Exemplare (D grösser 4,25 mm) bedingt (Fig. 2 e, h, i). Die niedrigen Werte der Standardabweichung beruhen kaum auf Grössensorientierung bei der Ablagerung. Nur für Probe PC 2 ( $s = 0,851$ ) liegen Hinweise auf Transport und Sortierung vor: Die Diploporen sind nicht so zahlreich wie sonst, häufig sind es nur kleine Bruchstücke, es kommen Biogene aus anderen Biotopen vor, z. B. Echinodermen, *Solenopora* (Tf. I, Fig. 5).

## 2.2 Innerer Durchmesser d

Der innere Durchmesser bildet zusammen mit dem äusseren ein Mass für die Dicke der Kalkröhre. Es besteht eine enge Beziehung zwischen D und d.

Für 10 Stichproben wurden die Korrelationslinie («unique line of correlation» oder «reduced major axis») nach J. IMBRIE (1956) und Masszahlen für die Variabilität (Streuung um die Korrelationslinie  $s_k$ , Bestimmtheitsmass  $B = r^2$ ) berechnet. Die hierfür notwendigen Formeln sind auch bei H. ZORN (1972a, S. 372 ff.) angeführt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1A wiedergegeben und in Figur 5 dargestellt.

J. IMBRIE (1956) verwendet für die Berechnung der Streuung ( $s_d$ ) um die Korrelationsgeraden die Quadratsumme der diagonalen Abweichungen der Punkte von der Geraden. In unserem Falle wurden Abstände senkrecht zur Geraden gewählt. Die Streuung  $s_k$  berechnet sich aus der Formel

$$s_k = \frac{\sum (y_i - a - bx_i)^2}{(b^2 + 1)(n - 2)},$$

wobei  $a$  = Achsenabschnitt

$b$  = Richtungskoeffizient der Korrelationsgeraden

$n$  = Anzahl der Wertpaare ( $x_i, y_i$ ).

Bei nichtlinearer Korrelation wird der Logarithmus von  $a$ ,  $x_i$  und  $y_i$  eingesetzt.

Es ist beabsichtigt, in einer besonderen Veröffentlichung die Formel abzuleiten und zu begründen, weshalb dieser Parameter der Variabilität bevorzugt wird.

In allen Beispielen ist der Exponent  $b$  der Gleichung  $d = a D^b$  signifikant grösser als 1 (Tab. 1). Es besteht somit eine positive Grössenallometrie zwischen  $D$  und  $d$ . Das bedeutet, dass kleine Exemplare einen relativ dicken Kalkmantel (relativ kleines  $d$ ) besitzen. Das Verhältnis  $d/D$  erhöht sich also mit zunehmender Grösse (vgl. H. ZORN 1972a, Abb. 2).

Der relative innere Durchmesser ( $d/D \cdot 100$ ) wird oft verwendet, ohne dass dabei seine Grössenabhängigkeit berücksichtigt wird. Das kann zu Fehlern führen (H. ZORN 1972a).

Die Korrelationslinien liegen nahe beieinander (Fig. 5). Es fällt jedoch auf, dass Stichproben mit dickästigen Formen einen etwas grösseren inneren Durchmesser haben als dünnästige mit Ausnahme von Probe 621. Es stellt sich die Frage, ob die Dicke der Kalkschale ( $D-d/2$ ) von der Form der Äste abhängig ist.

Dies lässt sich klären an Stichproben, in denen beide Asttypen auftreten (z. B. 747). Deshalb wurde für die Probe 747 der partielle Korrelationskoeffizient  $r_{dp, D}$  berechnet. Dieser gibt die Korrelation zwischen  $d$  und  $p$  an unter Ausschaltung des Einflusses von  $D$ . Er beträgt 0,366. Wie der t-Test ergab, ist dieser Wert signifikant verschieden von Null ( $t = 3,56$ ;  $t_{0,01} = 2,65$ ).

Die Korrelation zwischen  $D$  und  $p$  ( $r_{pD} = 0,752$ ) erhöht sich deutlich, wenn der Einfluss von  $d$  ausgeschaltet wird:  $r_{pD, d} = 0,900$ .

Wir können also annehmen, dass Pflanzen mit dünnen primären Wirtelästen einen dickeren Kalkmantel absondern (kleineres  $d$ ) als solche mit aufgeblähten Ästen. (Tf. II, Fig. 7 und 8).

Eine Erklärung hierfür liegt nahe. Das Skelett der rezenten Dasycladaceen wird in einer schleimigen Masse zwischen den Ästen abgesondert. Sind die primären Äste

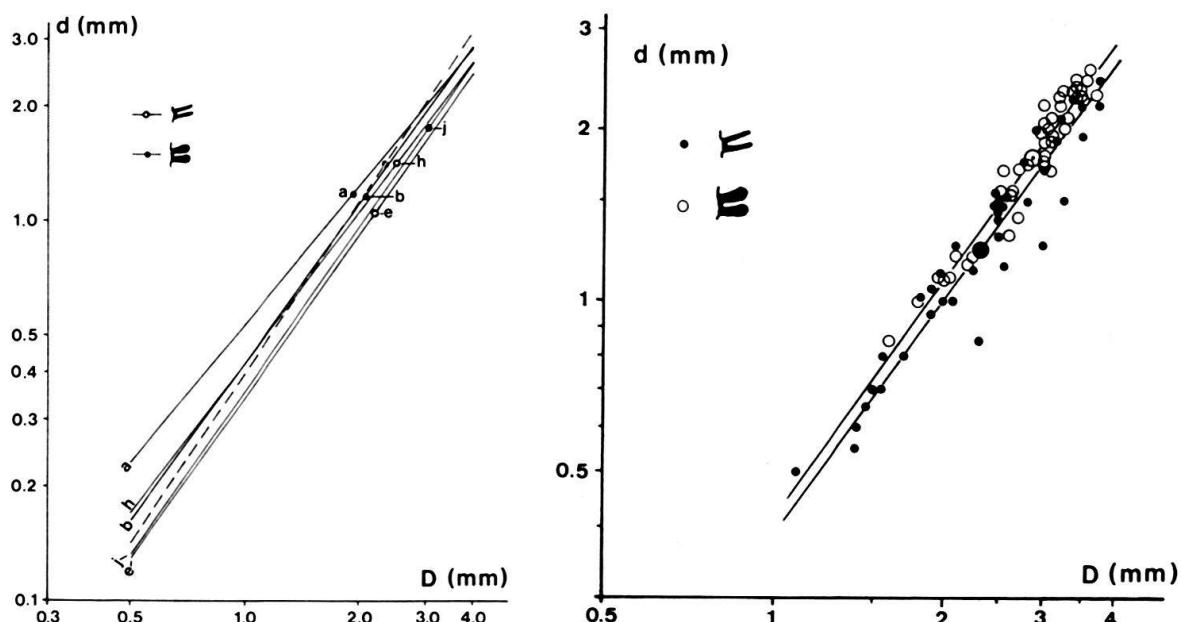


Fig. 5. *Diplopora annulata*. Korrelationslinien verschiedener Proben (s. Tab. 1 A). Gestrichelt: Pia XIV «*Kantia philosophi*».

Fig. 6. *Diplopora annulata*. Streudiagramm des äusseren ( $D$ ) und inneren Durchmessers ( $d$ ) für dünn- (Punkte) und dickästige (Kreise) Formen. Probe 747.

kurz, so kann nur ein relativ dünner Kalkmantel entstehen. Dies scheint für die aufgeblähten Äste zu gelten. Das Volumen wäre dann bei beiden Typen etwa das gleiche.

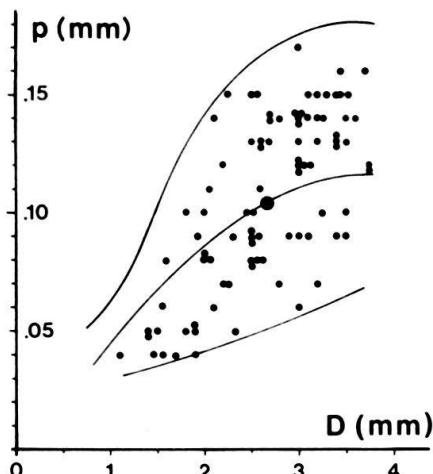
Teilt man die Probe 747 in zwei Gruppen (dünn- und dickästige, Fig. 7) und berechnet von jeder eine Korrelationslinie  $D$ - $d$  (Fig. 6), so erkennt man, dass diese gut mit den übrigen Stichproben, in denen nur ein Asttyp vorkommt, gut übereinstimmt (vgl. Tab. 1):

$$\begin{array}{lll} \text{schlanke Äste: } d = 0,386 D^{1,379} & \bar{D} = 2,30 & \bar{d} = 1,22, \\ \text{dicke Äste: } d = 0,415 D^{1,392} & \bar{D} = 2,85 & \bar{d} = 1,78 \end{array}$$

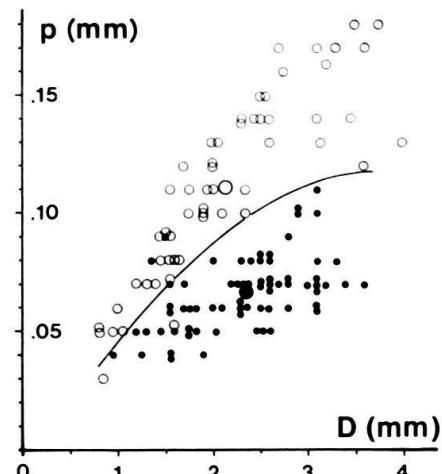
### 2.3 Wirteläste

Von den Wirtelästen war bislang nur der proximale Abschnitt bekannt (= primärer Ast). Der distale Abschnitt ist nur in Ausnahmefällen erhalten (H. ZORN 1972 b). Er besteht aus einem becherförmigen Gebilde (Rindenzelle oder Facette), das gegen aussen einen sechseckigen Querschnitt annimmt. Die beiden Astabschnitte sind durch einen engen Porus verbunden.

Wegen ihrer grossen Seltenheit können wir die Rindenzellen nicht in die statistischen Untersuchungen einbeziehen. Wir beschränken uns hier auf die primären Äste, die sich durch grosse Variabilität auszeichnen (Tf. I, Fig. 4). E. OTT (1963, Abb. 44) zeigte anhand einer Serie von Abbildungen, dass die Asttypen (trichophor, phloioiphor und vesiculifer) durch Zwischenformen verbunden sind. Auch die Messungen von  $p$  ergaben, dass fliessende Übergänge vorhanden sind (Fig. 7). Sehr oft findet man in einer Population nur schlanke oder nur dicke Äste (Fig. 8).



Probe 747. (Die Kurven stellen die Umgrenzung der Punktewolke von Fig. 8 dar.)



Probe PC 2 (Kreise) und Es 1-3 (Punkte).

Fig. 7. (links) und 8 (rechts). *Diplopora annulata*. Streudiagramme des äusseren Durchmessers (D) und des Porendurchmessers (p).

Aus der Mitteltrias des Südtessins standen mir 19 Proben zur Verfügung, in denen *D. annulata* zahlreich auftritt. Die Asttypen verteilen sich in folgender Weise:  
 trichophor: 5 Proben,  
 phloioiphor und vesiculifer: 7 Proben,  
 gemischt: 7 Proben.

Eine Beziehung zwischen Astform und Sediment (Grundmasse, andere Fossilreste) lässt sich aus diesen Proben nicht ablesen. Zwar wechselt das Verhältnis Matrix (Mikrit und Feindetritus) zu Sparitzement erheblich, die Astform scheint jedoch nicht davon beeinflusst zu werden:

Zahl der Proben mit	Verhältnis Matrix (M)–Zement (Z)		
	$M > Z$	$M = Z$	$M < Z$
schlanken Ästen	2	1	2
dicken Ästen	1	3	3
beiden Astformen	3	3	1
Insgesamt:	6	7	6

Auch die spärliche Begleitfauna und -flora liefert keine Hinweise.

Wie aus Tabelle 2A ersichtlich wird, besteht zwischen D und p eine nahezu lineare Beziehung (b nahe 1). Nur bei Probe Ka 6 ist die Abweichung von 1 signifikant.

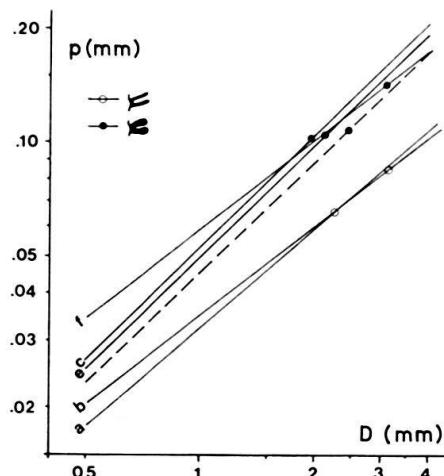


Fig. 9. *Diplopora annulata*. Korrelationslinien einiger Proben (s. Tab. 2 A). Gestrichelt: Pia XIV «*Kantia philosophi*».

Die Korrelationslinien von D und p sind deutlich in zwei Gruppen gegliedert, deren Richtungskoeffizienten b in gleichem Bereich liegen, deren Achsenabschnitte a sich jedoch deutlich unterscheiden (Tab. 2, Fig. 9). Das bedeutet, dass auch bei kleinen Individuen (D etwa 1mm) zwei Astformen ausgebildet sind.

Die Vermutung von E. OTT (1963, S. 18), wonach kleine Exemplare, deren Poren nicht erhalten sind, stets trichophor zu sein scheinen, ist damit widerlegt. Er gelangt zu dieser Auffassung, weil die Skelettoberfläche mit kegelförmigen Erhebungen versehen ist, die nach seiner Meinung von der haarförmigen Verlängerung trichophorer Äste herrühren. Nach H. ZORN (1972 b) sind diese Kegel jedoch Reste von Rindenzellen, die bei allen Asttypen ausgebildet sind.

Da der Astdurchmesser p von der Grösse der Pflanze abhängt (s. Tab. 5, Spalte 6), ist es üblich, p durch D zu dividieren, um verschieden grosse Individuen miteinander vergleichen zu können. Der Einfluss von D wird dadurch jedoch nicht ganz ausgeschaltet. Berechnet man nämlich die Korrelationsgerade für D und p (Tab. 2), so erhält man Achsenabschnitte (a), die sich im Vergleich zu den p-Werten erheblich von Null unterscheiden (H. ZORN 1972a).

Tabelle 2. Korrelation zwischen  $D$  und  $p$ . Mittelwerte des äusseren Durchmessers  $\bar{D}$  und des Poredurchmessers  $\bar{p}$ , Konstanten der Korrelationsgeraden  $p = a + b D$  mit 95%-Konfidenzintervall ( $b \pm 1,96s_b$ ), Korrelationskoeffizient  $r$ , Streuung um die Korrelationsgerade  $s_k$ , Exponent  $b$  der Korrelationslinie  $p = a D^b$  mit 95%-Konfidenzintervall und Stichprobenumfang  $n$ .

Probe	$\bar{D}$ (mm)	$\bar{p}$ (mm)	Lineare Korrelation			Nichtlineare Korrelation			n	a) Astform	b) Subspezies
			$b \pm 1,96s_b$	$a$	$r$	$s_k$	$b \pm 1,96s_b$	$a$			
<b>A. <i>Diplopora annulata</i></b>											
a Es 1-3	2,26	0,065	0,0299 $\pm$ 0,0059	-0,00028	0,533	0,0183	0,866 $\pm$ 0,163	0,032	70	schlank	
b Ka 6	3,11	0,086	0,0188 $\pm$ 0,0063	0,0262	0,754	0,0127	0,702 $\pm$ 0,223	0,039	15	schlank	
c PC 2	1,96	0,103	0,0463 $\pm$ 0,0059	0,0122	0,872	0,0195	0,974 $\pm$ 0,110	0,053	56	dick	
d B 102	2,09	0,106	0,0502 $\pm$ 0,0059	0,0012	0,857	0,0215	1,020 $\pm$ 0,116	0,050	74	dick	
e B 100	2,13	0,104	0,0442 $\pm$ 0,0072	0,0101	0,818	0,0209	0,974 $\pm$ 0,156	0,050	48	dick	
f 621	3,10	0,143	0,0361 $\pm$ 0,0129	0,0304	0,512	0,0189	0,768 $\pm$ 0,266	0,060	22	dick	
g 747	2,57	0,097	0,0544 $\pm$ 0,0082	-0,0403	0,705	0,0277	1,451 $\pm$ 0,203	0,025	85	gemischt	
h 1325	2,54	0,086	-	-	0,099	-	-	-	80	gemischt	
i Pia XIV	2,56	0,112	0,0407 $\pm$ 0,0079	0,0076	0,918	0,0115	0,960 $\pm$ 1,57	0,046	16	dick	
<b>B. <i>Diplopora exuberans</i></b>											
a B 103	1,55	0,091	0,0661 $\pm$ 0,0153	-0,0114	0,754	0,0157	1,112 $\pm$ 0,252	0,056	31	<i>trümpyi</i>	
b Pia CDXLVI	1,68	0,084	0,0592 $\pm$ 0,0182	-0,0156	0,659	0,0190	1,074 $\pm$ 0,307	0,048	23	<i>trümpyi</i>	
c IA 3	1,55	0,105	0,0665 $\pm$ 0,0124	-0,0052	0,843	0,0151	1,114 $\pm$ 0,120	0,060	32	<i>trümpyi</i>	
d Pia DCXXXIV	1,58	0,107	0,0612 $\pm$ 0,0074	-0,0074	0,946	0,0129	0,941 $\pm$ 0,109	0,070	28	<i>exuberans</i>	
e Pia 21	1,59	0,113	0,0780 $\pm$ 0,0183	-0,0108	0,675	0,0168	1,070 $\pm$ 0,244	0,069	38	<i>exuberans</i>	
f PC7	1,59	0,104	0,0656 $\pm$ 0,0083	-0,0006	0,913	0,0141	0,941 $\pm$ 0,121	0,067	40	<i>exuberans</i>	
g Pia 679	1,81	0,119	0,0732 $\pm$ 0,0145	-0,0140	0,844	0,0201	1,103 $\pm$ 0,220	0,061	28	<i>exuberans</i>	
h PCS	1,98	0,129	0,0754 $\pm$ 0,0154	-0,0203	0,800	0,0188	1,132 $\pm$ 0,210	0,059	33	<i>exuberans</i>	

## 2.4 Gliederung des Skelettes

### 2.41 Annulation A

Das Skelett von *D. annulata* ist durch ringförmige Einkerbungen gegliedert. Diese folgen in unterschiedlichen Abständen aufeinander. Bei *D. annulatissima* schalten sich zwischen allen Wirteln Furchen ein (nur einwirtelige Glieder). Die Annulation hat folglich den Wert  $A = 1,0$ . Wäre zwischen jedem zweiten Wirtel eine Furche ausgebildet, dann wäre  $A = 2,0$ . Bei *D. annulata* ist die Annulation nicht nur innerhalb von Stichproben sehr unterschiedlich, sondern auch zwischen verschiedenen Proben.

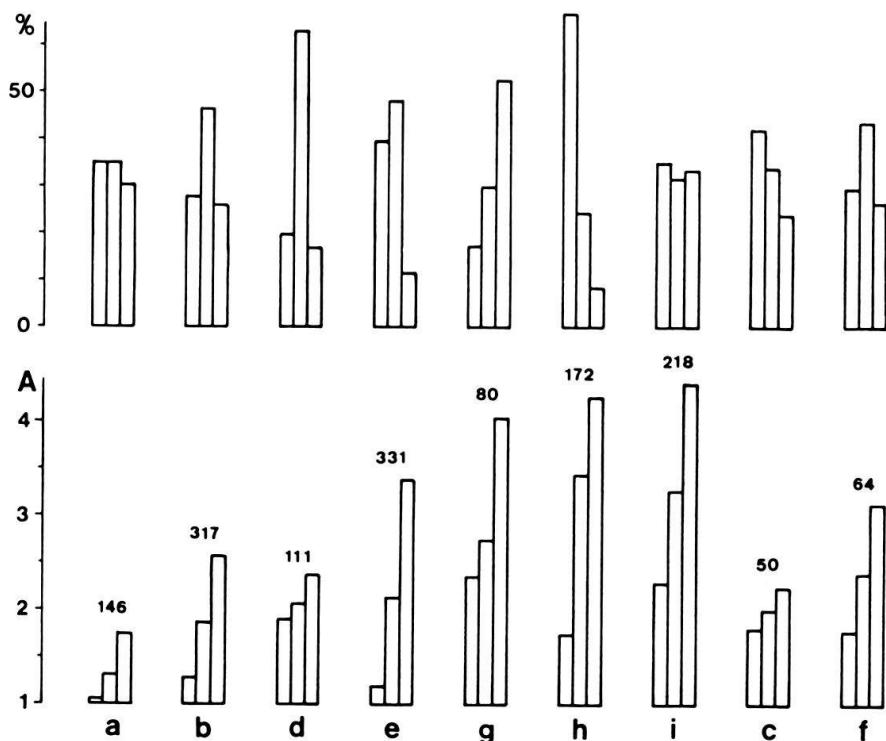


Fig. 10. *Diplopora annulata*. Annulation A von jeweils drei Größenklassen (D 1,0–1,99; 2,0–2,99; > 2,99 mm) und Häufigkeitsverteilung von D (oben). Nummern der Proben siehe Tabelle 3, Zahlen über den Säulen = Anzahl der Glieder.

Berücksichtigt man bei der Auszählung die Grösse der Pflanze (D), so wird eine Beziehung zwischen D und A deutlich: kleine Exemplare sind stärker gegliedert (kleiner A-Wert) als grosse (Fig. 10). Dieser Trend ist bei allen Proben zu beobachten, unabhängig vom Durchschnittswert von A, der sich zwischen 1,37 und 3,33 bewegt (Tab. 3).

Die Gruppenwerte von A (entsprechen der Säulenlänge in Fig. 10) sind z. T. etwas verzerrt, da die Klassen relativ weit gefasst sind. In manchen Fällen liegt der Grossteil der Individuen nahe der Ober- oder Untergrenze einer Klasse (z. B. Probe 830), so dass der A-Wert dadurch höher bzw. niedriger werden kann. In Figur 10 (oben) sind die Häufigkeitsverteilungen der Durchmesser D der ausgezählten Glieder dargestellt.

Für jede Probe wurde ein Durchschnittswert der Annulation ( $\bar{A}$ ) nach der Formel

$$\bar{A} = \frac{1}{3} (A_1 + A_2 + A_3)$$

berechnet, wobei  $A_1$ ,  $A_2$  und  $A_3$  die Annulation der drei Größenklassen darstellen (Tab. 3). Ein gewichtetes Mittel

$$A = \frac{1}{n} (n_1 A_1 + n_2 A_2 + n_3 A_3)$$

wäre irreführend, denn dieses wäre sehr stark von der Art der Verteilung von D abhängig. So würde z. B. der Mittelwert  $\bar{A}$  der Probe Es 3 von 3,16 auf 2,38 herabgedrückt, da kleine Exemplare sehr häufig sind (vgl. Fig. 10 h).

In Tabelle 3 sind die Werte von  $\bar{A}$  der Grösse nach geordnet. Eine Beziehung zwischen  $\bar{A}$  und der Astform ist nicht ersichtlich. Ebensowenig ist eine Verschiebung der  $\bar{A}$ -Werte in Abhängigkeit von der Zeit abzulesen.

Tabelle 3. *Diplopora annulata*. Durchschnittliche Annulation  $\bar{A}$ , Astform und Alter der Proben.

Probe		$\bar{A}$	Astform	Alter
a	AE 2	1,37	gemischt	Unteres Ladin
b	1325	1,90	gemischt	Unteres Ladin
c	Ka 6	2,02	schlank	Ladin
d	830 und 831	2,12	gemischt	Anis
e	747	2,30	gemischt	Unteres Ladin
f	Ka 8	2,43	schlank	Ladin
g	621	3,05	dick	Ladin
h	Es 3	3,16	schlank	Oberes Ladin
i	B 100 und 102	3,33	dick	Unteres Ladin

Werden die grossen Schwankungen von A dadurch verursacht, dass in manchen Stichproben neben *D. annulata* auch die einwirtelige *Diplopora annulatissima* vorkommt? So sind in Probe AE 2 die kleinen Exemplare fast alle einwirtelig (von 51 nur zwei zweiwirtelige Glieder,  $A_1 = 1,04$ ). Die Wirteläste, die bei *D. annulatissima* stets trichophor sind, sind leider in den meisten Fällen nicht erhalten.

Nach den Angaben von J. PIA (1920), M. OGILVIE-GORDON (1927), J. BYSTRICKY (1964) und M. HERAK (1965) ist *D. annulatissima* eine relativ grosse Art. J. BYSTRICKY (S. 139) führt die Masse von 21 Exemplaren an, für die sich ein mittlerer äusserer Durchmesser von 3,81 mm ergibt. Es wäre also zu erwarten, dass *D. annulatissima* bei unseren Proben auch in der oberen Grössenklasse (D über 3 mm) zu finden ist.

In Probe AE2 sind unter den 44 Gliedern dieser Klasse 19 einwirtelig. Die Skeletbruchstücke mit mehr als zwei Gliedern führen in allen beobachteten Fällen auch zweiwirtelige Glieder (Tf. I, Fig. 1), was bei *D. annulatissima* höchstens in der Scheitelregion vorkommen kann. Der niedrigere Wert von  $A_3 = 1,75$  kann also nicht durch Vermischung mit einer anderen Art zustande gekommen sein. Bestenfalls könnte man die kleinen Individuen, die nur aus einwirteligen Gliedern aufgebaut sind, zu *D. annulatissima* stellen, z. B. E. OTT (1966, Abb. 4), M. HERAK (1951, Tf. III, Fig. 2 und 3). Man müsste sie aber dann als Kümmer- oder Zwergformen betrachten. Diese Deutung halte ich nicht für wahrscheinlich, da in allen Stichproben solche Zwergformen auftreten, nie aber grosse einwirtelige Skelette. Vielmehr ist eine kontinuierliche Zunahme der Furchendichte mit abnehmender Grösse zu beobachten, so dass man auch einwirtelige Zwergformen zu *D. annulata* stellen sollte.

#### 2.42 Wirtelabstand h

E. OTT (1963, S. 20) bemängelte an J. PIAS (1912) Rekonstruktionen von *Diplopora annulata*, dass im Bereich der Skelettfurchen an der Stammzelle längere astfreie Abschnitte auftreten. Die regelmässige Aufeinanderfolge der Astwirtel würde in

Wirklichkeit durch die Skelettgliederung nicht gestört werden. Bei PIAs Rekonstruktionen ist der Abstand der Wirtel im Furchenbereich (=  $h_z$ , Abb. 1c) doppelt so gross wie innerhalb eines Gliedes ( $h_i$ ).

Die Messungen an einigen Längsschnitten geben keinem der beiden Autoren ganz recht. Die Wirtelabstände variieren sehr, sind aber im Furchenbereich meist grösser (etwa um 30–50 %, Tab. 4, Nr. 1–4). Bei sehr gut gegliederten Skeletten schalten sich Furchen auch dann ein, wenn die Wirtelabstände gering sind (Tab. 4, Nr. 5–7). Die Furchen sind in diesen Fällen wesentlich schmäler (Tf. I, Fig. 2).

Tabelle 4. Wirtelabstände gemessen an 10 Längsschnitten (vgl. Abb. 1c) in Skaleneinheiten der Länge  $1/32$  mm.

A. <i>Diplopora annulata</i>										B. <i>Diplopora exuberans</i>									
Nr.	1	2	3	4	5	6	7			D (mm)	8	9	10						
	D (mm)	1,7	2,0		3,1	1,6	2,0	3,4		D (mm)	2,0	2,0	1,7						
		$h_i$	$h_z$	$h_i$	$h_z$	$h_i$	$h_z$	$h_i$	$h_z$	$h_i$	$h_z$	$h_i$	$h_z$	$h_i$	$h_z$	$h_i$	$h_z$	$h_i$	$h_z$
		20	12	17	15	15	15	20	17	17	17	17	17	17	17	17	17	16	
		12		17	17		23	26	15	20				22	20	20	22		
		13	12		25	17		23	17	20			20	15	15	15			
		15		17	15		25	14	12	15			22	22	22	21			
		10	13	17	15		17			22			18	17	17	15			
		17	16		22	17		18		20			20	25	25	15			
		10	14			20		19		20			17	15	15	17			
		17	14			16			20				25	25	21				
		10		17		18			17				17	14	14				
		15	12			18							19	19	21				
		10				24							17	15	15				
		17													15				
		12													15				

In der Scheitelregion scheinen die Wirtelabstände geringer zu sein als in den unteren Abschnitten der Pflanze. Das Längenwachstum der Stammzelle hat sich vermutlich verlangsamt, bis es nach Abscheidung des Kalkmantels zum Stillstand kam. Die geringe Gliederung des Skeletts wird auf Grund des geringeren Wirtelabstandes verständlich (Tf. II, Fig. 2).

Wie aus Figur 11 ersichtlich wird, besteht keine enge Beziehung zwischen äusserem Durchmesser und Wirtelabstand. Die Korrelation zwischen D und  $h_z$  (9 Messungen) ist nur schwach signifikant ( $r = 0,625$ ).

## 2.43 Form der Furchen

Sehr variabel ist die Form, Breite und Tiefe der Furchen. Auch innerhalb eines Individuums sind die Schwankungen gross (Tf. I, Fig. 2). Figur 12 soll einen Überblick über die Formenvielfalt geben.

Die Rindenzellen bilden an der Oberfläche eine durchgehende Schicht. Sie überbrücken die Furchen (H. ZORN 1972b). So ist es zu erklären, dass sich die Aussenränder der Furchen teilweise so weit nähern, dass sie stellenweise verschmelzen (Fig. 12 rechts oben, Tf. I, Fig. 3, 6).

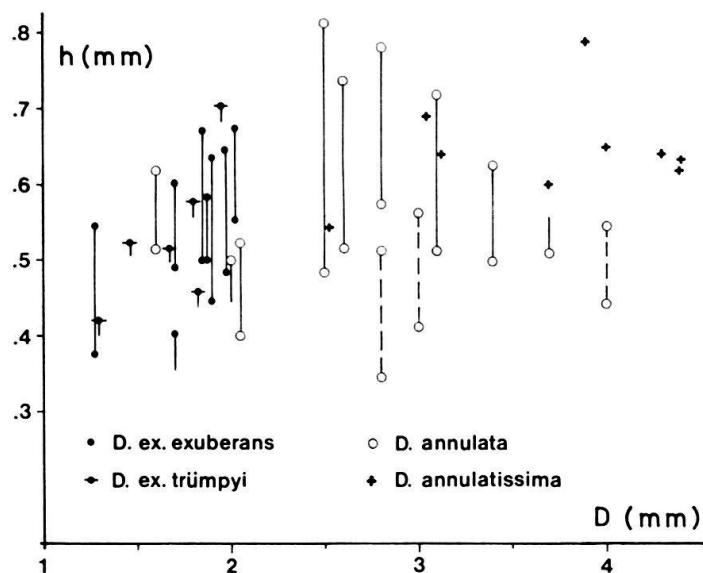


Fig. 11. Streudiagramm des äusseren Durchmessers (D) und der Wirtelabstände (h). Die durch senkrechte Linien verbundenen Punkte stellen die Mittelwerte von  $h_z$  (oben) und  $h_i$  (unten) eines Skelettrestes dar. Gestrichelt: Scheitelregion. Werte von *D. annulatissima* aus J. BYSTRICKY (1964), S. 139.

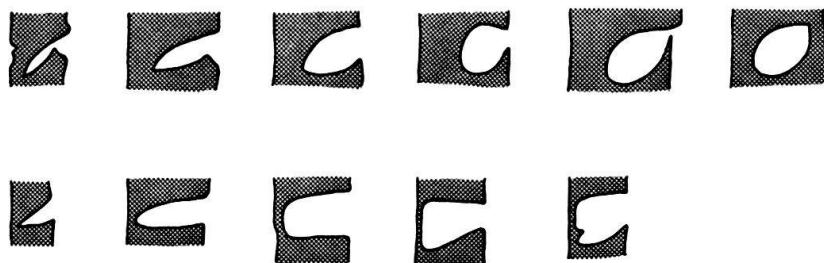


Fig. 12. *Diplopora annulata*. Verschiedene Furchenformen im Längsschnitt. Innenseite des Skeletts jeweils links.

### 3. Beziehungen zu *Diplopora annulatissima* PIA

Nach J. PIA (1920, S. 67) ist *Diplopora annulatissima* durch folgende Merkmale charakterisiert:

1. niedere und regelmässige Glieder,
2. ausnahmslos nur ein Wirtel pro Glied,
3. Äste trichophor, an der Basis ausserordentlich dick.

So eindeutig diese Diagnose auch erscheinen mag, die Verwirrung über die Abtrennung von *D. annulatissima* und *D. annulata* ist keine geringe. Diese ist um so gravierender, da beide Arten als Leitfossilien galten (J. PIA 1925).

Auf der einen Seite behauptet J. BYSTRICKY (1964), dass die ungegliederten Exemplare, die gemeinsam mit den typischen gegliederten Formen vorkommen, nicht zu *D. annulata* gehören, sondern es handele sich bloss um verschiedene Skelettabschnitte einer Art, nämlich *D. annulatissima*.

Andererseits bestimmt E. GASCHE (briefl. Mitt.) in allen Fällen, wo ein- und mehrwirtelige Glieder im gleichen Schliff bzw. Handstück vorkommen, als *D. annulata*.

Schliesslich erwähnt E. OTT (1972a, S. 99) ein Beispiel einer Mischpopulation beider Arten. Einwirtelige Exemplare mit niedrigen Gliedern und den charakteristischen Ästen ordnet er *D. annulatissima* zu, während er die wenigen zwei- oder mehrwirteligen Exemplare zu *D. annulata* stellt.

Jeder der drei Autoren hat sein persönliches Artkonzept und gelangt deshalb jeweils zu einem anderen Ergebnis. Ebensogut könnte man auch die Ansicht vertreten,

dass beide Formen zu einer Art zu vereinigen sind, da fliessende Übergänge vorhanden sind (E. OTT 1972a, S. 99).

Der Vorwurf A. B. SHAWS (1969), das paläontologische Artkonzept sei völlig subjektiv und diene den jeweiligen Absichten der Bearbeiter, könnte durch dieses Beispiel nicht treffender illustriert werden.

Eine Lösung dieses Problems ist nicht dadurch zu finden, dass Individuen herausgegriffen werden und auf Grund ihrer Merkmale neue Unterscheidungskriterien abgeleitet werden. Bei stark variierenden Formen ist es unumgänglich, grössere Stichproben von Populationen mit statistischen Mitteln zu untersuchen, um die Variationsbreite quantitativ zu erfassen. Leider stand mir entsprechendes Material mit typischen Vertretern von *D. annulatissima* nicht zur Verfügung.

Ich muss mich deshalb auf folgende Bemerkungen beschränken:

1. Nur bei kleinen Exemplaren (D kleiner 2 mm) kommt es ab und zu vor, dass Skelettreste mit fünf oder mehr Wirteln durchweg aus einwirteligen Gliedern bestehen. Sie sollten auch zu *D. annulata* gestellt werden.
2. Der wenig oder nicht gegliederte Abschnitt der Scheitelregion umfasst bei *D. annulata* eine grosse Zahl von Wirteln. Dagegen ist die Scheitelregion von typischen Vertretern von *D. annulatissima* anscheinend nur im obersten Bereich (etwa 2. bis 6. Wirtel) ungegliedert (vgl. J. PIA 1924, Tf. I, Fig. 3; J. BYSTRICKY 1964, Tf. XXV, Fig. 1, Tf. XXVI, Fig. 4, Tf. XXXVIII, Fig. 1; M. HERAK 1965, Tf. 5, Fig. 3). Danach setzt sogleich die für *D. annulatissima* typische Gliederung ein. Die bei J. BYSTRICKY (1964) auf Tafel XXVI, Figur 1, abgebildete Scheitelregion zeigt dies zwar nicht. Die Äste sind hier jedoch vesiculifer, so dass sie besser zu *D. annulata* zu stellen wären.
3. Ein Verschmelzen einwirteliger Glieder von aussen her kann nicht als ein biologischer Übergang zu *D. annulata* gedeutet werden (J. PIA 1924, S. 340), sondern eher als Folge stärkerer Verkalkung im basalen Teil der sekundären Wirteläste (Rindenzellen), die auch bei *D. annulatissima* ausgebildet sind und über die Furchen hinweg eine ununterbrochene Aussenschicht bilden (B. SOKAČ 1968, H. ZORN 1972b). Die ausgefranste Oberfläche, die an PIAs Stücken (1924) auffällt, dürfte auch damit in Zusammenhang stehen.
4. Die Wirtelabstände von *D. annulatissima* sind im Durchschnitt etwas grösser als die mittleren Wirtelabstände von *D. annulata*. Der Abstand ( $h_z$ ) zwischen Wirteln, die durch eine Furche getrennt werden, liegen jedoch im gleichen Grössenbereich (Fig. 11). Erreicht die Entfernung zwischen den Wirteln eine gewisse Grösse, dann kann offenbar kein durchgehendes Skelett abgeschieden werden. Bei dichterer Wirtelfolge scheint es von anderen Faktoren abhängig zu sein, ob eine Furche entsteht.

#### 4. Beziehungen zu *Diplopora philosophi* (PIA)

Nicht minder problematisch ist die Unterscheidung zwischen *D. annulata* und *D. philosophi*, die J. PIA (1912) aufstellte. Mit Recht bemerkt E. OTT (1972a), dass sich die Situation nach der Neubeschreibung von C. ZANIN BURI (1965) nicht befriedigend klärte.

#### 4.1 Originalmaterial zu *Kantia philosophi* J. PIA 1912

Wenden wir uns zunächst den Formen zu, die PIA zur Aufstellung von *Kantia philosophi* veranlassten (Probe Pia XIV). Als typische Merkmale führt er an:

1. «phloiphore Art mit Annäherungen an den vesiculiferen Typus» (S. 46),
2. Höhe der Glieder sehr variabel,
3. Furchen tief und häufig an den Aussenrändern wieder genähert,
4. innerer Durchmesser verhältnismässig gross.

Es besteht somit eine grosse Ähnlichkeit mit dickästigen Formen von *D. annulata*.  
ad 1. Wie inzwischen bekannt (E. OTT 1963), treten solche phloiphoren Äste auch bei *D. annulata* auf (Tf. II, Fig. 8). Ausserdem sind in Pias Material auch eindeutig vesiculifere Äste zu finden, z. B. J. PIA (1912), Tafel 6, Figur 17. Für den Porendurchmesser gelten ähnliche Verhältnisse wie bei *D. annulata* (Fig. 9):

$$p = 0,0455 D^{0,9596}.$$

ad 2. Die Auszählung an 57 Gliedern des Originalmaterials ergab eine Annulation von  $A = 2,98$ , wobei zwei- und dreiwirtelige Glieder am häufigsten sind und einwirtelige fehlen. Die Annulation liegt also im Variationsbereich von *D. annulata*.

ad 3. Furchenform wie bei *D. annulata*.

ad 4. Von 22 Exemplaren des Originalmaterials wurden äusserer und innerer Durchmesser gemessen und die Korrelationslinie berechnet:

$$d = 0,400 D^{1,486} \text{ (Fig. 5).}$$

Der Exponent (b) ist im Vergleich zu den Stichproben von *D. annulata* ziemlich hoch (Tab. 1A), d.h. grosse Exemplare haben einen relativ grossen inneren Durchmesser. Die Abweichung von b ist jedoch nicht signifikant, wie ein Vergleich mit einer ähnlichen Korrelationslinie (Probe B100) ergibt:

$$z = \frac{b_1 - b_2}{\sqrt{s_{b_1}^2 + s_{b_2}^2}} = \frac{1,486 - 1,392}{\sqrt{0,0506^2 + 0,0333^2}} = 1,54.$$

Der Mittelwert des äusseren Durchmessers ( $\bar{D} = 2,44$  mm) weicht nicht von den Werten bei *D. annulata* ab (vgl. Tab. 1A).

Es besteht also keine Veranlassung, die von J. PIA (1912) beschriebenen Formen als eigene Art von *D. annulata* abzutrennen. Gilt dies auch für das im Jahre 1920 bearbeitete Material?

#### 4.2 Belegmaterial von J. PIA 1920

J. PIA (1920) betrachtet seine Zuordnung zu *D. philosophi* als eine vorläufige, da sich die neuen Exemplare «habituell ein wenig unterscheiden» (S. 71). Er zählt eine Reihe von Abweichungen auf:

1. dickere, oft sackartige Wirteläste,
2. geringe Grösse (D maximal 2,2 mm),
3. geringere Zahl der Wirtel pro Glied (meist 2 oder 3) und keine ungegliederten Exemplare,
4. relativ grosser Abstand der Wirtel.

Die abweichende Form der Äste hat nach J. Pia eine geringe Bedeutung, die «nicht über den Standortcharakter hinausgehen muss» (S. 71). Während er 1912 noch subtile Unterschiede in der Astform von *D. philosophi* und *D. annulata* als wesentliche Unterscheidungsmerkmale betrachtet (s. o.), deutet er 1920 ähnliche Abweichungen als standortbedingte Varietäten.

Variationsstatistische Untersuchungen am Material Pias und neuen Aufsammlungen bestätigen die von J. PIA (1920) erwähnten Unterschiede zu der 1912 beschriebenen Form weitgehend. Sie erlauben es, eine eigene Art abzutrennen. Aus nomenklatorischen Gründen kann *philosophi* als Artname nicht mehr geführt werden.

In seiner Übersicht über fossile Kalkalgen von 1942 erwähnt J. PIA in Tabelle 5 eine *D. philosophi exuberans*. Wie aus dem Katalogisierungstext hervorgeht, handelt es sich um Material, welches von der Cima dei Cic bei Esino stammt und von E. Trümpy aufgesammelt wurde. Es wurde 1965 von C. ZANIN BURI als *D. philosophi* var. *exuberans* beschrieben. Den bisherigen Artnamen ersetze ich deshalb durch *exuberans*.

Die Funde aus dem Mendoladolomit von Parlasco (E. TRÜMPY 1930) ordnet C. Zanin Buri einer neuen Varietät zu, nämlich *D. philosophi* var. *philosophi*. Auch dieser Varietätname muss aus nomenklatorischen Gründen aufgegeben werden. Ich nenne sie *D. exuberans trümpyi* nach dem Finder des Typusmaterials, Eduard Trümpy.

### 5. *Diplopora exuberans* nom. nov.

non 1912 *Kantia philosophi* nov. spec. – J. PIA, Neue Studien, S. 45, Tf. VI, Fig. 17–21  
 non 1919 *Kantia philosophi* PIA. – A. BARETTI, Siph. vert. Vilanova-Mondavi, S. 277, Fig. 3–4  
 v. 1920 *Diplopora philosophi* PIA. – J. PIA, Siph. vert. Karbon-Kreide, S. 71, Tf. V, Fig. 9–11  
 ? 1927 *Diplopora philosophi*. – J. PIA, Neue Beobachtungen, S. 93  
 v. 1930 *Diplopora philosophi* PIA. – E. TRÜMPY, Geologie der Grignagruppe, S. 414, S. 451  
 v. 1936 *Diplopora philosophi* PIA. – J. PIA, Algen als Leitfossilien, S. 23  
 1942 *Diplopora philosophi exuberans*. – J. PIA, Übersicht über fossile Kalkalgen, S. 28  
 non 1962 *Diplopora* cf. *philosophi* PIA. – A. MICHAUD, Trias du massif Maira-Grana, S. 39, Tf. VIII, Fig. 1–2, Tf. IX, Fig. 1  
 non 1965 *Diplopora* cf. *philosophi* (PIA) PIA. – J. BYSTRICKY, Slovensky kras, S. 194, Tf. XXX, Fig. 7  
 v. 1965 *Diplopora philosophi* (PIA) PIA var. *philosophi*. – C. ZANIN BURI, Alghe calcaree Prealpi Lombarde, S. 485, Tf. 58 und 59  
 1965 *Diplopora philosophi* (PIA) PIA var. *exuberans* PIA. – C. ZANIN BURI, Alghe calcaree Prealpi Lombarde, S. 486, Tf. 60, 61, Fig. 1–4  
 v. 1971 *Diplopora philosophi philosophi* ZANIN BURI. – H. ZORN, Salvatoredolomit der Tessiner Kalkalpen, S. 20ff., Tf. 4, Fig. 3, Tf. 17, Fig. 9

Diagnose: Kleiner äusserer Durchmesser (maximal 3 mm, meist unter 2,5 mm), relativ grosser innerer Durchmesser. Primäre Äste dick, phloiphor, vesiculifer oder sackförmig, 3 bis 4 Äste zu einem Büschel vereinigt. Die becherförmigen sekundären Äste bilden an der Oberfläche eine wabenförmige durchgehende Schicht (Rindenzellen). Skelett gegliedert, ein oder zwei, seltener drei Wirtel pro Glied, Furchen tief und an der Basis meist breit, an den Rändern oft genähert, seltener auch schmale Furchen.

#### 5.1 Äusserer Durchmesser D

Die Mittelwerte des äusseren Durchmessers liegen bei den 10 untersuchten Stichproben zwischen 1,45 und 1,98 mm, während sie bei *D. annulata* stets grösser als 2 mm sind (Tab. 1). Letzteres gilt auch für das Originalmaterial zu *D. philosophi*,

Probe Pia XIV ( $\bar{D} = 2,44$  mm). Nur 21 von 399 Exemplaren (5,2%) erreichen Durchmesser von mehr als 2,4 mm. Der grösste gemessene Wert beträgt 3,0 mm.

### 5.2 Innerer Durchmesser d

Die Beziehung zwischen innerem und äusserem Durchmesser ist wie bei *D. annulata* nicht linear. Die relative Dicke der Kalkschale nimmt mit zunehmender Grösse der Pflanze ab.

Wie Tabelle 1 und Figur 13 zeigen, ist der innere Durchmesser bei *D. exuberans* etwas grösser als bei *D. annulata* und bei dem Originalmaterial zu *D. philosophi* (PIA) 1912 (Pia XIV). Die beiden Unterarten *D. ex. exuberans* und *trümpyi* unterscheiden sich in der Schalendicke nicht. Bei *D. ex. exuberans* sind allerdings grössere Schwankungen zu verzeichnen (Tab. 1).

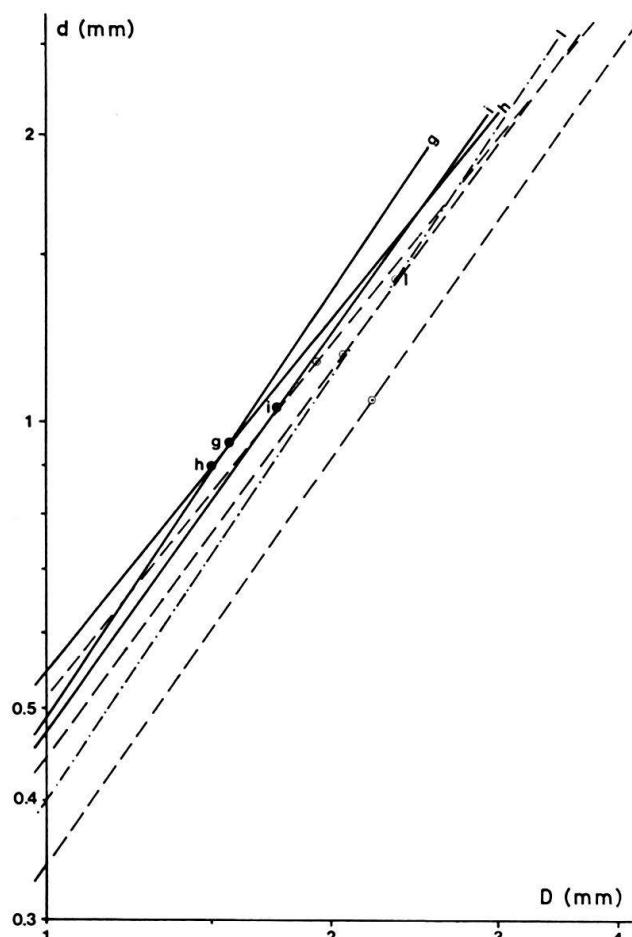


Fig. 13. Korrelationslinien von *Diplopora exuberans* und *D. annulata* (gestrichelt). Proben siehe Tabelle 1 B, 1 = Pia XIV.

### 5.3 Wirteläste

Betrachten wir zunächst das Belegmaterial von J. PIA 1912 und 1920. An den Streudiagrammen (Fig. 14) ist zu erkennen, dass die von PIA (1920) beschriebene *D. philosophi* (Probe 21) sehr grosse Porendurchmesser (p) aufweist, während sie bei dem Typmaterial von 1912 (Probe XIV) deutlich niedriger liegen. Die Koeffizienten des relativen Wachstums (b) unterscheiden sich signifikant ( $z = 2,90$ ,  $z_{0,05} = 1,65$ ).

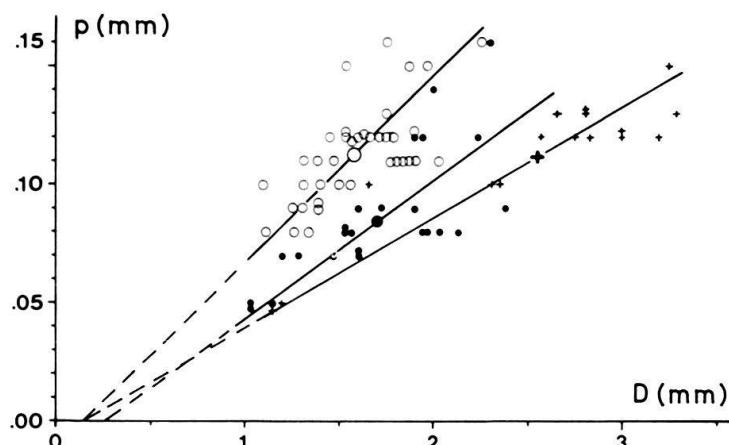


Fig. 14. Streudiagramm des äusseren Durchmessers (D) und des Porendurchmessers (p) bei *Diplopora exuberans exuberans* (Kreise, Pia 21), *D. ex. trümpyi* (Punkte, Pia CDXLVI), «*Kantia philosophi*» (Kreuze, Pia XIV).

Das Material zu *D. ex. trümpyi* (Probe CDXLVI) nimmt eine Zwischenstellung ein (Tab. 2). Der Unterschied des Wachstumskoeffizienten  $b$  gegenüber Probe 21 ist zwar nicht signifikant ( $z = 1,42$ ), gegenüber Probe XIV weicht er jedoch schwach signifikant ab ( $z = 1,83$ ).

Wie aus Tabelle 2 zu entnehmen ist, kann eine lineare Beziehung zwischen D und p angenommen werden, da der nichtlineare Koeffizient  $b$  nicht signifikant von 1 abweicht.

In Figur 15 sind die Korrelationsgeraden einiger Proben denjenigen von *D. annulata* gegenübergestellt, um den Unterschied zwischen beiden Arten zu demonstrieren. Die kleinen Formen (D um 1 mm) haben zwar noch gleich dicke Äste. Der Porendurchmesser nimmt jedoch bei *D. exuberans* rascher zu als bei *D. annulata*. Außerdem wird deutlich, dass *D. ex. trümpyi* etwas geringeren Porendurchmesser aufweist.

Die Form der Poren ist sehr variabel (Fig. 16). Bei beiden Unterarten findet man Poren, die sich nach aussen nicht oder sehr wenig erweitern. Andere sind distal aufgebläht und teilweise in Stiel und Blase gegliedert oder sie sind sackförmig gestaltet, was bei *D. ex. exuberans* besonders ausgeprägt ist (Tf. II, Fig. 5, 6).

Da die Erhaltung des Materials von der Cima dei Cic sehr gut ist, findet man häufig den distalen Porus, der die primären Äste mit den Rindenzellen verbindet. Auch diese sind in einigen Fällen erhalten (H. ZORN 9172 b).

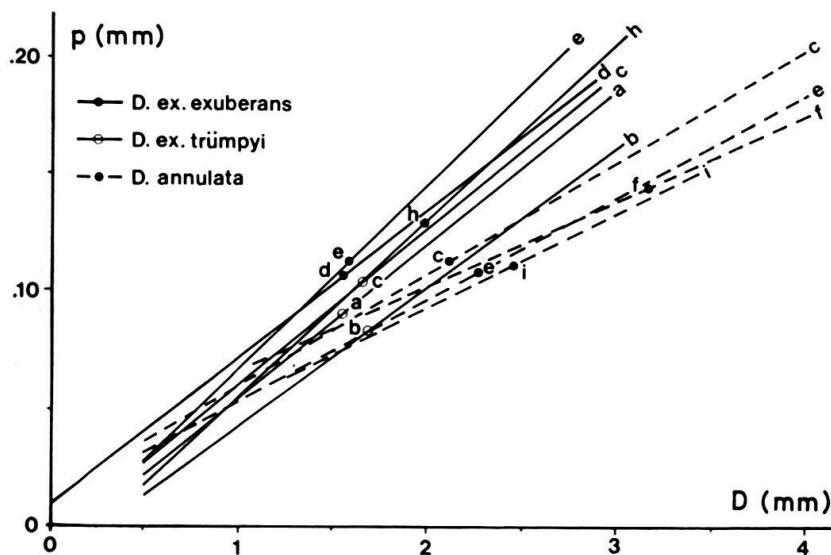


Fig. 15. Korrelationslinien von *Diplopora exuberans* und dickästigen Formen von *D. annulata*. Proben siehe Tabelle 2, i = Pia XIV «*Kantia philosophi*».

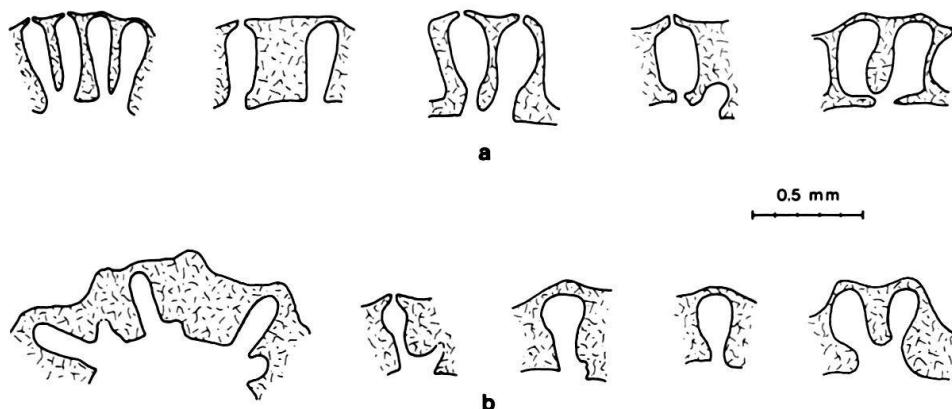


Fig. 16. a = *Diplopora exuberans exuberans* (Probe PC 7). b = *D. ex. trümpyi* (Probe IA 3). Poren-Längsschnitte.

#### 5.4 Gliederung des Skelettes

##### 5.4.1 Annulation A

Nach C. ZANIN BURI (1965) besitzt *D. ex. trümpyi* einen Wirtel pro Glied, nur sehr selten sind es zwei. Bei *D. ex. exuberans* stehen die Furchen weniger dicht (zwei- oder dreiwitterige Glieder).

Nachdem wir im letzten Abschnitt festgestellt hatten, dass die Unterschiede in Porenform und -dicke beider Unterarten nur geringfügig sind, wäre die Annulation als wesentliches Unterscheidungsmerkmal zu betrachten. Außerdem ist zu überprüfen, ob sie sich in diesem Merkmal von *D. annulata* unterscheiden.

Die Auszählung am Belegmaterial beider Unterarten ergab für die drei Größenklassen (1:D < 1,25 mm, 2:D 1,25–1,9 mm, 3:D > 1,9 mm) folgende Werte:

	Anzahl der Glieder			Annulation			
	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>	n <sub>3</sub>	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	Ā
<i>D. ex. trümpyi</i> (Probe CDXLVI)	41	67	28	1,15	1,31	1,43	1,30
<i>D. ex. exuberans</i> (Probe DCXXXIV)	50	44	24	1,92	2,09	2,38	2,13

Die Angaben von C. ZANIN BURI (1965) stimmen damit überein. Außerdem wird ersichtlich, dass die Dichte der Furchen mit zunehmender Grösse (D) wie bei *D. annulata* geringer wird.

Um die Variabilität dieses Merkmals zu erfassen, wurden an weiteren Stichproben Auszählungen vorgenommen (Fig. 17). Betrachtet man die Annulation gesondert nach Größenklassen, so ergeben sich trotz der grossen Variation keine Überschneidungen für die beiden Unterarten (Tab. 5).

Tabelle 5. Minimal- und Maximalwerte der Annulation bei verschiedenen Größenklassen (Äusserer Durchmesser D).

Annulation		A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	A <sub>4</sub>	Ā
D (mm)		-1,25	-1,9	-3,0		
<i>Diplopora</i>	Min.	1,00	1,03	1,00		1,01
<i>exuberans trümpyi</i>	Max.	1,21	1,35	1,65		1,39
<i>Diplopora</i>	Min.	(1,76)	1,38	1,96		(1,90)
<i>exuberans exuberans</i>	Max.	1,94	2,09	2,38		2,09
D (mm)			-2,0	-3,0	3,0–	
<i>Diplopora</i>	Min.		1,04	1,31	1,75	1,37
<i>annulata</i>	Max.		2,36	3,45	4,40	3,33
« <i>Kantia philo-</i>			–	–	2,98	
« <i>sophi</i> » (Pia XIV)						

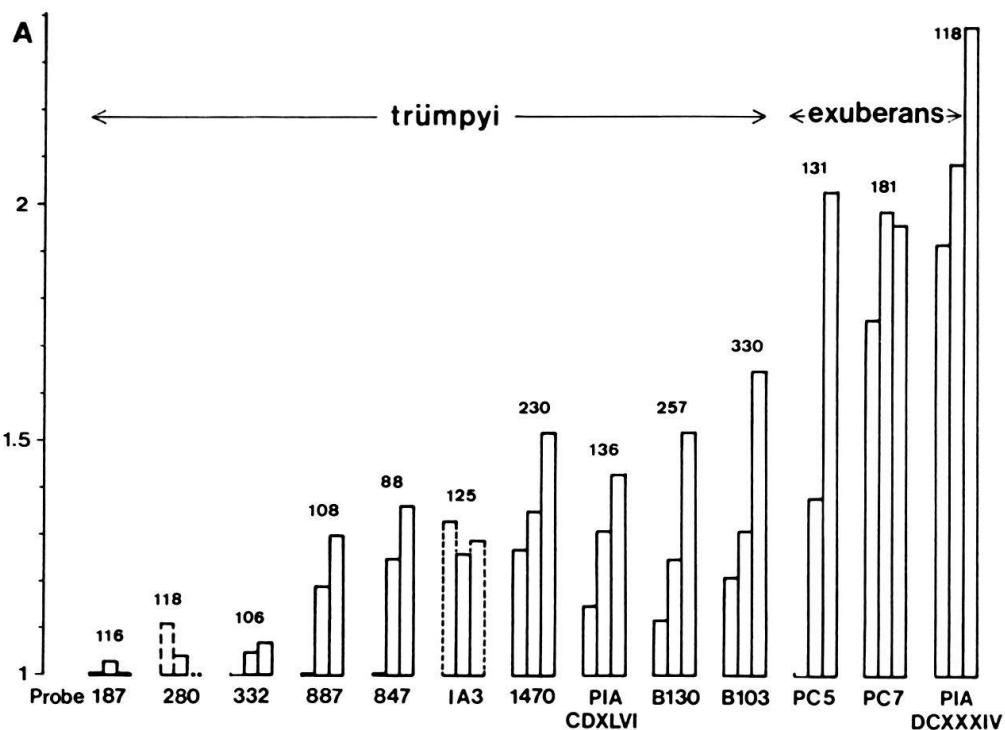


Fig. 17. *Diplopora exuberans*. Annulation A von jeweils drei Größenklassen ( $D < 1,25$ ;  $1,25-1,9$ ;  $> 1,9$  mm). Zahl über den Säulen = Anzahl der Glieder.

Weiterhin erkennt man, dass die Werte nicht gleichmässig über den ganzen Variationsbereich streuen, sondern dass Gruppierungen vorhanden sind. Bei beiden Unterarten finden wir eine relativ gut gegliederte und eine wenig gegliederte Gruppe. Eine Erklärung dafür wird in Abschnitt 6.3 zu geben versucht.

Die Annulationswerte überschneiden sich zwar mit denen von *D. annulata*. Die Maximalwerte liegen bei letzterer jedoch weit höher (vgl. Tab. 5). Längere ungegliederte Skelettab schnitte, wie sie bei *D. annulata* häufig sind, treten hier niemals auf. Die Zahl der Wirtel beträgt nicht mehr als drei. Bei *D. ex. trümpyi* sind dreiwirtelige Glieder äusserst selten (0–2,4 %), bei *D. ex. exuberans* kommen sie etwas häufiger vor (2–18 %).

Die Scheitelregion ist bis in die Spitze gegliedert (Tf. II, Fig. 3).

#### 5.42 Wirtelabstand $h$

Die Abstände von Wirtel zu Wirtel innerhalb der Glieder ( $h_i$ ) sind auch hier kleiner als diejenigen zwischen zwei Gliedern ( $h_z$ , Fig. 11, Tab. 4). Die Furchen sind also durch grosse Wirtelabstände bedingt. In Einzelfällen können sich Furchen auch bei geringem Abstand einschalten (vgl. Nr. 9 und 10, Tab. 4).

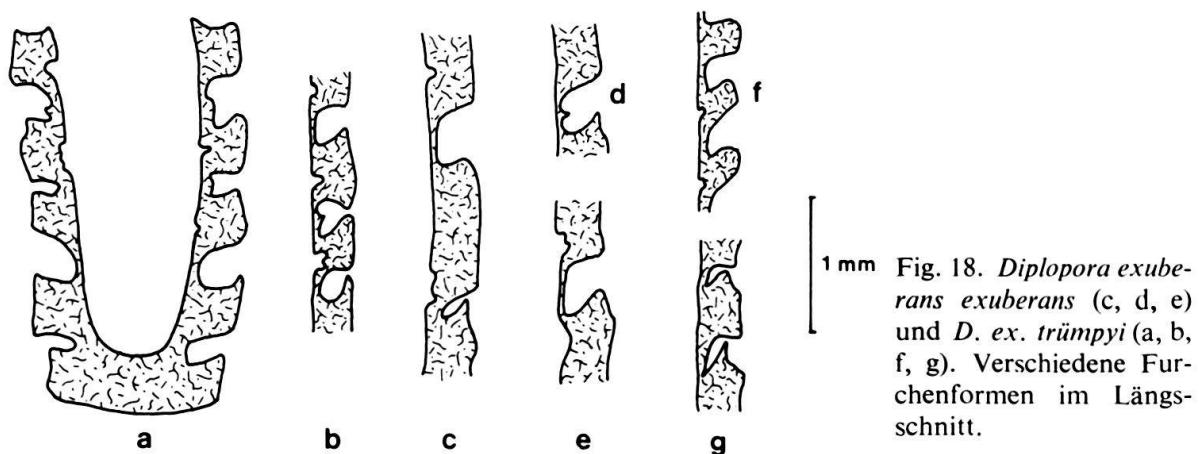
Die Korrelation zwischen äusserem Durchmesser ( $D$ ) und Wirtelabstand  $h_z$  ist signifikant. Die an einem Skelettbruchstück gemessenen  $h_z$ -Werte wurden jeweils gemittelt. So ergab sich für eine Stichprobe von 15 Exemplaren ein Korrelationskoeffizient von  $r = 0,693$  und eine Korrelationslinie

$$h_z = -0,183 + 0,436 D.$$

Aus den wenigen Messungen lässt sich kein eindeutiger Unterschied zu *D. annulata* ablesen.

### 5.43 Form der Furchen

Die Formen der Furchen ist auch bei dieser Art sehr variabel (Fig. 18). Sie kann innerhalb eines Individuums sehr stark wechseln (Fig. 18a, c). Bei geringen Wirtelabständen sind die Furchen sehr schmal (Fig. 18c, g). Häufig kommen Furchen vor, die am Grunde eine Erhebung aufweisen (Fig. 18a, b, d). Die Furchen sind meist sehr tief, so dass das Skelett an dieser Stelle sehr dünn ist (etwa 0,02 mm). Äußerlich können die Furchen wie bei *D. annulata* fast oder teilweise verschlossen sein (Tf. II, Fig. 3).



### 5.5 Vorkommen

Das Typusmaterial von *D. exuberans trümpyi* stammt aus dem Mendoladolomit bei Parlasco (Grigna), den E. TRÜMPY (1930) ins untere Anis einstuft. J. PIA (1937) hält oberes Anis für wahrscheinlicher, weil ihm *D. philosophi* nur aus dem obersten Anis von Pontafel und St. Ägyd in Niederösterreich bekannt war (J. PIA 1936, S. 23). Die Funde von Pontafel gehören jedoch nach unseren Untersuchungen (Abschnitt 4.1) nicht zu dieser Art. Alter und Zugehörigkeit des Vorkommens von St. Ägyd ist nicht gesichert (J. PIA 1927, S. 93). Pias Einwand gegen die Altersangabe von E. Trümpy ist somit nicht stichhaltig.

Im Tessin kommt *D. ex. trümpyi* nur im Gervillienhorizont vor, der das Hangende der Grenzbitumenzone bildet und dem unteren Ladin angehört (H. ZORN 1971).

Das Vorkommen von *D. exuberans exuberans* an der Cima dei Cic bei Esino hat nach E. TRÜMPY (1930) oberladinisches Alter. Am Grat südöstlich des Gipfels konnte ich *D. annulata* (Probe PC2) in einem Niveau aufzusammeln, das wenig unter dem von *D. ex. exuberans* liegen dürfte. Zusammen mit *D. ex. exuberans* kommt auch *Teutloporella peniculiformis* OTT vor, die nach E. OTT (1972a) nicht über das Langobard hinausreicht. Wie auch E. OTT (1972a, S. 98) schon bemerkt, besteht kein Anlass, von cordevolischem Alter zu sprechen (J. PIA 1942, S. 28).

Dass *D. annulata* und *D. exuberans* nicht gemeinsam auftreten, hat vermutlich keine stratigraphischen, sondern ökologische Gründe. Das Vorkommen im Tessin gibt Anlass zu dieser Vermutung (s. Abschnitt 6.3).

Das Material von Ghegna bei Roncobello (Val Brembana) stammt aus abgestürzten Blöcken einer vermutlich unterladinischen Lumachelle. C. ZANIN BURI (1965) beschreibt *D. ex. exuberans* aus höherem Ladin von Cugno di Sotto (Val Brembana).

Aus diesen Funden ergibt sich, dass *D. exuberans trümpyi* auf das Anis und untere Ladin beschränkt ist und im oberen Ladin von *D. exuberans exuberans* abgelöst wird. Die Lücke zwischen dem anisischen und oberladinischen Auftreten, die J. PIA (1936) durch Florenwanderungen und Rekurrenz erklärte, ist damit geschlossen.

## 6. Wie ist die grosse Variabilität des Skelettes beider Arten zu erklären?

### 6.1 Wirteläste von *Diplopora annulata*

J. PIA (1920, S. 84) und E. OTT (1963, S. 20) erklären die Verdickung der Äste mit einer Verlagerung der Gameten- bzw. Zystenbildung von der Stammzelle (endospor) in die Wirteläste (cladospor).

Dafür spräche, dass *Diplopora phanerospora* PIA und *D. tubispora* OTT aus der Obertrias, bei denen cladospore Zystenbildung nachgewiesen ist (E. OTT 1967), schlanke Äste besitzen.

E. OTT (1963) vermutet, dass dickästige Formen weiterhin Zysten auch in der Stammzelle produzierten, worauf das weite Lumen der Stammzelle hindeute. Die statistischen Untersuchungen ergaben allerdings, dass phloioiphore Vertreter einen etwas grösseren inneren Durchmesser besitzen als die trichophoren.

J. PIA (1920, S. 84) vertritt die Hypothese, dass *D. annulata* zur Zeit ihres ersten Auftretens (Spitzkalk) eine rein endospore Art war. Im Laufe der Entwicklung wurden Gametangien immer häufiger in den Ästen gebildet.

Er unterscheidet drei geographische Rassen, bei denen beide Astformen, wenn auch in unterschiedlicher Häufigkeit, auftreten. Das führt ihn zur Annahme eines Sexualdimorphismus, obwohl dieser bei rezenten Grünalgen nicht bekannt ist.

M. HERAK (1957, S. 51) sieht eine phylogenetische Entwicklung von trichophoren zum vesiculiferen Ast, der im höheren Ladin der Dinariden besonders häufig werden soll. Er lehnt sowohl die Hypothese eines Sexualdimorphismus als auch die Aufteilung in 3 Varietäten ab. Stattdessen fasst er trichophore und vesiculifere Formen zu jeweils einer Unterart zusammen, die zwei phylogenetischen Entwicklungsstadien entsprechen.

Ich kann keiner der genannten Auffassungen zustimmen, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Die ältesten Vertreter von *D. annulata*, nämlich die Funde aus dem Anis des Tessins und von Pontafel (J. PIA 1912, «*Kantia philosophi*»), sind entgegen M. HERAK (1957) meist vesiculifer. Andererseits treten noch im höheren Ladin rein trichophore Populationen auf (Probe Es 1–3). Von einer Ableitung des vesiculiferen Astes aus dem trichophoren kann also keine Rede sein.
2. Pias Varietäten, die er als geographische Rassen deutet, lassen sich nicht aufrechterhalten, abgesehen davon, dass keine exakten morphologischen Unterscheidungsmerkmale angeführt werden. Nach Pias Konzept müssten Proben, die aus einem Gebiet stammen und etwa gleiches Alter haben, morphologisch einheitlich sein. Das trifft weder für die Tessiner Funde noch für diejenigen von Esino zu.
3. Die älteste Dasycladacee, von der cladospore Gametenbildung bekannt ist, ist *Triploporella remesi* STEINM. aus dem Oberjura. Sicher ist, dass noch in der Obertrias zwei Arten der Gattung *Diplopora* mit endosporer Gametenbildung

aufraten. Es ist deshalb nicht sehr wahrscheinlich, dass die Verlagerung der Gametenbildung in die Wirteläste bei dieser Gattung schon in der Mitteltrias erfolgte. Ausserdem sind verdickte Äste noch kein Zeichen dafür, dass in ihnen Zysten entstanden. Wir kennen rezente Dasycladaceen (z. B. *Cymopolia*) mit distal aufgeblähten primären Ästen, in denen jedoch keine Zysten gebildet werden.

Eine andere Annahme liegt auf der Hand: Die statistischen Untersuchungen ergaben (Abschnitt 2.2), dass dünne Äste länger sind als aufgeblähte. Nimmt man an, dass die Rindenzellen bei dünnästigen Formen nicht kürzer sind als bei verdickten, dann ergibt sich bei gleichem Stammzellendurchmesser eine grössere Oberfläche für die trichophoren Pflanzen. Da die Rindenzellen vermutlich der Assimilation dienten (H. ZORN 1972 b), würde durch die Streckung der primären Äste und der damit verbundenen Oberflächenvergrösserung die Assimilationsleistung erhöht werden. Pflanzen, die in tieferem oder schlecht durchlichtetem Wasser lebten, könnten den schwächeren Lichteinfall dadurch kompensieren.

Wir können annehmen, dass die Diploporenskelette meist im Lebensraum eingebettet wurden (H. ZORN 1971, S. 33f.). Unterschiedliche Umweltbedingungen könnten sich in der Fazies widerspiegeln. Wie im Abschnitt 2.3 bereits festgestellt, sind keine Zusammenhänge zwischen Astform und Fazies zu erkennen.

Für die grosse Variabilität der Wirteläste von *Diplopora annulata* lässt sich also nach wie vor keine gesicherte Erklärung finden. Sicherlich ist eine Aufteilung in zwei Arten (je nach Astform) nicht sinnvoll.

## 6.2 Annulation

Die Figuren 10 und 17 geben einen Überblick über die Variabilität der Gliederung. Sowohl bei *D. annulata* als auch bei *D. exuberans* ist die Tendenz abzulesen, dass die Gliederung um so stärker ist, je kleiner und schlanker die Pflanze ist. «Die Gliederung scheint mit zunehmendem Bodenabstand entbehrlich zu sein» (E. OTT 1963, S. 17).

Wie erklären sich aber die grossen Schwankungen von Probe zu Probe?

### 6.21 *Diplopora annulata*

Betrachten wir zunächst *Diplopora annulata*, für die folgende Möglichkeiten in Frage kommen:

1. Verringerung der Gliederung im Laufe der phylogenetischen Entwicklung.
2. Die Gliederung ist vom ontogenetischen Alter abhängig.
3. Trichophore und vesiculifere bzw. phloioiphore Typen haben unterschiedliche Annulation.
4. Die Gliederung ist von der Wachstumsgeschwindigkeit der Stammzelle abhängig, d. h. bei raschem Höhenwachstum stehen die Wirtel weiter voneinander entfernt, was zur Anlage von Furchen führt.
5. Die Annulation wird von der Wasserbewegung am Lebensort beeinflusst.

ad 1. J. PIA (1925) vermutet, dass *D. annulata* von *D. annulatissima* abstammt. Aus Süddalmatien beschreibt er Stücke, die hinsichtlich der Gliederung zwischen beiden Arten stehen (S. 340). Das würde bedeuten, dass ältere Vertreter stärker gegliedert sind als phylogenetisch jüngere.

Die anisischen Skelette aus dem Tessin sind jedoch keineswegs besonders stark gegliedert (Tab. 3), und Populationen aus dem unteren Ladin weisen grosse Unterschiede in der Annulation auf (z. B. Proben AE2 und B100 und 102).

- ad 2. Da Furchen manchmal aussen verschmelzen, könnte man annehmen, dass sie bei fortschreitender Verkalkung völlig zugebaut werden. Ältere Pflanzenabschnitte müssen dann weniger gegliedert sein als die jüngeren. Das Gegenteil ist eher der Fall. Scheitelregionen besitzen wesentlich weniger Furchen als die übrigen Skelettbereiche. Das Verschliessen der Furchen an der Skelettoberfläche hat seine Ursache in der Rindenschicht, die die Pflanze ohne Unterbrechung bedeckt.
- ad 3. Die untersuchten Proben zeigen keinen Zusammenhang zwischen Annulation und Astform (Tab. 3).
- ad 4. Wie wir gesehen haben (Abschnitte 2.42 und 5.42), schalten sich Furchen gewöhnlich dann ein, wenn der Abstand zwischen zwei Wirteln gross ist. Daneben können sich auch schmale Furchen bei normalem Wirtelabstand ausbilden. Starke Gliederung ist eher durch Ausbildung solcher «zusätzlicher» Furchen zu erklären.
- ad 5. Träfe diese Hypothese zu, so sollte sich auch der Anteil der feinkörnigen Matrix entsprechend verhalten. Probe AE2, die die niedrigste Annulation ( $\bar{A} = 1,37$ ) aufweist, zeichnet sich durch sehr hohen Mikritgehalt aus, was für ruhige Ablagerungsbedingungen spricht (Tf. I, Fig. 1). Proben mit sehr geringer Gliederung (Es 3, B100 und 102) enthalten sehr wenig Matrix, und zwar in Form von Algenmikrit (meist als Krusten) oder Feindetritus (Tf. I, Fig. 7, Tf. II, Fig. 1). Hier herrschte offenbar eine stärkere Wasserbewegung. Bei den übrigen Proben, deren Annulationswerte dazwischen liegen, halten sich Matrix und Sparitzement in etwa die Waage. Eine Abhängigkeit der Gliederung von der Wasserbewegung wird damit wahrscheinlich.

Mit dieser Annahme liesse sich auch die starke Gliederung der Zwergformen erklären. Vermutlich hat *D. annulata* an günstigen Standorten dichte Rasen gebildet (K. MÄGDEFRAU 1959, Tf. 9). Kleine Individuen, die im Schutze grösserer Pflanzen wuchsen, waren der Wasserbewegung weniger ausgesetzt und konnten sich ein gut gegliedertes Skelett «leisten». Eine starke Gliederung erhöht die Beweglichkeit der Stammzelle, das Skelett wird aber um so zerbrechlicher.

## 6.22 *Diplopora exuberans*

Gilt die zuletzt diskutierte Hypothese auch für *Diplopora exuberans*? Sind die beiden Unterarten, die sich vor allem in der Annulation unterscheiden, nicht bloss zwei Standortvarietäten?

Beschränken wir uns vorerst auf die Funde aus dem Südtessin. Sie stammen alle aus dem Gervillienhorizont, der im Südosten das Hangende der Grenzbitumenzone und im Nordwesten das Hangende des mittleren Salvatoredolomits bildet (H. ZORN 1971). Er unterscheidet sich in den beiden Faziesbereichen sowohl in der Mächtigkeit als auch in der Fazies. Während sich im Süden noch bituminöse mm-Rhythmite einschalten, fehlen diese im Faziesbereich des Salvatoredolomits. Übereinstimmung herrscht jedoch im Fossilgehalt, der sich im wesentlichen auf kleine Gastropoden,

zwei kleinwüchsige Muschelarten (*Bakevellaia costata* [v. SCHLOTH] und *Modiolus salzstettensis* HOHENST.) und *Diplopora exuberans trümpyi* beschränkt.

H. ZORN (1971, S. 22f.) nimmt an, dass der Gervillienhorizont in einer seichten abgeschnürten Meeresbucht zur Ablagerung kam. Das Meer verflachte sich gegen NW. Die Proben aus diesem Bereich (887, 847, IA 3, 1470) enthalten relativ schwach gegliederte Diploporen. Hier dürfte die Turbulenz höher gewesen sein als in den tieferen südöstlichen Bereichen, in denen gut gegliederte Diploporen beheimatet sind (Proben 187, 280, 332, Tf. II, 4).

In einigen Schliffen, die nicht für die statistische Auswertung verwendet wurden (schlechte Erhaltung), ist eine zyklische Abfolge zu beobachten. Sie beginnt mit feingeschichtetem, feinkörnigem Arenit, geht dann über in eine 1 cm dicke Diploporenlage, die sehr reich an Matrix ist, und schliesst mit einer Lumachelle ab. Darin spiegelt sich eine zunehmende Turbulenz. Die Abfolge scheint häufig durch Umlagerung im letzten Stadium des Zyklus zerstört worden zu sein, denn in einigen Dünnschliffen sind Mollusken und Diploporen vermischt und die Matrix teilweise ausgewaschen.

Die Proben von Ghegna (B103 und 130) enthalten wenig Feindetritus und keinen Mikrit. Die Annulationswerte sind entsprechend hoch (Fig. 17).

Betrachtet man die in Figur 17 dargestellten Annulationswerte aller Proben, so erscheint die Abtrennung der Funde von der Cima dei Cic (PC 5, PC 7, PIA DCXXXIV) als willkürlich. Handelt es sich nicht um eine kontinuierliche Reihe, bei der die letztgenannten die Endglieder darstellen, welche in stärker bewegtem Wasser gediehen?

Träfe dies zu, so sollte die Mikrofazies durch ein Zurücktreten der Matrix zugunsten von Sparit charakterisiert sein, wie dies bei den Proben von Ghegna der Fall ist. Für PC 7 und PIA DCXXXIV trifft dies in vollem Masse zu, nicht dagegen für PC 5. Hier überwiegt die Matrix deutlich gegenüber dem Sparitanteil. Sie besteht aus Pellets (wahrscheinlich Kotpillen) und Mikrit (Tf. II, Fig. 5), ohne Zweifel einem Sediment, das unter ruhigen Bedingungen entstand (H. ZORN 1971, S. 34). Die Annulationswerte von PC 5 sind deutlich niedriger als die von PC 7, aber immer noch höher als die Bewegtwasserformen von *D. exuberans trümpyi* (Fig. 17, Tf. II, Fig. 6).

Nicht zu vergessen ist, dass *D. ex. exuberans* und *D. ex. trümpyi* zu verschiedenen Zeiten gelebt haben. So ist es nicht anders zu erwarten, als dass beide Unterarten Standortvarietäten des stillen und bewegteren Wassers ausbildeten.

### 6.3 *Diplopora exuberans* als Standortvarietät von *Diplopora annulata*?

E. OTT (1972a, S. 98) hält es für möglich, dass *D. exuberans* nur eine Standortvarietät von *D. annulata* darstellen könnte. Diese Vermutung hat ihre Berechtigung:

1. Die beiden Arten sind sich sehr ähnlich. Die Merkmale unterscheiden sich – wenn überhaupt – nur quantitativ (Durchmesser D, Schalendicke, Porenform und -grösse, Annulation). Da Überschneidungen auftreten, sind sichere Bestimmungen nicht an Individuen, sondern nur an Stichproben von Populationen möglich.
2. Die stratigraphische Verbreitung ist etwa dieselbe.
3. Soweit bekannt, sind die Vorkommen von *D. exuberans* auf geringmächtige Schichthorizonte begrenzt, in denen *D. annulata* fehlt oder sehr selten ist. Diese Horizonte zeichnen sich teilweise durch eine eigenwillige Fauna aus. So tritt

*D. exuberans trümpyi* im Tessin nur im Gervillienhorizont auf, der eine artenarme und kleinwüchsige Molluskenfauna germanischen Charakters enthält. Eine ähnliche Vergesellschaftung ist im Vorkommen von Ghegna festgestellt worden. Auch die Schlitte von Parlasco (Grigna) enthalten zahlreiche Schalenquerschnitte kleiner Muscheln und Schnecken.

*D. exuberans trümpyi*, *Bakevellia costata* und *Modiolus salzstettensis* bildeten offenbar eine Lebensgemeinschaft, die an extreme Lebensbedingungen, vergleichbar denen des Muschelkalks Süddeutschlands, angepasst war (H. ZORN 1971, S. 22, 65, 81).

An der Cima dei Cic fehlt diese Begleitfauna. Lediglich stark rekristallisierte codia-ceanartige Büschchen sind zu finden.

Trotz dieser Bedenken halte ich an einer spezifischen Trennung von *D. annulata* und *D. exuberans* fest. Bei der grossen Zahl untersuchter Proben wäre doch zu erwarten, dass auch eine Probe auftritt, welche eine vermittelnde Stellung einnimmt. Die statistischen Erhebungen ergaben jedoch eine eindeutige morphologische Gruppierung.

#### LITERATURVERZEICHNIS

BARETTI, A. (1919): *Contributo allo studio delle Siphoneae verticillatae del calcare di Villanova-Mondovi* Atti Soc. Ital. Sci. nat. 58, 216–236.

BECHSTÄDT, T., und BRANDNER, R. (1970): *Das Anis zwischen St. Vigil und dem Höhlensteintal (Pragser- und Olanger Dolomiten, Südtirol)*. Festband Geol. Inst. 300-Jahr-Feier Univ. Innsbruck, S. 9–103.

BYSTRICKÝ, J. (1964): *Stratigraphie und Dasycladaceen des Gebirges Slovensky kras*. Ústredny ustav geol. (Bratislava), 204 S.

HERAK, M. (1951): *Ladinic Dasycladaceae of Yugoslavia and their Stratigraphical Significance*. Jugoslav. Akad. Znan. Umjetn. Bull. internat. 3, 55–56.

– (1957): *Some Problems in the Dasyclad Genus Diplopora*. Micropaleontology 3, 49–52.

– (1965): *Comparative Study to some Triassic Dasycladaceae in Yugoslavia*. Geol. Vjesnik 18, 3–34.

IMBRIE, J. (1956): *Biometrical Methods in the Study of Invertebrate Fossils*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 108, 211–252.

MÄGDEFRAU, K. (1959): *Vegetationsbilder der Vorzeit*. 3. Aufl. Jena.

MICHARD, A. (1962): *Premières données paléontologiques et stratigraphiques sur le Trias du Massif Maira-Grana (Alpes Cottiennes méridionales)*. Boll. Soc. Geol. Ital. 80/4, 31–45.

OGILVIE GORDON, M. M. (1927): *Das Grödener-, Fassa- und Enneberggebiet in den Südtiroler Dolomiten*. Abh. Geol. Bundesanst. 24/1 und 2.

OTT, E. (1963): *Untersuchungen an ladinischen Dasycladaceen aus den Nördlichen Kalkalpen*. Diss. (Photodruck Tübingen), 43 S.

– (1966): *Die gesteinsbildenden Kalkalgen im Schlauchkar (Karwendelgebirge)*. Jb. Ver. Schutze Alpenpfl. -tiere 31, 152–159.

– (1967): *Dasycladaceen (Kalkalgen) aus der nordalpinen Obertrias*. Mitt. Bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol. 7, 205–226.

– (1972a): *Die Kalkalgen-Chronologie der alpinen Mitteltrias in Angleichung an die Ammoniten-Chronologie*. Neues Jb. Geol. Paläont. Abh. 141/1, 81–115.

– (1972b): *Zur Kalkalgen-Stratigraphie der Alpinen Trias*. Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. 21, 455–464.

– (1972c): *Mitteltriadische Riffe der Nördlichen Kalkalpen und altersgleiche Bildungen auf Karaburun und Chios (Ägäis)*. Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. 21, 251–276.

PIA, J. (1912): *Neue Studien über die triadischen Siphonea verticillatae*. Beitr. Paläont. Geol. Öst.-Ung. Orients 25, 25–81.

– (1920): *Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide*. Abh. zool.-bot. Ges. Wien 11/2, 1–263.

PIA, J. (1924): *Die Diploporen der Trias von Süddalmatien*. Sber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 133, 229–346.

- (1925): *Die Gliederung der Mitteltrias auf Grund der Diploporen*. Anz. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 1925 (23), 214–217.
- (1927): *Neue Beobachtungen über die geologische Verbreitung fossiler Kalkalgen*. Anz. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 1927 (64), 92–98.
- (1936): *Algen als Leitfossilien*. Problems Paleont. 1, 11–34.
- (1937): *Sammelbericht über fossile Algen. Dasycladaceae 1928 bis 1936, mit Nachträgen aus früheren Jahren*. Neues Jb. Miner. Geol. Paläont. Abt. III 1937, 985–1028.
- (1942): *Übersicht über die fossilen Kalkalgen und die geologischen Ergebnisse ihrer Untersuchung*. Mitt. alpenl. geol. Ver. 33 (1940), 11–34.

SHAW, A. B. (1969): *Adam and Eve, Paleontology, and the Non-Objective Arts*. J. Paleont. 43, 1085–1098.

SOKAČ, B. (1968): *A New Genus of Calcareous Algae from the Middle Triassic of Velebit*. Geol. vjesnik 21, 207–211.

TOMMASI, A. (1911): *I fossili della lumachella triasica di Ghegna in Valsecca presso Roncobello*. Paleontogr. ital. 17, 1–36.

- (1913): *II. Appendice*. Paleontogr. ital. 19, 71–77.

TRÜMPY, E. (1930): *Beitrag zur Geologie der Grignagruppe am Comersee*. Eclogae geol. Helv. 23, 379–487.

ZANIN BURI, C. (1965): *Il Trias in Lombardia, XIII: Le Alge calcaree delle Prealpi Lombarde*. Riv. Ital. Paleont. 71, 449–544.

ZORN, H. (1971): *Paläontologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen des Salvatoredolomits (Mitteltrias) der Tessiner Kalkalpen*. Schweiz. Paläont. Abh. 91, 90 S.

- (1972a): *Sind morphologische Merkmale von Organismen durch Verhältniszahlen quantitativ zu erfassen?* Neues Jb. Geol. Paläont. Abh. 140, 354–377.
- (1972b): *Bau und Funktion der Wirteläste einiger triassischer Dasycladaceen (Kalkalgen)*. Neues Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. 1972, H. 12, 727–740.

## Tafel I

(Angabe der Fundorte siehe Abschnitt 1.21)

### *Diplopora annulata* (SCHAFHÄUTL)

Fig. 1 Längsschnitt eines stark gegliederten Skelettes der mikritreichen Fazies. Schliff AE 2/1, 10×.

Fig. 2 Tangentialschnitt eines kleinen, gut gegliederten Exemplars. Beachte Wirtelabstände und Furchen. Schliff 747/G, 14×.

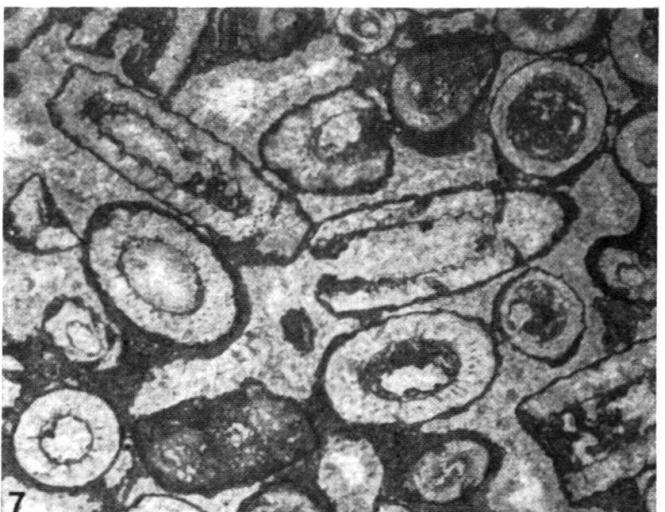
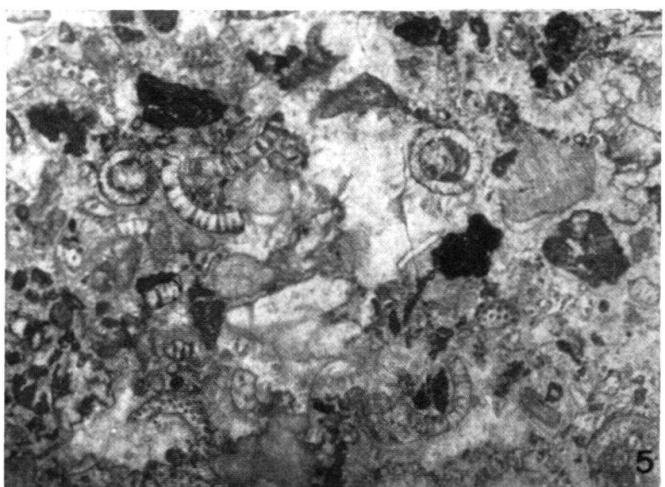
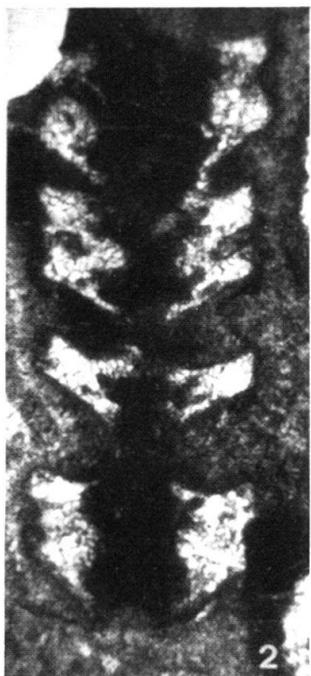
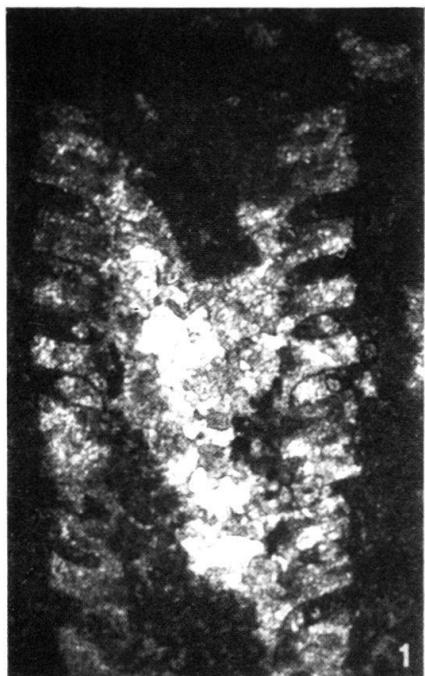
Fig. 3 Schrägschnitt mit teilweise verschlossenen Furchen. Schliff 1325/2, 9×.

Fig. 4 Drei Bruchstücke mit verschiedenen Porenformen. Schliff 747 A, 12×.

Fig. 5 Biosparit mit aufgearbeiteten Diploporen, Echinodermen, Solenoporaceen, Intraklasten. Schliff PC2/7, 4×.

Fig. 6 Schräger Tangentialschnitt mit teilweise verschlossenen Furchen. Schliff 1325/5, 15×.

Fig. 7 Diploporensparit mit Algenmikritkrusten, Skelette wenig gegliedert. Schliff Es 3/1, 3,5×.



## Tafel II

(Angabe der Fundorte siehe Abschnitt 1.21)

Fig. 1 *Diplopora annulata*, Längsschnitt mit schmalen Furchen, Fazies siehe Tafel I, Figur 7. Schliff Es 3/2, 6,5 × .

Fig. 2 *Diplopora annulata*, ungegliederte, dünnchalige Scheitelregion. Schliff 747/3, 9,5 × .

Fig. 3 *Diplopora exuberans trümpyi*, Scheitelregion mit teilweise verschlossenen Furchen. Schliff IA 3/2, 15 × .

Fig. 4 *Diplopora exuberans trümpyi*, Längsschnitt einer gut gegliederten Stillwasserform. Schliff 280/1, 10 × .

Fig. 5 *Diplopora exuberans exuberans*, Grundmasse aus Sparit und Pelmikrit (geopetal), Skelette mit Bitumen imprägniert. Schliff PC 5/2, 10 × .

Fig. 6 *Diplopora exuberans exuberans*, Grundmasse aus Sparit und Detritus, Skelette mit Bitumen imprägniert. Schliff PC 7/1, 12 × .

Fig. 7 *Diplopora annulata*, Querschnitt mit trichophoren Ästen. Schliff Es 2, 12 × .

Fig. 8 *Diplopora annulata*, Längsschnitte mit dicken und relativ kurzen Ästen. Schliff PC 7/2, 12 × .

