

## Gehäuseaufbau, Gehäusegenese und Biologie agglutinierter Foraminiferen (Sarcodina, Textulariina)

Von HEIKE BENDER\*)

Mit 10 Abbildungen, 9 Tabellen und 17 Tafeln

*Paläontologie*  
*Agglutinierende Foraminiferen*  
*Textulariina*  
*Rezent*  
*Subrezent*  
*Biologie*  
*Biomineralisation*  
*Evolution*  
*Gehäusestruktur*  
*Kammerbau*  
*Kulturen*  
*Organische Lagen*  
*Poren*  
*Postmortale Veränderungen*  
*Selektionsfähigkeit*  
*Zemente*  
*Systematik*

### Inhalt

Zusammenfassung .....	260
Abstract .....	261
1. Einleitung .....	261
1.1. Stand der Forschung .....	261
1.2. Eigene Untersuchungen .....	262
2. Material und Methoden .....	262
2.1. Kulturen und Kollektionen .....	262
2.1.1. Kulturen .....	262
2.1.1.1. Nordenham .....	262
2.1.1.2. New York .....	263
2.1.1.3. Bermuda .....	264
2.1.1.4. Watamu .....	264
2.1.1.5. Mombasa .....	264
2.1.1.6. Aqaba .....	265
2.1.2. Kollektionen .....	265
2.1.2.1. Ärmelkanal .....	265
2.1.2.2. Plymouth .....	265
2.1.2.3. Süd Georgien .....	265
2.1.2.4. Kontinentalhang Antarktis .....	265
2.1.2.5. Suruga-Bucht (Japan) .....	266
2.2. Probennahme und Kultivierung .....	266
2.3. Untersuchungsmethoden und Präparationstechniken .....	266
2.3.1. Lichtmikroskopie (LM) .....	266
2.3.2. Rasterelektronenmikroskopie (REM) .....	266
2.3.3. Transmissionselektronenmikroskopie (TEM) .....	267
2.3.4. Spezielle Untersuchungstechniken und Versuchsdurchführungen .....	267
3. Biologie .....	268
3.1. Lebendbeobachtungen .....	268
3.2. Pseudopodien .....	268
3.3. Nahrung .....	269
3.4. Reproduktion .....	270
3.5. Zusammenfassung der Ergebnisse .....	271

\*) Anschrift der Verfasserin: Dr. HEIKE BENDER, Geologisch-Paläontologisches Institut der Christian-Albrechts-Universität, Ludwig Meyn-Straße 12, D-2300 Kiel 1.

4. Gehäusestruktur und -zusammensetzung	271
4.1. Zemente	271
4.1.1. Organische Zemente	271
4.1.1.1. Organische Stränge	271
4.1.1.2. Organische Netze	272
4.1.1.3. Organischer Schaum	272
4.1.1.4. Undifferenzierte organische Substanz	272
4.1.1.5. Postmortale Veränderungen	273
4.1.1.6. Mineralische Anteile	273
4.1.2. Kalzitischer Zement	276
4.1.2.1. Mikrostruktur des kalzitischen Zements	276
4.2. Porensysteme	277
4.3. Organische Lagen	278
4.3.1. „Inner organic lining“ (IOL)	278
4.3.2. „Outer organic lining“ (OOL)	278
4.3.3. Organische Hüllen um agglutinierte Fremdpartikel	278
4.4. Agglutinierte Fremdpartikel	279
4.4.1. Kornchemismus	279
4.4.2. Korngröße und Kornform	279
4.5. Zusammenfassung der Ergebnisse	280
4.6. Diskussion	280
4.6.1. Biochemische Zusammensetzung und morphologische Ausbildung organischer Zemente	280
4.6.2. Bildungsweise mineralischer Anteile in organischen Zementen	281
4.6.3. Kalzitischer Zement	282
4.6.4. Porensysteme kalzitisch zementierter Foraminiferen	283
4.6.5. Fossilisationspotential und palökologische Relevanz	283
4.6.6. Fremdpartikelselektion	284
5. Gehäusemorphologie und Strukturbildung	285
5.1. Allgemeine Beobachtungen zum Kammerbau	286
5.2. Bau einer Detritushülle	286
5.3. Ausbildung eines Kammerlumens	286
5.4. Formierung der Kammerbestandteile	286
5.4.1. Organische Umhüllung der Bausteine	286
5.4.2. Organische Befestigung der Bausteine	287
5.5. Zementierung der Kammer	287
5.5.1. Einlagerung des Biomineralisats	287
5.5.2. Strukturbildung des Biomineralisats	287
5.5.3. Anlage der Poren	288
5.6. Organische Auskleidung der Poren	288
5.7. Fertigstellung der Kammer	288
5.7.1. Anlage der „inner organic lining“ (IOL)	288
5.7.2. Strukturbildung der IOL	288
5.8. Zusammenfassung der Ergebnisse	289
5.9. Diskussion	289
5.9.1. Formgestaltung der neuen Kammer	289
5.9.2. Organische Umhüllung und Zementation der Bausteine	290
5.9.3. Porengenesse	290
5.9.4. Biomineralisation	290
5.9.5. „Inner organic lining“ (IOL)	291
5.9.6. Kammerbaumodell kalzitisch zementierter Foraminiferen	293
6. Systematik	294
6.1. Bemerkungen zur Taxonomie	294
6.2. Bemerkungen zur Klassifikation	294
6.3. Systematischer Teil	294
7. Phylogenetische Deutung	305
Dank	307
Tafelteil	308
Literatur	342

## Zusammenfassung

Gehäuseaufbau, Gehäusegenese und Strukturbildung texturierter Foraminiferen wurden unter besonderer Berücksichtigung der Zemente mittels Licht-, Raster-, und Transmissionsmikroskop untersucht. Hierfür wurden Arten aus verschiedensten ökologischen Nischen im Labor kultiviert, und rezente bis subrezente Gehäuse von Arten aus Kollektionen vergleichend einbezogen.

Insgesamt 51 Arten, einschließlich drei neuer Arten, können nach Wandstruktur und Zementzusammensetzung in zwei Großgruppen eingeteilt werden. Sie besitzen entweder eine imperforate Wand mit organischem Zement (37 Arten) oder eine perforate Wand mit kalzitischem Zement (14 Arten).

Organischer Zement liegt in vier artspezifischen Morphotypen vor. Durch einzelne Stränge (1), dichtes Netzwerk (2), schaumähnliche (3) oder undifferenzierte Substanz an den

Kontaktstellen der Fremdpartikel werden diese aneinander befestigt. Der Zement enthält einen eisenreichen mineralischen Anteil, der nicht von der Foraminifere biomineralisiert sondern passiv gebunden wird. Dieser stabilisiert die organische Substanz und bleibt nach deren postmortaler, bakterieller Zersetzung in kugelige Ausbildung (<50 nm) im intergranularen Raum zurück. Der mineralische quantitative Anteil wird vermutlich von der lokalen Sedimentzusammensetzung und dessen Affinität, anorganische Komponenten adsorptiv zu binden, beeinflusst.

Kalzitischer Zement besitzt eine charakteristische Mikrostruktur, die sich von allen anderen Foraminiferen-Biomineralisaten unterscheidet. Organisch umhüllte Kristalle (0,1–0,3 µm) sind zu Stäbchen hintereinandergelagert und innerhalb von Paketen (1–2 µm) parallel angeordnet. Die Pakete liegen unorientiert im intergranularen Raum. Hieraus ist auf eine intrazelluläre Kalzifikationsweise und ein Transportsystem innerhalb

von Vesikeln zu schließen, was in dieser Weise bei milioliden Foraminiferen verwirklicht ist. Alle kalzitisch zementierten Arten weisen organisch ausgelegte Porensysteme auf, deren Aufbau, Porendurchmesser und räumliche Verteilung innerhalb der Kammerwand artspezifisch sind.

Gemeinsames Merkmal organisch und kalzitisch zementierter Foraminiferen ist die Ausbildung organischer Hüllen um die agglutinierten Fremdpartikel. Die Hüllen zeigen an, daß die Partikel innerhalb des Zytoplasmasystems inkorporiert waren. Die Fremdpartikel werden Korngrößen- und Kornform-selektiv orientiert in die Gehäusewand eingeregelt. Eine chemo-selektive Materialauslese ist nicht nachweisbar. Auch die „inner organic lining“ ist ein grundlegender Bestandteil des textulariid Gehäuse. Diese ist entweder im gesamten Gehäuse einlagig (IOL-Typ 1) oder besitzt mit zunehmenden Alter der Kammern einen mehrlagigen Aufbau (IOL-Typ 2), wie sie in dieser Weise bei rotaliiden Foraminiferen entwickelt ist. Eine „outer organic lining“ (OOL) weisen verschiedene organisch zementierte Arten auf.

Die Kammermorphogenese wurde an *Textularia candeiana kenyaensis* studiert. Der Bauprozess dauert etwa 24 h und ist in sechs Stadien zu untergliedern. Die Ergebnisse wurden in einer Synthese ausgewertet und in einem Modell zum Kammerbau und zur Strukturbildung des Biomineralisats zusammengefaßt. Die Untersuchungsergebnisse sind grundlegend für ein natürliches Klassifikationssystem und spielen eine entscheidende Rolle bei phylogenetischen Interpretationen.

### Abstract

Test structure, test morphogenesis and structural development of textulariid foraminifers were studied with emphasis on the cementing material using light-, SEM- and TEM-techniques. A comparative study was conducted on species from various ecological niches, that were raised in laboratory cultures, and recent to subrecent tests of species from different collections.

A total of 51 species, including three new ones, can be subdivided in two major groups by means of chamber structure and composition of the cement. They exhibit either an imperforate wall with an organic cement (37 species) or a perforate wall with a calcitic cement (14 species).

The organic cement is organized in four species-specific morphotypes: (1) Either in single strands, which may gradually pass into (2) a fibrous meshwork of strands, in (3) a foam-like mass, or (4) undifferentiated substance at the inter-particle contacts. The cement contains an accessory ferruginous-rich mineralic component, which is not biomineralized by the foraminifer itself but is passively incorporated. The mineralogical component stabilizes the organic substance and remains after its post-mortem bacterial decomposition in a globular condition (<50 nm) within the intergranular space. It is likely that the amount of the mineralogical component is controlled by the local sedimentary composition and its affinity in adsorbing anorganic compounds.

Calcitic cement exhibits a characteristic microstructure which differs from all previously described types of foraminiferal biomineralizate. Individual, organically enveloped crystals (0.1–0.3 µm) are aligned into rods, which are parallelly oriented to form bundles (1–2 µm). In intergranular space, the bundles are arranged randomly. An intracellular biomineralization process and a transporting system within vesicles is inferred which also exists in miliolid foraminifers. The presence of an organically lined pore system is characteristic for all species with calcitic cement. It has a species-specific structure, pore diameter and spatial distribution within the chamber wall.

Calcitic as well as organic cemented foraminifers show agglutinated particles enveloped with an organic layer suggesting a former incorporation into the cytoplasmic system. The particles are incorporated into the test wall and oriented in a particle-size and particle-form-selective manner. The "inner organic lining" is also fundamental to the test structure in all textulariid foraminifers. It either may be one-layered throughout the entire test (IOL-type 1) or may become increasingly thicker in older chambers due to a multilayered structure (IOL-type 2), which is in agreement with the structure of the IOL in rotaliid foraminifers.

Chamber morphogenesis was studied in *Textularia candeiana kenyaensis*. The entire construction process takes approximately 24 hours and can be subdivided into six stages. The results were evaluated in a synthesis and combined in a basic model of chamber formation and of structural biomineralizate genesis. The results are of fundamental importance for a more naturally oriented system and play an important role in phylogenetic interpretations.

## 1. Einleitung

Die systematische Klassifizierung der Foraminiferen basiert in erster Linie auf der Wandstruktur und Zusammensetzung der Gehäuse (LOEBLICH & TAPPAN, 1964b, 1988). Kennzeichnend für die Unterordnung der Rotaliina ist ein lamellares, perforates Kalzit-Gehäuse, für die Miliolina ein, mit Ausnahme der Milioliporidae, imperforates Gehäuse aus Hochmagnesiumkalzit-Nadeln, für die Robertinina ein perforates Aragonitgehäuse und für die fossilen Fusulinina ein mikrogranuläres Kalzitgehäuse. Typisches Merkmal der Textulariina ist ein aus Fremdpartikeln aufgebautes, d.h. agglutiniertes Gehäuse. Diese Fremdpartikel sind durch einen Zement aneinander befestigt.

Da der Zement von der Foraminifere gebildet wird, sollte er einen höheren diagnostischen Wert für die Systematik besitzen als die agglutinierten Fremdpartikel des Gehäuses. Das Ziel dieser Arbeit war es, den Aufbau des agglutinierten Gehäuses, die Gehäusemorphogenese und Strukturbildung unter besonderer Berücksichtigung der Zemente zu untersuchen. Die Ergebnisse sollen zu einer natürlicheren Systematik führen und dazu beitragen, phylogenetische Zusammenhänge besser zu erkennen.

### 1.1. Stand der Forschung

In der Literatur wurden karbonatische und organische Zemente, die unterschiedliche Verhältnisanteile von Eisen aufweisen können, sowie kieselige Zemente beschrieben. Nur wenige Untersuchungen befassen sich detailliert mit der Genese, biochemischen Zusammensetzung und morphologischen Ausbildung der Zemente (HEDLEY, 1963; TOWE, 1967; MURRAY, 1973; JØRGENSEN, 1977; TOKSVAD & HANSEN, 1981). Daß agglutinierte Foraminiferen sogenannte „hard tissues“ – kalzitischer Zement – biomineralisieren können, ist eine allgemein akzeptierte Hypothese. Es konnte jedoch bisher nicht bewiesen werden, daß neben organischen auch biomineralisierte Zemente existieren (LIPPS, 1973; HANSEN, 1979). Dies liegt besonders an der Schwierigkeit, kleinste agglutinierte Fremdpartikel von biomineralisierten Kristallen zu unterscheiden. Im Falle von Untersuchungen an fossilen Gehäusen können diagenetische Veränderungen in Zementstruktur und -chemismus nicht ausgeschlossen werden.

Somit ist unbekannt, ob organische und/oder mineralische Zusammensetzungen von Zementen und deren morphologische Ausbildungen art- bzw. gattungskennzeichnend sind und damit über die Physiologie des Tieres und dessen ökologische Verbreitung Aussagen zulassen.

In der Frage, ob der selektiven Agglutination von Fremdpartikeln eine taxonomische Bedeutung beizumessen ist, gehen die Auffassungen weit auseinander.

Verschiedene Autoren sind der Ansicht, daß selektive Materialauswahl genetisch kontrolliert wird und ziehen sie als systematisches Kriterium heran (AVNIMELECH, 1952; HOFKER, 1953, 1957, 1972; POKORNY, 1958; BERTHOLD, 1980). Dabei werden Formen mit nahezu identischen Gehäusen, jedoch aus verschiedenem Baumaterial und in unterschiedlicher Weise eingebaut, als getrennte Arten beschrieben (HOFKER, 1972). Andere Autoren interpretieren diese Gehäuse als ökophänotypische Variationen einer Art (BARTENSTEIN, 1952; MAYNC, 1952; LOEBLICH & TAPPAN, 1964a; LUTZE, 1965; STEPHENSON & REES, 1965; SMITH & KAESSLER, 1970; TAPPAN, 1976; BRÖNNIMANN, 1980).

Durch Laborexperimente konnte nachgewiesen werden, daß agglutinierte Arten anderes Material zum Gehäusebau verwenden, wenn ihr natürliches Baumaterial nicht zur Verfügung steht, sie sich somit neuen Gegebenheiten anpassen und sogar ohne agglutiniertes Material reproduzieren (SLAMA, 1954; HEDLEY, 1958; BUCHANAN & HEDLEY, 1960; SLITER, 1968; SALAMI, 1976). Diese Versuche erklären jedoch nicht das Verhalten der unter natürlichen Umständen vorhandenen selektiven Materialauswahl vieler Arten. Es stellt sich daher die Frage, ob die folgende Generation die genetische Information besitzt ihr arttypisches Material aus einem gemischten Angebot herauszuselektieren.

Zum Gehäusewachstum agglutinierender Foraminiferen existieren in der Literatur nur wenige Veröffentlichungen, in denen die Bildungsweise des mineralisierten organischen Zements hypothetisch diskutiert (HEDLEY, 1963; TOWE, 1967) oder anhand von Gehäusestrukturmerkmalen auf einzelne Bildungsstadien des Kammerbaus geschlossen wird (BERTHOLD, 1980; COLEMAN, 1980). Hervorzuheben sind die frühen Werke von RHUMBLER (1894) und LÜCKE (1910), die das Gehäusewachstum der organisch zementierten *Saccamina sphaerica* detailliert aus der verschiedenartigen Struktur verschieden großer Gehäuse ableiteten. Die einzige Untersuchung am lebenden Objekt beschränkt sich auf lichtmikroskopische Beobachtungen (SALAMI, 1976). In dieser Arbeit wurden jedoch keine Einzelheiten des morphogenetischen Ablaufs und der Strukturbildung aufgezeigt, so daß Vergleichsmöglichkeiten fehlen.

Zusammenfassend kann LIPPS (1973: S. 486) zitiert werden, dessen Aussagen in bezug auf textulariide Foraminiferen bis heute Gültigkeit besitzen:

*"Very little experimental or cytological work has been completed, hence many commonly accepted ideas concerning these animals are false or unprovable. As a result, the systematics, inferred phylogenetics, and environmental significance remain questionable and will continue to remain so until their biology is much better understood."*

## 1.2. Eigene Untersuchungen

Ziel der Untersuchungen war es, genauere Kenntnisse über den textulariiden Gehäuseaufbau, insbesondere über dessen Genese zu erhalten. Hierfür wurden lebende Individuen zahlreicher Arten aus verschiedensten ökologischen Nischen im Labor kultiviert. Neben Untersuchungen an lebenden Individuen wurden Gehäuseuntersuchungen an subrezentem und rezentem Arten aus verschiedenen Kollektionen vorgenommen. In Kapitel 2 werden das jeweilige Biotop aller Probenentnahme-Stationen gekennzeichnet und spezielle Kultivierungsmethoden und Präparationstechniken be-

schrieben, die für die Beweisführung vieler Untersuchungsergebnisse notwendig waren. Im Verlauf der Betreuung der Laborkulturen konnten einige Lebendbeobachtungen gemacht werden, die in Kapitel 3 kurz dargestellt werden.

Durch vergleichende interspezifische Untersuchungen konnte der textulariide Gehäuseaufbau organisch und kalzitisch zementierter Foraminiferen in allen grundlegenden Strukturmerkmalen erfaßt werden. Die Untersuchungen wurden unter besonderer Berücksichtigung der Zemente, ihrer mineralischen Anteile, morphologischen Ausbildungen und postmortalen Veränderungen durchgeführt. Die verschiedenen Arten konnten durch spezifische Porensysteme, „inner“ und „outer organic lining“ und durch organische Lagen, die agglutinierte Fremdpartikel umhüllen, charakterisiert werden. Ferner werden in Kapitel 4 die Ergebnisse experimenteller Studien dargestellt, die zur Prüfung der Selektionsfähigkeit verschiedener Arten durchgeführt wurden.

Das Gehäusewachstum von *Textularia candeiana kenyaensis* wird in Kapitel 5 im einzelnen beschrieben. Damit wurde das Prinzip des Kammerbauprozesses weitgehend geklärt, so daß ein Modell zum Kammerbau kalzitisch zementierter Foraminiferen und zur Strukturbildung des Biomineralisats entwickelt werden konnte.

Im systematischen Teil des Kapitels 6 werden alle untersuchten Arten vorgestellt, nomenklatorische Veränderungen diskutiert und drei neue Arten beschrieben.

Es zeigte sich, daß die Untersuchungsergebnisse vor allem für die taxonomische Klassifikation von Bedeutung sind und damit bei phylogenetischen Interpretationen miteinbezogen werden können (Kapitel 7). Zum anderen geben sie Aufschluß über die Evolution von Ultrastrukturen, das Fossilisationspotential sowie die palökologische Verbreitung.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Kulturen und Kollektionen

Die Untersuchungen erfolgten an lebenden agglutinierten Foraminiferen, die in Laborkulturen gehalten wurden (Kap. 2.2.), und an rezenten bis subrezentem agglutinierten Gehäusen, die aus verschiedenen Kollektionen stammen (Tab. 1).

Im folgenden werden das jeweilige Biotop der Probenentnahme-Stationen näher gekennzeichnet und ein Literatur-Überblick über die Veröffentlichungen zu den entsprechenden Lokalitäten gegeben.

#### 2.1.1. Kulturen

##### 2.1.1.1. Nordenham

Die „Nordenham-Kulturen“ stammen aus dem brackischen Weser-Ästuar, ca. 6 km nördlich von Nordenham bei Volkers (Tab. 1). Das beprobte Gebiet ist durch einen vorgelagerten Sandwall brandungsgeschützt. Die Probenentnahme fand bei Ebbe im eulitoral Bereich nahe der Hochwasserlinie, an der seewärtigen Sied-



Tabelle 1.  
Übersicht über die Probenentnahme-Stationen des untersuchten Materials.

LOKALITÄT	STATIONS-NR.	KOORDINATEN	WASSER-TIEFE	ZEITPUNKT DER PROBENNÄHME	KOLLEKTOR
<b>A) KULTUREN:</b>					
1. Nordenham.....		53°37,07'N/ 8°32,53'E	eulitoral	Mai 1984.....	H. Bender.....
				..... September 1984..	H. Bender.....
2. New York.....		40°35,59'N/ 73°44,28'W	eulitoral	Dezember 1983...	Ch. Hemleben.....
3. Bermuda.....		32°22,02'N/ 64°41,98'W	... 3.5 m	März 1983.....	Ch. Hemleben.....
4. Watamu.....		3°21,8' S/ 40° 0,0' E	eulitoral	April 1985.....	H. Bender.....
				..... April 1986.....	H. Bender.....
5. Mombasa.....		4°20,0' S/ 39°50,0' E	... 4.0 m	August 1984.....	Ch. Mönning.....
				..... April 1985.....	H. Bender.....
6. Aqaba.....		29°25,83'N/ 35° 9,92'E	.. 1-15 m	August 1984.....	L. Ehrenreich.....
<b>B) KOLLEKTIONEN:</b>					
7. Ärmelkanal.....	#1434.....	49°40,74'N/ 5° 9,6' W	84-95 m	April/ Mai 1968.	MURRAY (1970).....
8. Plymouth.....	#233.....	49°15,78'N/ 4°12,48 W	51-59 m	April 1962.....	MURRAY (1965).....
9. Süd Georgien... #-	.....	61°35,0' S/ 42°39,0' W	.. 823 m ?	.....	Murray.....
<b>10. Kontinentalhang</b>					
Antarktis.....	#5082.....	66°29,50'S/ 78°11,66'E	. 1006 m	Febr./ März 1971	LINDENB. & AURAS (1984)
	#5087.....	66°48,05'S/ 77°57,71'E	.. 329 m	Febr./ März 1971	LINDENB. & AURAS (1984)
	#5090.....	66°21,92'S/ 77°59,0'E	. 2688 m	Febr./ März 1971	LINDENB. & AURAS (1984)
11. Suruga-Bucht... #KT-79-18.....		34°37,4' N/138°46,8' E	.. 120 m	Dezember 1979...	IKEA & KITAZATO (1980)
(Japan)	MTS-1N; Katalog-Nr. 85				

Das Gitterkreuz in dieser Tabelle steht statt der Abkürzung „Nr.“!

lungsgrenze des Schilfs statt. Bei den Proben handelt es sich um nährstoffreiche, Feinsand enthaltende Schlicksedimente, die mit Schwermetallen kontaminiert sind (Zn, Pb, Cd, Cu, Ti u.a.; FREIE HANSESTADT BREMEN, DER SENATOR FÜR UMWELTSCHUTZ et al., 1984; SCHWEDHELM, 1984). Die Foraminiferen-Fauna ist sehr artenarm, jedoch äußerst reich an lebenden *Miliammina fusca*-Individuen.

Dieses Wattgebiet unterliegt im Gezeiten- und jahreszeitlichen Wechsel hohen Temperatur- und Salinitätsschwankungen (RICHTER, 1967). Die Wassertemperaturen lagen 1984 bei 4–6°C im Dezember/März und stiegen auf 14–21°C im Juli/September (FREIE HANSESTADT BREMEN, DER SENATOR FÜR UMWELTSCHUTZ et al., 1984). Zum Zeitpunkt der Probennahme betrug die Temperatur 14,0°C (Mai 1984) und 15,5°C (September 1984); die Salinität erreichte zu beiden Zeitpunkten mit nur 7–8 ‰ einen äußerst niedrigen Salinitätswert.

Die Nordsee-Foraminiferen-Fauna wurde u.a. von GABEL (1971) untersucht, der in seinem Katalog auch textulariide Foraminiferen berücksichtigte und in einer taxonomischen Übersicht auf der Genus-Ebene charakterisierte. Systematische Arbeiten zur Foraminiferen-Fauna der holländischen Nordseeküste lieferten HOFKER (1977) und VOORTHUYSEN (1951, 1960). HAAKE (1962) bearbeitete die Fauna des ostfriesischen Wattenmeeres, in der jedoch nur wenige agglutinierte Foraminiferen vertreten sind. HERON-ALLEN & EARLAND (1912) beschrieben ausgewählte, z.T. neue textulariide Arten aus der Nordsee. BARTENSTEIN & BRAND (1938) stellten die neue Gattung *Jadammina* auf, deren Name von ihrer Herkunft aus dem Jade-Gebiet abzuleiten ist. Unter ökologischen Gesichtspunkten wurden die Foraminiferen-Populationen der offenen Nordsee von JARKE (1961), die des Jade-Gebietes von BARTENSTEIN (1938) – der ebenfalls die Fauna der Wesermündung miteinbezog – und von RICHTER (1964, 1967) untersucht.

### 2.1.1.2. New York

Die „New York-Kulturen“ wurden ca. 10 km östlich von New York City innerhalb des Lagunensystems der Lawrence Bay (Bannister Creek) aus dem brackisch beeinflussten Bereich der Auftauchzone genommen (Nassau County; Tab. 1). Das Sediment der Proben ist siltig bis feinsandig und enthält Ostrakodenschalen, Gastropoden- und Bivalvenschill sowie Fragmente kleiner Zweige, Samenhülsen und Seegras. Die Sedimentoberfläche bildet eine dünne, dunkel gefärbte und schwach nach H<sub>2</sub>S riechende Schicht organischen Schlammes. Die Foraminiferen-Fauna ist äußerst reich an lebenden *Trochammina inflata*-Individuen.

Die Wassertemperaturen unterliegen starken jahreszeitlichen Schwankungen, die Salinität ändert sich dagegen nur gering, mit Werten zwischen 11–18‰ (RONAI, 1955). Zum Zeitpunkt der Probenentnahme (Dezember 1983) lag die Salinität bei 19‰, die Temperatur bei 2–5°C. Im Juni/September wurden Werte zwischen 20–25°C gemessen (RONAI, 1955).

RONAI (1955) bearbeitete die Foraminiferen Fauna der New Yorker Bucht zwischen Montauk Point (Long Island) und Cape May (New Jersey) unter Berücksichtigung der textulariiden Arten. Wichtige Arbeiten zur Systematik und Verbreitung der Arten des Long Island Sounds liegen von PARKER (1952) und BUZAS (1965) vor; CHARMATZ & McCRONE (1961) und MATERA & LEE (1972) bezogen agglutinierte Arten in ihre ökologisch ausgerichteten Untersuchungen mit ein. PHLEGER & WALTON (1950), PHLEGER (1952) und PARKER & ATHEARN (1959) lieferten ökologisch-systematische Studien zur Foraminiferen-Fauna von Massachusetts, MILLER (1953) und AKERS (1971) zur Fauna Nord Carolinas und GOLDSTEIN & FREY (1986) zur Fauna der Salzmarschen Sapelo Islands (Georgia). LE FURGEY (1978) studierte die Wandstrukturen verschiedener textulariider Arten Nord Carolinas.

### 2.1.1.3. Bermuda

Die „Bermuda-Kulturen“ wurden im Ferry Reach, nahe der Bermuda Biological Station, aus 3,5 m Wassertiefe ertauht (Tab. 1). Das mittelkörnige, karbonatische Sediment setzt sich vorwiegend aus Kalkalgen (u.a. *Halimeda*), Mollusken-, Bryozoen-, Korallenschill und Foraminiferengehäusen zusammen. Zusätzlich finden sich Wurmröhren (u.a. *Serpula*), Spikulae, Ostrakoden und Crustaceenschill. In geringen Anteilen sind sphaeroidale bis ellipsenförmige, 2 bis 1000 µm große Kalk-Ooide enthalten, die von verschiedenen Arten der textulariiden Vertreter in das Gehäuse agglutiniert werden. Derartige Ooide wurden ebenfalls in Riffsedimenten Floridas und der Bahamas gefunden und stammen möglicherweise von den in dieser Region vorkommenden pleistozänen Oolith-Formationen (THORP, 1935) sowie rezenten Ooid-Ablagerungen der Great-Bahama-Bank. In den Sedimentproben sind unter den lebenden Sand-schalern *Valvulina ovedoiana* und trochamminide Arten besonders individuenreich vertreten.

Die inshore-Wassertemperaturen Bermudas (Ferry Reach Station) steigen von 18°C (Januar bis März) auf sommerliche Werte von 28°C (Juli bis September). Die Salinität liegt zwischen 35,8 ‰ und 36,4 ‰ (MORRIS et al., 1977); die Entnahme der „Bermuda-Kulturen“ erfolgte im März 1983.

Es existieren nur wenige Untersuchungen zur benthischen Foraminiferen-Fauna des nördlichen Atlantiks im Bereich der Sargasso-See Bermudas. Grundlegend sind hier CUSHMAN's systematische Arbeiten über die atlantische Foraminiferen-Fauna, in deren Reihe ebenfalls drei Bände über agglutinierte Arten erschienen sind (1918, 1920, 1922a). In seiner Habilitationsschrift untersuchte BERTHOLD (1980) die Gehäuse- und Protoplasmastruktur von *Bathysiphon* sp. (= *Siphonammina anulifera* BERTHOLD, nom. nud.), die aus Bermuda (Whaleborne Bay) stammt und in Tübingen im Labor gehalten wurde. Über das Florida-Bahama-Gebiet liegen mehrere Veröffentlichungen vor: THORP (1935) zeigte bei seinen Untersuchungen über marine karbonatische Ablagerungen der Florida-Bahama-Region, daß Foraminiferengehäuse bis zu 12 % des Sediments ausmachen; neben milioliden Arten herrschen hier *Valvulina*- und *Clavulina*-Arten vor, was ebenfalls auf die „Bermuda-Lokalität“ zutrifft. Ökologisch ausgerichtete Untersuchungen unter Berücksichtigung textulariider Foraminiferenarten lieferten u.a. CUSHMAN (1922b), NORTON (1930), BENDA & PURI (1962) und LYNTS (1962, 1965); BOCK et al. (1971) gaben sowohl systematische als auch ökologische Beiträge in dem Symposiumsband über rezente Süd-Florida-Foraminiferen.

### 2.1.1.4. Watamu

Die Foraminiferen-Proben wurden ca. 120 km nördlich von Mombasa, bei Watamu in der Watamu Bay (Tab. 1) und den südlich angrenzenden Buchten der Blue Bay, Blue Lagoon und Turtle Bay genommen. Die Buchten liegen im Schutz einzelner vorgelagerter fossiler Riffelsen sowie des in dieser Region relativ landfernen Korallenriffs, das die Küste Kenias in der ganzen Länge säumt. Innerhalb der Buchten fallen im Gezeitenrhythmus ausgedehnte Wattflächen trocken; in der Watamu Bay beträgt der mittlere Tidenhub ca. 6 m.

Die Probenaufsammlung erfolgte bei Ebbe im eulitoralen Wattbereich, nahe der Hochwasserlinie innerhalb veralgter, schlickiger Sandmulden und größerer Prielabschnitte und Rinnen, die über längere Zeit lagebeständig sind. Hier setzt während des Ebbstroms eine zunehmende Boden- und Randbesiedlung ein. Die Lebend-Foraminiferenfauna besteht fast ausschließlich aus agglutinierten Arten, besonders individuenreich treten *Textularia*-Arten auf.

Auf der landwärtigen, brandungsgeschützten Seite der fossilen Riffe und in der südlichen, durch ein steil abfallendes Kliff begrenzten Watamu-Bucht wurden in Erosionskolken („rock pools“) hauptsächlich *Clavulina*-Arten gefunden. Das eingespülte Sediment besteht hier aus fein- bis mittelkörnigem Bruchschill mit einem geringen Quarzanteil. *Sargassum* und/oder *Zostera* besiedeln den Hartgrund der „rock pools“ (ökologische Daten sowie Literatur siehe 2.1.1.5.).

### 2.1.1.5. Mombasa

Das Probenentnahme-Gebiet liegt ca. 30 km südlich von Mombasa an der Diani Beach (Tab. 1). Durch das in dieser Gegend landnahe Saumriff ist hier eine ausgedehnte, flache Lagune entwickelt. Die Sedimentproben wurden in der Lagune bei Flutstrom aus ca. 4 m Wassertiefe, zwischen größeren Weiden von *Cymodocea* und *Halodule* geschnorchelt. Nach CHASENS (1981) ist die Lagune in diesem Gebiet unterhalb der Niedrigwasserlinie weniger als 2 m tief. Das mittelkörnige, überwiegend bioklastische Sediment besteht aus Foraminiferengehäusen, Kalkalgen- (u.a. *Halimeda*), Mollusken- und Korallenschill. Untergeordnet finden sich Echinodermenfragmente, Schwammspikulae, Ostrakodenschalen sowie geringe Anteile fein- bis grobkörniger Quarzpartikel. Lebende trochamminide Arten sind in diesem Biotop besonders verbreitet.

Die klimatischen Verhältnisse der Küste Kenias werden durch die „Intertropische Konvergenz Zone“ (ITCZ) kontrolliert: Während der Nordostpassate im Dezember bis März ist der Niederschlag am geringsten, dagegen herrscht während der Südostpassate von April bis November Regenzeit; das Niederschlagsmaximum liegt im April/Mai bei ca. 25 cm pro Monat. Entsprechend den wechselnden Klimaverhältnissen unterliegt die Litoralfauna im Auftauchbereich des Watts extrem starken Temperatur- und Salinitätsschwankungen. Während der Aufsammlung der „Watamu-Proben“ (April 1985, April 1986) wurde bei Ebbstrom innerhalb der Sandmulden und „rock pools“ eine Temperatur von >50°C gemessen. In der Diani Beach-Lagune schwankt die Temperatur der Wasseroberfläche im jahreszeitlichen Wechsel nur gering um Werte zwischen 24–30°C, die Salinität liegt bei 34,7–35,5 ‰ (CHASENS, 1981). Die Entnahme der „Mombasa-Kulturen“ fand im August 1984 und im April 1985 statt.

MOEBIUS (1880) untersuchte die Foraminiferen von Mauritius und entdeckte als erster Porenkanäle in Gehäusen textulariider Arten. D'ORBIGNY (1826) publizierte Untersuchungen über die Foraminiferen von Madagaskar und Mauritius in dem „Tableau Méthodique de la Classe des Cephalopodes“, das von BRADY (1884) als „Alphabet der Foraminiferen-Nomenklatur“ bezeichnet wurde. HERON-ALLEN & EARLAND (1915) erweiterten d'ORBIGNY's Artenliste einschließlich textulariider Vertreter auf 460 Arten durch Faunen-Untersuchungen im Kerimba Archipel (nördliches Mosambik, Cap Delgado bis Pemba Bay). LE CALVEZ (1965) charakterisierte die Foraminiferen-Fazies von Mayotte (Komoren Archipel), BATTISTINI et al. (1976) die der Glorioso Inseln (Komoren Archipel). Foraminiferen der Kenia Küste wurden erstmals von CHASENS (1981) bearbeitet, der in seiner ökologisch ausgerichteten Studie 14 textulariide Arten berücksichtigte. Das Untersuchungsgebiet entspricht der o.g. „Mombasa-Lokalität“ (Diani Beach). BANNER & PEREIRA (1981) studierten Wandstrukturen triserieller textulariider Arten, u.a. von Riff-Lokalitäten Mombasas und leiteten hieraus neue Aspekte zur systematischen Klassifikation ab. LÉVI et al. (1982) listeten 83 rezente Arten benthischer Foraminiferen auf, darunter 10 textulariide Arten; das untersuchte Gebiet entspricht der o.g. „Watamu-Lokalität“.

### 2.1.1.6. Aqaba

Die Sedimentproben wurden ca. 10 km südlich von Aqaba nahe der Marine Science Station aus 1–15 m Wassertiefe ertauht (Tab. 1). Hier sind im „forereef“-Bereich zwischen Korallenkolonien kleinere Becken mit mittelkörnigem Sediment ausgebildet, das aus terrigenen Sanden und aus biogenem Detritus von Kalkalgen, Bryozoen, Serpuliden, Mollusken, Korallen und Echinodermen zusammengesetzt ist. Der Anteil an Foraminiferegehäusen, besonders der miliolider Arten, ist hoch. In den Sedimentproben sind unter den lebenden agglutinierten Arten *Spiroplectammina earlandi* und Textulariaceae-Arten am häufigsten vertreten.

Im nördlichen Golf von Aqaba schwanken die jahreszeitlichen Temperaturen zwischen 20 und 26°C. Bedingt durch eine extrem hohe Evaporationsrate von bis zu 4 m pro Jahr und sehr geringe Niederschläge von max. 25 mm pro Jahr liegt die Salinität bei 40 bis 41 ‰; es wurden Werte von bis zu 43 ‰ gemessen (REISS, 1977). Die Proben wurden im August 1984 genommen; die Temperatur- und Salinitätswerte betragen zu diesem Zeitpunkt 26°C und 41‰.

Wichtige systematische Beiträge zur Foraminiferen-Fauna liegen von SAID (1949, 1950a) und HALICZ & REISS (1979) vor; letztere bezogen gehäusestrukturelle Merkmale in ihre taxonomischen Studien zu 11 Arten der Gattungen *Textularia*, *Spiroplectammina* und *Neoseptigerina* mit ein. Informationen zur Verbreitung rezenter Foraminiferen-Vergesellschaftungen aus dem Golf von Aqaba lieferten SAID (1950b), REISS (1959, 1977), FRENKEL (1974), REISS & HOTTINGER (1984) und GABRIÉ & MONTAGGIONI (1982).

## 2.1.2. Kollektionen

### 2.1.2.1. Ärmelkanal

Aus J.W. MURRAY's Kollektion wurden textulariide Arten einer Probe untersucht, die aus dem westlichen Ärmelkanal, ca. 35 km südlich von Lizzards Point aus 84–95 m Wassertiefe stammt (Tab. 1: Nr. 1434; MURRAY, 1970). Die Probe war gesiebt, und das Sediment mittels Tetrachlorkohlenstoff abgeseigt worden. Dieses besteht nach MURRAY aus größerem Bruchschill von Mollusken-, Bryozoen-, und Echinodermen-Fragmenten, eine Siltfraktion wurde nicht festgestellt. Die benthische Lebensfauna dieser Region unterliegt, besonders im Winter, dem Einflußbereich des in dieser Region starken Seegangs (MURRAY, 1970).

Die Oberflächentemperaturen des Wassers liegen durchschnittlich bei 9–10°C im Winter und 16°C im Sommer. Die Salinität beträgt ca. 35 ‰ (MURRAY, 1970). Zum Zeitpunkt der Probenentnahme (April/Mai 1968) ergab die bathythermographische Bodenwassermessung Werte um 9,5°C, die Salinität lag mit 35 ‰ im normal marinen Bereich (MURRAY, 1970; Literatur siehe 2.1.2.2.).

### 2.1.2.2. Plymouth

Weitere untersuchte Arten stammen aus einer ebenfalls vorbehandelten Probe vom Kontinentalschelf, ca. 10 km südwestlich von Plymouth nahe der Eddystone Rocks (Tab. 1, Nr. 233; MURRAY, 1965, 1970). Die Probe wurde in feinsandigem Sediment zwischen 51–59 m Wassertiefe genommen. Zum Zeitpunkt der Probenentnahme (April 1962) betrug die Temperatur des Bodenwassers 7,5°C und die Salinität 35 ‰ (MURRAY, 1965).

Ein historischer Überblick über die Untersuchungen zur Foraminiferen-Fauna des Ärmelkanals findet sich bei MURRAY (1965, 1970), der auch einen Atlas über rezente Foraminiferen Großbritanniens publiziert (1971), in dem eine Bibliographie zu sämtlichen Veröffentlichungen über westeuropäische rezente Foraminiferen enthalten ist. Insbesondere ist hier die klassische Monographie über rezente Arten von WILLIAMSON (1858) zu nennen, in der verschiedene Lokalitäten des westlichen Ärmelkanals in die Untersuchung miteinbezogen wurden. In dieser Region arbeiteten ebenfalls LE CALVEZ & BOILLOT (1967) und HERON-ALLEN & EARLAND (1916); letztere studierten die Litoral-Fauna südlich Cornwalls, mit Plymouth als östlichsten Untersuchungspunkt. Die Fauna des Plymouth Distrikts wurde von WORTH (1904) und ebenfalls von HERON-ALLEN & EARLAND (1930) systematisch bearbeitet. BUCHANAN & HEDLEY (1960) und HEDLEY (1958, 1960a) veröffentlichten Beiträge zur Biologie einzelner Arten agglutiniertes Foraminiferen aus dieser Region. Die Lebensfauna des Christchurch Harbour wurde von MURRAY (1968) unter ökologischen Aspekten untersucht.

### 2.1.2.3. Süd Georgien

Individuen von *Miliammina arenacea* aus Süd Georgien, die in die Untersuchung miteinbezogen wurden, entstammen ebenfalls J.W. MURRAY's Kollektion (Tab. 1, Station ohne Nummer; 823 m). Ökologische Daten über das Probenentnahmegebiet standen nicht zur Verfügung (vgl. hierzu „Antarktis-Proben“, LINDENBERG-Kollektion).

### 2.1.2.4. Kontinentalhang Antarktis

Die Proben wurden im Februar/März 1971 von H.G. LINDENBERG in der Mackenzie-See am antarktischen Kontinentalhang in 329 bis 2688 m Tiefe genommen (Tab. 1, Nr. 5082, Nr. 5087, Nr. 5090; LINDENBERG & AURAS, 1984). Das überwiegend glazial marine Sediment besteht aus feinkörnigen, terrigenen Tonen mit einem nur geringen organischen Anteil. Der CaCO<sub>3</sub>-Gehalt liegt unter 5 %, der organogene Silizium-Anteil setzt sich innerhalb der 329 m-Probe (Nr. 5087) überwiegend aus Schwammnadeln, in den tiefer genommenen Proben (Nr. 5082: 1006 m; Nr. 5090: 2688 m) hauptsächlich aus Radiolariengehäusen zusammen. Der Anteil an gelöstem und kolloidalem Eisen und anderen anorganischen Mineralien ist hoch (LINDENBERG & AURAS, 1984).

Der Wasserkomplex dieser Region ist deutlich geschichtet in ein Oberflächenwasser (–1,7°C/32,77 ‰) und ein Hangwasser, dessen Temperatur und Salinität sich nur sehr wenig von 400 m (0,73°C/34,686 ‰) auf 3000 m Wassertiefe (–0,11°C/34,677 ‰) ändern. Das gesamte Probenprofil liegt unter der CCD. Das Biotop dieses Gebiets ist stärkeren Bodenströmungen ausgesetzt (LINDENBERG & AURAS, 1984).

Zusammenfassende Darstellungen über Veröffentlichungen zur antarktischen Foraminiferen-Fauna gaben ECHOLS & KENNETH (1973), BOLTOSKOY & WRIGHT (1976) und DOUGLASS & WOODRUFF (1981). BRADY (1884) lieferte das erste fundamentale Werk über rezente benthische Tiefsee-Foraminiferen („Challenger-Expedition 1873–1876“), das später von BARKER (1960) taxonomisch überarbeitet wurde. WIESNER (1931) untersuchte die Fauna aus dem Gebiet Mackenzie-See, Heard Island, Kerguelen-Plateau („Deutsche Südpolar-Expedition 1901–1903“), aus dem auch die hier bearbeitete Kollektion LINDENBERG's stammt. WIESNER's Arbeit enthält 13 Tafeln mit 100 illustrierten Arten agglutiniertes Foraminiferen. Neuere, quantitativ-ökologische Untersuchungen zur Benthos-Fauna aus der nordöstlichen Antarktis, in die textulariide Arten miteinbezogen wurden, liegen von UCHIO (1960) und BANDY & ECHOLS (1964) vor. Material der südöstlichen Antarktis wurde von CORLISS (1979), BLANC-VERNET (1965) und MILAM & ANDERSON (1981) bearbeitet; letztere bestimmten u.a. über 70 textulariide Arten, von denen 30 Arten illustriert sind.

### 2.1.2.5. Suruga-Bucht (Japan)

Einzelne Exemplare von *Zaninettia brasiliensis* stellte H. KITAZATO zur Verfügung. Sie stammen aus der Suruga-Bucht, ca. 15 km südlich von Matuzaki aus 120 m Wassertiefe (Tab. 1, Nr. KT-79-18; IKEA & KITAZATO, 1980: Fig. 1, Nr. 85). Ökologische Daten über die Probenentnahme-Station standen nicht zur Verfügung.

## 2.2. Probennahme und Kultivierung

Das Ausgangsmaterial für die Kulturen bilden Sedimentproben, die aus dem Litoralbereich der beschriebenen Lokalitäten entnommen wurden (Tab. 1; Kap. 2.1.). Hierzu wurde die Sedimentoberfläche einschließlich des Bewuchses ca. 1/2 cm tief abgetragen und in Plastikschalen (250 ml) gegeben, die etwa bis zur Hälfte gefüllt wurden. Größere Metazoen wurden entfernt, da sie oft nach kurzer Zeit absterben und eine starke Bakterienvermehrung verursachen. Anschließend wurden die Schalen mit Meerwasser aufgefüllt und unter Wasserbedeckung blasenfrei geschlossen, um die Sediment-/Wasserbewegung während des Transports zu verringern; die Wassertemperatur konnte in einem mit Styropor isolierten Probenkoffer ca. 36 h annähernd konstant gehalten werden.

Es wurde versucht, die Tiere unter kontrollierten, möglichst naturgemäßen Bedingungen im Labor zu halten und zu kultivieren, d.h. juvenile Individuen zu züchten. Hierfür wurden die Proben in Aquarien (6 l) übertragen, die mit Belüftungsanlage und Umwälzpumpe ausgestattet sind sowie in Kristallisierschalen (250 ml) und als „Rohkulturen“ in thermokonstanten Kulturschränken mit einem 12 Stunden Hell-/Dunkel-Rythmus gehalten (20 W/25; Leuchtstoff-Röhren). Für die Kulturen der Warmwasser-Faunen wurde eine konstante Temperatur von 24°C, für die der Kaltwasser-Faunen von 17°C festgelegt (Tab. 2); tages- und jahreszeitliche Temperatur-Änderungen wurden nicht simuliert.

Tabelle 2.  
Daten zur Kultivierung.

Kultur	Temperatur [°C]	Salinität [‰]
1) Nordenham	17	7
2) New York	17	19
3) Bermuda	24	34
4) Watamu	24	36
5) Mombasa	24	36
6) Aqaba	24	41

Die Kultivierung unter konstanten Bedingungen gelang nicht immer, da z.B. durch Stromausfall Belüftung, Licht- und Temperaturregelung aussetzten, was zu starker Bakterien- oder Diatomeenvermehrung und damit zum Absterben der Kulturen führen konnte.

Durch Laborkultivierung hervorgerufene Artefaktbildungen in der Gehäusemorphologie und -mikrostruktur können jedoch für die hier erzielten Untersuchungsergebnisse ausgeschlossen werden, da bei vergleichenden Untersuchungen der Gehäuse von „Laborindividuen“ mit den unter natürlichen Verhältnissen der entsprechenden Lokalitäten gebauten Gehäusen (Tab. 1; Kap. 2.1.) keine Unterschiede festgestellt werden konnten.

Die Kulturgefäße wurden abgedichtet und mit Glasdeckeln verschlossen, um das Kulturwasser vor Verdunstung und Verunreinigung zu schützen. In regelmäßigen Abständen wurde die Salinität mittels eines Eintauchrefraktometers (Fa. Zeiss) kontrolliert, und verdunstetes Meerwasser auf bis zu einer vorher festgelegten Markierung durch destilliertes Wasser ersetzt; ein Wasserwechsel fand in den „Rohkulturen“ vierteljährlich statt. Als Kulturmedium diente gefiltertes Nordseewasser (Millepore-Filter, 0,45 µm), dessen Salinität entsprechend der Soll-Werte (Tab. 2) mittels Oberflächenverdunster bzw. durch Zugabe von destilliertem Wasser hergestellt wurde.

Einige Wochen nach der Probenaufsammlung stabilisierte sich die Zusammensetzung und die Populationsdichte der verschiedenen Foraminiferen-Arten innerhalb der „Rohkulturen“, die das Ausgangsmaterial für experimentelle Untersuchungen in „Isolierkulturen“ lieferten. Für die „Isolierkulturen“ wurden Individuen mit einem Pinsel von anhaftendem Detritus gesäubert und einzeln oder zu mehreren in Plexiglas-Behälter mit 15 ml Kulturmedium pipettiert. Da Gehäuse agglutinierter Foraminiferen häufig mit anderen Protozoen „verunreinigt“ sind, werden sie bei der Übertragung in die „Isolierkulturen“ mitgenommen, in denen sie sich stark vermehren können. Deshalb wurden isolierte Tiere in regelmäßigen Abständen, die sich nach dem Zustand der Kulturen richteten (mind. 14-tägig), in frisches Medium übertragen. Als Futter wurde *Chlorella* (Grünalgen) verwendet, die wöchentlich in Form einer Suspension (ca. 1/2 ml) in die „Isolierkultur“ pipettiert wurde (Zucht von *Chlorella*: GRELL, 1968).

Andere Nahrungsansprüche sind für *Miliammina fusca* anzunehmen, da Individuen innerhalb von *Chlorella*-„Isolierkulturen“ sterben. Um aufwendige Züchtungsreihen von Futterorganismen zu umgehen, wurden Kulturbehälter konstruiert, in denen isolierte Individuen durch ein Planktonnetz (75 µm) von der umgebenden „Rohkultur“ getrennt sind (Abb. 1). In derartigen „Halbisolationen“ findet über das Netz genügend Nahrungsaustausch mit der „Rohkultur“ statt.

## 2.3. Untersuchungsmethoden und Präparationstechniken

### 2.3.1. Lichtmikroskopie (LM)

Lebendbeobachtungen erfolgten mit einem Binokular (Kaltlichtquelle) und Inversions-Photomikroskop (Diavert, Fa. Leitz). Für die Beobachtung mit dem Inversionsmikroskop mußten die Tiere nicht umgesetzt werden, da die Plexiglasbehälter der „Isolierkulturen“ mit einem Glasboden ausgestattet sind und die „Halbisolationenkulturen“ in Glas-Petrischalen angelegt wurden.

### 2.3.2. Rasterelektronenmikroskopie (REM)

Für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung (REM; Cambridge Stereoscan 250 S) wurden die zuvor gereinigten (aqua dest.) Objekte luftgetrocknet. Die Beschichtung der Aluminiumträger durch eine Au/Pd-Legierung erfolgte mittels einer Sputteranlage (Fa. Balzers).

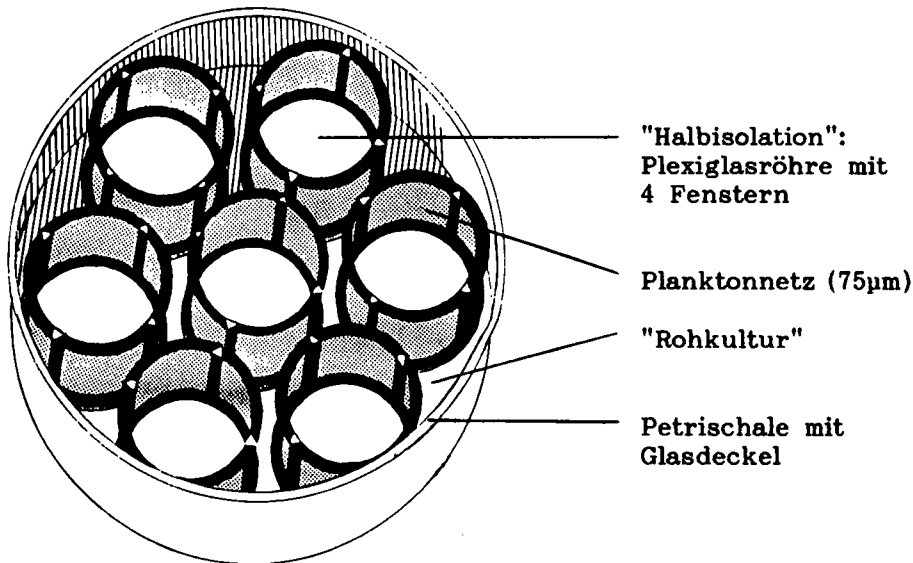


Abb. 1.  
Behälter für die „Halbisolierung“.

Die chemische Zusammensetzung von agglutinierten Fremdpartikeln, mineralisiertem Zement sowie mineralische Anteile organischer Zemente wurden durch die Energie-dispersive Analyse (EDAX) anhand spektrometrischer Punktmessungen oder mittels der Fensteranalyse in Kombination mit dem REM ermittelt.

### 2.3.3. Transmissionselektronenmikroskopie (TEM)

Zur Fixierung und Vorbereitung der Objekte für das Transmissionselektronenmikroskop (TEM; EM 9 S-2, Fa. Zeiss) wurden folgende Methoden angewendet:

Die Primärfixierung des gereinigten Einzelindividuums erfolgte in 3 %-iger Glutaraldehyd-Lösung (GA + 0,2 M NaCac + Kulturmedium; 30 min–1 h). Nach dreimaligem Auswaschen in 0,2 M Natriumcacodylat-Puffer wurde mit 2 %-iger Osmiumtetroxid-Lösung nachfixiert ( $\text{OsO}_4$  + 0,2 M NaCac + Kulturmedium; 1–2 h) und wiederum gründlich mit Pufferlösung ausgewaschen.

Für die anschließende Dekalzifikation wurde das Objekt in einen Agar-Block eingebettet. Karbonat-agglutinierende Foraminiferen wurden mit 0,1 M Eisessigsäure-Lösung oder mit 0,05 %-iger EGTA- bzw. EDTA-Lösung behandelt (1–7 h).

Für die weitere TEM-Präparation wurde das Individuum in aqua dest. ausgewaschen und stufenweise in aufsteigender Acetonreihe dehydratisiert (10 %, 30 %, 50 % etc. je 10 min, 100 % 3x je 10 min).

Anschließend wurde das Exemplar mit Epon-Aceton-Gemisch infiltriert (1 : 1; 24 h) und danach zur Vermeidung von Blasenbildung in einer geringen Menge Epon 812-Gemisch im Wärmeschrank vorpolymerisiert (45°C; 2 h). Für die endgültige Auspolymerisation wurde das im Agar-Block befindliche Individuum orientiert auf den Boden einer Beem-Kapsel (Fa. Plano) eingesetzt, und die Kapsel mit frischem Epon 812-Gemisch aufgefüllt (45°C, 55°C, 60°C je 24 h).

Der ausgehärtete Eponblock wurde mit einer Rasierklinge so zugespitzt, daß das Objekt auf der Spitze einer Pyramide mit trapezförmiger Anschnittfläche zu liegen kommt. Mit einem Ultramikrotom (Om U 3, Fa. Reichert; Dupont-Diamantmesser) wurden Ultradünnschnitte angefertigt und auf Trägernetze aufgenommen (Kupfer; 200 mesh, Fa. Balzers).

Die Doppel-Kontrastierung der Schnitte erfolgte mittels gesättigter Uranylacetat-Lösung in Methanol (50 %; 20 min, abgedunkelt) und anschließend mittels wäßriger Bleicitrat-Lösung (10 min; Zwischenwässerungen mit aqua dest.).

### 2.3.4. Spezielle Untersuchungstechniken und Versuchsdurchführungen

Da bei der Lufttrocknung biologischer Objekte mit Veränderungen (Artefaktbildungen) zu rechnen ist, wurde zur Kontrolle die REM-Untersuchung der organischen Zementstrukturen (Kap. 4.1.1.) an Exemplaren wiederholt, die mit anderen Methoden präpariert wurden.

- Kritische-Punkt-Trocknungsmethode: Hierfür wurden fixierte Individuen der Laborkulturen über eine aufsteigende Äthanol-Reihe dehydratisiert und anschließend in flüssigem  $\text{CO}_2$  „critical-point“-getrocknet.
- Kühltischmethode („SEM-freeze-etching“; BARDELE, HUTTENLAUCH & SCHOPPMANN, 1986): Sowohl lebende als auch fixierte Individuen wurden mittels einer Bruchvorrichtung in flüssigem Stickstoff manuell gebrochen und innerhalb einer Präparatehalterung in die Gefrierkammer eines „Emscope cryo sputters“ eingebracht, in der der Stickstoff unter atmosphärischem Druck durch Argon ersetzt wurde. Anschließend wurden die Bruchflächen des Präparats in einer vorgekühlten Arbeitskammer durch Vakuumsublimation des Eises geätzt und mit Au/Pd besputtert. Während der REM-Beobachtung (Cambridge Stereoscan 250 Mk II) wurde die Probe auf einem Kühltisch durch flüssigen Stickstoff gekühlt.
- Zusätzlich zur REM-Untersuchung wurden fixierte Individuen im TEM studiert.

Die vergleichenden Untersuchungen mittels der verschiedenen Präparationsmethoden ergaben dieselben Resultate, d.h. es erfolgten keine Artefaktinterpretationen: Fixierungen wurden durchgeführt, um postmortale Veränderungen durch Zytolyse auszuschließen, „critical-point“-Trocknung, um mögliche, durch Lufttrocknung auftretende Schrumpfungseffekte zu vermeiden und „freeze-etch-scanning“, um Veränderungen aufgrund der chemischen Fixations-Behandlung erkennen zu können.

TEM-Untersuchungen erfolgten an Individuen, die innerhalb von „Rohkulturen“ auf ihrem natürlichen Substrat gehalten wurden. Probleme ergaben sich bei der Desilifikation von Gehäusen, in denen vereinzelt, z.T. sogar vorherrschend silikatische Fremdpartikel enthalten sind (z.B. bei *Miliammina fusca*). Versuche mit gesättigter alkoholischer Ammoniumfluoridlösung (1 %  $\text{NH}_4\text{F}$  in 96 % Äthanol; NETZEL, 1983) oder mit  $\text{HF}/\text{H}_2\text{SO}_4$ -Lösung verschiedenster Konzentrationen verliefen negativ, da nach 24-stündiger Behandlung größere Partikel

erhalten blieben, oder aber nach über 48-stündiger Behandlung die SiO<sub>2</sub>-Partikel zwar gelöst, jedoch auch feine organische Strukturen zerstört wurden.

Eine alternative Lösung dieses Problems wurde eingegangen, indem Individuen der betreffenden Arten innerhalb von „Isolierkulturen“ auf CaCO<sub>3</sub>-Sediment (Fa. Merck) kultiviert und neu gebaute Kalkkammern mit den schonenderen Dekalzifikationsmethoden gelöst werden konnten.

Für die Untersuchung des Gehäusewachstums (Kap. 5.) wurden Individuen der „Roh-“ und „Isolierkulturen“ täglich beobachtet. Kammerbau-aktive Individuen sammeln Sedimentpartikel um die Gehäuse, die in der Regel undurchsichtig sind und somit eine detaillierte lichtmikroskopische Beobachtung am lebenden Objekt behindern. Auch im Versuch angebotene transparente Partikel (Glassplitter, Polystyrolkugeln) erlaubten keinen genügenden Einblick in den Kammerbauvorgang. Deshalb wurde der Wachstumsprozeß des Gehäuses hauptsächlich durch vergleichende REM-Studien an Gehäusen verschiedener Morphogenesestadien bestimmt.

Zu diesem Zweck wurden die einzelnen Individuen mitsamt der Detritushülle mit einem Pinsel vom Substrat gelöst und vorsichtig aus der Detritushülle herauspräpariert. Anschließend wurden sie in ein 70 %-iges Ethanol/aqua dest.-Gemisch gegeben, auf einen REM-Träger gebracht und luftgetrocknet.

### 3. Biologie

Lebensweise, Nahrungsansprüche und Reproduktionsmodus sind bei agglutinierten Foraminiferen nur sehr lückenhaft bekannt; sie stehen daher nicht zu Vergleichszwecken mit anderen Foraminiferengruppen zur Verfügung. Im folgenden wird auf verschiedene Lebendbeobachtungen eingegangen, die während der Probennahme und Laborkultivierung anfielen.

#### 3.1. Lebendbeobachtungen

Durch Untersuchungen von Proben ungestörter Oberflächensedimente aus dem Litoralbereich der verschiedenen Stationen (Tab. 1; Kap. 2.1.), konnten unterschiedliche vertikale Siedlungstiefen agglutiniertes Arten festgestellt werden: Danach besitzen *T. cf. T. aperturalis*, *T. candeiana kenyaensis* und *V. oviedoiana* eine epibenthische/epiphytische Lebensweise. Alle paratrochaminiden und trochaminopsiden Arten bevorzugten die Sedimentoberfläche, während *T. inflata*, *R. cf. R. pseudobacillaris* und *S. earlandi* auch ins Sediment eindringen; *Miliammina fusca* und *M. oblonga sabulosa* weisen eine überwiegend endobenthische Lebensweise auf (Tab. 3).

Die Foraminiferen, die bei der Probennahme in den Behältern künstlich mit Sediment überschichtet wurden, arbeiteten sich innerhalb von ca. 24 Stunden durch mehrere Zentimeter starke Sedimentlagen wieder in den Bereich der Oberflächenschicht entsprechend ihrer artgemäßen Siedlungstiefe hinauf.

Kennzeichnend für lebende Individuen ist u.a. die typische Lebensstellung der Tiere: Alle o.g. epibenthischen Arten nehmen eine vertikale, mit der Gehäuseapertur zum Substrat gerichtete Position ein. Clavuli-

nen, *R. cf. R. pseudobacillaris* und *Bathysiphon* sp. sind häufig mit der Apertur im Sediment vergraben, aus dem das übrige Gehäuse schräg herausragt. Zieht man es heraus, so ist im Apertur-Bereich eine Detritusan-sammlung zu finden (Taf. 1, Fig. 1). Auch *M. fusca* und *M. oblonga sabulosa*, die meist dicht unter der Sedimentoberfläche liegen, haben einen solchen Detritus„stopfen“ an der Apertur.

Nachdem die Tiere in „Isolierkulturen“ übertragen wurden, verhielten sie sich unterschiedlich lebhaft, um ihre typische Lebensstellung einzunehmen: Liegende *T. candeiana kenyaensis* stellten ihre Gehäuse innerhalb von 10 Minuten in eine aufrechte Position, während *C. angularis*, *V. oviedoiana* und *M. fusca* hierfür etwa 30 Minuten benötigten; *P. simplissima* drehte ihr Gehäuse innerhalb von durchschnittlich 40 Minuten von der Spiral- auf die Umbilikalseite.

Viele agglutinierte Arten sind durch eine charakteristische, durch das Gehäuse durchscheinende Zytoplasmafärbung (Tab. 3) gekennzeichnet, die auf Lipide und/oder Chloroplastenpigmente endoplasmatischer Algen zurückgeführt werden kann. Die Algen- bzw. Lipidkonzentration ist in den ältesten Gehäusekammern am dichtesten, dagegen ist die jüngste Kammer im allgemeinen nur schwach gefärbt.

Tabelle 3.  
Lebensweise und Zytoplasmafärbung.

Art	Lebensweise	Zytoplasmafärbung
<i>T. cf. T. aperturalis</i>	epibenthisch/	orange
<i>T. candeiana kenyaensis</i>	epiphytisch	orange
<i>V. oviedoiana</i>		oliv, orange
<i>P. bermudaensis</i> n. sp.	bevorzugt	braun – orange
<i>P. simplissima</i>	epibenthisch	braun – orange
<i>P. cf. P. clossi</i>		braun – orange
<i>T. irregularis</i> n. sp.		braun – orange
<i>T. mombasaensis</i> n. sp.		braun – orange
<i>T. inflata</i>	epibenthisch/	braun – orange
<i>C. angularis</i>	endobenthisch	orange
<i>C. difformis</i>		orange
<i>C. nodosaria</i>		orange
<i>Bathysiphon</i> sp.		farblos
<i>R. cf. R. pseudobacillaris</i>		farblos, oliv
<i>S. earlandi</i>		farblos
<i>M. fusca</i>	bevorzugt	farblos, braun, oliv
<i>M. oblonga sabulosa</i>	endobenthisch	farblos

#### 3.2. Pseudopodien

Durch Beobachtungen mit dem Inversionsmikroskop konnten eindeutige Aussagen zur Vitalität der Tiere getroffen werden, da diese innerhalb weniger Minuten nach ihrer Übertragung in eine „Isolierkultur“ Pseudopodien aus der Apertur herausstrecken. Die Pseudopodien sind anfänglich recht steif, verzweigen sich nur selten und schwingen innerhalb der Wassersäule scheinbar suchend hin und her (Taf. 1, Fig. 1). Bei Kontakt mit dem Glasboden bleiben sie mit diesem verbunden und wachsen schnell. Dabei gabeln sie sich häufiger, vernetzen untereinander (Taf. 1, Fig. 2) und können breitflächige Anastomosen ausbilden.

Innerhalb des Pseudopodiennetzwerks ist eine bidirektionale Strömung ausgebildet (JAHN & RINALDI, 1959), die durch die zahlreichen, stark lichtbrechenden „Körnchen“, die diesen Strömungen folgen, deutlich hervortritt (Taf. 1, Fig. 2): Die eine fließt aus der Gehäu-

seapertur heraus und verlängert die Pseudopodien, währenddessen sich die andere entgegengesetzt in das Gehäuse zurückbewegt. Interessanterweise ist bei *M. fusca* die „Körnchenströmung“ weniger stark ausgeprägt als bei allen anderen untersuchten Arten. FRANKEL (1975) stellte fest, daß bei isolierten *M. fusca*-Individuen einzelne geradlinige, dagegen bei im Sediment lebenden Individuen deutlich gebündelte Pseudopodien ausgebildet werden, die außerdem mehr „Körnchen“ enthalten. Die „Körnchen“ wurden bei *Bathysiphon* sp. als Kinetozysten gedeutet, die entsprechend den Kinetozysten von Heliozoen vermutlich zur Anheftung von Futterorganismen dienen und bei *Bathysiphon* sp. auch am Partikeltransport während des Gehäusebaus beteiligt sein können (BERTHOLD, 1980 (= *Siphonamina anulifera*, nom. nud.)).

*Valvulina oviedoiana* entwickelt äußerst viele Pseudopodien, die häufig in Bündeln angeordnet liegen und untereinander durch zahlreiche Anastomosen verbunden sind (Taf. 1, Fig. 3). Dagegen wurden bei *Bathysiphon* sp., *M. fusca* und bei Clavulinen vermehrt geradlinige und seltener sich verzweigende Pseudopodien beobachtet. Eine Gruppierung der Arten anhand typischer Pseudopodienmorphologien und/oder Fortbewegungsweisen gelang nicht, da ein generelles Variationspektrum bei allen Arten wiederzufinden ist.

In „Rohkulturen“ bewegen sich *T. candeiana kenyaensis*, *T. cf. T. aperturalis* und *V. oviedoiana* zur Lichtquelle, was möglicherweise mit den endoplasmatischen Algen in Zusammenhang steht. Häufig erklimmen die Tiere die Wände der Behälter und sitzen dort mehrere Tage unbeweglich unter der Wasseroberfläche. Die Gehäuse dieser Tiere können durch einzelne dickere organische Stränge an der Glaswand befestigt sein. Nach Berührung dieser Gehäuse mit einem Pinsel erfolgte keine Reaktion; gewöhnlich reagieren die Tiere bei Berührung oder Erschütterung, indem sie ihre Pseudopodien vom Untergrund lösen, im Bereich der Gehäusemündung spiralförmig anziehen und in das Gehäuse zurückziehen. *Clavulina*-Arten reagieren besonders erschütterungsempfindlich.

Wiederholt wurde beobachtet, daß sich *T. candeiana kenyaensis*, *T. cf. T. aperturalis* und ebenfalls *V. oviedoiana* von der Wand des Behälters lösen und mit ihrem ausgespannten Pseudopodiennetzwerk an die Unterseite der Wasseroberfläche anhängen. Wird in den Behältern ein Wasserwechsel vorgenommen, so werden beim Einfüllen neuen Wassers viele Tiere von der Sedimentoberfläche und ebenfalls von der Glaswand abgehoben und durch die Oberflächenspannung des Wassers mit aufgetrieben. Nach wenigen Minuten breiten sie ihr Pseudopodiennetzwerk aus. Entsprechende experimentelle „Aufschwemm-Versuche“ mit kalkschaligen benthischen Arten liegen von RICHTER (1965) vor. Aus dem Verhalten der Laborindividuen können Rückschlüsse auf vor-Ort-Beobachtungen gezogen werden, die in der Gezeitenzone an der Hochwasserlinie der Watamu-Probenentnahme-Station (Tab. 1; Kap. 2.1.) gemacht wurden: Bei der Probenaufsammlung während der Ebbe wurde festgestellt, daß an einer Lokalität, an der *T. candeiana kenyaensis* individuenreich vertreten war, bei der darauffolgenden Ebbe nahezu keine Textularien mehr vorhanden waren. Es ist anzunehmen, daß die Individuen während des Flutstroms passiv verdriftet wurden, wie RICHTER (1965) dies bei lebenden epibenthischen kalkschaligen Foraminiferen in der Gezeitenzone des Jade-Gebietes beobachtete: Die Tiere wurden bei Flut-

strom von der Sedimentoberfläche abgehoben und durch passives Liegen auf oder aktives Hängen unter der Wasseroberfläche von der Niedrig- zur Hochwasserlinie verdriftet. Hierbei kann nach RICHTER (1965) eine Anreicherung und Selektion epibenthisch lebender Arten stattfinden. Für palökologische Interpretationen bedeutet dies, daß nicht alle Anreicherungen und Selektionen postmortal erfolgen.

### 3.3. Nahrung

Im Zytoplasma von agglutinierten Arten treten oftmals Algen auf (Tab. 4), die nicht als Symbionten aufzufassen sind sondern der Foraminifere als Nahrung dienen, da in Vakuolen oftmals Überreste verdauter Algen oder leere Frusteln pennater Diatomeen beobachtet wurden (Taf. 1, Fig. 4-6).

Ein Zusammenhang zwischen der Art der aufgenommenen Nahrung und der Plasmafärbung (Tab. 3; Kap. 3.1.) konnte für *T. candeiana kenyaensis* und für *C. nodosaria* nachgewiesen werden: Die Individuen, die innerhalb von „Isolierkulturen“ ausschließlich mit der Grünalge *Chlorella* gefüttert wurden, nahmen in den jüngsten Gehäusekammern eine grüne Färbung an, während die älteren Kammern anfänglich noch orange und nach ein bis zwei Wochen ebenfalls grün gefärbt oder verblaßt waren.

Mit Ausnahme von *M. fusca* nahmen alle isolierten Individuen der in Tab. 4 aufgeführten Arten *Chlorella*-Zellen als Nahrung auf. Hierbei werden diese mit dem zum Gehäuse gerichteten Zytoplasmastrom der Pseudopodien transportiert und rings um die Gehäuseapertur akkumuliert. Während der Nahrungsaufnahme sitzen die Tiere mehrere Stunden unbeweglich auf einem Standort innerhalb des *Chlorella*-Walls.

*Miliammina fusca* akkumuliert ebenfalls *Chlorella*-Zellen, stirbt jedoch nach ca. 2-wöchiger Isolierung. Vermutlich ist diese Art auf eine Ernährung durch pennate Diatomeen spezialisiert, die bei TEM-Untersuchungen häufig gefunden wurden (Taf. 1, Fig. 6). Im aufgelockerten, lakunären Plasmasystem der jüngsten Kammer lagen leere Frusteln, woraus zu schließen ist, daß diese nach der Verdauung des Diatomeen-Plasmas exocytiert werden. FRANKEL (1975) beobachtete, daß *M. fusca* Diatomeen und außerdem Dinoflagellaten ingestierte.

Textularien und Clavulinen hinterlassen in „Rohkulturen“ auf mit Braunalgen bewachsenen Korallen- und Bryozoenbruchstücken kreisrunde Weidespuren. Gibt man getrocknete Blätter von *Zostera marina* in eine Kultur ein, so sind sie nach ca. 24 Stunden von Textularien und Clavulinen besiedelt, die die Zellulose aufnehmen und dabei Löcher in den Blättern hinterlassen können. Neben Zellulose, *Chlorella* und pennaten Diatomeen ingestiert *T. candeiana kenyaensis* Ciliaten, die bei TEM-Untersuchungen in Plasma-Vakuolen wiederzufinden sind (Taf. 1, Fig. 7).

Bei trochamminiden Arten, die in „Rohkulturen“ während einer Diatomeen-Blüte lebten, konnte eine vermehrte Reproduktionstätigkeit festgestellt werden, was vermutlich auf ein optimales Nahrungsangebot zurückgeführt werden kann. Von *Trochammina* cf. *T. quadriloba* wurde berichtet, daß diese bei experimentellen Fütterungsversuchen pennate Diatomeen bevorzugte (SALAMI, 1976).



Tabelle 4.

Nahrung.

T = TEM-Beobachtung; L = LM-Beobachtung.

		Ciliaten				
		Kieselalgen				
		(pennate Diatomeen)				
		Grünalgen				
		(Chlorella)				
		Braunalgen				
		(nicht ident.)				
		Zellulose				
		(u.a. <i>Z. marina</i> )				
		Detritus				
<i>Bathysiphon</i> sp. . . . .	.	L	.	.	L	.
<i>M. fusca</i> . . . . .	T	.	.	.	L	.
<i>M. oblonga sabulosa</i> . . . . .	.	L	.	.	L	.
<i>R. cf. R. pseudobacillaris</i> . . . . .	.	L	.	.	L	.
<i>S. earlandi</i> . . . . .	.	L	.	.	L	.
<i>T. inflata</i> . . . . .	.	L	.	.	.	.
<i>P. bermudaensis</i> , n. sp. . . . .	L	L	.	.	.	.
<i>P. cf. P. clossi</i> . . . . .	L	L	.	.	.	.
<i>P. simplissima</i> . . . . .	L	L	.	.	.	.
<i>T. irregularis</i> , n. sp. . . . .	T	L	.	.	.	.
<i>T. mombasaensis</i> , n. sp. . . . .	T	L	.	.	.	.
<i>T. cf. T. aperturalis</i> . . . . .	.	L	L	L	.	.
<i>T. candeiiana kenyaensis</i> . . . . .	T	.	L	L	L	.
<i>V. oviedoiana</i> . . . . .	.	L	.	L	.	.
<i>C. angularis</i> . . . . .	.	L	L	L	L	.
<i>C. difformis</i> . . . . .	.	L	L	L	L	.
<i>C. nodosaria</i> . . . . .	.	L	L	L	L	.

(T: TEM Beobachtung;

L: LM Beobachtung)

Fütterungsversuche mit abgetöteten Artemien-Nauplien verliefen bei den hier untersuchten Arten *M. fusca*, *P. cf. P. clossi*, *T. candeiiana kenyaensis* und *V. oviedoiana* negativ, d.h. eine Abhängigkeit ihrer Bewegungsrichtung von der räumlichen Verteilung der Larven ließ sich nach 3-tägiger Beobachtung nicht erkennen. Nahrungsvakuolen mit Crustaceen-Muskelgewebe, wie sie bei spinosen planktonischen Foraminiferen auftreten (HEMLEBEN & SPINDLER, 1983), konnten bei TEM-Untersuchungen nicht nachgewiesen werden.

### 3.4. Reproduktion

In „Isolierkulturen“ fanden Reproduktionen von Mitte März bis Anfang Mai statt (*M. fusca*, *R. cf. R. pseudobacillaris*, *P. cf. P. clossi*, *C. angularis*), eine weitere Reproduktionsphase zeichnete sich Mitte Juli bis Ende August ab (*T. cf. T. aperturalis*, *C. angularis*, *V. oviedoiana*). Auch in „Rohkulturen“ konnten während der beiden Reproduktionsmaxima juvenile Individuen der o.g. Gattungen festgestellt werden. Ein Lebenszyklus dauert bei *T. can-*

*deiiana kenyaensis*, *T. cf. T. aperturalis* und *V. oviedoiana* ca. 6 Monate, *Paratrochammina* cf. *P. clossi* reproduzierte mehrmals im Jahr. SLITER (1968) gab für *Trochammina inflata* und *T. pacifica* 70-tägige Reproduktionszyklen an.

Aussagen zum Reproduktionsmodus können nicht getroffen werden, da zur Zeit der ersten Beobachtung die Juvenilen bereits im Prolokulus- bzw. 2-Kammer-Stadium waren. Verschiedene Beobachtungen deuten darauf hin, daß es sich um asexuelle Fortpflanzungen handelte, bei denen das Zytoplasma des Elterntieres in eine Reproduktions„zyste“ einfließt, in der sich multiple Plasmateilung und anschließende Gehäusebildung vollziehen. In „Rohkulturen“ konnten bei *C. angularis* und *T. cf. T. aperturalis* Reproduktions„zysten“ mit juvenilen Individuen nachgewiesen werden. Die „Zysten“ waren aus Detritus aufgebaut und flächenhaft mit organischem Material ausgekleidet. Fig. 8 (Taf. 1) zeigt eine juvenile *T. cf. T. aperturalis*, die aus der „Zyste“ entnommen und in eine „Isolierkultur“ übertragen wurde. Die Prolokuli der Juvenilen-Generation waren ca. 60 µm groß (Gamonten?) im Vergleich zu dem nur 40 µm großen Prolokulus des Elterntieres (Agamont?; Taf. 1, Fig. 9, 10a,b).



Die Anzahl der juvenilen *T. cf. T. aperturalis*, und ebenfalls die der juvenilen Clavulinen wird auf 60 bis 80, die von *P. cf. P. clossi* auf 20 geschätzt. Vermutlich werden die endoplasmatischen Algen bzw. Lipide von dem elterlichen Zytoplasma an die Nachkommen weitergegeben, da 1–2-Kammerstadien bereits die typischen Zytoplasma-Färbungen zeigten (Tab. 3; Kap. 3.1.).

Bei *Trochammina cf. T. quadriloba* (SALAMI, 1976) und verschiedenen benthischen kalkschaligen Foraminiferen finden asexuelle Zytoplasmateilungen ebenfalls extrathalam, innerhalb einer Reproduktions„zyste“ statt (MYERS, 1936; GRELL, 1957–59; LUTZE & WEFER, 1980).

### 3.5. Zusammenfassung der Ergebnisse

Die untersuchten lebenden textulariidien Arten sind Vertreter der litoralen In- und Epifauna, die auch in den Laborkulturen ihre arttypische vertikale Siedlungstiefe und Lebensstellung einnehmen.

Viele Arten weisen eine auf endoplasmatische Algen und/oder Lipide zurückzuführende braune, orange oder olive Zytoplasmafärbung auf. TEM- und LM-Untersuchungen deuten auf eine dominierend herbivore (Braunalgen, Kieselalgen, Zellulose) und/oder detritivore Ernährungsweise hin. Isolierte Tiere konnten, mit Ausnahme von *Miliammina fusca*, mit der Grünalge *Chlorella* gefüttert werden.

Alle Arten bilden typische granuloretikulose Pseudopodien aus, die eine bidirektionale Plasmaströmung aufweisen. Die verschiedenen Arten zeigten in „Isolierkulturen“ keine spezifischen Pseudopodien-Morphologien und Fortbewegungsweisen. Als eine besondere Anpassung an die Lebensweise in der Gezeitenzone wird die Fähigkeit epibenthischer Sandschaler gedeutet, sich mit ihrem ausgedehnten Pseudopodiennetzwerk an die Unterseite der Wasseroberfläche anzuhängen.

In den Laborkulturen reproduzierten Arten der Gattungen *Miliammina*, *Reophax*, *Paratrochammina*, *Textularia*, *Valvulina* und *Clavulina*. Reproduktionsmaxima liegen im März/April und Juli/August. Bei der asexuellen Fortpflanzung finden die Zytoplasmateilungen vermutlich extrathalam innerhalb einer Reproduktions„zyste“ statt; Gametogenese konnte nicht beobachtet werden.

## 4. Gehäusestruktur und -zusammensetzung

### 4.1. Zemente

Das agglutinierte Foraminiferen-Gehäuse ist aus Fremdpartikeln zusammengesetzt, die durch einen Zement verkittet sind. Dieser kann aus organischer Substanz und eingelagertem mineralischem Anteil (Kap. 4.1.1.) oder aus Kalzit bestehen (Kap. 4.1.2.).

#### 4.1.1. Organische Zemente

Organische Zemente wurden in der älteren Literatur als „Hornsubstanz“, „Chitin“, „Pseudochitin“ oder „Tektin“ bezeichnet (RHUMBLER, 1894; GALLOWAY, 1933; HYMAN, 1940; POKORNY, 1958; LOEBLICH & TAPPAN,

1964a; BOLTOVSKOY & WRIGHT, 1976 u.a.). Färbetechniken wiesen Glykoproteine nach, die u.a. aus sauren Mukopolysacchariden bestehen (HEDLEY, 1958, 1962, 1963; BUCHANAN & HEDLEY, 1960 a). Über die morphologische Ausbildung dieser Zemente ist, mit Ausnahme von wenigen Einzelbeobachtungen, nichts bekannt.

Bei den hier untersuchten organisch zementierten Foraminiferen wurden morphologisch unterschiedliche Zementtypen nachgewiesen, die in Individuen derselben Art übereinstimmend ausgebildet sind und als konstantes Artmerkmal angesehen werden können.

Die Arten lassen sich in vier Zement-Morphogruppen einteilen (Tab. 5; Kap. 4.1.1.6.), die im folgenden dargestellt werden. Bei allen Arten erfolgte die rasterelektronenmikroskopische Zement-Untersuchung an aufgebrochenen Kammerwänden, da die Gehäuse entweder mit einer „outer organic lining“ (OOL; Kap. 4.3.2.) überzogen sind, oftmals verunreinigt sind, oder die Partikel an der Gehäuseoberfläche besonders dicht angeordnet liegen.

#### 4.1.1.1. Organische Stränge (Morphotyp 1)

*Miliammina fusca* (BRADY) (Taf. 2, Fig. 1-7)

*Cystammina pauciloculata* (BRADY)

*Cyclammina orbicularis* BRADY (Taf. 2, Fig. 8)

*Cyclammina pusilla* BRADY (Taf. 2, Fig. 9)

*Cyclammina trullissata* (BRADY)

Die Gehäuse der in Gruppe 1 zusammengefaßten Arten weisen eine hohe Partikeldichte auf, da die Zwickel zwischen den größeren Partikeln mit kleinsten Gehäusebausteinen (<3 µm) ausgefüllt sind. Dementsprechend sind nur geringe intergranulare Abstände von max. 1 µm zu beobachten.

Innerhalb des intergranularen Raums liegen regelmäßig angeordnete, isolierte organische Stränge, die die Fremdpartikel miteinander verbinden. Bei *M. fusca* sind die Stränge am deutlichsten ausgebildet und bedecken dicht angeordnet die gesamte Oberfläche jedes einzelnen Bausteins (Taf. 2, Fig. 1,2). Selbst Partikel von <1 µm Korngröße werden auf diese Weise zementiert (Taf. 2, Fig. 3, Pfeil). An den Ansatzstellen der Stränge an den Bausteinen sind ihre Enden häufig verzweigt (Taf. 2, Fig. 4,5; Pfeile). Die Länge der Stränge schwankt in Abhängigkeit von der Bausteintextur zwischen 0,1 und 0,5 µm. Der Durchmesser liegt relativ konstant im 30 nm-Bereich.

TEM-Studien an Kammern aus Kalkpartikeln, die *M. fusca* in „Isolierkulturen“ baute, bestätigen die REM-Ergebnisse (Taf. 2, Fig. 6,7). Außerdem fanden sich im mittleren Bereich der Stränge vereinzelt elektronendichte Knoten von bis zu 50 nm Durchmesser (Taf. 2, Fig. 7). Sie sind vermutlich im Zusammenhang mit der Strang-Genese zu sehen, da sie nur in neu gebauten Kammern nachgewiesen werden konnten. Auch die regelmäßige Anordnung der Knoten, die ebenfalls in Zweierreihen vorliegen können, spricht für ihre generative Funktion.

Sämtliche untersuchten Individuen von *M. fusca* zeigten eine übereinstimmende Verteilungsdichte der Stränge, sowohl innerhalb der jüngsten als auch älterer Kammern der entsprechenden Gehäuse.

Organische Stränge vergleichbarer Morphologie fanden sich in Gehäusen von *C. pauciloculata*, *C. orbicularis*

(Taf. 2, Fig. 8), *C. pusilla* (Taf. 2, Fig. 9) und von *C. trullisata*. Bei diesen Arten sind die Stränge jedoch nur im engeren Kontaktbereich der Partikel zu beobachten und fehlen innerhalb intergranularer Abstände von  $>0,5 \mu\text{m}$ . Die Partikel werden, anders als bei *M. fusca*, durch gruppenweise gebündelte Stränge angeheftet (Taf. 2, Fig. 9).

#### 4.1.1.2. Organische Netze (Morphotyp 2)

- + *Recurvoides contortus* EARLAND (Taf. 3, Fig. 6)
- Spiroplectammina earlandi* (PARKER) (Taf. 3, Fig. 5)
- Trochammina inflata* (MONTAGU) (Taf. 3, Fig. 1-4)
- „*Textularia*“ *palustris* WARREN
- +: Zuordnung zu Zementgruppe 2 fraglich

Die Gehäuse von *S. earlandi*, *T. inflata* und „*T.*“ *palustris* sind aus feinkörnigen Sedimentpartikeln aufgebaut ( $<10 \mu\text{m}$ ), die im Vergleich zu denen der Gruppe 1 lockerer, mit intergranularen Abständen von max.  $2 \mu\text{m}$  agglutiniert werden. Bei *R. contortus* liegen die Partikelabstände in ähnlicher Größenordnung, hier sind allerdings Bausteine von bis zu ca.  $50 \mu\text{m}$  Durchmesser enthalten.

Zement-Morphotyp 2 umfaßt Arten, die mittels eines fibrösen Maschenwerks Fremdpartikel agglutinieren (Taf. 3, Fig. 1-6). Einzelne, etwa vertikal von der Bausteinoberfläche projizierende Stränge, sind im intergranularen Raum zu einem dreidimensionalen Netzwerk von Strängen verflochten (Taf. 3, Fig. 4). Bei Partikelabständen von  $<0,5 \mu\text{m}$  treten isoliert stehende Stränge auf, deren Morphologie mit der in Gruppe 1 vergleichbar ist (Taf. 3, Fig. 3-5; Pfeile).

Das organische Netzwerk kann bei *T. inflata* innerhalb einer Kammer und im Vergleich verschiedener alter Kammern desselben Gehäuses eine unterschiedliche Maschendichte aufweisen. Bei *S. earlandi* und „*T.*“ *palustris* ist das Netzwerk schwierig nachzuweisen, da die Gehäusewände nur ca.  $3 \mu\text{m}$  stark sind und dementsprechend wenig Zement im intergranularen Raum untersucht werden kann.

*R. contortus* nimmt in dieser Gruppe eine Sonderstellung ein: Es finden sich Kammerbereiche, in denen die Bausteine nur an ihren Berührungspunkten mit organischer Substanz befestigt sind, wie es in dieser Form bei Arten der Zement-Gruppe 4 verwirklicht ist. In anderen Kammerbereichen ist in den Zwickeln zwischen den Bausteinen, und besonders auffällig im Kontakt zur IOL (Taf. 3, Fig. 6), ein engmaschiges Netzwerk ausgebildet.

#### 4.1.1.3. Organischer Schaum (Morphotyp 3)

- Rhabdammina abyssorum* CARPENTER (Taf. 4, Fig. 2)
- Psammosphaera fusca* SCHULZE (Taf. 4, Fig. 3)
- Miliammina oblonga sabulosa* RHUMBLER (Taf. 4, Fig. 5)
- \* *Paratrochammina bermudaensis* n. sp. (Taf. 4, Fig. 6)
- Paratrochammina* cf. *P. clossi* BRÖNNIMANN (Taf. 4, Fig. 7)
- Paratrochammina simplissima* (CUSHMAN & McCULLOCH)
- \* *Trochamminopsis irregularis* n. sp.
- \* *Trochamminopsis mombasaensis* n. sp. (Taf. 3, Fig. 8; Taf. 4, Fig. 1,4)
- Tritaxis* sp.
- Jadammina macrescens* (BRADY) (Taf. 3, Fig. 7)
- †: Erstbeschreibungen s. Kap. 6.3.

Die Arten der Gruppe 3 bauen bis zu  $50 \mu\text{m}$  große Bausteine in ihre Gehäusewand ein, *R. abyssorum* und *P. fusca* sogar Partikel von ca.  $0,5 \text{ mm}$  Größe. Die intergranularen Abständen erreichen max.  $4 \mu\text{m}$ . Eine Ausnahme sind *P. bermudaensis* n. sp. und *J. macrescens*, die max.  $20 \mu\text{m}$  große Partikel in Abständen von bis zu  $2 \mu\text{m}$  befestigen.

Alle Arten dieser Gruppe zementieren mittels einer schaumähnlichen Substanz (Taf. 3, Fig. 7-8; Taf. 4, Fig. 1-7). Der „Schaum“ setzt sich aus unterschiedlich großen Blasen zusammen, deren Wände in einem Punkt unter einem für Schaumbildungen typischen Winkel von  $120^\circ$  aneinandergrenzen (Taf. 3, Fig. 8; Pfeil).

An Stellen, an denen die schaumähnliche Substanz durch das Aufbrechen der Kammer von der Partikeloberfläche abgelöst wurde, ist ein sehr feines, fibröses organisches Netzwerk erkennbar, das eine dem Netzwerk des Morphotyps 2 vergleichbare Struktur aufweist (Taf. 4, Fig. 4-6).

Der Zement ist bei allen untersuchten Arten in verschiedenen Bereichen derselben Kammer unterschiedlich dicht ausgebildet. Teilweise existieren Kammerbereiche, in denen die schaumige Struktur nicht eindeutig nachweisbar ist, wodurch die Unterscheidung vom Zementtyp der in Gruppe 4 vorgestellten Arten erschwert wird. Durch vergleichende Untersuchungen an Gehäusen der o.g. Arten wurde eine generell geringere Dichte der schaumigen Substanz bei *R. abyssorum*, *P. fusca*, *J. macrescens* und den trochamminopsiden Arten festgestellt.

TEM-Untersuchungsergebnisse an *P. cf. P. clossi* zeigen, daß sich die Zementstruktur während der ontogenetischen Entwicklung verändern kann: Juvenile, auf Dolomit gezüchtete Individuen weisen eine massive organische Zementsubstanz innerhalb neu gebauter Kammern auf (Taf. 4, Fig. 7a), dagegen ist innerhalb älterer Kammern eine schaumig-vernetzte Struktur erkennbar (Taf. 4, Fig. 7a,b), die entsprechend bei vergleichenden REM Studien vorgefunden wurde und für Zementtyp 3 typisch ist.

#### 4.1.1.4. Undifferenzierte organische Substanz (Morphotyp 4)

- Bathysiphon filiformis* SARS
- Bathysiphon* sp.
- Marsipella cervicornis* HOFKER (Taf. 5, Fig. 7-8)
- Hyperammina laevigata* WRIGHT
- Glomospira charoides* (JONES & PARKER) (Taf. 5, Fig. 1)
- Miliammina arenacea* (CHAPMAN) (Taf. 5, Fig. 5)
- Reophax bradyi* BRÖNNIMANN & WHITTAKER
- Reophax moniliformis* SIDDALL
- Reophax ovicula* (BRADY)
- Reophax* cf. *R. pseudobacillaris* CUSHMAN
- Hormosina mortenseni* HOFKER (Taf. 5, Fig. 3)
- Haplophragmoides canariensis* (d'ORBIGNY) (Taf. 5, Fig. 4)
- Cribrostomoides jeffreysii* (WILLIAMSON)
- Ammobaculites agglutinans* (d'ORBIGNY) (Taf. 5, Fig. 6)
- + *Portatrochammina murrayi* BRÖNNIMANN & ZANINETTI
- + *Deuterammina ochracea ochracea* (WILLIAMSON)
- Zaninettia brasiliensis* BRÖNNIMANN & WHITTAKER (Taf. 6, Fig. 1-2)
- Eggerelloides scabrum* (WILLIAMSON) (Taf. 5, Fig. 2)
- +: Zuordnung zu Zementgruppe 4 fraglich

Zum Morphotyp 4 werden Arten gezählt, deren Gehäuse entweder aus feinkörnigen Partikeln ( $<30 \mu\text{m}$ ) aufgebaut sind oder aus einzelnen, z.T. bis zu  $0,5 \text{ mm}$

großen Partikeln zusammengesetzt sind, die in einer feinkörnigen agglutinierten Matrix eingebettet liegen (*R. bradyi*, *R. ovicula*, *A. agglutinans*, *E. scabrum*). Alle Arten dieser Gruppe weisen intergranulare Abstände von  $<2 \mu\text{m}$  auf; in Gehäusen von *H. laevigata* sind durch eine äußerst hohe Partikeldichte die geringsten Abstände zu verzeichnen.

Charakteristisches Merkmal dieser Gruppe ist, daß in Kammerwänden aufgebrochener Gehäuse nur sehr wenig Zement vorzufinden ist, so daß die Zwickel zwischen den agglutinierten Fremdpartikeln leer erscheinen (Taf. 5, Fig. 1-2). Die Partikel werden an ihren Berührungspunkten mittels undifferenzierter organischer Substanz aneinander befestigt. Dies ist deutlich auf den Bausteinoberflächen erkennbar, auf denen herausgebrochene Partikel durch die Zementsubstanz in ihren Umrissen nachgezeichnet werden (Taf. 5, Fig. 3). Nur an wenigen Stellen finden sich innerhalb des intergranularen Raumes zusätzliche organische Verbindungen, die jedoch keine einheitliche morphologische Struktur aufweisen (Taf. 5, Fig. 4-6; Pfeile).

*Zaninettia brasiliensis* wurde ebenfalls in die Morphogruppe 4 aufgenommen. Diese Foraminifere baut ein Gehäuse aus Kalzit-Spikuläen, deren Herkunft, ob agglutiniert oder aber biomineralisiert, unbekannt ist (Kap. 4.6.6.). Bei *Z. brasiliensis* und auch bei der Schwammnadel-agglutinierenden *M. cervicornis* ist innerhalb der aufgebrochenen Kammerwand auf den Spikuläen-Oberflächen (Taf. 5, Fig. 7; Taf. 6, Fig. 1) und ebenfalls vereinzelt in den Zwickeln zwischen den Spikuläen (Taf. 5, Fig. 8; Taf. 6, Fig. 2) undifferenzierte Zementsubstanz zu beobachten.

*Portatrochammina murrayi* konnte nicht eindeutig der Zementgruppe 4 zugeordnet werden, da die Gehäusebausteine sämtlicher untersuchter Individuen mit fadenförmigen Pilzen überzogen waren. Auch bei *D. ochracea ochracea* ist die Zuordnung zweifelhaft, da die Zementausbildung in den sehr kleinen, dünnwandigen Gehäusen nur mit Schwierigkeiten zu untersuchen ist.

#### 4.1.1.5. Postmortale Veränderungen

In Gehäusen toter Individuen, die mehrere Wochen im Sediment der „Rohkulturen“ lagen, sind an den ursprünglichen Zementausbildungen strukturelle Veränderungen zu beobachten.

Zementtyp 1 liegt bei *M. fusca* nicht in Form isolierter stehender Stränge vor sondern als aufgereichte Kügelchen (Taf. 6, Fig. 3a-c). Kügelchen liegen außerdem locker verteilt auf den Bausteinoberflächen und hier besonders zahlreich im Bereich der Kammergrenzen (Fig. 3) und der Aperturen. Sie weisen unterschiedliche Größen bis zu maximal 50 nm auf.

Vergleichbare Ergebnisse lieferten Untersuchungen an Gehäusen von Arten, die aus den verschiedenen Kollektionen stammen: Bei *C. pauciloculata* und den cyclaminiden Arten sind teilweise nur an wenigen Stellen intakte Stränge zu beobachten (Taf. 6, Fig. 4; Pfeil). Stattdessen finden sich hintereinander gereichte Kügelchen oder Ansammlungen von Kügelchen (Taf. 6, Fig. 4-5).

Die einzelnen Netzmaschen des Zementtyps 2 können sich bei *R. contortus* ebenfalls aus Kugelreihen zusammensetzen. Es existieren Kammerbereiche, in denen die Kügelchen den gesamten intergranularen Raum ausfüllen (Taf. 6, Fig. 6).

Strukturelle Veränderungen im schaumigen Zement des Typs 3 wurden bei toten *M. oblonga sabulosa*-Individuen beobachtet (Taf. 6, Fig. 7): Von den Blasenwänden bleiben nur einzelne Stege aufgereihter Kügelchen zurück, die leicht mit einem postmortal veränderten Netzwerk des Zementmorphotyps 2 zu verwechseln sind.

Auch die undifferenzierte organische Substanz des Typs 4 weist bei *R. ovicula*, *H. mortenseni* und *H. canariensis* entsprechende Veränderungen auf (Taf. 7, Fig. 1-2). Hier finden sich massive Kugelansammlungen im Kontaktbereich der Fremdpartikel (Fig. 1).

Aus der Beobachtung, daß lebende Individuen der „Rohkulturen“, die luftgetrocknet, „critical-point“ getrocknet, „freeze-etch scanned“ oder mittels TEM untersucht wurden, ausschließlich die artspezifischen Zementmorphotypen 1-4 aufweisen, ist zu schließen, daß die Kügelchen Rückstände der postmortal bakteriell zersetzten, organischen Zementsubstanz sind.

Die Stabilität der verschiedenen organischen Zementtypen wurde an Gehäusen von ausgewählten Vertretern der Zementmorphogruppen 1-4 mittels chemischer Lösungsversuche mit HCL- bzw. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-Lösung verschiedener Konzentrationen getestet.

Die Gehäuse adulter Individuen von *M. fusca* (Morphotyp 1), *T. inflata* (Morphotyp 2) und *M. arenacea* (Morphotyp 4) zeigten nach der Behandlung keine signifikanten Veränderungen sondern blieben intakt. Dagegen wurden die Gehäuse juveniler und ebenfalls neu gebaute Kammern adulter Individuen von *M. fusca* und *T. inflata* brüchig und zerfielen bei Lufttrocknung in die agglutinierten Bestandteile. Hieraus ist zu schließen, daß die organische Zementsubstanz während der Ontogenie einen Alterungsprozeß durchmacht.

Bei Arten der Morphogruppe 3, z.B. bei *M. oblonga sabulosa* und *P. bermudaensis* n.sp. zerfielen nicht nur die neu gebauten Kammern sondern größere Gehäusebereiche bzw. die gesamten Gehäuse. Da diese Arten relativ viele Kalkpartikel agglutinieren, ist die Ursache für die Instabilität der Gehäuse nicht zwingend in der Zement-Zusammensetzung zu suchen (Kap. 4.6.5.).

Durch REM-Untersuchungen der chemisch behandelten Gehäuse (Taf. 7, Fig. 3) und an Gehäusen, die verascht wurden (Taf. 7, Fig. 4) konnte nachgewiesen werden, daß die organische Substanz keine zementspezifischen Erhaltungsunterschiede aufweist: Statt der typischen Zementausbildungen sind bei den untersuchten Arten aller Morphotypen kugelige Ausbildungen vorzufinden, die mit den postmortal gebildeten Strukturen übereinstimmen.

Bei den Kugelbildungen handelt es sich somit um schwerlösliche Anteile der organischen Zementsubstanz, die als Rückstände auf den Oberflächen der Fremdpartikel zurückbleiben. Da in veraschten Gehäusen, die kein organisches Material mehr enthalten, ebenfalls Kügelchen zu beobachten sind, ist anzunehmen, daß diese eine mineralische Zusammensetzung aufweisen.

#### 4.1.1.6. Mineralische Anteile

Für den Nachweis und die Bestimmung von mineralischen Anteilen in organischen Zementen wurden EDAX-Messungen (Kap. 2.3.2.) sowohl an unveränderten Zementen als auch an den Kügelchen von Gehäusen toter Individuen der „Rohkulturen“ und deren veraschter Gehäuse vorgenommen.

Messungen an den organischen Strängen von *M. fusca*, *C. orbicularis*, *C. pusilla* und an dem postmortal veränderten Netzwerk von *R. contortus* ergaben vergleichbare Spektren nachgewiesener Elemente: Auffällig ist bei allen untersuchten Arten ein erhöhter Eisenanteil, in geringen Mengen findet sich Kalzium (Taf. 7, Fig. 5-7; Abb. 2-4).

Messungen an Kügelchen von *M. fusca* zeigten zusätzlich geringe Silizium-Werte an. Als günstige Meßstellen erwiesen sich Bereiche, in denen Kügelchen auf der Oberfläche von ag-

glutinierten karbonatischen Coccolithophoriden lagen (Taf. 7, Fig. 4). Die gemessenen Bereiche sind jedoch sehr klein, so daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß der Si-Peak von Quarzpartikeln, die *M. fusca* hauptanteilmäßig agglutiniert, aufgrund von Streustrahlen in den Meßdaten mitenthalten ist. In der undifferenzierten organischen Substanz von *M. arenacea* konnten geringe Aluminium-Anteile und in der von *Zaninettia brasiliensis* geringe Schwefel-Anteile nachgewiesen werden.

Vergleichbare Meßergebnisse erzielte BRÖNNIMANN (1986) mittels EDAX-Analysen an unveränderter organischer Zementsubstanz von *Asarotammina asarotum*. Er konnte Schwefel und Eisen, in geringen Mengen zusätzlich Magnesium, Aluminium,

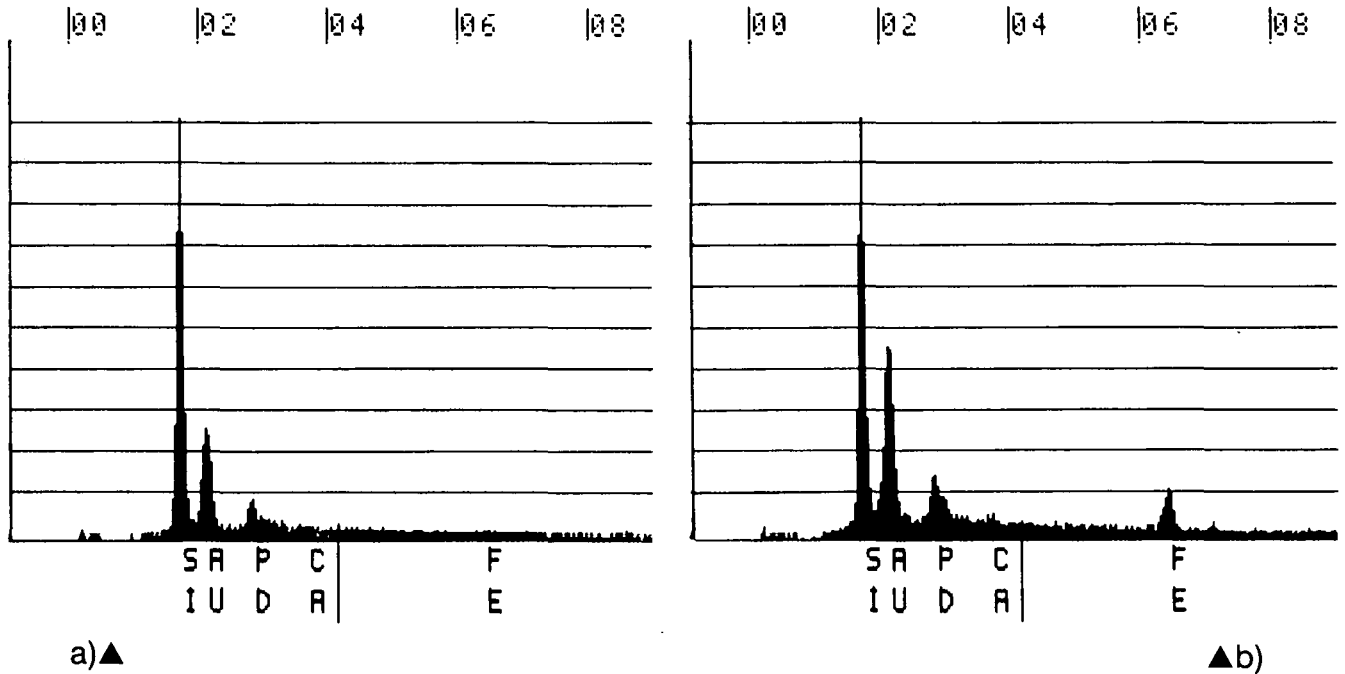


Abb. 2.  
*Cyclammina orbicularis*.  
a) Spektrum zu Fig. 5 a.  
b) Spektrum zu Fig. 5 b (Taf. 7).

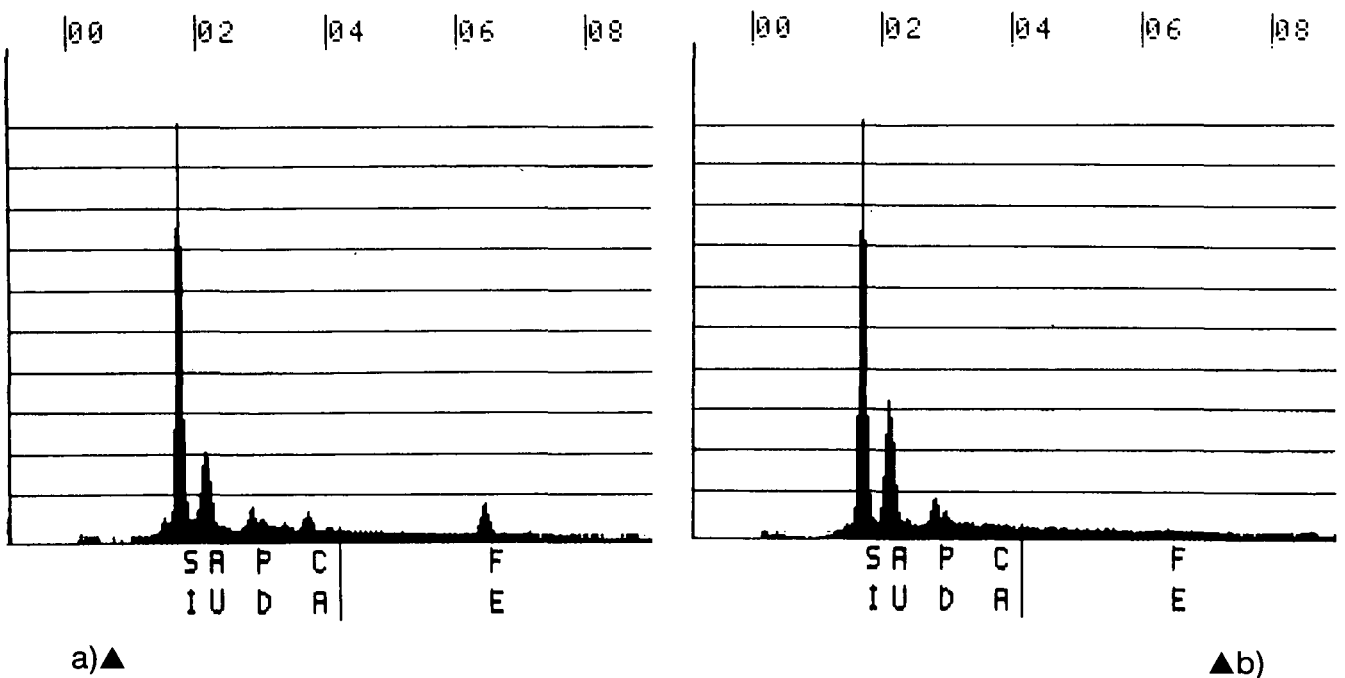


Abb. 3.  
*Cyclammina pusilla*.  
a) Spektrum zu Fig. 6 a.  
b) Spektrum zu Fig. 6 b (Taf. 7).

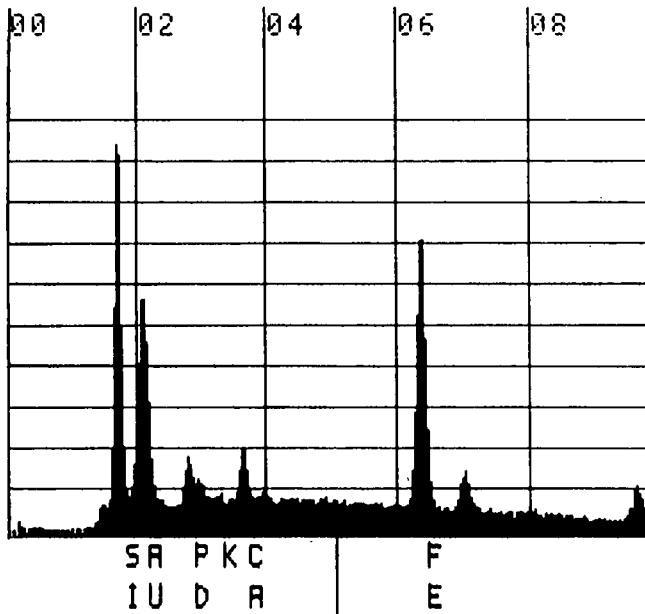


Abb. 4.  
*Recurvoides contortus*.  
Spektrum zu Fig. 7 (Taf. 7).

Kalium und Kalzium nachweisen. TOWE (1967) fand globuläre Ausbildungen in den Zwickeln des agglutinierten Gehäuses von *Haplophragmoides canariensis*, die er als primäre Zementsubstanz interpretierte, und bestimmte sie als amorphe Eisenhydroxid-Kügelchen.

Zur Klärung der Frage, ob der mineralische Anteil von der Foraminifere biomineralisiert wird, wurden monomineralische Kalkgehäuse von *M. fusca* und Chromgehäuse von *P. bermudaensis* n.sp. und *P. cf. P. clossi*, die innerhalb von „Isolierkulturen“ entstanden (Kap. 2.2.), untersucht: Bei Punktmessungen an unveränderten Zementstrukturen und Flächenmessungen über einen ca. 100 µm<sup>2</sup> großen Kammerbereich konnte innerhalb der Spektren keinerlei Eisen oder Aluminium nachgewiesen werden (Taf. 7, Fig. 8; Abb. 5), für die untersuchten Chromgehäuse konnte ebenfalls Kalzium ausgeschlos-

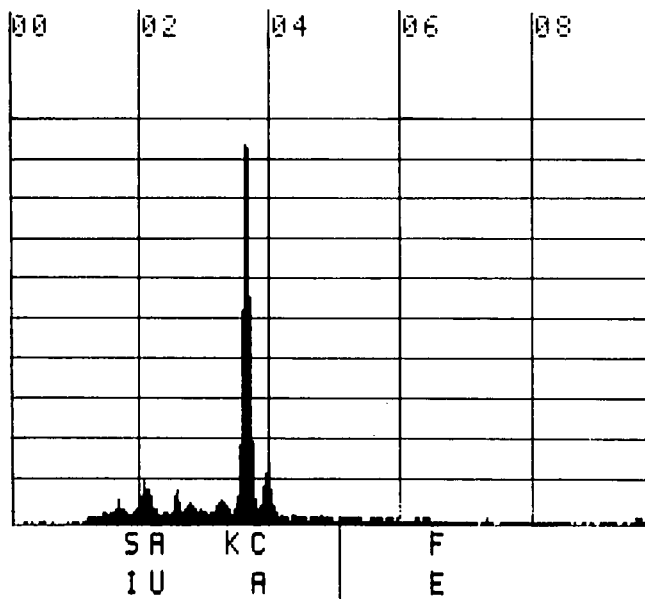


Abb. 5.  
*Miliammina fusca*.  
Spektrum zu Fig. 8 (Taf. 7).

Tabelle 5.  
Zement-Morphotypen.

Art	Zementtyp
<i>Miliammina fusca</i> (BRADY)	organisch; Stränge
<i>Cystammina pauciloculata</i> (BRADY)	organisch; Stränge
<i>Cyclammina orbicularis</i> BRADY	organisch; Stränge
<i>Cyclammina pusilla</i> BRADY	organisch; Stränge
<i>Cyclammina trullissata</i> (BRADY)	organisch; Stränge
+ <i>Recurvoides contortus</i> EARLAND	organisch; Netze
<i>Spiroplectammina earlandi</i> (PARKER)	organisch; Netze
<i>Trochammina inflata</i> (MONTAGU)	organisch; Netze
„ <i>Textularia</i> “ <i>palustris</i> WARREN	organisch; Netze
<i>Rhabdammina abyssorum</i> CARPENTER	organisch; Schaum
<i>Psamosphaera fusca</i> SCHULZE	organisch; Schaum
<i>Miliammina oblonga sabulosa</i> RHUMBLER	organisch; Schaum
<i>Paratrochammina bermudaensis</i> n.sp.	organisch; Schaum
<i>Paratrochammina cf. P. clossi</i> BRÖNNIMANN	organisch; Schaum
<i>Paratrochammina simplissima</i> (CUSHMAN & McCULLOCH)	organisch; Schaum
<i>Trochamminopsis irregularis</i> n.sp.	organisch; Schaum
<i>Trochamminopsis mombasaensis</i> n.sp.	organisch; Schaum
<i>Tritaxis</i> sp.	organisch; Schaum
<i>Jadammina macrescens</i> (BRADY)	organisch; Schaum
<i>Bathysiphon filiformis</i> SARS	organisch; undifferenziert
<i>Bathysiphon</i> sp.	organisch; undifferenziert
<i>Marsipella cervicornis</i> HOFKER	organisch; undifferenziert
<i>Hyperammina laevigata</i> WRIGHT	organisch; undifferenziert
<i>Glomospira charoides</i> (JONES & PARKER)	organisch; undifferenziert
<i>Miliammina arenacea</i> (CHAPMAN)	organisch; undifferenziert
<i>Reophax bradyi</i> BRÖNNIMANN & WHITTAKER	organisch; undifferenziert
<i>Reophax moniliformis</i> SIDDALL	organisch; undifferenziert
<i>Reophax ovicula</i> (BRADY)	organisch; undifferenziert
<i>Reophax cf. R. pseudobacillaris</i> CUSHMAN	organisch; undifferenziert
<i>Hormosira mortenseni</i> HOFKER	organisch; undifferenziert
<i>Haplophragmoides canariensis</i> d'ORBIGNY	organisch; undifferenziert
<i>Cribrostomoides jeffreysii</i> (WILLIAMSON)	organisch; undifferenziert
<i>Ammobaculites agglutinans</i> (d'ORBIGNY)	organisch; undifferenziert
+ <i>Portatrochammina murrayi</i> BRÖNNIMANN & ZANINETTI	organisch; undifferenziert
+ <i>Deuterammina ochracea ochracea</i> (WILLIAMSON)	organisch; undifferenziert
<i>Zaninella brasiliensis</i> BRÖNNIMANN & WHITTAKER	organisch; undifferenziert
<i>Eggerelloides scabrum</i> (WILLIAMSON)	organisch; undifferenziert
<i>Spirorutilis wrightii</i> (SILVESTRI)	kalzitisch; textulariid
<i>Gaudryina rudis</i> WRIGHT	kalzitisch; textulariid
+ <i>Eggerella bradyi</i> (CUSHMAN)	kalzitisch
<i>Textularia cf. T. aperturalis</i> CUSHMAN	kalzitisch; textulariid
<i>Textularia candeiana kenyaensis</i> BANNER & PEREIRA	kalzitisch; textulariid
<i>Textularia conica</i> (d'ORBIGNY)	kalzitisch; textulariid
<i>Textularia cf. T. fungiformis</i> FORNASINI	kalzitisch; textulariid
<i>Textularia kerimbaensis</i> SAID	kalzitisch; textulariid
<i>Valvulina oviedoiana</i> (d'ORBIGNY)	kalzitisch; textulariid
<i>Clavulina angularis</i> (d'ORBIGNY)	kalzitisch; textulariid
<i>Clavulina difformis</i> BRADY	kalzitisch; textulariid
<i>Clavulina nodosaria</i> (d'ORBIGNY)	kalzitisch; textulariid
<i>Clavulina tricarinata</i> (d'ORBIGNY)	kalzitisch; textulariid
+ <i>Martinottiella nodulosa</i> (CUSHMAN)	kalzitisch

+ = Zuordnung fraglich.

sen werden. Daß diese Zemente frei von mineralischen Anteilen sind, wird zusätzlich durch die REM-Untersuchung veraschter Kammern monomineralischer Gehäuse bestätigt, in denen, im Gegensatz zu den veraschten natürlichen Gehäusen aus „Rohkulturen“, keine Kugelausbildungen auf den Bausteinoberflächen zu finden sind. Die „künstlichen“, monomineralischen Chrom- und Kalkgehäuse sind, anders als die natürlichen Gehäuse der „Rohkulturen“, äußerst brüchig und kollabieren bei der Lufttrocknung (vgl. HEDLEY, 1963; TOWE, 1967).

Somit kann festgestellt werden, daß im organischen Zement von natürlichen Gehäusen aus „Rohkulturen“ und in Gehäusen aus Kollektionen (Tab. 1; Kap. 2.1.) ein eisenreicher mineralischer Anteil enthalten ist, der nicht von der Foraminifere biomineralisiert wird, sondern aus dem Sediment stammt (vgl. BUCHANAN & HEDLEY, 1960a; HEDLEY, 1964; TOWE, 1967; Kap. 4.6.2.). Der mineralische Anteil stabilisiert die Zementsubstanz und damit das agglutinierte Gehäuse, und bleibt nach der postmortalen Zersetzung, der chemischen Behandlung oder nach der Veraschung in kugelförmiger Ausbildung im intergranularen Raum zurück.

#### 4.1.2. Kalzitischer Zement

Für den Nachweis von kalzitischem Zement mußte zwischen kleinsten agglutinierten Fremdpartikeln und biomineralisiertem Material differenziert werden können. Dies gelang, indem Individuen der Laborkulturen innerhalb von „Isolierkulturen“ (Kap. 2.2.) auf karbonatfreiem, künstlichem Sediment (Tab. 7; Kap. 4.4.1.) kultiviert, und anschließend die neu gebauten, „künstlichen“ Kammern untersucht wurden (Taf. 8, Fig. 1). Folgende kalzitisch zementierte Arten wurden untersucht:

- Spirorutilis wrightii* (SILVESTRI) (Taf. 10, Fig. 1)
- Gaudryina rudis* WRIGHT (Taf. 9, Fig. 6)
- + *Eggerella bradyi* (CUSHMAN) (Taf. 9, Fig. 5)
- Textularia* cf. *T. aperturalis* CUSHMAN (Taf. 8, Fig. 5; Taf. 9, Fig. 3)
- Textularia candeiana kenyaensis* BANNER & PEREIRA (Taf. 13, Fig. 3–4, 8)
- Textularia conica* d'ORBIGNY
- Textularia* cf. *T. fungiformis* FORNASINI (Taf. 9, Fig. 4)
- Textularia kerimbaensis* SAID
- Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY (Taf. 8, Fig. 1, 3–4, 6; Taf. 9, Fig. 1–2; Taf. 10, Fig. 3; Taf. 11, Fig. 1)
- Clavulina angularis* d'ORBIGNY (Taf. 10, Fig. 4–5)
- Clavulina difformis* BRADY (Taf. 8, Fig. 2)
- Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY (Taf. 9, Fig. 7)
- Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY
- + *Martinottiella nodulosa* (CUSHMAN) (Taf. 10, Fig. 2)
- +: Untersuchung von postmortal veränderten Gehäusen

In den „künstlichen“ Kammern konnte erstmals biomineralisierter Kalzit nachgewiesen und dessen Mikrostruktur im Detail untersucht werden. Entsprechendes Biomineralisat wurde ebenfalls in Gehäusen von Vertretern der verschiedenen Kollektionen (Tab. 1; Kap. 2.1.) wiedergefunden. Der Zement wurde mittels EDAX-Analyse

(Kap. 2.3.2.) als Niedrigmagnesium-Kalzit identifiziert; Aragonit ist aufgrund des fehlenden Strontium-Anteils auszuschließen (Abb. 6).

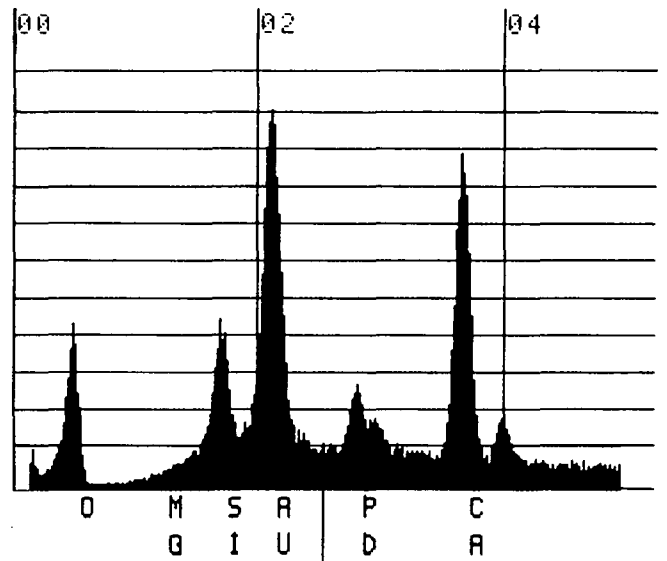


Abb. 6.  
*Valvulina oviedoiana*.  
Spektrum zu Fig. 1 b (Taf. 8).

##### 4.1.2.1. Mikrostruktur des kalzitischen Zements

Der kalzitische Zement erscheint bei ca. 10.000-facher Vergrößerung als granuläre Matrix und weist bei noch stärkerer Vergrößerung eine typische Mikrostruktur auf, die bei allen untersuchten Arten übereinstimmend ausgebildet ist (Abb. 7).

Der Zement setzt sich aus einzelnen Kristallen von 0,1–0,3 µm Größe zusammen (Taf. 8, Fig. 2), die häufig zu Stäbchen hintereinandergelagert sind (Taf. 8, Fig. 3). Mehrere parallel angeordnete Stäbchen sind innerhalb von Paketen angeordnet, die durchschnittlich 1–2 µm lang und 0,5–1 µm breit sind. Die Pakete liegen ungeordnet in den intergranularen Räumen (Taf. 8, Fig. 4–6; Taf. 9, Fig. 1).

Verschiedene Paketformen sind innerhalb desselben Individuums auf der Gehäuseoberfläche und ebenfalls innerhalb der aufgebrochenen Kammerwand vorzufinden: Sie können oval, dreieckig oder lagig (Taf. 9, Fig. 1) ausgebildet sein. Zwischen den einzelnen Kristallen, Stäbchen und Paketen können Hohlräume liegen (Taf. 8, Fig. 6b). In anderen Kammerbereichen der-

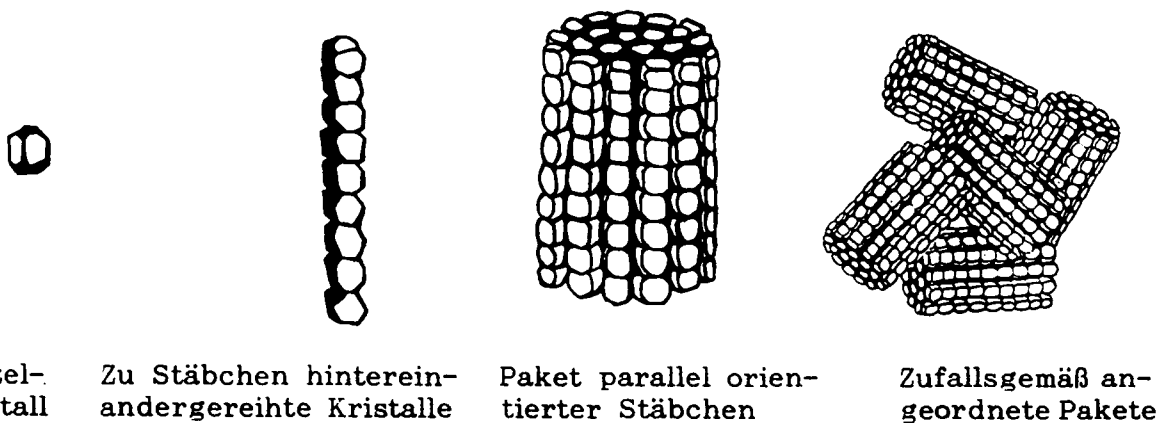


Abb. 7.  
Mikrostruktur des kalzitischen Zements.

selben Kammer sind sämtliche Zwickel mit Biomineralisat auszementiert, so daß die Kristalle direkt aneinandergrenzen. In diesen Bereichen ist die ursprüngliche Mikrostruktur im REM nicht auflösbar, das Biomineralisat erscheint als unstrukturierte Kalzit-Masse.

TEM-Untersuchungen wurden an Individuen durchgeführt, die in „Rohkulturen“ auf ihren natürlichen karbonatischen Sedimenten gehalten wurden. Obwohl die Gehäuse nach der TEM-Präparation vollständig dekalzifiziert sind, kann die Zementstruktur identifiziert werden, da die biomineralisierten Kalzitkristalle organisch umhüllt sind (Taf. 9, Fig. 2; Pfeile). Diese Hüllen spiegeln die Größe und Form der Kristalle wider, die im allgemeinen subangular, z.T. rhombisch oder rechteckig ausgebildet sind. Da es sich bei den Hüllschichten um äußerst feine organische Strukturen handelt, werden sie bei der Dekalzifikation sehr leicht zerstört.

In TEM-Bildern sind innerhalb der mosaikartigen organischen Mikrostruktur Lücken erkennbar, die größer sind als die einzelnen Kristalle (Taf. 9, Fig. 2). Dabei handelt es sich um die bereits erwähnten Hohlräume der unvollständig auszementierten Kammerbereiche (Taf. 8, Fig. 6b).

Das Verhältnis von agglutinierten Fremdbestandteilen zu Zement ist variabel. Bei den untersuchten Arten ist eine Gradation erkennbar, beginnend mit Arten der Gattungen *Textularia* und *Spirorutilis wrightii*, die einen relativ hohen Anteil agglutinierten Fremdmaterials aufweisen, über Arten der Gattung *Clavulina* bis zu *Valvulina oviedoiana* und *Gaudryina rudis*, bei denen der Zementgehalt überwiegt und den größten Teil der Wand ausmacht.

Bei der REM-Untersuchung von *E. bradyi* und *M. nodulosa* konnte nur organisches Material in der Gehäusewand nachgewiesen werden, in dem Spuren von Kalzium enthalten sind. Das organische Material zeigt keine der typischen morphologischen Ausbildungen der Zementgruppen 1–4. Es finden sich Lösungserscheinungen im organischen Wandmaterial, die IOL ist teilweise nur fleckenhaft wiederzufinden. Alle Merkmale deuten darauf hin, daß es sich um postmortal veränderte Gehäuse von *E. bradyi* und *M. nodulosa* handelt, die primär kalzitischen Zement aufweisen. Diese Annahme wird besonders durch die Beobachtung gestützt, daß bei beiden Arten ein Porensystem vorliegt (s.u.).

## 4.2. Porensysteme

Alle untersuchten kalzitisch zementierten Foraminiferen besitzen im Gegensatz zu den organisch zementierenden ein Porensystem. Der Aufbau der Porenkanäle, ihr Durchmesser und die räumliche Verteilung innerhalb der Kammer sind arttypisch.

Kennzeichnend für die untersuchten *Textularia*-Arten und für *E. bradyi* sind generell geradlinige Porenkanäle mit relativ konstanten Durchmessern; verzweigte Kanäle konnten bei diesen Arten nur selten beobachtet werden (Taf. 9, Fig. 3–5). Dagegen sind bei *G. rudis* häufig sich bifurkat gabelnde Kanäle entwickelt (Taf. 9, Fig. 6). Bei *Clavulina*-Arten und *V. oviedoiana* verzweigen sie sich in zwei und mehr Porenäste, die im distalen Kammerbereich größere agglutinierte Partikel umfassen (Taf. 9, Fig. 7). Die Gehäuse von *S. wrightii* und *M. nodulosa* sind mit einem „anastomosierenden“ Porensystem (MURRAY, 1973) durchsetzt, dessen Kanäle nur 0,5–1 µm Durchmesser erreichen (Taf. 10, Fig. 1–2). In diesem System

treffen oftmals mehrere Gänge aufeinander, die über kürzere Distanzen sogar parallel zur Kammerwand liegen können.

In aufgebrochenen Gehäusen konnten bei allen Arten in den zum Außenmilieu gewandten, lateralen Kammerbereichen Poren nachgewiesen werden, dagegen nur selten in den septalen Bereichen oder im Mündungsfeld der jüngsten Kammer. Das „anastomosierende“ System von *S. wrightii* ist auf den Bereich der Kiele beschränkt und zum Kammeräußeren mit einer agglutinierten Gehäuselage abgedeckt (Taf. 10, Fig. 1b). Auch bei *M. nodulosa* ist das System wahrscheinlich nur im proximalen Kammerbereich entwickelt; endgültige Aussagen können aufgrund des schlechten Erhaltungszustands der untersuchten Gehäuse jedoch nicht getroffen werden (vgl. Kap. 4.1.2.1.).

Die Porenwand besteht bei *Textularia*-Arten überwiegend aus Fremdpartikeln, die in den Kanal hineinragen können. Bei *Clavulina*-Arten, *V. oviedoiana* und *G. rudis* sind die Unebenheiten auf den Porenwänden mit Kalzit ausgeglichen, viele Kanalwände sind sogar vollständig auszementiert.

Die Porendurchmesser variieren von Art zu Art und nehmen während der ontogenetischen Entwicklung des Individuums zu: Juvenile *C. angularis*-Individuen bilden bereits im 2-Kammerstadium die typischen verzweigten Poren aus, die einen proximalen Kanaldurchmesser von ca. 1 µm, im Vergleich zu ca. 3 µm Durchmesser bei adulten Individuen, besitzen. Die in Tabelle 6 angegebenen Porendurchmesser wurden im proximalen Kanalbereich der jüngsten, aufgebrochenen Kammer adulter Individuen gemessen. Es wurden jeweils drei Exemplare untersucht.

Tabelle 6.  
Porensysteme kalzitisch zementierter Foraminiferen.

Art	Porendurchmesser [µm]	Porentyp
<i>S. wrightii</i>	0,5–1	anastomosierend
<i>M. nodulosa</i>	0,5–1	anastomosierend
<i>E. bradyi</i>	1,5	geradlinig unverzweigt
<i>T. cf. T. aperturalis</i>	5–6	geradlinig unverzweigt
<i>T. candeiana kenyaensis</i>	2,5–3	geradlinig unverzweigt
<i>T. conica</i>	5	geradlinig unverzweigt
<i>T. cf. T. lungiformis</i>	1	geradlinig unverzweigt
<i>T. kerimbaensis</i>	5	geradlinig unverzweigt
<i>G. rudis</i>	4–7	distal verzweigt
<i>V. oviedoiana</i>	2,5–3	distal verzweigt
<i>Clavulina</i> -Arten	2,5–3	distal verzweigt

Die Innenwände der geradlinigen unverzweigten und der verzweigten Porenkanäle sind mit einer dünnen organischen Lage ausgekleidet. Diese ist in neu gebauten „künstlichen“ Kammern (Taf. 9, Fig. 7) und gut erhaltenen „natürlichen“ Gehäusen deutlich zu erkennen. In den Porenkanälen der postmortal veränderten Gehäuse von *M. nodulosa* und *E. bradyi* weisen organische Rückstände auf das Vorhandensein organischer Lagen hin. Die Porenkanäle können von zusätzlichen Lagen durchzogen sein, die vorzugsweise senkrecht, jedoch ebenfalls parallel und diagonal zur Porenwand stehen und besonders häufig im proximalen Kanalbereich vorzufinden sind (Taf. 9, Fig. 7, kleiner Pfeil; Taf. 10, Fig. 3). Im TEM-Bild sind die osmiophilen Lagen unstrukturiert diffus und an der Porenbasis zum Kammerinneren grob vernetzt (Taf. 10, Fig. 3).

Die Kammerinnenflächen sind bei allen Arten mit einer IOL ausgelegt, die die Poren verschließt. Auf der Gehäuseoberfläche sind die Öffnungen der Porenkanäle rasterelektronenmikroskopisch nur bei *T. candeiana kenyaensis* und *T. cf. T. aperturalis* wiederzufinden (Taf. 9, Fig. 3), jedoch mit geringerem Durchmesser als innerhalb der Wand. Bei allen anderen Arten enden sie blind direkt unter der Gehäuseoberfläche: *Textularia* cf. *T. kerimbaensis* weist auf der gesamten Gehäuseoberfläche eine ca. 3 µm dicke, feinagglutinierte Schicht auf, mit der die Porenöffnungen abgedeckt sind. Bei den anderen *Textularia*-Arten und bei *G. rudis* sind auf der Oberfläche die Bereiche zwischen größeren agglutinierten Partikeln mit einem Gemisch aus kleinsten Partikeln, kalzitischem Zement und organischem Material ausgefüllt. In abradierten Gehäusen toter Individuen treten die Porenöffnungen deutlich hervor.

Gut erhaltene Gehäuse lebender Individuen der *Clavulina*-Arten und der von *V. oviedoiana* weisen im REM ebenfalls „organisches Material“ an der Gehäuseoberfläche auf (Taf. 9, Fig. 7, große Pfeile). Die TEM-Untersuchungen ergaben verzweigte Porenkanäle, die distal stark verjüngt und durch eine auffällig strukturierte organische Lage, der sogenannten „honeycomb membrane“ (HEDLEY & BERTAUD, 1962) verschlossen sind, die den gesamten zementierten Bereich zwischen den agglutinierten Partikeln abdeckt (Taf. 10, Fig. 4–5). Sie ist ca. 0,5 µm dick und besteht aus einem tubulären System, das senkrecht einer dünnen organischen Membran aufsitzt. Die einzelnen Tubuli erreichen etwa 10 bis 20 nm im Durchmesser und zeigen je nach Schnittrichtung eine Querstreifung oder ein hexagonales Bienenwabenmuster (Taf. 10, Fig. 5, Pfeile).

Die REM-Ergebnisse zum Porenaufbau der hier untersuchten Arten *S. wrightii* und *G. rudis*, die aus MURRAY's Kollektion stammen, stimmen mit den Ergebnissen MURRAY's (1973) in vollem Umfang überein; die REM-Resultate von BANNER & PEIREIRA (1981) zu den Porensystemen von *T. candeiana kenyaensis*, *V. oviedoiana*, *C. angularis*, *C. difformis* und *C. nodosaria* konnten, mit Ausnahme derer von *S. wrightii*, ebenfalls bestätigt werden.

### 4.3. Organische Lagen

#### 4.3.1. „Inner Organic Lining“ (IOL)

Die „inner organic lining“ (IOL; BÉ et al., 1979) ist ein grundlegender Bestandteil des textulariidien Foraminiferegehäuses aller untersuchten organisch und kalzitisch zementierten Arten. Sie kleidet das Gehäuse vollständig aus, liegt der agglutinierten Wand dicht auf und trennt diese vom Zytoplasma (Taf. 2, Fig. 1,2; Taf. 3, Fig. 1,3,5–7; Taf. 4, Fig. 7a; Taf. 5, Fig. 1–2; Taf. 6, Fig. 3a,4; Taf. 9, Fig. 4,6; Taf. 10, Fig. 1b,3–4).

Im REM erscheint sie bei allen Arten dicht und homogen; dagegen ergaben TEM-Untersuchungen an ausgewählten Arten zwei strukturell unterschiedliche IOL-Typen:

- IOL-Typ 1 ist im gesamten Gehäuse durchgehend einlagig und weist eine einheitliche Stärke auf. Dieser Typ wurde bei *Miliammina fusca* (Taf. 1, Fig. 6) nachgewiesen. Die IOL von *Bathysiphon* sp., die bereits BERTHOLD (1980) untersuchte, ist gleichfalls einlagig (1980: Taf. 4, Fig. 8,9; Taf. 5, Fig. 10 (= *Siphonammina anulifera*, nom. nud.)). In Tangentialschnitten konnte BERTHOLD ein durchlaufendes periodi-

sches Hell-/Dunkelmuster nachweisen. Bei *M. fusca* wurde dieses Muster nicht wiedergefunden, die Lage erscheint diffus und ist strukturell nicht von den organischen Hüllen der agglutinierten Partikel zu unterscheiden.

- IOL-Typ 2 nimmt in den älteren Gehäusekammern, in denen ein mehrlagiger Aufbau nachweisbar ist, an Dicke zu (Taf. 11, Fig. 1,3). Die einzelnen Lagen sind unstrukturiert, diffus und können fließend in osmiophile, deutlich konturierte Lagen übergehen. Innerhalb der ältesten Gehäusekammern ist der mehrlagige Aufbau nur undeutlich erkennbar. Eine IOL des Typs 2 besitzen die organisch zementierten Arten *P. cf. P. clossi*, *T. mombasaensis* n.sp. und die kalzitisch zementierten Arten *T. cf. T. aperturalis*, *T. candeiana kenyaensis*, *V. oviedoiana* und *C. angularis*.

Auf die TEM-Mikrostruktur und die Bildungsweise der IOL (Typ 2) wird in den Kapiteln 5.7.2. und 5.9.5. im einzelnen eingegangen (Taf. 15, Fig. 4–8).

#### 4.3.2. „Outer Organic Lining“ (OOL)

Eine „outer organic lining“ (OOL; BÉ et al., 1979) konnte eindeutig bei lebenden Individuen und besonders an deren neu gebauten Kammern festgestellt werden. *Spiroplectammia earlandi*, *T. inflata*, *P. bermudaensis* n. sp. (Taf. 4, Fig. 6) und *P. murrayi* weisen eine OOL auf, die die gesamte Gehäuseoberfläche bedeckt.

Bei *P. cf. P. clossi*, *T. irregularis* n. sp. und *T. mombasaensis* n. sp. ließ sich im REM eine sehr dünne Lage nachweisen. Durch TEM Untersuchungen konnte an der Gehäuseoberfläche zwischen einer organischen Lage, die auf den intergranularen Raum beschränkt ist, und den organischen Hüllen der Partikel unterschieden werden (Taf. 11, Fig. 2), d.h. es existiert keine durchgehende OOL.

Bei gut erhaltenen Gehäusen der Kollektionen sind im REM bei *H. canariensis*, *C. jeffreysii*, *A. agglutinans*, *C. pauciloculata*, *R. contortus*, *C. orbicularis*, *C. pusilla* und *C. trullissata* eine OOL zu finden. *Jadammina macrescens* (Taf. 3, Fig. 7) weist eine äußerst dicke, *Z. brasiliensis* dagegen eine besonders dünne Lage auf.

Die OOL ist bei vielen Arten sehr dünn und kann postmortal durch Abrasion oder Zersetzung leicht zerstört werden. Daher ist anzunehmen, daß außer den genannten Arten der Kollektionen noch weitere eine OOL besitzen. Dagegen ist bei *Bathysiphon* sp. (BERTHOLD, 1980) und bei *M. fusca* eine OOL aufgrund von TEM-Untersuchungen an lebenden Individuen auszuschließen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß eine die gesamte Gehäuseoberfläche überziehende OOL nur von organisch zementierten Arten ausgebildet wird, die jedoch nicht zum grundlegenden Gehäusebauplan gehört.

#### 4.3.3. Organische Hüllschichten um agglutinierte Fremdpartikel

Alle untersuchten organisch und kalzitisch zementierten Arten bilden um die agglutinierten Fremdpartikel eine organische Lage aus, die sie vollständig umhüllt. Bei organisch zementierten Arten sind die Hüllen in aufgebrochenen Kammerwänden erkennbar, in denen



Partikel herausgefallen sind (Taf. 2, Fig. 8; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 7, Fig. 2). Bei allen im TEM untersuchten Arten sind sie eindeutig nachweisbar (Taf. 2, Fig. 6,7; Taf. 4, Fig. 7; Taf. 11, Fig. 2). Sie erscheinen osmiophil und strukturlos und bestehen aus verdichteter, feinkörniger Substanz.

Bei kalzitisch zementierten Arten sind die Hüllen allein bei der TEM-Untersuchung wiederzufinden (Taf. 9, Fig. 2; Taf. 10, Fig. 3; Taf. 11, Fig. 1). Da die organisch umhüllten Biomineralisatkrystalle (Kap. 4.1.2.1.) auf den Oberflächen der Fremdpartikel eine organische Hülle vortauschen können, war ein Nachweis dieser Hüllen nur durch die Untersuchung der Kammergenese und die Ermittlung der einzelnen Baustadien möglich, was in Kapitel 5.4.1. im einzelnen beschrieben wird. Die Hüllschichten zeigen an, daß die Partikel im Zytoplasmasystem inkorporiert waren (Kap. 5.9.2.).

Das Vorhandensein organischer Hüllschichten, die die agglutinierten Partikel umgeben, wird in der Literatur von 7 Arten der Gattungen *Textilina*, *Textularia* und *Spiroplectammina* (rezente und miozäne Formen; NØRVANG, 1966) und von *Ammobaculites* sp. (Maastricht; JØRGENSEN, 1977) beschrieben. Organische Hüllen wurden von BERTHOLD (1980) bei Karbonatbausteinen des Gehäuses von *Bathysiphon* sp. nachgewiesen, während er sie bei den nichtkarbonatischen Bausteinen nicht beobachten konnte. Da es sich bei den karbonatischen Bausteinen wahrscheinlich um Bruchstücke miliolider Foraminiferen und Kalkalgen handelt, folgerte er, daß die organische Substanz vermutlich von den milioliden Foraminiferen bzw. Kalkalgen und nicht von *Bathysiphon* sp. produziert wurde.

#### 4.4. Agglutinierte Fremdpartikel

Agglutinierende Foraminiferen sind bei der Auswahl der Fremdpartikel auf die lokale Sedimentzusammensetzung angewiesen, die sich im Baumaterial der Gehäusewand widerspiegelt. Aus der Literatur ist eine Fülle von Arten bekannt, die zum Gehäusebau spezifische Komponenten aus dem Sedimentangebot nach Kornchemismus, -größe und -form selektieren (THALMANN, 1948; LOEBLICH & TAPPAN, 1964a; BOLTOVSKOY & WRIGHT, 1976; NUGLISCH, 1985 u.a.).

Im folgenden werden die Ergebnisse von experimentellen Versuchsreihen mit lebenden Individuen dargestellt, deren Selektionsvermögen bei der spezifischen Agglutination von Fremdpartikeln geprüft wurde.

##### 4.4.1. Kornchemismus

Die Kornchemismus-Selektion wurde bei den folgenden, insgesamt 11 Arten getestet, die in „Isolierkulturen“ auf künstlichen Substraten (Tab. 7) gehalten wurden: *Miliammina fusca*, *Reophax* cf. *R. pseudobacillaris*, *Paratrochammina bermudaensis* n.sp., *P. cf. P. clossi*, *P. simplissima*, *Trochamminopsis irregularis* n.sp., *T. mombasaensis* n.sp., *Textularia* cf. *T. aperturalis*, *T. candeiana kenyaensis*, *Clavulina angularis* und *C. nodosaria*.

Tabelle 7.  
Künstliche Substrate zur Kultivierung.

Vanadiumcarbid	Dolomit	Polystyrol
Siliziumcarbid	Kalzit	Kieselgel
Tantal/Niob	Olivin	Hypersil
Chromcarbid	Granat	
Nickel	Pyrit	

Die Ergebnisse der Versuche zeigten, daß die Partikel von allen Arten in Übereinstimmung mit dem im Versuch angebotenen Substrat zum weiteren Gehäusebau verwendet wurden (Taf. 8, Fig. 1; vgl. außerdem Taf. 4, Fig. 1,4,6-7; Taf. 8, Fig. 5; Taf. 9, Fig. 7; vgl. SLAMA, 1954; HEDLEY, 1958; BUCHANAN & HEDLEY, 1960; SLITER, 1968; SALAMI, 1976).

Da jedoch Anpassungserscheinungen der Tiere an das artfremde Material nicht auszuschließen sind, wurde in einer zweiten Versuchsreihe reproduktiven adulten Individuen ein Substrat-Gemisch aus

- natürlichem Sediment der entsprechenden „Rohkulturen“ (Sedimentbeschreibung siehe Kap. 2.1.1.) und
- künstlichem Sediment zur Auswahl angeboten.

Auch diese Versuche verliefen negativ, d.h. das Gemisch wurde von den adulten Individuen sowie erstmals von Juvenilen, die innerhalb dieser Kulturen entstanden, zum Gehäusebau verwendet (Tab. 8; Taf. 11, Fig. 4).

Tabelle 8.  
Gehäusezusammensetzung juveniler Laborindividuen.

Arten	Gehäuse-Zusammensetzung	
	a) natürliche Sedimentpartikel der „Rohkulturen“ (Kap. 2.1.1.)	gemischt mit b) künstlichen Partikeln
<i>R. cf. R. pseudobacillaris</i>	Watamu (Kap. 2.1.1.4.)	Dolomit
<i>M. fusca</i>	Nordenham (Kap. 2.1.1.1.)	Kalzit
<i>P. cf. P. clossi</i>	Aqaba (Kap. 2.1.1.6.)	Dolomit
<i>P. cf. P. clossi</i>	Mombasa (Kap. 2.1.1.5.)	Chromcarbid
<i>P. cf. P. clossi</i>	Mombasa (s.o.)	Dolomit
<i>C. angularis</i>	Mombasa (s.o.)	Chromcarbid

Aus diesen Versuchen ist zu schließen, daß die genannten Arten nicht die Fähigkeit besitzen, ihr arttypisches Material chemotaktisch zu erkennen und aus einem gemischten Angebot herauszuwählen.

Es konnte jedoch festgestellt werden, daß die Komponenten innerhalb der Kammerwand in charakteristischer Weise angeordnet werden: *Clavulina nodosaria* agglutiniert in den zum Außenmilieu zugewandten Kammerbereichen Schwammspikulae und füllt die dazwischenliegenden Zwickel mit kleinen Chromcarbidpartikeln auf; dagegen baut sie auf den Aperturflächen nahezu ausschließlich Chrompartikel ein (Taf. 11, Fig. 5). Dieses Beispiel zeigt deutlich, daß der geregelte Einbau spezifischer Materialien nicht chemoselektiv (Chromcarbid), sondern in Abhängigkeit von dem Korngrößen- und Kornform-Angebot erfolgt.

##### 4.4.2. Korngröße und Kornform

Die Frage der Korngrößen-Selektion wurde ebenfalls durch Versuche mit künstlichem Substrat (Tab. 7; Kap. 4.4.1.) überprüft. Hierfür wurden gleichgroße Individuen einer Art zum Kammerbau auf jeweils einer Korngrößen-Fraktion (10 µm-Abschnitte) gehalten, und die Partikel Aufnahme bis zu maximal 100 µm Korngröße getestet.

Die Ergebnisse zeigten, daß neue Kammern mit jedem Korngrößenbereich bis zu einer für die getesteten Arten spezifischen oberen Korngrößen-Grenze gebaut wurden (Tab. 9). Lag die angebotene Partikelgröße oberhalb dieser Grenze, so wurde der Kammerbau ein-

**Tabelle 9.**  
**Artspezifische Korngrößen-Grenzen von Laborindividuen.**

Art	Obere Korngrößen-Grenze [µm]	Anzahl getesteter Individuen	Getestete Kammer
<i>P. bermudaensis</i> n.sp.	20–30	10	19.
<i>P. cf. P. clossi</i>	40–50	10	16.
<i>T. irregularis</i> n.sp.	40–50	5	14.
<i>T. candeiiana kenyaensis</i>	50–60	5	17.
<i>C. angularis</i>	20–30	5	6. uniseriale Kammer
<i>C. nodosaria</i>	20–30	5	7. uniseriale Kammer

gestellt. Die Größen der selektierten Partikel dieser „künstlichen“ Kammern stimmen mit denen der im natürlichen Environment (Kap. 2.1.1.) gebauten Kammern überein.

Auch in „Rohkulturen“ wird die Materialauslese allein durch die Korngröße und -form der Partikel kontrolliert. So entstanden Gehäuse von *T. irregularis* n.sp., die anstelle kleiner Sedimentpartikel Coccolithosphären aufweisen - die in dieser Kultur eine Blüte hatten (Taf. 17, Fig. 6) - und Gehäuse von *V. oviedoiana*, die sich nahezu ausschließlich aus Kalkooiden zusammensetzen (Taf. 10, Fig. 3).

In einer weiteren „Rohkultur“ waren *P. bermudaensis* n.sp., und die Testacee *Gromia oviformis* äußerst individuenreich vertreten. *G. oviformis* enthält endoplasmatische Einschlüsse, sogenannte Xanthosome, bei denen es sich um konzentrisch aufgebaute, solide Eisenkonkretionen handelt, die den Tieren die typische orange-gelbe Farbe verleihen (HEDLEY, 1960b; HEDLEY & BERTAUD, 1962). Nach dem Tod bzw. der Sporulation der *G. oviformis*-Individuen blieben die Xanthosome im Sediment der Kultur zurück und wurden anschließend von *P. bermudaensis* n.sp. zum Gehäusebau benutzt: Die Figur 6 (Taf. 11) zeigt den Inhalt einer aufgebrochenen und getrockneten *G. oviformis* mit den zahlreichen 300 nm bis 4µm großen Xanthosomen. Die EDAX-Messung ergab Eisen und in geringen Mengen Kalzium. Die Figur 7 zeigt die aufgebrochene Kammer einer *P. bermudaensis* n.sp. mit eingebautem Xanthosom.

Eine Selektionsfähigkeit spiegelt sich auch in den Gehäusen von Arten der Kollektionen wider (vgl. LINDENBERG & AURAS, 1984): *Marsipella cervicornis* agglutiniert beispielsweise ausschließlich Schwammspikulae (Taf. 5, Fig. 7–8; Taf. 16, Fig. 3). Die Herkunft der Kalzit-Spikulae von *Zaninettia brasiliensis* ist dagegen unbekannt, da bisher nicht nachgewiesen werden konnte, ob diese von *Z. brasiliensis* biomineralisiert oder aber agglutiniert werden (Kap. 4.6.6.; Taf. 6, Fig. 1–2; Taf. 17, Fig. 11).

## 4.5. Zusammenfassung der Ergebnisse

Experimentelle Untersuchungen an lebenden, im Labor kultivierten Foraminiferen und vergleichende Gehäuse-Untersuchungen an rezenten bis subrezentem Arten aus verschiedenen Kollektionen ergaben folgende Resultate:

- ① Organischer Zement liegt in vier artspezifischen Morphotypen vor:
  - 1) In Form einzelner Stränge, die graduell in
  - 2) ein fibröses Netzwerk von Strängen übergehen können,
  - 3) als schaumähnliche Substanz oder

4) als morphologisch undifferenzierte Substanz an den Kontaktstellen der Fremdpartikel.

Im organischen Zement der Morphotypen 1–4 sind eisenreiche mineralische Anteile enthalten, die nicht von der Foraminifere biomineralisiert werden. Der mineralische Anteil trägt zur Stabilisierung der Gehäusewand bei. Nach dem Absterben der Foraminifere zersetzt sich der organische Zementanteil, der mineralische Anteil bleibt in kugeligter Ausbildung (<50 nm) in den Zwickeln des agglutinierten Gehäuses zurück.

- ② Kalzitischer Zement wird von der Foraminifere als Niedrig-Magnesium-Kalzit mit einer typischen Mikrostruktur biomineralisiert: Dieser Zement setzt sich aus organisch umhüllten Einzelkristallen (0,1–0,3 µm) zusammen, die zu Stäbchen hintereinandergelagert sein können und innerhalb von Paketen orientiert angeordnet liegen.
- ③ Eine von Porenkanälen durchsetzte Gehäusewand ist kennzeichnend für alle kalzitisch zementierten Arten, organisch zementierte Arten sind porenlos. Der Aufbau der Kanäle, ihr Durchmesser und die räumliche Verteilung innerhalb der Kammer sind artspezifische Merkmale: Die organisch ausgelegten Porenkanäle können radial angeordnet liegen und unverzweigt oder zum distalen Kammerbereich verzweigt sein oder die Kammerwand „anastomosierend“ durchsetzen. Die Porenkanäle sind proximal durch die IOL verschlossen und können distal austreten, blind unter der agglutinierten Gehäuseoberfläche enden oder mit einer organischen Lage abgedeckt sein („honeycomb membrane“).
- ④ Gemeinsame Merkmale organisch und kalzitisch zementierter Foraminiferen sind die Ausbildung von organischen Hüllen um die agglutinierten Fremdpartikel sowie die Ausbildung einer IOL. Die IOL kann im gesamten Gehäuse durchgehend einlagig ausgebildet sein (IOL-Typ 1) oder in den älteren Kammern an Dicke zunehmen, in denen sie einen mehrlagigen Aufbau zeigt (IOL-Typ 2). Eine OOL konnte nicht generell und nur bei organisch zementierten Arten nachgewiesen werden.
- ⑤ Versuchsreihen zur Selektionsfähigkeit bei der Agglutination von Fremdpartikeln ergaben, daß die Materialauslese durch die Partikelgröße und -form, nicht dagegen durch deren Chemismus kontrolliert wird.

## 4.6. Diskussion

### 4.6.1. Biochemische Zusammensetzung und morphologische Ausbildung organischer Zemente

Da morphologisch typisierbare Zemente nachgewiesen werden konnten, stellt sich die Frage, ob sie eine jeweils unterschiedliche biochemische Zusammensetzung besitzen. Beispielsweise konnte bei *Halyphysema tumanowiczii* eine faserige Lage festgestellt werden, deren Ultrastruktur Ähnlichkeit zu Kollagen aufweist (HEDLEY & WALKFIELD, 1967).

HEDLEY (1963) führte chromatographische Analysen an der extrahierten organischen Gehäusesubstanz von *Pilulina jeffreysii*, *Protobotellina cylindrica*, *Hyperammina subnodosa* und *Pelospaera cornuta* durch. Er konnte jedoch keine signifikanten Unterschiede bezüglich der Aminosäure-

Zusammensetzungen feststellen: Die neutralen Aminosäuren Glycin, Alanin, Valin, Leucin, Prolin,  $\beta$ -Phenylalanin, Serin und Threonin wurden bei allen Arten, z.T. jedoch nur in Spuren, nachgewiesen. Cystin fehlte bei *P. cornuta*, Tyrosin bei *P. jeffreysii* und *H. subnodosa*. Glutamin- und Asparaginsäure traten durchgängig auf, dagegen konnten die basischen Aminosäuren Arginin bei *P. jeffreysii* und *P. cylindrica* und Lysin nur bei *P. jeffreysii* nachgewiesen werden.

HEDLEY's Ergebnisse sind sicherlich von zweifelhafter Relevanz, da in die Analyse die IOL, organische Partikelhüllen und bei den entsprechenden Arten die OOL mit eingehen. Zusätzlich können agglutinierte biomineralisierte Fremdpartikel die Analysen verfälschen. Es ist nicht auszuschließen, daß seine Ergebnisse aus diesen Gründen keine signifikanten Unterschiede zeigten. Eine Auftrennung der verschiedenen organischen Gehäusesubstanzen und deren separate Analyse ist jedoch bisher aus technischen Gründen nicht möglich.

Die morphologische Beschaffenheit organischer Zemente wurde von früheren Bearbeitern zumeist übersehen, da bei den Untersuchungen hohe elektronenmikroskopische Auflösungen erforderlich sind.

HEDLEY (1963) berichtete von *Astrorhiza limicola*, daß in den in Alkohol konservierten Gehäusen der organische Zement in Form von Strängen vorliegt. Diese Stränge wurden als Artefaktbildung interpretiert, da in Gehäusen von lebenden Individuen eine gelartige Substanz vorgefunden wurde, die die Zwickel zwischen den Partikeln vollständig ausfüllt. Da Artefaktinterpretationen für die hier erzielten Untersuchungsergebnisse ausgeschlossen werden können (Kap. 2.3.4.), ist anzunehmen, daß HEDLEY bei den lebenden Individuen den Zement neu gebauter Kammern untersuchte, dessen Struktur sich während der Ontogenie des Tieres verändert. Entsprechende Beobachtungen liegen von *P. cf. P. clossi* vor (Kap. 4.1.1.3.).

Auch bei *Jadammina macrescens* sollen die Gehäusebausteine innerhalb einer „Pseudochitin-Tapete“ vollkommen eingebackten sein (BARTENSTEIN & BRAND, 1938: S. 383). Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Gehäuseoberfläche mit der „outer organic lining“ (OOL) untersucht wurde, die bei *J. macrescens* besonders dick ausgebildet ist (Kap. 4.3.2.).

Daß der organische Zement nicht den gesamten intergranularen Raum ausfüllt sondern die Partikel locker aneinander befestigt, wurde z.B. von HEDLEY (1962) an *Saccamina alba*, von MURRAY (1973) u.a. an *Miliammina fusca*, *Cribrostomoides jeffreysii*, *eggerelloides scabrum*, von BRÖNNIMANN et al. (1979) an *Polysaccamina ipohina* und von MENDELSON (1980) u.a. an *Rhabdammina abyssorum* nachgewiesen. Sie machten jedoch keine Aussagen über die morphologische Ausbildung des Befestigungsmaterials.

TOWE (1967) beschrieb, daß *Haplophragmoides canariensis* einen eisenschüssigen organischen Zement aufweist, der in einem feinkörnig-amorphen Zustand vorliegt (S. 148):

„The iron oxides appear as small, globular particles that are generally restricted to the interstitial areas. These particles average less than a thousand Ångstrom units ( $0.1 \mu$ ) in size, well within the colloidal range“.

Hieraus wird deutlich, daß TOWE postmortale veränderte Zemente toter Individuen untersuchte (Kap. 4.1.1.5.).

In der Literatur sind Arten beschrieben, die sehr wahrscheinlich in Zementmorphogruppe 2 einzuordnen sind: Ein äußerst engmaschiges fibröses Netzwerk

konnte in einer Gehäuselage von *Notodendrodes antarcticos* nachgewiesen werden (DELACA et al., 1980: Abb. 6C,D). Organisches Material, das ein „framework of membranes“ bildet, wurde in der Gehäusewand von *Heterostomella foveolata* vorgefunden (JØRGENSEN, 1977: Taf. 2, Fig. 9). Das abgebildete Maschenwerk dieser oberkreftazischen Art zeigt eine deutliche Übereinstimmung mit dem organischen Netzwerk der Zementmorphogruppe 2. Das Netzwerk von *Trochammina inflata* wurde bereits von BRÖNNIMANN & WHITTAKER in Abbildungen aufgebrochener Gehäuse dargestellt (1984a: Abb. 10–11).

#### 4.6.2. Bildungsweise mineralischer Anteile in organischen Zementen

HEDLEY (1963) diskutierte die in der Literatur vorgestellten Analyseergebnisse der anorganischen Zementbestandteile (BRADY, 1884; RHUMBLER, 1894; LÜCKE, 1910a,b; FAURÉ-FREMIET, 1911a,b; VINOGRADOW, 1953) und wies darauf hin, daß keine Rückschlüsse aus diesen Ergebnissen gezogen werden können, da die Präparationsmethoden unzureichend beschrieben worden sind. Diese Angaben sind bei Zementanalysen von besonderer Wichtigkeit, da die Kontamination durch die aus dem Sediment agglutinierten Fremdpartikel miteinbezogen werden muß.

Durch Kultivierung auf monomineralischen Sedimenten konnte eindeutig bewiesen werden, daß im organischen Zement von kalkigen Gehäusen von *M. fusca* und Chromgehäusen von *P. bermudaensis* n.sp. keine mineralischen Anteile enthalten sind (Kap. 4.1.1.6.). Diese Ergebnisse erzielten bereits BUCHANAN & HEDLEY (1960a), die *Astrorhiza limicola*-Individuen auf eisenfreiem Sediment hielten und feststellten, daß in neu angebauten Gehäuseteilen der sonst eisenschüssige Zement ebenfalls eisenfrei ist. Die Autoren folgerten (S. 557):

„The foregoing observations suggest that the ferruginous nature of the test wall is the result of the iron already present on the sand grains of the sediment which are incorporated into the test by the animal. Consequently at this stage there is no evidence of the animal secreting iron“.

Eisen wird nach HEDLEY's (1963) Ansicht in organisch gebundener Form im Zement inkorporiert, was er ebenfalls für das eisenhaltige organische Gehäuse von *Gromia oviformis* diskutierte (HEDLEY, 1960b). TOWE (1967) übertrug diese Vorstellungen auf agglutinierte Foraminiferen und präzisierete sie.

Er ging davon aus, daß Eisen Chelatkomplexe mit organischen Komponenten eingeht (z.B. Proteine, Lipide, Kohlenhydrate, Aminosäuren, Peptide, Zucker etc.), die aufgrund biologischer Aktivitäten im Meerwasser auftreten. In Abhängigkeit von der Oberflächen-Chemie der verschiedenen Minerale im Sediment – deren pH-Wert und Ladung – sowie der sterischen Konfiguration der organischen Liganden des Chelatkomplexes können die Eisenchelatkomplexe an die Sedimentpartikel adsorbiert werden oder mit ihnen assoziiert auftreten. Die Partikel werden beim Gehäusebau von der Foraminifere in das Cytoplasma phagocytotisch ingestiert und während des Kammerbaus am Bauplatz exocytiert. Bei diesem Prozeß treten Reaktionen mit der organischen Zementsubstanz auf, bei denen das an das Chelat gebundene Eisen an den Zement freigegeben und als schwerlösliches, hydratisiertes Eisenoxid in der Wand abgelagert wird (TOWE, 1967).

Da alle untersuchten agglutinierten Foraminiferen organische Hüllschichten um die Fremdpartikel ausbilden

(Kap. 4.3.3.), ist nach TOWE's Modell zu erwarten, daß die Hüllen besonders eisenreich und damit besonders widerstandsfähig gegen chemische Behandlung sind. Tatsächlich bleiben die Hüllschichten im Gegensatz zu der Zementsubstanz nach der Behandlung relativ unbeschadet zurück (Taf. 7, Fig. 3). Die von TOWE angenommene phagocytotische Aufnahme der Partikel in das Zytoplasmasystem ist damit für die Genese des eisenhaltigen Zements jedoch nicht erforderlich. Es ist wahrscheinlich, daß das exocytierte organische Zementmaterial direkt mit den Eisen-Chelatkomplexen des umliegenden Sediments reagiert.

TEM-Studien an juvenilen *P. cf. P. classi*-Individuen belegten, daß der organische Zement erst während der Ontogenie des Tieres in Form von stabiler schaumiger Substanz „aushärtet“. Dies ist entsprechend für die anderen Zement-Morphotypen anzunehmen, da z.B. bei chemischen Lösungsversuchen an Gehäusen von *M. fusca* und *T. inflata* allein die neu gebauten Kammern und die Gehäuse juveniler Individuen zerfielen. Auch die Beobachtung, daß bei organisch zementierten Gehäusen nur die neu gebauten Kammern bei der Lufttrocknung kollabierten, deutet auf eine Zementveränderung. Wahrscheinlich wird während des „Aushärtungsprozesses“ die organische Zementsubstanz mit den anorganischen Komponenten imprägniert.

Der Alterungsprozeß des Zements spiegelt sich bei vielen Arten in der braunroten Verfärbung des Zements wieder, deren Intensität generell zu den älteren Kammern zunimmt; neu gebaute Kammern sind immer hell (vgl. RHUMBLER, 1894; CUSHMAN, 1948; TOWE, 1967). HEDLEY (1963) machte darauf aufmerksam, daß die jüngsten, hellen Kammern bereits Eisen enthalten. Auch TOWE (1967) konnte in weißen Gehäusen von *H. canariensis* Eisen nachweisen. Hieraus ist zu schließen, daß die braunrote Färbung eintritt, sobald das Eisen nicht mehr organisch gebunden ist. Es ist nicht widersprüchlich, daß von Arten berichtet wird, deren jüngste Kammern braunrot gefärbt sind (HEDLEY, 1963). Vermutlich wurden Gehäuse adulter Individuen untersucht, bei denen der letzte Kammerbau schon längere Zeit zurücklag oder aber tote bzw. subrezente Individuen.

Da verschiedene Sedimenttypen unterschiedliche Affinitäten aufweisen, Eisen zu binden, ist es verständlich, warum die braunrote Gehäusefärbung bei einzelnen Arten und ebenfalls bei Individuen derselben Art, die von unterschiedlichen Lokalitäten stammen, variieren kann und daß unterschiedliche Farb-Intensitäten bei Preussischblau-Tests erzielt werden können (CUSHMAN, 1948; HEDLEY, 1963; TOWE, 1967; MURRAY, 1973; LINDENBERG & AURAS, 1984). Die hier verwendeten monomineralischen Kalk- bzw. Chromsubstrate scheinen dagegen keine Affinitäten aufzuweisen.

Es gibt Hinweise, daß nicht nur organische Zemente eisenreiche mineralische Anteile aufweisen, sondern auch alle anderen organischen Bestandteile des Gehäuses und ebenfalls die der kalzitisch zementierten Arten: HEDLEY (1963) konnte mittels Preussisch Blau-Test Eisen in der „inner organic lining“ von *Pilulina jefreysii* nachweisen und stellte fest:

„From both incineration and prussian blue results, many species are seen to have a greater concentration of iron on the inside surface of the shell than on the outside“ (S. 438).

Bereits LÜCKE (1910a) wies eine höhere Eisenkonzentration auf der Gehäuse-Innenfläche von *Saccammina sphaerica* nach, desgleichen DUDLEY (1976) bei *Saccorhiza ramosa* und *Tolypommamina vagans*. Durch EDAX-Messun-

gen an der IOL von *Asarotamina asarotum* konnte BRÖNNMANN (1986) höhere Eisen, Schwefel- und Magnesiumwerte nachweisen, Kalzium trat dagegen nur in Spuren auf.

MURRAY (1973) kontrollierte kalzitisch zementierte Gehäuse mittels des Preussisch-Blau Tests und erhielt eine positive Reaktion im organischen Gehäuserückstand. „Künstliche“ Gehäuse kalzitisch zementierter Arten sind dagegen in Übereinstimmung mit „künstlichen“ Gehäusen organisch zementierter Arten eisenfrei (Kap. 4.1.1.6., Kap. 4.1.2.).

#### 4.6.3. Kalzitischer Zement

Die Ansicht, daß agglutinierte Foraminiferen die Fähigkeit zur Kalzit-Biomineralisation besitzen, wurde in der Literatur kontrovers diskutiert und von verschiedenen Autoren angezweifelt (LIPPS, 1973; HANSEN, 1979). Ob es sich bei den beschriebenen Zementen um biomineralisierten Kalzit handelt, konnte oftmals nicht entschieden werden.

SMOUT & SUGDEN (1962) stellten an Dünnschliffen fossiler Arten mikrogranulären Kalzit fest, der nach ihrer Meinung biomineralisiert wurde, konnten aber einen diagenetischen Ursprung nicht ausschließen.

WOOD (1949) beschrieb kalzitische, subangulare Granula (5–10 µm) als biomineralisierten Zement. Später bestätigte NØRVANG (1966) WOOD's Ergebnisse, schloß hingegen nicht aus, daß alle Granula detritischen Ursprungs sind, da nach der Behandlung mit Ammoniumnitrat neben nicht aufgelösten Quarzpartikeln „a fine, spongy network of tectine which still presents imprints of even the smallest grain of calcite“, zurückblieb (NØRVANG 1966: S. 5). Daraus folgerte er, daß der Zement „Tektin“ ist und nicht der von WOOD nachgewiesene granuläre Kalzit.

Die hier durchgeführten Untersuchungen bestätigen NØRVANG's Vermutung, daß die vorgefundenen Granula von 5–10 µm Größe detritischer Herkunft sein müssen, da die biomineralisierten Kristalle Durchmesser von ca. 0,1 µm besitzen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das beschriebene „spongy network“ die organischen Hüllen der agglutinierten Fremdpartikel repräsentiert.

Entsprechende Aussagen treffen wahrscheinlich ebenfalls auf JØRGENSEN's (1977) Untersuchungsergebnisse an den rezenten Arten *Clavulina bradyi* und *Textularia sagittula* zu. JØRGENSEN interpretierte das organische Material, das er in Gehäusen von *C. bradyi* in Form einer „spongy matrix“ (1977: Taf. 2, Fig. 11,12) und bei *T. sagittula* in einer „rather solid matrix“ (1977: Taf. 2, Fig. 10) vorfand, als Zementsubstanz. Auch hier wurden die angeschliffenen Oberflächen der eingebetteten Gehäuse mittels EDTA-Lösung angeätzt, damit der karbonatische Zement weggelöst, und es blieben die organischen Bestandteile des Zements, die organischen Partikelhüllen und Porenauskleidungen innerhalb der Kammerwand erhalten. In JØRGENSEN's Figuren von *C. bradyi* sind Querschnitte von Porengängen erkennbar (1977: Taf. 2, Fig. 11), die, wie gezeigt werden konnte, nur von Kalzit- biomineralisierenden Arten ausgebildet werden.

MURRAY (1973) wies bei *Clavulina pacifica* neben organischem Material kalzitische Zementkörner von <0,5 µm Durchmesser nach, die z.T. in Form länglicher Kristalle vorliegen. Bei *T. sagittula* (DEFRANCE) (= *Spirorutilis wrightii* (SILVESTRI); Anmerk. d. Verf.; Kap. 6.3.) fand er gleich-

förmige Zementkörner von 0,5 bis 0,7 µm Größe. Diese Ergebnisse wurden von TOKSVAD & HANSEN (1981) bestätigt, die neben *C. pacifica* auch *C. nodosaria*, *Gaudryina rugosa* und *Textularia aegyptica* untersuchten. Sie fanden feinkörnige (0,2–0,5 µm), nicht orientierte, nahezu gleichförmige Partikel, nicht dagegen die von MURRAY beschriebenen länglichen Kristalle. Sehr wahrscheinlich stimmt der von MURRAY (1973) und TOKSVAD & HANSEN (1981) beschriebene Zement mit dem hier vorgefundenen überein, obwohl die biomineralisierten Kristalle noch kleiner und in einer charakteristischen Weise angeordnet sind.

#### 4.6.4. Porensysteme kalzitisch zementierter Foraminiferen

Die Existenz eines Porensystems in der Gehäusewand agglutinierter Foraminiferen wurde bereits von MOEBIUS (1880) erkannt und konnte später für viele Arten, u.a. der Gattungen *Textularia*, *Valvulina* und *Clavulina*, bestätigt werden (LACROIX, 1931; HOFKER, 1933, 1951a,b, 1956; WOOD, 1949; NORVANG, 1966). BANNER & PEREIRA (1981) gaben eine zusammenfassende Darstellung über die Literatur und diskutierten die zahlreichen, oft widersprüchlichen Beobachtungen und Interpretationen zu diesem Themenkreis.

Die Ursache für diese Unstimmigkeiten ist u.a. darin begründet, daß die Poren bei vielen kalzitisch zementierten Arten distal verschlossen sind und bei diesen Arten nur in aufgebrochenen Kammerwänden nachgewiesen werden können. Auch die intergranularen Räume auf der Gehäuseoberfläche organisch zementierter Arten wurden von verschiedenen Autoren als Porenöffnungen interpretiert (z.B. von WOOD, 1949; LE FURGEY, 1978 u.a.).

SOLIMAN (1972, 1974) fand Poren in der von ihm beschriebenen Art *Trochoporina praeglobigeriniformis* (Oberkreide), was ihn dazu veranlaßte, für perforate trochamminide Arten die Gattung *Trochoporina* SOLIMAN, 1972, aufzustellen, in die nach seiner Ansicht ebenfalls *Trochammina globigeriniformis*, die Typ-Spezies der Gattung *Ammoglobigerina*, zu stellen ist. BRÖNNIMANN et al. (1983) bezweifelten die Porenexistenz, da weder die illustrierten Dünnschliffe von *T. praeglobigeriniformis*, noch das von den Autoren rasterelektronenmikroskopisch untersuchte Gehäuse des Lectotyps von *T. globigeriniformis* aus PARKER und JONES' Sammlung Poren aufweisen. Die Autoren gaben an, daß die untersuchten Gehäuse von ca. 15 *Trochammina*-Gattungen keine Poren besitzen. Die hier untersuchten 11 Trochamminacea-Arten aus 8 Gattungen bestätigen BRÖNNIMANN's et al. Ergebnisse, da alle Arten organisch zementieren und damit keine Poren ausbilden. Auch bei Spiroplectamminacea-Arten bestehen Unstimmigkeiten über die Existenz eines Porensystems: REYMENT (1969) bemerkte, daß bei *Textularia* s.s., (im Sinne NORVANG's, 1966; Anmerk. d. Verf.) und ebenfalls bei Spiroplectamminen „Ultraporen“ ausgebildet sein könnten. MURRAY demonstrierte, daß *T. sagittula* (= *Spirorutilis wrightii*; Anm. d. Verf.; Kap. 6.3.) „anastomosierende“ Porenkanäle von 0,5–0,7 µm Durchmesser aufweist (1973: Taf. 99, Fig. 8), schränkte jedoch ein, daß er bei diesem perforierten Exemplar nicht geprüft hätte, ob ein planispirales Anfangsgehäuse ausgebildet ist (BANNER & PEREIRA, 1981, S. 92: „pers. comm. to Banner, 20/11/1979“). HAYNES (1973) diagnostizierte in der Gehäusewand von *S. wrightii* ova-

le, etwa 1 µm große Öffnungen, die nach HAYNES möglicherweise Poren darstellen. Kontroverser Ansicht sind BANNER & PEREIRA (1981), nach denen Spiroplectamminaceen imperforat sind. Die genannten Autoren untersuchten MURRAY's Original-Individuen der Art *Spirorutilis wrightii* aus der Irischen See (MURRAY, 1979). Auch die Systematik von LOEBLICH & TAPPAN (1984) weist die Überfamilie der Spiroplectamminacea CUSHMAN, 1927, als „non-caliculate“ aus.

In Übereinstimmung mit MURRAY's und HAYNES' Beobachtungen konnte jedoch an MURRAY's Original-Individuen von *Spirorutilis wrightii* ein „anastomosierendes“ Porensystem festgestellt werden; *Spiroplectammina earlandi* ist dagegen imperforat und zementiert organisch. Auch die Vertreter der Verneuilinacea CUSHMAN, 1911, und der Ataxophragmiacea SCHWAGER, 1877, gelten als imperforat (LOEBLICH & TAPPAN, 1984), obwohl das Porensystem der verneuiliniden Art *G. rudis* bereits von MURRAY (1973) detailliert beschrieben wurde; eigene Untersuchungen bestätigten MURRAY's Ergebnisse (Taf. 9, Fig. 6; vgl. Fußnote (3): Kap. 6.3.). Die ataxophragmiide Art *Eggerella bradyi* besitzt ebenfalls Poren, nicht dagegen *Eggerelloides scabrum*, dessen organisch zementierte Gehäusewand imperforat ist.

Aus den Untersuchungsergebnissen ist abzuleiten, daß der Nachweis eines Porensystems entscheidende systematische Relevanz besitzt, da gleichzeitig Aussagen zur Zementationsweise (organisch – kalzitisch) getroffen werden können. MURRAY (1973) erkannte bereits, daß die Existenz eines Porensystems an die kalzitische Zementausbildung gebunden ist. Es stellt sich daher die Frage, ob fossile Gehäuse von Arten der Gattungen *Textulariopsis* BANNER & PEREIRA, 1981, und *Spirorutilis* HOFKER, 1976, tatsächlich einen imperforaten, primär kalzitischen Zement besitzen, wie von BANNER und PEREIRA postuliert wurde. Es wurde bereits dargestellt, daß zumindest *Spirorutilis wrightii* ein Porensystem aufweist.

Darüber hinaus ist die morphologische Ausbildung des Porensystems artspezifisch und weist im Detail besondere Mikrostrukturen auf, die von phylogenetischem Interesse sind: Bei *Clavulina*-Arten und bei *V. oviedoiana* wurde eine auffällig strukturierte organische Lage nachgewiesen, die distal die Porenöffnungen verschließt. Eine strukturell vergleichbare Lage wurde von HEDLEY & BERTAUD (1962: Abb. 6,7) bei der perforaten Testacee *Gromia oviformis* zwischen organischem Gehäuse und Zytoplasma nachgewiesen und als „honeycomb membrane“ beschrieben. Bei der rotaliden benthischen Art *Bolivina* sp. ist innerhalb des proximalen Porenkanals eine Lage ausgebildet, die im Schrägschnitt ebenfalls ein Bienenwabenmuster aufweist (OELSCHLÄGER, 1988: Fig. 88).

#### 4.6.5. Fossilisationspotential und palökologische Relevanz

Chemische Lösungsversuche zur Prüfung potentieller zementspezifischer Erhaltungsunterschiede an organisch zementierenden Vertretern der Zementmorphogruppen 1–4 erwiesen sich als undiagnostisch, da der organische Anteil der hier untersuchten Arten bei allen Morphotypen übereinstimmend instabil reagierte und in Lösung ging.

Der eisenreiche mineralische Anteil festigt den Zement, wird jedoch nicht zementspezifisch gebunden, da

er bei Vertretern aller vier Zementtypen dokumentiert werden konnte; die Quantität des Eisen-Anteils wird von der lokalen mineralogischen Sedimentzusammensetzung und dessen Eisenaffinität beeinflusst (Kap. 4.6.2.). Ob umgekehrt die geographische Verbreitung bestimmter Arten auf den Eisengehalt im Sediment zurückgeführt werden kann, was für *Haplophragmoides crassimargo* und *Cribrostomoides subglobosus* von LINDENBERG & AURAS (1984) in Betracht gezogen wurde, ist bei dem gegenwärtigen Wissensstand nicht zu entscheiden.

Das Fossilisationspotential organisch zementierter Gehäuse ist also nicht in Abhängigkeit von deren art-spezifischen Zementausbildungen zu beurteilen, sondern an verschiedenste Faktoren gebunden: Hier sind u.a. die mineralische Zusammensetzung der agglutinierten Fremdpartikel zu nennen, das intergranulare Raumvolumen des Gehäuses, das Zementvolumen und besonders der mineralische Zementanteil, das Vorhandensein einer OOL, das ontogenetische Entwicklungsstadium und natürlich die postmortalen Einbettungsverhältnisse.

In Laborkulturen wird die organische Zementsubstanz bereits nach dem Absterben des Tieres, vermutlich durch bakterielle Zersetzung, gelöst und scheint nur selten völlig unverändert erhalten zu sein. JØRGENSEN (1977, S. 319) wies auf sekundäre Bildung kalkigen „Zements“ in agglutinierten Gehäusen hin: „It appears as a uniform rim of sparry calcite or as a syntaxial cement“; bei tief angeätzten Gehäusen konnte er organisches Material enthüllen, so das Netzwerk der kretazischen Art *Heterostomella foveolata* (Maastricht).

„Kieselige“ Zemente, die besonders aus den kretazischen und tertiären Flyschablagerungen der Karpaten bekannt geworden sind, glaubte man durch die Prüfung ihrer Resistenz gegen chemische Agentien nachzuweisen (BRADY, 1884; CUSHMAN, 1929, 1948; HERON-ALLEN & EARLAND, 1930; LOEBLICH & TAPPAN, 1964a; DUDLEY, 1976). Im Falle von Untersuchungen fossiler Gehäuse sind metasomatische Umwandlungen und Strukturänderungen nicht auszuschließen: Nach Auffassung von SOLIMAN (1974) handelt es sich bei dem „kieseligen“ Zement um diagenetisch ausgetauschten kalkigen Zement.

Untersuchungen u.a. an rezenten Vertretern der Rzehakinidae zeigten, daß sog. „kieselige Formen“ organisch zementieren (LIPPS, 1971, 1973; MURRAY, 1973; HANSEN & HANZLIKOVÁ, 1974), was die vorliegenden Untersuchungsergebnisse an den rzehakiniden Arten *Miliammina arenacea*, *M. fusca* und *M. oblonga sabulosa* bestätigen. Die organischen Stränge von *M. fusca* unterscheiden sich nicht von denen anderer Arten der Zementgruppe 1, die ebenfalls einen eisenreichen mineralischen Anteil aufweisen (Kap. 4.1.1.6.).

Einige Autoren sahen die Möglichkeit, daß die Zusammensetzung des Zements die ökologische Verbreitung von Arten kontrolliert (POKORNY, 1958; LINDENBERG, 1967; LIPPS, 1971, 1973; MURRAY, 1973). Demnach treten organisch zementierende Arten im allgemeinen in niedrig salinem und normal salinem Milieu auf, während kalzitisch zementierende Arten auf normal- bis hypersalines Milieu beschränkt sind, was in Zusammenhang mit dem freien  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen-Gehalt im Meerwasser gebracht wird.

Die Untersuchungsergebnisse zeigen, daß zumindest organisch zementierte Foraminiferen nicht nur in kälterem, hyposalinen (Nordenham, New York) und normal salinem (Bermuda, Watamu, Mombasa), sondern eben-

falls in warmem, hypersalinem Milieu (Aqaba) leben. Im Unterschied zu den organisch zementierten Arten wurden kalzitisch zementierte nicht in hyposalinem Environment vorgefunden. In den unterhalb der CCD genommenen antarktischen Tiefseeproben fanden sich erwartungsgemäß organisch zementierte Arten, jedoch ebenfalls *Eggerella bradyi* und *Martinottiella nodulosa*, von denen angenommen wird, daß sie kalzitisch zementieren (LOEBLICH & TAPPAN, 1964a; WESTON, 1984). Es konnte gezeigt werden, daß es sich um postmortal veränderte, primär kalzitisch zementierte Gehäuse von *E. bradyi* und *M. nodulosa* handelt (Kap. 4.1.2.1.). Entsprechende Gehäuse von Proben oberhalb der CCD standen jedoch für Überprüfungs-zwecke nicht zur Verfügung.

WESTON (1984) diskutierte, ob Arten, die normalerweise kalzitisch zementieren, den Zement reduzieren, wenn sie unterhalb der CCD leben. Diese Annahme begründete sie durch die Gehäuse-Untersuchung eines einzelnen, toten Individuums von *E. bradyi*, das im Vergleich zu den Gehäusen von oberhalb der CCD nur wenig intergranularen Zement aufweist. Diese Annahme impliziert, daß die genetisch fixierte Fähigkeit zur Kalzit-Biomineralisation durch ökologische Faktoren kontrolliert wird. Ohne Zement-Untersuchungen an Gehäusen lebender Individuen kann jedoch nicht ausgesagt werden, ob die Kalzit-Biomineralisation unterhalb der CCD unterdrückt wird, der biomineralisierte Kalzit in Lösung geht, oder ob es sich bei den Gehäusen um allochthone Faunen-Bestandteile handelt.

#### 4.6.6. Fremdpartikelselektion

Verschiedene Autoren vertraten die Ansicht, daß agglutinierende Arten eine chemische Selektionsfähigkeit besitzen, da bestimmte Materialien selektiv dem Sediment entnommen und auch innerhalb des Gehäuses oder in einer einzelnen Kammer differenziert angeordnet werden (HOFKER, 1953, 1957; BERTHOLD, 1980). Diese Annahme setzt voraus, daß die Tiere die Komponenten chemotaktisch erkennen können, was beispielsweise von Flagellaten und Fäulnisbakterien bekannt ist. Durch die hier durchgeführten Laborexperimente mit reproduktiven adulten Individuen und deren Juvenilen konnte bewiesen werden, daß die untersuchten Arten keine Chemorezeptoren besitzen (Kap. 4.4.1.).

Vielmehr ist anzunehmen, daß eine chemische Selektionsfähigkeit durch einen selektiven Korngrößen und Kornform-Einbau vorgetäuscht wird. Dies konnte u.a. an *Clavulina angularis* demonstriert werden, die bei Laborversuchen nicht „chromcarbid-selektiv“ agglutinierte, sondern dieses Material aufnahm, weil sie die Größe der Chrompartikel bevorzugte. Zu dieser Annahme kamen ebenfalls WINTER et al. (1986) bei der Untersuchung verschiedener Arten pelagischer Tintinniden, die zum Bau der Lorikae nur Coccolithen einer spezifischen Art agglutinierten.

Bei textulariiden Arten wurde die selektive Korngrößen-Wahl mittels experimenteller Versuche bestätigt: SLAMA (1956) zeigte, daß Arten der Gattung *Ammobaculites* ihre Gehäuse zwar mit jedem Partikel-Größenangebot weiterbauten, daß sie aber aus einem breiten Spektrum die Größen bevorzugt aufnahmen, die auch im natürlichen Milieu in die Gehäuse eingebaut wurden. Bei *Trochammina* cf. *T. quadriloba*, *T. pacifica* und *Haliphysema tumanowiczii* wurde beobachtet, daß relativ zu der Gehäusegröße die agglutinierten Partikelgrößen zuneh-

men (HEDLEY, 1958; SLITER, 1968; SALAMI, 1976). Bei den hier untersuchten Arten konnte die Partikelaufnahme bis zu einer für diese Arten spezifischen Korngrößen-Grenze festgestellt werden (Kap. 4.4.2.; vgl. SALAMI, 1976).

Es stellt sich somit die Frage, wie die Tiere Partikelgrößen erkennen. Die beobachtete Größenzunahme mit dem ontogenetischen Gehäusewachstum wurde mit einer zunehmenden Zytoplasmavermehrung und damit gesteigerter Partikeltransport-Fähigkeit der Pseudopodien in Verbindung gebracht (SLITER, 1968; SALAMI, 1976). Eine spezifische Einregelung und Anordnung selektierter Korngrößen und -formen innerhalb einer Kammer ist jedoch nur durch eine biologisch kontrollierte, aktive Orientierung dieser Komponenten durch die Zelle erklärbar. Möglicherweise sind Mikrotubuli bei der Selektion beteiligt, die in Pseudopodien im allgemeinen besonders zahlreich auftreten (vgl. *Bathysiphon* sp.: BERTHOLD, 1980: Taf. 2, Fig. 2,3). Da die Mikrotubuli eine konstante Länge aufweisen, könnten sie bei Hintereinanderlagerung zum Erkennen von Bausteingrößen und -formen dienen.

Besondere Probleme stellen die Gehäuse von Arten der Gattungen *Carterina* und *Zaninettia* dar. Bisher konnte nicht geklärt werden, ob die Kalzit-Spikulae von der Foraminifere selektiv agglutiniert oder aber biomineralisiert werden. Bei Sedimentuntersuchungen wurden weder isolierte Spikulae noch Spikulae-produzierende Organismen identifiziert, die als potentielle Lieferanten für das Gehäusematerial in Frage kämen. Allein ein ca. 185 µm großes, subglobuläres Gehäuse mit entsprechend ausgebildeten Spikulae wurde von BRÖNNIMANN & WHITTAKER (1983) gefunden. Dieser Organismus, möglicherweise ein Protist, produziert die Spikulae oder agglutiniert sie wiederum selbst.

Da keine Untersuchungen an lebenden Foraminiferen vorliegen, kann allein ausgesagt werden, daß es sich um biomineralisierte Spikulae handelt, jedoch nicht, daß diese von Foraminiferen biomineralisiert werden, wie dies von DEUTSCH & LIPPS (1976), HANSEN & GRÖNLUND (1977) und LOEBLICH & TAPPAN (1964a, 1984) angenommen wurde und letztere Autoren dazu veranlaßte, die Unterordnung der *Carterina* aufzustellen.

Untersuchungen an Gehäusen von *Zaninettia brasiliensis* ergaben, daß diese Art sich nicht von den anderen textulariiden Arten unterscheidet: Sie bildet morphologisch undifferenzierte organische Zementsubstanz (Morphotyp 4), organische Hüllen und eine IOL aus. Deshalb wurde *Z. brasiliensis* in der vorliegenden Arbeit in Übereinstimmung mit BRÖNNIMANN & WHITTAKER (1983b) zu den textulariiden Foraminiferen gezählt. BRÖNNIMANN und WHITTAKER, die sich eingehend mit dem „*Carterina*-Problem“ beschäftigten, belegten ihre Annahme durch folgende Beobachtungen:

- Einzelne Spikulae eines *Z. conica*-Individuums wurden durch bohrende Organismen angegriffen, deren Gänge sich jedoch nicht in die nächstliegenden Spikulae fortsetzen. Hieraus folgerten die genannten Autoren, daß die Spikulae nach dem Tod des Spikulae-produzierenden Organismus zuerst im Sediment verteilt lagen, angebohrt und anschließend von der Foraminifere in die Gehäusewand inkorporiert wurden. Einzelne, im Durchmesser 6 µm große, kreisrunde Bohrlöcher innerhalb der Spikulae sind ebenfalls in Gehäusen der hier untersuchten *Z. brasiliensis* vorzufinden.

- An Gehäusen verschiedener *Zaninettia*-Arten wurde eine zunehmende Spikulaegröße mit zunehmender Kammergröße beobachtet (DEUTSCH & LIPPS, 1976; HANSEN & GRÖNLUND, 1977). Daraus könnte gefolgert werden, daß die Foraminifere während ihres Gehäuse- und Zellwachstums entsprechend größere Spikulae produzieren kann. Es liegen jedoch für textulariide Foraminiferen die gleichen Beobachtungen bezüglich des agglutinierten Fremdmaterials vor. Außerdem konnten BRÖNNIMANN und WHITTAKER an Gehäusen verschiedener *Zaninettia*-Arten zeigen, daß der Prolokulus und/oder ältere Kammern größere Spikulae als die folgende jüngere und/oder nächstjüngere Kammer aufweisen. Die Spikulae-Zusammensetzung einer Kammer spiegelt demnach das Resultat eines Bauvorgangs wider, währenddessen die Foraminifere die in diesem Zeitintervall zur Verfügung stehenden Spikulae je nach vorliegendem Größenangebot agglutiniert. Würden die Spikulae von der Foraminifere produziert, so würden derartige „Baufehler“ sehr wahrscheinlich nicht auftreten.
- Zwei gehäusemorphologisch und in Aperturmerkmalen übereinstimmende Individuen von *Z. brasiliensis*, die von verschiedenen Lokalitäten stammen und von den Autoren als conspezifisch angesehen werden (BRÖNNIMANN et al., 1983: Taf. 3, Fig. 3-6), weisen morphologisch unterschiedliche Spikulae-Typen auf. Handelt es sich hierbei tatsächlich um conspezifische Individuen, so ist auf ein unterschiedliches Spikulae-Angebot während des Kammerbaus zu schließen.
- In der Literatur existieren Beispiele für äußerst selektive Arten, die ihr Gehäuse nahezu oder sogar vollständig aus agglutinierten Fremdpartikeln gleicher Korngröße, -form und daraus resultierendem gleichen Kornchemismus aufbauen, selbst wenn diese Partikel, in diesem Fall die Spikulae bzw. der Spikulae-produzierende Organismus, sehr selten im entsprechenden Sediment vorkommen. Beispielsweise verwenden Arten der Gattungen *Hyperammina* und *Haliphysema*, die Arten *Reophax spiculifera*, *Technitella legumen* und *M. cervicornis* (Taf. 16, Fig. 3) Schwammspikulae zum Gehäusebau, *Technitella thompsoni* benutzt dagegen ausschließlich Echinodermenplättchen, *Reophax agglutinans* ausschließlich Planktonforaminiferen (vgl. NUGLISCH, 1985) und *Asarotamina asarotum* Kalzitkristalle, deren Herkunft gleichfalls noch nicht geklärt werden konnte (BRÖNNIMANN, 1986).

## 5. Gehäusemorphogenese und Strukturbildung

Im Gegensatz zu den Beobachtungen, die auf Untersuchungsergebnissen der fertig gebauten Kammerwand basieren, werden durch die Kenntnis des Kammerbauprozesses Gehäusestrukturen als Produkte spezifischer Zellaktivitäten verständlicher, und es ergeben sich neue Aspekte bei der Beurteilung ihrer funktionellen Bedeutung. Das Verständnis der Strukturbildung ist von besonderer Wichtigkeit, da diese Prozesse genetisch fixiert sind und Rückschlüsse auf phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse zulassen.

Die Gehäusemorphogenese agglutiniert Foraminiferen ist bisher unbekannt. Im folgenden wird der Kam-



merbauprozeß von *Textularia candeiana kenyaensis* beschrieben. Zusätzlich erzielte Untersuchungsergebnisse an anderen agglutinierenden Arten zeigen, daß der Bauprozeß bei allen Arten prinzipiell ähnlich verläuft.

## 5.1. Allgemeine Beobachtungen zum Kammerbau

Während der Ontogenie von *T. candeiana kenyaensis* tritt das Gehäusewachstum durch die Anlage neuer Kammern periodisch ein und setzt sich kontinuierlich fort, bis das Tier nach ca. 6 Monaten die Fortpflanzungsfähigkeit erreicht. Juvenile Textularien bauen bis zum 4- bis 7-Kammerstadium täglich eine neue Kammer, danach in unregelmäßigen Abständen.

Eine Steuerung der Bauaktivität durch den Hell-/Dunkel-Zyklus, die bei verschiedenen kalkschaligen benthischen Foraminiferen beobachtet wurde (SPINDLER & RÖTTGER, 1973; BERTHOLD, 1980), konnte bei *T. candeiana kenyaensis* nicht festgestellt werden.

Der Kammerbau findet innerhalb einer Detritushülle statt, die in „Rohkulturen“ aus Sedimentpartikeln, Mikroorganismen sowie deren Fragmenten besteht. Innerhalb von „Isolierkulturen“ dauert der gesamte Bauvorgang vom Zeitpunkt der Formierung bis zum Verlassen dieser Detritushülle mit einer neu gebauten Kammer ca. 24 Stunden.

Im allgemeinen zeigen Individuen, die kurz vor einem Kammerbau stehen, nicht nur in den älteren, sondern ebenso in der jüngsten Kammer des Gehäuses eine orange Zytoplasmafärbung, was auf eine Zytoplasmavermehrung durch verstärkte Nahrungsaufnahme vor dem Kammerbau hindeutet. Die orange Färbung des Zytoplasmas ist sowohl auf Lipide als auch auf eine Ernährungsweise durch Diatomeen zurückzuführen (Kap. 3.3.).

Individuen in frühen Kammerbaustadien reagieren auf mechanische Störungen, z.B. Erschütterung oder Beschädigung der Detritushülle, indem sie den Kammerbau abbrechen und innerhalb der Hülle halbfertig gebaute Kammern zurücklassen.

## 5.2. Bau einer Detritushülle

Vor der Kammermorphogenese werden Detrituspartikel mit Hilfe der Pseudopodien rings um die Mündung angesammelt (Taf. 12, Fig. 1) und zu einer Detritushülle formiert. In „Rohkulturen“ erreicht die Hülle etwa einen Durchmesser von 1mm und schließt in der Höhe die beiden jüngsten Kammern des Gehäuses mit ein. Innerhalb von „Isolierkulturen“, in die für Beobachtungszwecke nur wenig Sediment gegeben wurde, wird eine kleinere Detritushülle angelegt (Taf. 12, Fig. 2). Das Gehäuse ragt mit seiner Längsachse etwa senkrecht aus der Hülle heraus. Außerhalb der Hülle werden in diesem frühen Stadium gelegentlich noch Pseudopodien ausgestreckt. Auch direkt vor der Gehäusemündung liegen innerhalb der Hülle dicht angeordnet Detrituspartikel (Taf. 12, Fig. 3). In den Zwischenräumen der Detrituspartikel läßt sich im REM nur wenig organisches Material nachweisen, das vermutlich von den Pseudopodien des Tiers herrührt, d.h. eine Detritushülle

wird nicht durch einen Zement stabilisiert und zerfällt deshalb sehr leicht in ihre Bestandteile.

In Laborkulturen wurde bei den untersuchten Arten der Gattungen *Valvulina*, *Clavulina* und *Paratrochammina* ebenfalls eine Detritushülle als erstes Stadium des Kammerbaus nachgewiesen. Schon BRADY (1884) vermutete, daß die Detritusanlagerungen, die oft um die Endkammern von *Valvulina conica* akkumuliert sind, bei dem Aufbau einer neuen Kammer verwendet werden. SALAMI (1976) konnte dies durch Lebenbeobachtungen an *Trochammina* cf. *T. quadriloba* bestätigen.

## 5.3. Ausbildung eines Kammerlumens

Der eigentliche Kammerbau wird durch die Ausbildung eines Hohlraums vor der Gehäusemündung innerhalb des Detritusmaterials eingeleitet. Die Größe dieses Hohlraums entspricht etwa der des zukünftigen Kammerlumens. Das Tier schafft damit den nötigen Platz zum Bau der neuen Kammer. Innerhalb des Hohlraums einer aufgebrochenen Hülle wurde lichtmikroskopisch ein lockeres, dreidimensionales Netzwerk anastomosierender Pseudopodien beobachtet. Außerhalb der Hülle ist von diesem Zeitpunkt an keine Pseudopodienaktivität mehr erkennbar.

Nach der Anlage eines Kammerlumens liegen die Partikel innerhalb der Detritushülle sortiert vor (Taf. 12, Fig. 4): Auf der proximalen Seite sind kleinere Partikel, auf der distalen Seite sind Partikel bis zu 0,5 mm Größe angeordnet. Da Partikel dieser Größe nicht in die Kammer eingebaut werden, ist zu vermuten, daß die Detritushülle nicht nur zur Materialbeschaffung für den folgenden Kammerbau dient, sondern gleichzeitig eine Schutzfunktion gegen das Außenmilieu erfüllt.

## 5.4. Formierung der Kammerbestandteile

### 5.4.1. Organische Umhüllung der Bausteine

Die neue Kammer wird halbkreisförmig von der zweitjüngsten Kammer des Gehäuses in Richtung Mündung gebaut (Taf. 12, Fig. 5). Dies ist lichtmikroskopisch an der Sortierung und Ausrichtung der Bausteine erkennbar, die aus der Detritushülle nach Korngröße und -form selektiert werden (Kap. 4.4.2.). An der Baufont und innerhalb des neuen Kammerlumens liegen die Bausteine, die beim weiteren Wachstumsprozeß orientiert angeordnet werden (Pfeile). Während dieser Phase werden die Bausteine mit einer organischen Hüllschicht umgeben (Taf. 12, Fig. 6,7). Diese liegt den Partikeln dicht auf, so daß die Partikelform detailliert nachgezeichnet wird. Auch ungewöhnlich geformte künstliche Partikel lassen keine Zwischenräume zwischen organischer Lage und Partikeloberfläche erkennen.

Die organische Hüllschicht der Partikel ist bei kalzitiertem Foraminiferen im TEM nicht leicht nachzuweisen, da sie sehr dünn ist und bei der Dekalzifikation leicht zerstört werden kann. Deshalb wurden



*T. candeiana kenyaensis* Polystyrolkugeln zum Kammerbau angeboten. Figur 8a (Taf. 12) zeigt einen Ausschnitt der ursprünglichen Oberfläche einer Polystyrolkugel vor dem Experiment, Figur 8b einen Oberflächenausschnitt einer Kugel, nachdem sie vom Tier zum Kammerbau aufgenommen und mit organischem Material umhüllt wurde.

Es konnte nicht geklärt werden, welches Organell für die Bildung der organischen Substanz verantwortlich ist. Die Anlage der Hüllen vollzieht sich wahrscheinlich innerhalb von Phagozytose-Vakuolen (Kap. 5.9.2.).

Alle hier untersuchten agglutinierten Foraminiferen weisen organisch umhüllte Bausteine auf; es handelt sich somit um ein gemeinsames Merkmal sowohl kalzitisch als auch organisch zementierter Arten (Kap. 4.3.3.). Figur 1 (Taf. 13) zeigt einen TEM-Schnitt durch *Miliammina fusca*, die sich im Kammerbauprozess befindet. Nach der Dekalkifikation spiegeln die organischen Hüllen die Kornformen anorganischer Kalkpartikel wider, die in die „Isolierkulturen“ eingegeben wurden. Die umhüllten Bausteine werden von *M. fusca* durch Pseudopodien sortiert und zur Kammerwand angeordnet.

#### 5.4.2. Organische Befestigung der Bausteine

Bei der Präparation zeigte sich, daß frühe Kammerbaustadien schwieriger aus der Detritushülle herauszupräparieren sind als fortgeschrittenere Stadien, da sich die Berührungsfläche, mit der das Tier mit seinen Pseudopodien den Partikeln der Detritushülle auflagert, bei der fortschreitenden Agglutination von Bausteinen verkleinert. Damit wird die Verbindung zwischen Tier und Detritushülle immer lockerer, bis schließlich bei Fertigstellung der Kammer eine Trennung einsetzt. Individuen dieser Kammerbauphase lassen sich relativ leicht aus der Detritushülle herausziehen.

Die zunehmende Zerbrechlichkeit der neuen Kammer in Richtung Mündung weist auf eine abnehmende Befestigung der Bausteine untereinander hin. Die REM-Untersuchung zeigt, daß die Partikel durch undifferenzierte organische Substanz, die mit Zementmorphotyp 4 vergleichbar ist (Kap. 4.1.1.4.), locker aneinander befestigt werden (Taf. 12, Fig. 7; Pfeile).

Aus dieser Beobachtung und der Tatsache, daß die regellos angeordneten Bausteine an der Baufront organische Hüllschichten aufweisen, läßt sich schließen, daß die Bausteine zuerst umhüllt und anschließend aneinander befestigt werden.

Eine primäre organische Befestigung der Bausteine wurde auch bei der Kalzit-biomineralisierenden *Textularia* cf. *T. aperturalis* nachgewiesen.

Ein organischer Zement, der die Zwickel zwischen den Partikeln vollständig ausfüllt, wurde in dieser Bauphase bei keiner der untersuchten Arten vorgefunden. Außerdem ist eine durchgehende organische Lage, wie sie bei verschiedenen kalkschaligen benthischen und planktonischen Foraminiferen als formgebende Kammeranlage ausgebildet wird (HEMLEBEN et al., 1986), bei *T. candeiana kenyaensis* und *T. cf. T. aperturalis* weder an der äußeren noch an der inneren Kammerwand nachweisbar. Ein Porensystem ist in diesem Baustadium innerhalb der organisch zementierten Kammerwand noch nicht erkennbar.

## 5.5. Zementierung der Kammer

### 5.5.1. Einlagerung des Biomineralisats

Die Einlagerung des Biomineralisats erfolgt bei *T. candeiana kenyaensis*, nachdem die Kammer mindestens zu zwei Dritteln mit organischem Material befestigt wurde.

Im Gegensatz zu der organischen Zementation der Bausteine tritt die Biomineralisateinlagerung simultan über die gesamte Kammerwandungsfläche ein. Ein Kammerbaustadium mit einer „Kalzifikationsfront“ wurde niemals beobachtet. Dagegen finden sich im Vergleich mehrerer Kammern dieser Bauphase unterschiedlich weit fortgeschrittene Zementierungsstadien. In einem frühen Stadium liegen in proximalen Kammerwandbereichen nur vereinzelt biomineralisierte Kalzitkristall-Pakete (Taf. 13, Fig. 2,3). Dagegen sind die Zwickel der distalen Kammerbereiche bei den entsprechenden Individuen fast vollständig mit Kalzitkristall-Paketen ausgefüllt (Taf. 13, Fig. 4), d.h. daß die Einlagerung des Biomineralisats vom Wandäußeren zum -inneren vom Kammerinneren erfolgt.

Vergleichende Untersuchungen an juvenilen *Textularia* cf. *T. aperturalis*-Individuen zeigen, daß die neue Kammer entsteht, indem nur wenige Fremdpartikel in den Zement, bestehend aus biomineralisierten Kalzitkristall-Paketen, eingelagert werden (Taf. 13, Fig. 5–7). Die Zementierung tritt hier also gleichzeitig mit der Agglutination der Bausteine über der gesamten Kammerwandung ein. Diese Technik konnte bis zum Bau der dritten Kammer verfolgt werden. Bei adulten *T. cf. T. aperturalis*-Individuen vollzieht sich der Kammerbau jedoch genau wie bei *T. candeiana kenyaensis*, indem die Fremdpartikel an einer Baufront organisch zementiert werden, und erst anschließend das Biomineralisat eingelagert wird. *T. cf. T. aperturalis* verändert somit ihr Bauverhalten während der Ontogenie, was auch für andere kalzitisch zementierte Arten nicht ausgeschlossen werden kann. Dagegen behält *Valvulina oviedoiana* diese Bautechnik während der gesamten Ontogenie bei; TEM-Studien an einem adulten Individuum zeigten, daß während des Kammerbaus gleichzeitig agglutiniert und Biomineralisat eingelagert wird.

### 5.5.2. Strukturbildung des Biomineralisats

In Kammern früher Phasen der Wandzementierung finden sich isolierte Kalzitkristall-Pakete, die aneinander bzw. an den Bausteinen durch organisches Material befestigt sind (Taf. 13, Fig. 4; Pfeile). Andererseits existieren miteinander verwachsene Kalzitkristall-Pakete, die den Bausteinen sehr eng anliegen und ihre Negativ-Abdrücke widerspiegeln, wenn diese durch das Aufbrechen der Kammer herausgefallen sind (Taf. 13, Fig. 8). In Kammerwänden später Zementierungsphasen ist die ursprüngliche Zementstruktur im REM teilweise nicht mehr auflösbar (Kap. 4.1.2.1.). Diese Beobachtungen dokumentieren, daß die Auskristallisation des Biomineralisats am „Bauplatz“ noch nicht abgeschlossen ist.

TEM-Untersuchungen zeigten, daß das Zytoplasma von *T. candeiana kenyaensis* regelmäßig, bei bauaktiven Individuen besonders zahlreich, Vesikel faserigen Inhalts enthält, die bis zu 1 µm Größe erreichen (Taf. 14, Fig. 1; Pfeile). Diese Vesikel können miteinander zu größeren Vakuolen verschmelzen (Taf. 14, Fig. 2a,b).

Im lakunisierten Zytoplasma neuer Kammerlumina fanden sich in Vesikel verpackte Ansammlungen dichten, faserigen organischen Materials (Taf. 14, Fig. 3), die in den Randbereichen verschieden stark aufgelockert sein können (vgl. Taf. 14, Fig. 4b (Pfeil 1) mit Fig. 4a (Pfeil 2)). Es entstehen typische mosaikartige Strukturen, die in bis zu ca. 2 µm großen Paketen vorliegen (Abb. 4b (Pfeil 3)). Diese Strukturen finden sich im Zement der fertigen Kammerwand kalzitisch zementierter Arten wieder und stellen hier die organische Umhüllung der biomineralisierten Kalziumkarbonat-Kristalle dar (Kap. 4.1.2.1., Taf. 9, Fig. 2). Es ist wahrscheinlich, daß Figur 4 die Genese des Biomineralisats dokumentiert. Die Bildung und das Wachstum der Kristalle finden demnach in den Zwischenräumen dieses faserigen organischen Materials statt und spiegeln sich in der verschiedenen starken Material-Auflockerung wider.

Derartige „Faser“-Vesikel wiesen sämtliche im TEM untersuchte kalzitisch und organisch zementierte Arten innerhalb des Zytoplasmas auf. Je nach Schnittlage ergeben sich unterschiedliche Erscheinungsbilder der Vesikel-Substanz. Im Längsschnitt sind leicht gewellte Fasern, im Querschnitt eine unregelmäßig schaumige Struktur erkennbar (Taf. 14, Fig. 5). Bei allen Arten wurden „Faser“-Vesikel beobachtet, die innerhalb von größeren Vakuolen miteinander verschmelzen (Taf. 14, Fig. 6; Pfeile). *V. oviedoiana* weist außerdem Vesikel auf, deren Fasern bei geeigneter Schnittlage eine Hell-/Dunkel-Periodik im Abstand von 50 nm zeigen (Taf. 14, Fig. 7).

### 5.5.3. Anlage der Poren

Das Vorhandensein von Poren ist ein gemeinsames Merkmal aller untersuchten kalzitisch zementierten textulariidischen Arten. Bei organisch zementierten Arten werden dagegen keine Poren angelegt (Kap. 4.2.).

Die Entstehung der Poren konnte elektronenmikroskopisch nicht erfaßt werden. Aufgebrochene Kammern von *T. candeiana kenyaensis* zeigen in der frühen Zementierungsphase noch kein Porensystem, dagegen ist nach der fortgeschrittenen Kalziteinlagerung ein regelmäßiges Porensystem ausgebildet (vgl. Taf. 13, Fig. 2 mit Taf. 15, Fig. 1). Diese Beobachtungen lassen sich dahingehend interpretieren, daß die Poren während der fortschreitenden Zementierung der Bausteine angelegt werden. Die Kalzitkristall-Pakete werden orientiert in die Zwickel der Bausteine eingelagert, so daß röhrenförmige Hohlräume entstehen. Dabei werden die Poren durch die nachträgliche Integration innerhalb der vorgegebenen Struktur den organisch zementierten Bausteinen angepaßt und erhalten dadurch ihre z.T. unregelmäßige Form. Die dem Außenmilieu zugewandten Kammerbereiche weisen regelmäßig Poren in den Zwickeln der Bausteine auf. An der Mündungsfläche existieren Bereiche, in denen keine Poren auftreten.

## 5.6. Organische Auskleidung der Poren

Anschließend an die Zementierung der Kammerwand und der damit verbundenen Anlage von Poren werden deren Wände mit einer dünnen organischen Lage ausgekleidet. Diese zieht z.T. über den Rand der Porenöffnung auf die Innen- und Außenseite der Kammerwand

hinaus, stellt aber keine durchgehende Lage dar (Taf. 15, Fig. 2).

Der strukturelle Aufbau der Porenlage entspricht demjenigen der organischen Hüllen der Bausteine. Die Genese des organischen Materials sowie deren Exocytose konnten, ebenso wie die des Hüllmaterials der Bausteine, nicht ermittelt werden.

Die organische Porenauskleidung gehört zur grundlegenden Gehäusestruktur aller hier untersuchten kalzitisch zementierten textulariidischen Foraminiferen (Kap. 4.2.).

## 5.7. Fertigstellung der Kammer

### 5.7.1. Anlage der „Inner Organic Lining“ (IOL)

Nach ca. 24 Stunden verläßt *T. candeiana kenyaensis* mit einer neu gebauten Kammer die Detritushülle, die ringförmig zurückbleibt. Direkt nach Verlassen der Hülle ist die neue Kammer noch brüchig, kollabiert leicht und ist mit dem alten Gehäuse nur locker verbunden. Das Kammerinnere ist noch nicht mit einer „inner organic lining“ (IOL) ausgekleidet, die später die Poren verschließt. Die IOL-Anlage findet also nicht während des 24-stündigen Kammerbaus innerhalb der Detritushülle statt. Da die Endkammern von *T. candeiana kenyaensis* im allgemeinen eine IOL aufweisen, ist zu folgern, daß deren Bildung innerhalb kürzester Zeit nach Verlassen der Hülle erfolgt. Die fertige Kammer ist nach der IOL-Anlage wesentlich stabiler als vorher und fest am alten Gehäuse befestigt.

Die nachträgliche organische Auskleidung der fertig gebauten Kammerwand konnte ebenfalls bei *T. cf. T. aperturalis*, *V. oviedoiana* und *Paratrochammina cf. P. clossi* nachgewiesen werden. Dies stimmt mit Beobachtungen an *Bathysiphon* sp. überein (BERTHOLD, 1980) und entspricht dem Kammerbauprozess verschiedener rotalider und miliolider Foraminiferen (TOWE, 1967; SPINDLER, 1978; BERTHOLD, 1980).

Eine fertig gebaute Kammerwand besteht entsprechend der verwendeten Baumaterialien (z.B. Chromcarbid-Partikel; Taf. 15, Fig. 3) aus organisch umhüllten Fremdpartikeln, die organisch aneinander befestigt sind, sowie aus biomineralisierten Kalzitkristall-Paketen. Auf der Außenwand sind in den Zwickeln der Bausteine Poren erkennbar. Die aufgebrochene Kammer zeigt das organisch ausgelegte Porensystem und die nachträglich angelegte IOL, die die Porenöffnungen proximal verschließt (Taf. 15, Fig. 4). Eine „outer organic lining“ (OOL) fehlt bei *T. candeiana kenyaensis*. In diesem Stadium ist die Kammerwand fertig ausgebildet und entspricht der strukturellen Beschreibung der geographischen Subspezies von BANNER & PEREIRA (1981).

### 5.7.2. Strukturbildung der IOL

TEM-Untersuchungen an *T. candeiana kenyaensis* belegen, daß die IOL innerhalb des Kammerystems mit zunehmendem Alter dicker wird und sich in älteren Kammern aus mehreren Lagen zusammensetzt (IOL-Typ 2; Kap. 4.3.1.).

Der mehrlagige Aufbau ist im Porenbereich besonders deutlich erkennbar (Taf. 15, Fig. 5a). Die einzelnen Lagen bestehen aus einer Wechselfolge verdichteter,

diffuser und grob vernetzter organischer Substanz. Innerhalb der verdichteten und der vernetzten Substanz ist granuläres osmiophiles Material eingelagert. Im Wandbereich zwischen den Poren ist der mehrlagige Aufbau im TEM nicht leicht aufzulösen. Hier geht eine verdichtete, fein vernetzte Schicht in eine kompakte osmiophile Lage über (Taf. 15, Fig. 5b).

Diese Befunde können ebenfalls an TEM-Schnitten von *V. oviedoiana* verdeutlicht werden: Im Anschluß an die Agglutination von Bausteinen und die Biomineralisat-Einlagerung, die bei *V. oviedoiana* simultan organisiert werden, wird an der Kammerinnenseite eine einlagige, diffuse organische Schicht ausgebildet (Taf. 15, Fig. 6). Während der Ontogenie des Tieres verändert sich das Erscheinungsbild: Die IOL wird in den älteren Kammern zunehmend dicker, da sie eine zunehmende Anzahl organischer Lagen aufweist (Taf. 15, Fig. 7). Die diffuse Schicht, die z.T. vernetzt-geschichtet erscheint und granuläres Material von ca. 50 nm Durchmesser enthält (Pfeile), geht fließend in eine osmiophile, zum Kammerinneren deutlich konturierte IOL über. Bei geeigneter Schnittlage sind die einzelnen IOL-Lagen in den älteren Kammern zu unterscheiden (Taf. 15, Fig. 8).

Deutliche strukturelle Übereinstimmungen zwischen dem IOL Aufbau von *T. candeiana kenyaensis*, *V. oviedoiana* und dem verschiedener rotaliider Foraminiferen (OELSCHLÄGER, 1988) sprechen für eine homologe Bildung der IOL kalzitisch zementierter textulariider und der rotaliider Foraminiferen: Bei den untersuchten rotaliiden Arten differenziert sich die IOL mit zunehmendem Alter aus vernetzt-geschichteten, z.T. schwammartigen organischen Lagen aus („precursor“-IOL: p-IOL), indem zusätzlich osmiophiles granuläres Material eingelagert wird (OELSCHLÄGER, 1988; vgl. Kap. 5.9.5.).

## 5.8. Zusammenfassung der Ergebnisse

Der Kammerbau von *T. candeiana kenyaensis* ist in Labor-kulturen nicht an den Hell-/Dunkel-Zyklus gebunden. Im allgemeinen zeigen kammerbau-aktive Individuen eine Zytoplasmafällung oranger Färbung im gesamten Gehäuse. Der Kammerbau findet innerhalb einer Detritushülle statt. Der Vorgang vom Bau der Detritushülle bis zu ihrem Verlassen mit einer neu gebauten Kammer dauert ca. 24 Stunden.

Mit Hilfe der Licht-, Raster- und Transmissions-Mikroskopie wurde die Kammermorphogenese dokumentiert, die sich in sechs Stadien untergliedern läßt.

### Stadien der Kammermorphogenese

- Stadium ①  
Ansammlung von Sedimentpartikeln zu einer Detritushülle.
- Stadium ②  
Anlage eines Kammerlumens und Größensortierung der Partikel innerhalb der Detritushülle.
- Stadium ③  
Selektion von Bausteinen für die neue Kammerwand; Sortierung und Ausrichtung der Bausteine an einer „Baufront“, ausgehend von der zweitjüngsten Kammer des Gehäuses in Richtung Mündung; währenddessen Anlage organischer Hüllen um die Bausteine und ihre Zementation durch undifferenzierte organische Substanz.

- Stadium ④  
Einlagerung des Biomineralisats, ausgehend vom distalen zum proximalen Kammerbereich; Strukturbildung des Biomineralisats intrazellulär innerhalb von Vesikeln mit organischer Grundsubstanz; Anlage eines Porensystems, indem regelmäßig Hohlräume bei der Biomineralisat-Einlagerung ausgespart werden.
- Stadium ⑤  
Organische Porenauskleidung.
- Stadium ⑥  
Auskleidung der Kammerwand durch die IOL nach Verlassen der Detritushülle; Strukturbildung der IOL aus diffusen, z.T. vernetzt-geschichteten Lagen („precursor“-IOL; OELSCHLÄGER, 1988) und zusätzlicher Einlagerung osmiophilen granulären Materials.

## 5.9. Diskussion

### 5.9.1. Formgestaltung der neuen Kammer

Bei *T. candeiana kenyaensis*, *T. cf. T. aperturalis* und *V. oviedoiana* wurde während der Kammerbaustadien 1 bis 5 keine durchgehende organische Lage nachgewiesen. Diese Arten besitzen keine „outer organic lining“ (OOL), eine „inner organic lining“ (IOL) wird erst nach Fertigstellung der Kammer angelegt (Stadium 6). Die Formgestaltung der neuen Kammer findet demnach ohne organische Kammeranlage statt. Diese Ergebnisse stimmen mit BERTHOLD's (1980) Befunden an *Bathysiphon* sp. überein.

Die Vermutung, eine organische Lage diene als morphogenetische Grundlage für die Gehäusebausteine (HEDLEY, 1964; LIPPS, 1973; BRÖNNIMANN et al., 1979; BRÖNNIMANN, 1986), kann somit für die hier untersuchten Arten ebenfalls nicht bestätigt werden. Nach dieser Annahme müßten die Pseudopodien zum Kammerbau aus der Mündung der Kammeranlage austreten und die Agglutination von außen auf die organische Anlage steuern.

Weiterhin wurde die Möglichkeit diskutiert, daß die Bausteine zuerst phagocytotisch in das Zytoplasma ingestiert, anschließend eine Kammeranlage („cyst-membrane“) gebaut, und schließlich die Bausteine zum Kammerbau an dieser „cyst-membrane“ angeheftet werden (TOWE, 1967). Aus diesem Modell geht jedoch nicht hervor, ob die Fremdpartikel außerhalb des Gehäuses in das Zytoplasma ingestiert werden oder innerhalb des intrathalamen Zytoplasmas. Offen bleibt außerdem, ob die Bausteine entsprechend der Ansicht von HEDLEY und LIPPS von außen auf diese „cyst-membrane“ angeheftet werden, oder der Kammerbau innerhalb der „cyst-membrane“ vonstatten geht. In diesem Fall entspräche die „cyst-membrane“ nach Fertigstellung der Kammerwand in ihrer räumlichen Lage der OOL. Es konnten jedoch bei den genannten Arten weder eine OOL, noch intrathalam Bausteine nachgewiesen werden. Eine intrathalame Aufspeicherung des Gehäusematerials ist schon deshalb nicht möglich, da die Gehäusebestandteile nicht selten größer sind als die Gehäusemündung und sie somit nicht passieren können.

Die in der Literatur diskutierten Kammerbaumodelle setzen ein relativ kompliziertes Bauverhalten im Vergleich zu der nachgewiesenen Konstruktionsweise der

untersuchten Arten voraus: Hier werden die Bausteine über Pseudopodien der Detritushülle entnommen und deren Agglutination auf dem direkten Weg innerhalb des Hohlraums dieser Detritushülle bewerkstelligt (Stadium 2), d.h. ohne Umwege über die Kammeranlagen- bzw. Gehäusemündung. Erst nachträglich wird die neue Kammerwand mit der IOL ausgekleidet.

Da jedoch die Geometrie der neuen Kammer während des Baus gewahrt bleiben muß, ist eine andere Möglichkeit der Formgestaltung zu fordern: Diese ist denkbar über ein „Anlagen-Zytoplasma“, das sich an der kammerbildenden Oberfläche zu einer Front anastomosierender Pseudopodien verdichtet. Ein solches „Anlagen-Zytoplasma“ wurde bei *Centropyxis discoides* nachgewiesen (NETZEL, 1976) und für weitere Fremdkörper agglutinierende Testaceen-Arten diskutiert (NETZEL, 1977).

### 5.9.2. Organische Umhüllung und Zementation der Bausteine

Die Anordnung der Bausteine zur neuen Kammer ist nur durch die Annahme einer aktiven Orientierung dieser Elemente durch die Zelle verständlich. Hierzu werden diese vermutlich von dem „Anlagen-Zytoplasma“ umflossen und innerhalb von Phagozytose-Vakuolen zum „Bauplatz“ transportiert (TOWE, 1967). Es ist anzunehmen, daß sich während dieser Phase die organische Umhüllung der Bausteine vollzieht, indem in diese Transport-Vakuolen organische Substanz exocytiert wird. Eine Abschnürung der mit Zytoplasma umgebenen Bausteine vom übrigen Zellzytoplasma ist auszuschließen, da diese Proteinhüllen nach ihrer Abschnürung innerhalb kurzer Zeit zerfallen würden.

Bei fertig gebauten Gehäusen von *T. candeiana kenyaensis* sind diese Hüllschichten nicht leicht nachweisbar, da an der Bausteinoberfläche eine organische Lage durch die dichte Anlagerung organisch umhüllten Biomineralisats (Kap. 4.1.2.1.) vorgetäuscht wird. Da jedoch das Tier die Kammer zuerst organisch zementiert (Stadium 3) und in einem gesonderten Bauvorgang anschließend Biomineralisat einlagert (Stadium 4), konnte eindeutig bewiesen werden, daß diese Hüllen aktiv von *T. candeiana kenyaensis* angelegt werden, und zwar um sämtliche Bausteine des Gehäuses (Polystyrolkugeln (vgl. Taf. 12, Fig. 8a,b), Chromcarbid-Partikel, natürliche Sedimentpartikel u.a.).

### 5.9.3. Porengenes

Bei kalzitisch zementierten textulariiden Foraminiferen ist analog zu den planktonischen Foraminiferen (HEMLEBEN et al., 1977) eine Porengenes durch protoplasmatische Resorption des Kalzits denkbar. Dagegen spricht, daß vor der organischen Auskleidung der Porenwand innerhalb der Kalzitkristall-Pakete keine Lösungserscheinungen nachgewiesen werden konnten. Stattdessen wurden intakte Kristall-Pakete beobachtet, die in den Porengang hineinragen, so daß die Porenwand uneben erscheint.

COLEMAN (1980) diskutierte die Möglichkeit, daß das Porensystem während des Kammerbaus eine funktionelle Rolle erfüllt. Er wies bei zwei Clavulinen-Arten nach, daß Poren nur in solchen Kammerbereichen ausgebildet sind, die einen hohen Anteil agglutinierter

Fremdpartikel aufweisen und außerdem mit dem Außenmilieu in Verbindung stehen. Daraus folgerte er, daß während des Kammerbaus an den Stellen der potentiellen Poren das Zytoplasma Fremdpartikel aufnimmt und innerhalb eines organischen Zements inkorporiert, der im Sinne HEDLEY's (1963; Kap. 5.9.4.) während oder nach der Exocytose mineralisiert. Er wies darauf hin, daß sein Modell nicht auf imperforate agglutinierte Foraminiferen übertragbar ist, die ohne Porensystem in der Lage sind, ein agglutiniertes Gehäuse zu bauen. COLEMAN's Modell läßt sich auch nicht mit den hier vorliegenden Untersuchungsergebnissen der perforierten Arten *T. candeiana kenyaensis* und *T. cf. T. aperturalis* in Einklang bringen: Eine Kammer wächst durch Fremdpartikeleinlagerung am vorderen Kammerrand und weist in diesem Stadium zwischen den organisch befestigten Bausteinen noch kein Porensystem auf sondern erst nach der fortgeschrittenen Kalzit-Zementierung. Die Porengenes vollzieht sich somit während der Einlagerung des Biomineralisats. Während dieser Bauphase ist eine funktionelle Rolle des Porensystems denkbar: Vom Kammerinneren könnten Pseudopodien, ausgehend von bestimmten Stellen, d.h. den späteren Poren, die organisch befestigten Partikel der Wand einzementieren. Die Beobachtung, daß Poren zum Kammeräußeren häufig einen Randwulst aus Kalzitkristall-Paketen aufweisen, könnte diese Hypothese unterstützen. Dagegen spricht, daß die Mündungsflächen von *T. candeiana kenyaensis* aus Fremdpartikeln bestehen, die vollständig durch Kalzit einzementiert sind und keine bzw. nur vereinzelt Poren aufweisen. In diesen Kammerbereichen bewerkstelligt *T. candeiana kenyaensis* die Zementierung ohne ein Porensystem, d.h. das Porensystem ist auch während der Zementierungsphase nicht zwingend erforderlich.

Da ein Porensystem nur bei kalzitisch zementierten textulariiden Foraminiferen ausgebildet ist, bei agglutinierten Foraminiferen mit organischen Zementtypen jedoch fehlt, ist anzunehmen, daß das Porensystem eine funktionelle Rolle im Gasaustausch oder aber in der Aufnahme bzw. Abgabe gelöster organischer Substanzen besitzt (vgl. BERTHOLD, 1976a). Dafür spricht auch, daß Poren in den Wandbereichen ausgebildet werden, die mit dem Außenmilieu in Verbindung stehen.

### 5.9.4. Biomineralisation

Der Verkalkungsprozeß der neuen Kammerwand wurde für kalkschalige Foraminiferen beschrieben (BERTHOLD, 1976b; HEMLEBEN et al., 1977; BÉ et al., 1979; BERTHOLD, 1980 u.a.), Untersuchungen zur Mineralisationsweise des Zements textulariider Foraminiferen existieren jedoch nicht.

Eine grundlegende Arbeit über Zemente agglutinierter Foraminiferen lieferte HEDLEY (1963). In seinem Mineralisations-Modell ging er von einer organischen Substanz aus, die bei organisch zementierten Arten aus einer sauren, bzw. sulfatischen „Mukosubstanz“ besteht. In dieser Substanz sollen Eisen und vielleicht ebenso Kalzium als Stoffbestandteile in organisch gebundener Form inkorporiert sein. Bei mineralisierten Zementen nahm er an, daß diese organische Grundsubstanz durch Eisen- und/oder Kalziumsalze während oder nach ihrer Exocytose auskristallisiert.

Als eine solche organische Grundsubstanz für den Mineralisationsprozeß wurde für kalkschalige Forami-

feren die IOL gedeutet (HOTTINGER & DREHER, 1974; LEUTENEGGER, 1977). Da bei den kalzitisch zementierten Arten *T. candeiana kenyaensis*, *T. cf. T. aperturalis* und *V. oviedoiana* die jüngste Kammer zwar immer eine IOL aufweist, diese aber erst nach der Einlagerung des Biomineralisats angelegt wird (Stadium 6), kann sie in keinem funktionellen Zusammenhang zur Biomineralisation stehen. Die Tatsache, daß ferner alle organisch zementierten Arten eine IOL ausbilden, fundiert diese Aussage.

Bei Foraminiferen mit lamellarem Wandaufbau (Rotaliina, Globigerinina) wird eine sog. „primary organic membrane“ (POM) als Matrize für den „extrazellulären“ Kalzifikationsprozeß ausgebildet (BÉ et al., 1979; HEMLEBEN et al., 1986). Diese Kalzifikationsweise ist bei den untersuchten kalzitisch zementierten Arten ebenfalls auszuschließen, da orientiertes Kristallwachstum zwar innerhalb der Kalzitkristall-Pakete verwirklicht ist, jedoch nicht in einer durchgehenden lamellaren Wandstruktur, was durch die agglutinierten Fremdpartikel verhindert wird. Dies gilt entsprechend für die Annahme, daß die organischen Hüllen der agglutinierten Fremdpartikel als Kalzifikationsmatrizen entsprechend der POM fungieren. Demnach müßten die Fremdpartikel konzentrisch von Kalzitkristallen umwachsen werden.

Der strukturelle Aufbau des kalzitischen Zements textulariider Foraminiferen läßt dagegen auf einen intrazellulären Kalzifikationsprozeß und ein Transportsystem innerhalb von Vesikeln schließen, was in dieser Weise bei milioliden Foraminiferen verwirklicht ist: Hier vollzieht sich das Kristallwachstum innerhalb vorgeformter organischer Hüllen. Die resultierenden Kristalle liegen in Zytoplasma-Vesikeln zu Bündeln zusammengefaßt und werden während der Kammergenese zum „Bauplatz“ transportiert und weitgehend zufallsgemäß exocytiert (BERTHOLD, 1976b, 1980; ANGELL, 1980; HEMLEBEN et al., 1986).

Die Kristalle der untersuchten textulariiden Zemente sind gleichfalls organisch umhüllt und innerhalb von Paketen orientiert angeordnet, die in der Wand untereinander zufallsgemäß ausgerichtet liegen. Dieser Zement unterscheidet sich jedoch von der Wandstruktur miliolider Foraminiferen durch die Ausbildung von Kalzitkristallen, die zu Stäbchen hintereinandergelagert sind, während die miliolide Wandstruktur aus Hochmagnesiumkalzit-Nadeln besteht. Ein weiterer Unterschied besteht in der Tatsache, daß die in Vesikeln zu Bündeln zusammengefaßten Hochmagnesiumkalzit-Nadeln nach der Exocytose innerhalb der Wand nur relativ selten in Bündeln, sondern vorwiegend als einzelne Nadeln vorliegen. Die Kalzitkristalle textulariider Foraminiferen liegen dagegen in Paketform zwischen den agglutinierten Fremdpartikeln und können außerdem miteinander verwachsen sein (Taf. 13, Fig. 7). Nur vereinzelt wurden isolierte Kristalle oder einzelne Stäbchen beobachtet.

Die Annahme einer intrazellulären Biomineralisation dieses Zements setzt eine organische Grundsubstanz voraus, in der die Mineralisation vonstatten geht: Als eine solche Grundsubstanz werden die beschriebenen „Faser“-Vesikel gedeutet, die innerhalb des Zytoplasmas sowohl isoliert als auch zu mehreren in größeren Vakuolen auftreten. Das Kristallwachstum könnte zwischen den Fasern des organischen Materials stattfinden. Orientiertes, möglicherweise epitaktisches Wachstum der Kalziumkristalle auf den Faserachsen, die so-

mit als Matrizen fungieren, führt zur Ausbildung der gesetzmäßig angeordneten Kristalle innerhalb der Pakete. Die „Faser“-Vesikel (ca. 1 µm Größe) nehmen durch das Kristallwachstum die Größe der Kalzitkristall-Pakete an (ca. 2 µm). Durch das Wachstum der Kristalle zwischen den Fasern sind diese nach der vollständigen Auskristallisation organisch umhüllt, was TEM-Untersuchungen an fertig gebauten Kammerwänden bestätigen. Auch die Anordnung der Kalzitkristall-Pakete innerhalb der Wand wird durch die zufallsgemäße Exocytose dieser Vesikel verständlich. Anhäufungen von Kalzitkristall-Paketen, die miteinander verwachsen sind, erklären sich durch eine Entstehung aus „Faser“-Vesikeln, die innerhalb von größeren Zytoplasma-Vakuolen verschmolzen sind (vgl. Taf. 13, Fig. 7 mit Taf. 14, Fig. 2a,b).

Der Nachweis von entsprechenden Vesikeln bei benthischen und planktonischen Foraminiferen spricht dafür, daß sie beim Kammerbau eine entscheidende Funktion besitzen: SPINDLER (1976) beobachtete, daß sie bei *Heterostegina depressa* während des Kammerbaus auffällig zahlreich in Erscheinung treten. Nach seiner Ansicht könnte die Vesikelsubstanz zum Aufbau der neuen Kammer, d.h. der Ektoplasmahülle, die aus derartigem fibrillärem Material besteht, benutzt werden. Auch bei der allogromiiden Art *Myxotheca* sp. wird die Vesikelsubstanz als Gehäusebaumaterial gedeutet (ANGELL, 1971). Bei verschiedenen planktonischen Arten wurde inzwischen festgestellt, daß „Faser“-Vesikel besonders häufig bei der Anlage der POM auftreten (mündl. Mitteilg., HEMLEBEN, SPINDLER, 1987).

Diese Beobachtung unterstützt die Vorstellung, daß die „Faser“-Vesikel auch bei kalzitisch zementierenden Foraminiferen die organische Grundsubstanz für den Mineralisationsprozeß liefern. Demnach werden die „Faser“-Vesikel jedoch nicht in Form einer durchgehenden Matrize für den „extrazellulären“ Mineralisationsprozeß angelegt, sondern kalzifizieren intrazellulär während des Transports zur Baustelle und werden dort zwischen den agglutinierten Partikeln unorientiert exocytiert. Ob die beobachteten „Faser“-Vesikel tatsächlich die Funktion der organischen Grundsubstanz übernehmen, die in einem Sekundärprozeß mineralisiert, kann nicht entschieden werden. Um diese Fragestellung zu beantworten, sind detaillierte cytologische Untersuchungen notwendig.

Die REM-Beobachtung, daß der kalzitische Zement exakt die Negativ-Abdrücke der Partikel widerspiegelt, die durch das Aufbrechen der Kammer herausgefallen sind, spricht dafür, daß die Auskristallisation der organischen Grundsubstanz an der Baustelle noch nicht abgeschlossen war. In diesen Kammerbereichen wird das Kristallwachstum durch die Fremdpartikel behindert, was zur morphologischen Anpassung des Zements an die Bausteine führt. Auch die Beobachtung, daß die ursprüngliche Zementstruktur im REM oftmals nicht mehr auflösbar ist, sondern als kompakte, homogene Kalzit-Masse vorliegt, wird verständlich durch die Annahme, daß sich die Kristalle während ihres Wachstums gegenseitig behinderten.

### 5.9.5. „Inner Organic Lining“ (IOL)

Die Übereinstimmung der im TEM ersichtlichen IOL-Ultrastruktur der von OELSCHLÄGER (1988) untersuchten rotaliiden Arten und der von *T. candeiana kenyaensis* sowie

von *V. ovideoiana* lassen den Schluß zu, daß es sich bei der IOL der beiden Foraminiferengruppen um eine homologe Bildung handelt: Bei beiden Gruppen existiert eine sog. „precursor“-IOL (p-IOL; OELSCHLÄGER, 1988), die als lockere, unstrukturierte, teilweise auch schwammartige oder vernetzt-geschichtete Lage erscheint, die mit zunehmender Kammeranzahl ebenfalls an Dicke zunimmt und in älteren Kammern durch ein-

gelagerte osmiophile Granula die typische IOL-Struktur aufweist.

In der Literatur wurden verschiedene Bildungsweisen und funktionelle Rollen der IOL während des Kammerbauprozesses rotallider Foraminiferen diskutiert, die im folgenden kurz dargestellt werden (HEMLEBEN et al., 1979):

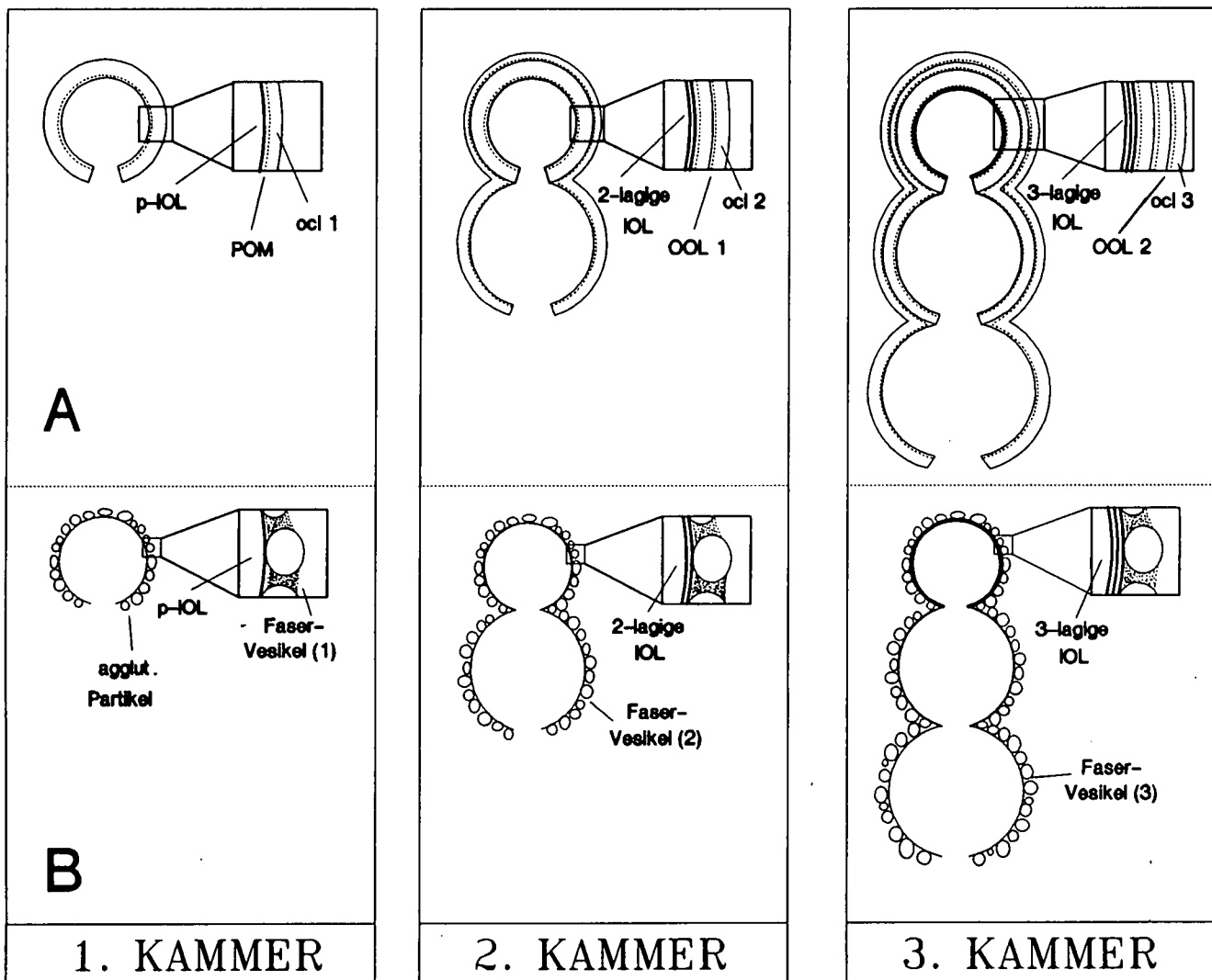


Abb. 8.  
Vergleich der Gehäusemorphogenese.

A) Monolamellares Gehäuse.

- Eine Biomineralisationsmatrize, die „primary organic membrane“ (POM) wird gebildet, auf der distal epitaktisches Kristallwachstum stattfindet und zur Ausbildung einer Kalklage führt (ocl 1). Die Kalklage kann bei verschiedenen Arten von innen (p-IOL) und außen mit einer dünnen organischen Lage überzogen sein (OOL).
- Eine neue Kalkschicht entsteht (ocl 2), indem auf der Gehäuseaußenseite eine Biomineralisationsmatrize angelegt wird (OOL 1). Auf der Gehäuseinnenfläche wird ebenfalls eine Biomineralisationsmatrize ausgebildet (IOL), die jedoch nicht kalzifiziert.
- Entsprechend wird bei der Anlage aller weiteren Kalkschichten (ocl<sub>n+1</sub>) jeweils das gesamte Gehäusesystem von außen mit einer Mineralisationsmatrize überzogen (OOL<sub>n+1</sub>). Dabei entsteht auf der distalen POM-Seite der monolamellare Kalzitufbau, während sich proximal der POM die mehrlagige IOL aus der Summe der p-IOL Lagen und eingelagertem granulären osmiophilen Materials differenziert.

B) Kalzitisch zementiertes textulariides Gehäuse.

- Statt der POM wird organische Vesikel-Substanz gebildet, auf deren Fasern epitaktisches Kristallwachstum stattfindet. Die resultierenden Kalzitkristall-Pakete werden unorientiert im intergranularen Raum der organisch zementierten agglutinierten Wand deponiert. Diese „Faser-Vesikel“ werden mit der POM monolamellarer Foraminiferen analogisiert. Nach der Zementierung der agglutinierten Wand wird eine dünne organische Lage ausgebildet, die mit derjenigen monolamellarer Arten zu homologisieren ist (p-IOL).
- Die „Faser-Vesikel“ für die Zementierung der agglutinierten zweiten Kammer sind wiederum der distal der POM gelegenen Mineralisationsmatrize des monolamellaren Gehäuses analog (OOL 1). Im Anschluß an die Zementierung wird auf der gesamten Gehäuseinnenfläche, entsprechend der monolamellaren Gehäusegenese, die 2-lagige IOL ausgebildet.
- Beim weiteren Gehäusebau sind die „Faser-Vesikel“ der neuen Kammer jeweils mit der distal der POM gelegenen neuen Mineralisationsmatrize (OOL<sub>n+1</sub>) zu analogisieren, während aus der Summe der auf der gesamten Gehäuseinnenfläche abgelagerten p-IOL Lagen und osmiophilen granulären Materials die mehrlagige IOL entsteht, die mit derjenigen monolamellarer Arten zu homologisieren ist.

- a) Die IOL wird als erste organische Lage gebildet und dient als „precursor template“ zur Ausbildung der POM. Sie kontrolliert direkt oder indirekt die Bildung aller weiteren organischen und kalzitischen Lagen.
- b) Die IOL dient zum Schutz des intrathalamen Zytoplasmas und spielt keine Rolle bei der Kalzifikation.
- c) Die IOL ist die letzte und innerste organische Lage, die angelegt wird und grundsätzlich vergleichbar mit den anderen organischen Lagen, die während des Kalzifikationsprozesses gebildet werden. Nach BÉ et al. (1980) kann sie als Zusammenfassung der organischen Matrizen aufgefaßt werden, die proximal der POM zum Kammerinneren abgelagert werden.

Letzere Hypothese wurde von OELSCHLÄGER (1988) favorisiert, der nachweisen konnte, daß bei *Rotorbinella rosea* die Summe der die p-IOL aufbauenden Schichten den distal der POM ausgebildeten Mineralisationsmatrizen entspricht.

P-IOL, POM und alle weiteren organischen Lagen distal der POM bestehen nach OELSCHLÄGER (1988) sehr wahrscheinlich aus einer Glykosaminoglykan-Grundlage, in der präparations-lösliche, d.h. im TEM nicht identifizierbare, Polysaccharide und/oder Proteine eingelagert sind, die als eigentliche Kalzifikationskatalysatoren angesehen werden. Nach seinem Modell differenziert sich die IOL aus der p-IOL durch zusätzliche Ein- bzw. Auflagerung osmiophilen granulären Materials aus, das vermutlich aus einem präparations-unlöslichen Protein besteht und als Kalzifikationsinhibitor die Kristallisation der IOL unterbindet. Dabei kann es jedoch zur Ausbildung von weiteren, teilweise unterbrochenen, dünnen Kalklagen innerhalb der IOL kommen.

Die IOL und alle weiteren organischen Lagen des rotaliiden Gehäuses dienen demnach als „precursor template“ zur Einlagerung der kalzifikationskatalysierenden Substanzen.

Überträgt man dieses Modell auf kalzitisch zementierende textulariide Arten, so ist zu folgern, daß entweder die Kalzifikation der IOL vollständig unterbunden wird oder die Einlagerung von Kalzifikationskatalysatoren in die IOL nicht stattfindet.

Da bereits organisch zementierende textulariide Arten eine mehrlagige IOL aufweisen, kalzitisch zementierende Arten intrazellulär biomineralisieren und die IOL erst im Anschluß an die Zementierung der Kammer ausbilden (Kap. 5.9.4.), ist letztere Hypothese wahrscheinlicher.

Ein Vergleich zwischen der lamellaren Gehäusegenese kalzitischer Arten und derjenigen kalzitisch zementierter textulariider Arten verdeutlicht die homologe Bildung der IOL beider Foraminiferengruppen (Abb. 8). Als Beispiel wird die monolamellare Gehäusegenese dargestellt, bei der die Kalzit-Lamina im Gegensatz zu denen der rotaliiden Arten nur distal der POM ausgebildet werden (ortho-monolamellar: HANSEN, 1979).

### 5.9.6. Kammerbaumodell kalzitisch zementierter Foraminiferen

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse können unter Berücksichtigung der sich aus der Diskussion ergebenden Aspekte in einem schematischen Modell zum Kammerbau kalzitisch zementierter Foraminiferen zusammengefaßt werden (Abb. 9).

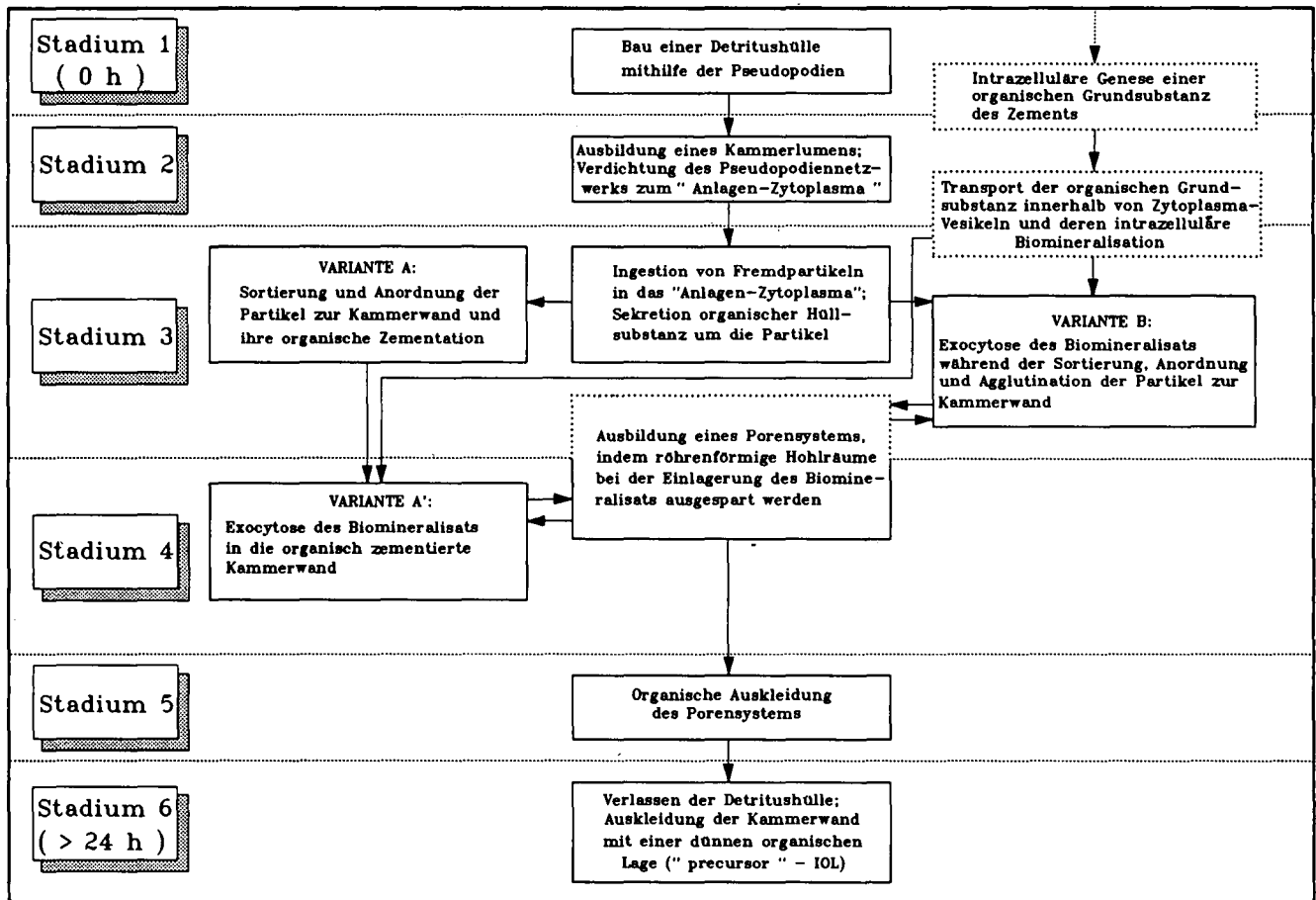


Abb. 9. Kammerbaumodell kalzitisch zementierter Foraminiferen.



Zum Kammerbau wird eine Detritushülle akkumuliert (Stadium 1), in der die Partikel nach Größen sortiert, und ein Hohlraum, das zukünftige Kammerlumen, angelegt werden (Stadium 2). Die Morphologie der neuen Kammer wird durch ein „Anlagen-Zytoplasma“ vorgegeben, das sich aus einer Front verdichteter, anastomosierender Pseudopodien bildet. Die Bausteine für die neue Kammer werden der Hülle entnommen, in das „Anlagen-Zytoplasma“ ingestiert und in Vakuolen zum „Bauplatz“ transportiert. Währenddessen wird in die Vakuolen organisches Material exocytiert und damit die Bausteine organisch umhüllt (Stadium 3). Die Bausteine werden an einer Baufront, ausgehend von der zweitjüngsten Kammer in Richtung Mündung angeordnet und mit morphologisch undifferenzierter organischer Substanz aneinander befestigt. Das Biomineralisat wird entweder nach der organischen Befestigung der Fremdpartikel in die agglutinierte Wand, ausgehend vom distalen zum proximalen Kammerbereich vom Kammerinneren aus eingelagert (Variante A), oder aber simultan mit der Agglutination der Bausteine organisiert (Variante B). Während der Biomineralisat-Einlagerung entsteht das Porensystem, indem regelmäßig Hohlräume ausgespart (Stadium 4) und diese organisch ausgelegt werden (Stadium 5). Nach Fertigstellung der Kammer wird die Wandinnenfläche mit einer dünnen organischen Lage ausgekleidet (Stadium 6). Die mehrlagige IOL differenziert sich während des weiteren Gehäusewachstums, indem nach jedem Kammerbau das gesamte Gehäuseinnere mit einer „precursor“-IOL (OELSCHLÄGER, 1988) ausgelegt und zusätzlich granuläres organisches Material eingelagert wird.

Für die Strukturbildung des Biomineralisats ist eine organische Grundsubstanz anzunehmen, die intrazellulär innerhalb von Vesikeln kalzifiziert und am „Bauplatz“ ungerichtet exocytiert wird. Als organische Grundsubstanz werden „Faser“-Vesikel gedeutet. Orientiertes, möglicherweise epitaktisches Wachstum der Kristalle auf den „Faser“-Matrizen führt zur Ausbildung von organisch umhüllten Kalzitkristallen, die zu Stäbchen hintereinandergelagert sind und innerhalb von Paketen parallel angeordnet liegen.

## 6. Systematik

### 6.1. Bemerkungen zur Taxonomie

Im Interesse einer Regional-Nomenklatur wurden die Arten vorwiegend anhand der Publikationen bestimmt, die über die Faunen der jeweiligen Lokalitäten und derer benachbarter Gebiete erschienen sind (Kap. 2.1.). Die Synonymliste enthält neben dem Originalzitat des Erstautoren nur die wichtigsten Zitate der o.g. Publikationen über die jeweiligen agglutinierten Foraminiferen der entsprechenden Lokalitäten. Weiterhin wurden Zitate über Beschreibungen von Holo-, Lecto- und Neotypen sowie ausführlicher Revisionen mit aufgenommen. Für die gehäusemorphologische Beschreibung der einzelnen Arten wird auf die in der Synonymliste angegebenen Zitate der neueren Literatur verwiesen, nicht näher bestimmbare sowie neue Arten werden in der vorliegenden Arbeit diagnostiziert. Unter der Rubrik „Bemerkungen“ wird auf die Herkunft der Arten aus den Original-Kollektionen H. KITAZATO's, H.G. LINDENBERG's und J.W. MURRAY's verwiesen (Tab. 1; Kap.

2.1.). Ferner werden an dieser Stelle nomenklatorische Veränderungen diskutiert, die bei verschiedenen Arten durch die Untersuchungsergebnisse notwendig wurden. Die unter der Rubrik „Vorkommen“ angegebenen Lokalitäts- und Tiefenangaben beziehen sich nur auf das in der vorliegenden Arbeit untersuchte Material.

### 6.2. Bemerkungen zur Klassifikation

Die systematische Einteilung erfolgte auf der Basis der supragenerischen Klassifikation von LOEBLICH & TAPPAN (1984), die Genus-Angaben wurden LOEBLICH & TAPPAN (1964a) entnommen\*, die Arten innerhalb eines Genus wurden alphabetisch geordnet. Eine Ausnahme bildet die Systematik der Überfamilie der Trochamminacea SCHWAGER, 1877, bei der nach BRÖNNIMANN, ZANINETTI & WHITTAKER (1983) vorgegangen wurde. Dies gilt ebenfalls für die Gattung *Zaninettia* BRÖNNIMANN & WHITTAKER, 1983, die nach LOEBLICH & TAPPAN (1984) nicht zu den textulariiden Foraminiferen zu rechnen, sondern innerhalb der Unterordnung der Carterinina LOEBLICH & TAPPAN, 1981, einzuordnen wäre.

Für eine eindeutige Identifikation wurden sämtliche Arten in REM-Übersichts- und teilweise in Detailaufnahmen in den Tafeln 16 und 17 dokumentiert. Belegmaterial zu allen aufgeführten Arten befindet sich im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Tübingen. Belegexemplare der neuen Arten (Holo- und Paratypen) sind im Naturhistorischen Museum Basel hinterlegt, die entsprechenden Katalognummern sind im folgenden Text vermerkt.

### 6.3. Systematischer Teil

TEXTULARIINA DELAGE & HEROUARD, 1896

Astrorhizacea BRADY, 1881

Bathysiphonidae AVNIMELECH, 1952

Bathysiphoninae AVNIMELECH, 1952

*Bathysiphon* SARS, 1871

*Bathysiphon filiformis* SARS

(Taf. 16, Fig. 1)

1871 *Bathysiphon filiformis* SARS, S. 251.

1931 *Bathysiphon filiformis* SARS. – WIESNER, S. 79, Taf. 3, Fig. 28.

1960 *Bathysiphon filiformis* SARS. – BARKER, S. 52, Taf. 26, Fig. 15–20.

1984 *Bathysiphon filiformis* SARS. – LINDENBERG & AURAS, S. 102, Taf. 1, Fig. 12.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°21,92' S / 77°59,00' E (2688 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5090).

*Bathysiphon* sp.

(Taf. 16, Fig. 4)

1980 *Siphonamina anulifera* BERTHOLD, nom. nud., S. 14, Abb. 1–20.

Vorkommen: Watamu: 3°21,8' S / 40°0,0' E (eulitoral).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

\*) Die Publikation LOEBLICH & TAPPAN (1988) konnte im systematischen Teil nicht mehr berücksichtigt werden.



Bemerkungen: BERTHOLD (1980) diskutierte die systematische Zuordnung dieser Form zu der Gattung *Bathysiphon*. Da ein charakteristischer Mündungsring ausgebildet ist, der nicht für diese Gattung kennzeichnend ist, stellte er in seiner unveröffentlichten Habilitationsschrift die neue Gattung *Siphonammina* auf.

**Rhizamminidae RHUMBLER, 1895**

**Rhizammininae RHUMBLER, 1895**

***Rhabdammina* CARPENTER, 1869**

***Rhabdammina abyssorum* CARPENTER**

(Taf. 16, Fig. 2)

- 1868 *Rhabdammina abyssorum* SARS, nom. nud., S. 248.  
1881 *Rhabdammina abyssorum* CARPENTER, S. 562–563, Abb. 32c,d.  
?1960 *Rhabdammina abyssorum* SARS. – BARKER, S. 42, Taf. 21, Fig. 1–13.  
?1971 *Rhabdammina abyssorum* CARPENTER. – HERB, S. 300, Taf. 9, Fig. 1.  
?1981 *Rhabdammina abyssorum* (SARS). – MILAM & ANDERSON, S. 324, Taf. 1, Fig. 1.  
1984 *Rhabdammina abyssorum* CARPENTER. – LINDENBERG & AURAS, S. 104, Taf. 3, Fig. 2.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: Schaum.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).

***Marsipella* NORMAN, 1878**

***Marsipella cervicornis* HOFKER**

(Taf. 16, Fig. 3)

- 1972 *Marsipella cervicornis* HOFKER, S. 81–82, Taf. 25, Fig. 9–11; Taf. 26, Fig. 1–4.  
1984 *Marsipella cervicornis* HOFKER. – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 3, Fig. 9.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°48,05' S / 77°57,71' E (329 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5087).

**Psammosphaeridae HAECKEL, 1894**

**Psammosphaerinae HAECKEL, 1894**

***Psammosphaera* SCHULZE, 1875**

***Psammosphaera fusca* SCHULZE**

(Taf. 16, Fig. 5)

- 1875 *Psammosphaera fusca* SCHULZE, S. 113, Taf. 2, Fig. 8.  
1931 *Psammosphaera fusca* SCHULZE. – WIESNER, S. 79, Taf. 4, Fig. 32.  
1960 *Psammosphaera fusca* SCHULZE. – BARKER, S. 36, Taf. 18, Fig. 1,5–7.  
?1971 *Psammosphaera fusca* SCHULZE. – HERB, S. 298, Taf. 4, Fig. 1.  
1981 *Psammosphaera fusca* (SCHULZE). – MILAM & ANDERSON, S. 323, Taf. 1, Fig. 6.  
1984 *Psammosphaera fusca* SCHULZE. – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 3, Fig. 1.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: Schaum.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).

**Hyperamminacea EIMER & FICKERT, 1899**

**Hyperamminidae EIMER & FICKERT, 1899**

**Hyperammininae EIMER & FICKERT, 1899**

***Hyperammina* BRADY, 1878**

***Hyperammina laevigata* WRIGHT**

(Taf. 16, Fig. 6)

- 1891 *Hyperammina elongata* BRADY var. *laevigata* WRIGHT, S. 466, Taf. 20, Fig. 1.  
1931 *Hyperammina laevigata* WRIGHT. – WIESNER, S. 87, Taf. 8, Fig. 88–89.  
1960 *Hyperammina laevigata* WRIGHT. – BARKER, S. 46, Taf. 23, Fig. 9–10.  
1984 *Hyperammina laevigata* WRIGHT. – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 1, Fig. 13.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°21,92' S / 77°59,00' E (2688 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5090).

**Ammodiscacea REUSS, 1862**

**Ammodiscidae REUSS, 1862**

**Ammodiscinae REUSS, 1862**

***Glomospira* RZEHAKE, 1885**

***Glomospira charoides* (JONES & PARKER)**

(Taf. 16, Fig. 7)

- 1860 *Trochammina squamata* JONES & PARKER var. *charoides* JONES & PARKER, S. 304.  
1960 *Glomospira charoides* (JONES & PARKER). – BARKER, S. 78, Taf. 38, Fig. 10–16.  
1984 *Glomospira charoides* (JONES & PARKER). – LINDENBERG & AURAS, S. 103 (ohne Abb.).

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).

**Rzehakinacea CUSHMAN, 1933**

**Rzehakinidae CUSHMAN, 1933**

**Miliammininae SAIDOVA, 1981**

***Miliammina* HERON-ALLEN & EARLAND, 1930**

***Miliammina arenacea* (CHAPMAN)**

(Taf. 16, Fig. 8)

- 1916 *Miliolina oblonga* (MONTAGU) var. *arenacea* CHAPMAN, S. 59, Taf. 1, Fig. 7.  
?1981 *Miliammina earlandi* (LOEBLICH & TAPPAN). – MILAM & ANDERSON, S. 323, Taf. 2, Fig. 4.  
1984 *Miliammina arenacea* (CHAPMAN). – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 3, Fig. 4.

Vorkommen: Süd Georgien: 61°35,0' S / 42°39,0' W (823 m); Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: MURRAY-Kollektion (ohne Nummer), LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).

### ***Miliammina fusca* (BRADY)**

(Taf. 16, Fig. 9)

- 1870 *Quinqueloculina fusca* BRADY, S. 286–297, 95, Taf. 11, Fig. 2–3.  
1938 *Quinqueloculina fusca* BRADY. – BARTENSTEIN, S. 391–392, S. 391, Abb. 11.  
1951 *Quinqueloculina fusca* BRADY. – VOORTHUYSEN, S. 24, Taf. 1, Fig. 5.  
1965 *Miliammina fusca* (BRADY). – LUTZE, S. 88–89, Taf. 15, Fig. 1–9.  
1971 *Miliammina fusca* (BRADY). – GABEL, S. 34, Taf. 5, Fig. 22–24.  
1971 *Miliammina fusca* (BRADY). – MURRAY, S. 21, Taf. 3, Fig. 1–6.  
1977 *Quinqueloculina fusca* BRADY. – HOFKER, S. 280, Taf. 2, Fig. 7.  
1988 *Miliammina fusca* (BRADY). – BENDER & HEMLEBEN, S. 14, Taf. 1, Fig. 1–5 [1988a].

Vorkommen: Nordenham: 53°37,07'N / 8°32,53'E (eulitoral).

Zementausbildung: organisch: Stränge.

### ***Miliammina oblonga sabulosa* RHUMBLER**

(Taf. 16, Fig. 10)

- 1936 *Miliammina oblonga* HERON-ALLEN & EARLAND forma *sabulosa* RHUMBLER, S. 208, S. 209, Abb. 175–177.  
?1955 *Miliammina fusca* (BRADY). – RONAI, S. 143, Taf. 20, Fig. 7b (nicht 7a).  
1988 *Miliammina oblonga* var. *sabulosa* RHUMBLER. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].

Vorkommen: New York: 40°35,59'N / 73°44,28'W (eulitoral).

Zementausbildung: organisch: Schaum.

Bemerkungen: Es ist anzunehmen, daß es sich bei RONAI's (1955) Abbildung von *M. fusca* („coarse grained form“) um *M. oblonga sabulosa* RHUMBLER handelt, da Gehäuse dieser Art, im Gegensatz zu denen von *M. fusca* größer und gedrungener ausgebildet sind und außerdem gröbere Partikel enthalten. Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal beider Arten liegt in der unterschiedlichen morphologischen Ausbildung des organischen Zements (vgl. Rubrik „Zementausbildung“).

Hormosinacea HAECKEL, 1894

Hormosinidae HAECKEL, 1894

Reophacinae CUSHMAN, 1910

*Reophax* de MONTFORT, 1808

### ***Reophax bradyi* BRÖNNIMANN & WHITTAKER**

(Taf. 16, Fig. 11)

- 1884 *Reophax scorpiurus* de MONTFORT. – BRADY, S. 291, Taf. 30, Fig. 12a,b (non de MONTFORT, 1808).  
1980 *Reophax bradyi* BRÖNNIMANN & WHITTAKER, S. 264–265, S. 263, Abb. 13–16 (Holotypus).

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).

BRÖNNIMANN & WHITTAKER (1980) bestimmten in ihrer „Revision of *Reophax* ...“ den Holotypus *R. bradyi*, der sich durch ein sehr viel größeres, robusteres Gehäuse (max. Länge: 2,1 mm) und voluminöse, gröber agglutinierte Kammern von *R. scorpiurus* de MONTFORT, 1808, unterscheidet (max. Gehäuselänge: 1 mm). Die hier untersuchten Antarktis-Exemplare aus LINDENBERG's Kollektion (max. Gehäuselänge: 3,9 mm) stimmen mit der Beschreibung und den Abbildungen von

BRÖNNIMANN & WHITTAKER von *R. bradyi* überein, nicht jedoch mit der Figur von *R. scorpiurus* in LINDENBERG & AURAS (1984: Taf. 3, Fig. 8; Gehäuselänge: 1,2 mm).

### ***Reophax moniliformis* SIDALL**

(Taf. 16, Fig. 12)

- 1886 *Reophax moniliforme* SIDALL, S. 54, Taf. 1, Fig. 2.  
?1930 *Reophax moniliforme* SIDALL. – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 68 (ohne Abb.).  
1965 *Reophax moniliforme* SIDALL. – MURRAY, S. 504 (ohne Abb.).  
1971 *Reophax moniliformis* SIDALL. – MURRAY, S. 19, Taf. 2, Fig. 1–4.  
1973 *Reophax moniliforme* SIDALL. – HAYNES, S. 24–25, Taf. 3, Fig. 17.

Vorkommen: Plymouth: 49°15,78'N / 4°12,48'W (51–59 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: MURRAY-Kollektion (Nr. 233).

### ***Reophax ovicula* (BRADY)**

(Taf. 16, Fig. 13)

- 1884 *Hormosina ovicula* BRADY, S. 401, Taf. 39, Fig. 7–9.  
1931 *Hormosina ovicula* BRADY. – WIESNER, S. 92, Taf. 11, Fig. 125–126.  
1981 *Reophax ovicula* (BRADY). – MILAM & ANDERSON, S. 324, Taf. 1, Fig. 8.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m), 66°21,92' S / 77°59,00' E (2688 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082, Nr. 5090).

### ***Reophax* cf. *R. pseudobacillaris* CUSHMAN**

(Taf. 16, Fig. 14)

- 1910 *Reophax pseudobacillaris* CUSHMAN, S. 438, Abb. 2–3.

Vorkommen: Watamu: 3°21,8'S / 40°0,0'E (eulitoral).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Beschreibung: Gehäuse adulter *Reophax* cf. *R. pseudobacillaris*-Individuen weisen bis zu 20 rectilinear angeordnete Kammern auf. Die längste Gehäuselänge beträgt 350 µm. Die Größenzunahme von Kammer zu Kammer ist nur gering. Im Umriss sind die Kammern gleichmäßig rund und an der Mündungsfläche abgeplattet. In aufgebrochenen Kammern ist erkennbar, daß die jüngeren die jeweils vorhergehenden älteren Kammern umfassen. Die terminale Apertur ist morphologisch sehr variabel ausgebildet, schlitzförmig bis rund sowie von unregelmäßiger Form, und besitzt eine schmale Lippe. Die dünne Gehäusewandung besteht aus feinkörnigem Material, in dem einzelne gröbere Partikel liegen. Das Gehäuse zerfällt nach der Lufttrocknung sehr leicht in seine Bestandteile. Da CUSHMAN's (1910) Individuen im Unterschied zu den Watamu-Individuen größer sind (max. Gehäuselänge: 2 mm) und eine arkuate Gehäuseform aufweisen, wurde der Watamu-Typus als *R. cf. R. pseudobacillaris* bezeichnet.

Hormosininae HAECKEL, 1894  
*Hormosina* BRADY, 1879

***Hormosina mortenseni* HOFKER**  
(Taf. 16, Fig. 15)

- 1972 *Hormosina mortenseni* HOFKER, S. 62–63, Taf. 18, Fig. 6–12.  
?1981 *Reophax nodulosa* (BRADY). – MILAM & ANDERSON, S. 324, Taf. 1, Fig. 7.  
1984 *Hormosina mortenseni* HOFKER. – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 3, Fig. 6.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m), 66°21,92' S / 77°59,00' E (2688 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082, Nr. 5090).

Lituolacea de BLAINVILLE, 1827  
Haplophragmoididae MAYNC, 1952  
Haplophragmoidinae MAYNC, 1952  
*Haplophragmoides* CUSHMAN, 1910

***Haplophragmoides canariensis* (d'ORBIGNY)**  
(Taf. 16, Fig. 16)

- 1839 *Nonionina canariensis* d'ORBIGNY, S. 128, Taf. 2, Fig. 33–34 [1839a].  
?1931 *Haplophragmoides canariensis* d'ORBIGNY. – WIESNER, S. 95, Taf. 11, Fig. 135; Taf. 12, Fig. 136.  
?1981 *Haplophragmoides canariensis* (d'ORBIGNY). – MILAM & ANDERSON, S. 323, Taf. 2, Fig. 7.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).  
*Haplophragmoides canariensis* wurde in der Literatur oftmals mit *C. jeffreysii* (s.u.) verwechselt (BRÖNNIMANN & BEURLEN, 1977), beide Arten unterscheiden sich jedoch in Aperturmerkmalen: *H. canariensis* besitzt eine interiomarginale (Taf. 16, Fig. 16), *C. jeffreysii* eine areale Apertur (Taf. 16, Fig. 17).

***Cribrostomoides* CUSHMAN, 1910**

***Cribrostomoides jeffreysii* (WILLIAMSON)**  
(Taf. 16, Fig. 17)

- 1858 *Nonionina jeffreysii* WILLIAMSON, S. 34, Taf. 3, Fig. 72–73.  
1970 *Haplophragmoides jeffreysii* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 484, Taf. 1, Fig. 7.  
1971 *Cribrostomoides jeffreysii* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 23, Taf. 4, Fig. 1–5.  
1973 *Cribrostomoides jeffreysii* (WILLIAMSON). – HAYNES, S. 29–31, Taf. 2, Fig. 5–6; Taf. 8, Fig. 9; Taf. 29, Fig. 10.  
1973 *Cribrostomoides jeffreysii* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 778 (ohne Abb.).  
1977 *Cribrostomoides jeffreysii* (WILLIAMSON). – BRÖNNIMANN & BEURLEN, S. 246–250, Taf. 1–5, Fig. 7–10, 12–13; Taf. 2, Fig. 1–6 (Revision).

Vorkommen: Ärmelkanal: 49°40,74' N / 5°9,6' W (84–95 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: MURRAY-Kollektion (Nr. 1434).

Lituolidae de BLAINVILLE, 1827  
Ammomarginulininae PODOPINA, 1978  
*Ammobaculites* CUSHMAN, 1910

***Ammobaculites agglutinans* (d'ORBIGNY)**  
(Taf. 16, Fig. 18)

- 1846 *Spirolina agglutinans* d'ORBIGNY, S. 137, Taf. 7, Fig. 10–12.  
1931 *Ammobaculites agglutinans* d'ORBIGNY. – WIESNER, S. 96, Taf. 12, Fig. 146.  
1960 *Ammobaculites agglutinans* (d'ORBIGNY). – BARKER, S. 66, Taf. 32, Fig. 20.  
1984 *Ammobaculites agglutinans* (d'ORBIGNY). – LINDENBERG & AURAS, S. 102, Taf. 3, Fig. 5.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m), 66°21,92' S / 77°59,00' E (2688 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082, Nr. 5090).

Ammosphaeroidinidae CUSHMAN, 1927  
Ammosphaeroidininae CUSHMAN, 1927  
*Cystamina* NEUMAYR, 1889

***Cystamina pauciloculata* (BRADY)**  
(Taf. 16, Fig. 19)

- 1879 *Trochammina pauciloculata* BRADY, S. 58, Taf. 5, Fig. 13–14.  
1931 *Ammochilostoma pauciloculata* (BRADY). – WIESNER, S. 113, Taf. 18, Fig. 206.  
1960 *Cystamina pauciloculata* (BRADY). – BARKER, S. 84, Taf. 41, Fig. 1–2.  
1984 *Cystamina pauciloculata* (BRADY). – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 3, Fig. 3.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: Stränge.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).  
Diese Art wurde von BRÖNNIMANN & ZANINETTI (1984a) innerhalb der Familie Ammosphaeroidinidae CUSHMAN, 1927, zu der neuen Überfamilie der Acupeinacea BRÖNNIMANN & ZANINETTI, 1984, gestellt, die in der Systematik von LOEBLICH & TAPPAN (1984) noch nicht enthalten ist.

Recurvoidinae ALEKSEYCHIC-MITSKEVICH, 1973  
*Recurvoides* EARLAND, 1934

***Recurvoides contortus* EARLAND**  
(Taf. 16, Fig. 20)

- 1934 *Recurvoides contortus* EARLAND, S. 91, Taf. 10, Fig. 7–19.  
1971 *Recurvoides contortus* EARLAND. – HERB, S. 300, Taf. 5, Fig. 9.  
1981 *Recurvoides contortus* EARLAND. – MILAM & ANDERSON, S. 323, Taf. 3, Fig. 2.  
1984 *Recurvoides contortus* EARLAND. – LINDENBERG & AURAS, S. 104, Taf. 1, Fig. 14; Taf. 3, Fig. 12.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: Netze (?).

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).  
*Recurvoides contortus* wurde von BRÖNNIMANN & ZANINETTI (1984a) innerhalb der Familie Recurvoidinidae ALEKSEYCHIC-MITSKEVICH, 1973, zu der neuen Überfamilie

der Acupeinacea BRÖNNIMANN & ZANINETTI, 1984, gestellt, zu der ebenfalls die Familie der Ammosphaeroidinidae (s.o.) zu rechnen ist.

**Loftusiacea BRADY, 1884**  
**Cyclamminidae MARIE, 1941**  
**Cyclammininae MARIE, 1941**  
**Cyclammina BRADY, 1879**

***Cyclammina orbicularis* BRADY**

(Taf. 16, Fig. 21)

- 1884 *Cyclammina orbicularis* BRADY, S. 353, Taf. 37, Fig. 17–18.  
1931 *Cyclammina orbicularis* BRADY. – WIESNER, S. 97, Taf. 13, Fig. 149.  
1960 *Cyclammina orbicularis* BRADY. – BARKER, S. 76, Taf. 37, Fig. 17–18.  
1971 *Cyclammina orbicularis* BRADY. – HERB, S. 296, Taf. 12, Fig. 8.  
1984 *Cyclammina orbicularis* BRADY. – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 14.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m).

Zementausbildung: organisch: Stränge.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082).

***Cyclammina pusilla* BRADY**

(Taf. 16, Fig. 22)

- 1884 *Cyclammina pusilla* BRADY, S. 353, Taf. 37, Fig. 20–23.  
1931 *Cyclammina pusilla* BRADY. – WIESNER, S. 97, Taf. 13, Fig. 151.  
1960 *Cyclammina pusilla* BRADY. – BARKER, S. 76, Taf. 37, Fig. 20–23.  
1971 *Cyclammina pusilla* BRADY. – HERB, S. 296, Taf. 12, Fig. 7.  
1984 *Cyclammina pusilla* BRADY. – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 2, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 13.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°29,50' S / 78°11,66' E (1006 m), 66°21' S / 77°59,00' E (2688 m).

Zementausbildung: organisch: Stränge.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5082, Nr. 5090).

***Cyclammina trullissata* (BRADY)**

(Taf. 16, Fig. 23)

- 1879 *Trochammina trullissata* BRADY, S. 56, Taf. 5, Fig. 10, 11.  
1931 *Haplophragmoides trullissata* (BRADY). – WIESNER, S. 96, Taf. 12, Fig. 144–145.  
1960 *Cyclammina trullissata* (BRADY). – BARKER, S. 82, Taf. 40, Fig. 13.  
1984 *Cyclammina trullissata* (BRADY). – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 2, Fig. 1.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°21,92' S / 77°59,00' E (2688 m).

Zementausbildung: organisch: Stränge.

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5090).

**Spiroplectamminacea CUSHMAN, 1927**  
**Spiroplectamminidae CUSHMAN, 1927**  
**Spiroplectammininae CUSHMAN, 1927**  
***Spiroplectammina* CUSHMAN, 1927**

***Spiroplectammina earlandi* (PARKER)**

(Taf. 16, Fig. 24)

- 1931 *Textularia elegans* LACROIX, S. 14, Taf. 11, Fig. 4, 6.  
1933 *Textularia tenuissima* EARLAND, n. nom., S. 95, Taf. 3, Fig. 21–30.

- 1952 *Textularia earlandi* PARKER, n. nom. (s. Fußnote), S. 458, Taf. 2, Fig. 4–5.  
1959 *Textularia earlandi* PARKER. – PARKER & ATHEARN, S. 340, Taf. 1, Fig. 7.  
1970 *Spiroplectammina biformis* (PARKER & JONES) = *Textularia agglutinans* d'ORBIGNY var. *biformis* PARKER & JONES. – MURRAY, S. 485 (ohne Abb.).  
1971 *Textularia earlandi* PARKER. – MURRAY, S. 33, Taf. 9, Fig. 1–3.  
1988 *Spiroplectammina earlandi* PARKER. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].

Vorkommen: Aqaba: 29°25,83' N / 35°9,92' E (1 – 15 m), New York: 40°35,59' N / 73°44,28' W (0,5 – 1 m).

Zementausbildung: organisch: Netze.

Bemerkungen: Exemplare aus Aqaba wurden von MURRAY (mündl. Mitteilg., 1986) als *T. earlandi* bestimmt, was die Überprüfung mit MURRAY's (1971) Figuren des „englischen Typus“ bestätigte. Diese „*Textularia*“ besitzt jedoch einen kleinen planispiralen Embryonal-Apparat (Taf. 16, Fig. 24b), was ebenfalls aus MURRAY's Figuren (Fig. 1,3) ersichtlich ist und von BANNER & PEREIRA (1981) als triseriales Anfangsgehäuse angesehen wurde. HÖGLUND (1947) untersuchte 200 Individuen von *T. tenuissima* EARLAND (Synonym von *T. earlandi*, s. Synonymliste) und beschrieb sie, in dieser Weise detailliert übereinstimmend mit den hier untersuchten Exemplaren, folgendermaßen (S. 178):

„.... All the tests begin at the initial end with a 3-4-chambered spiral surrounding the proloculum (text-figs. 154b, 155). The proloculum, which is globular, stands out, when highly magnified, very distinctly from the encircling chambers, owing to its wall not being agglutinated but consisting of chitin only. Its internal diameter varies between 8 and 17  $\mu$ m, ...“.

Weiterhin erkannte MURRAY (1973), daß „*T.*“ *earlandi* organisch zementiert und imperforat ist, was eigene Untersuchungen bestätigen (Kap. 4.1.1.2.; Taf. 3, Fig. 5). Da eine systematische Klassifizierung dieser organisch zementierten Form mit planispiralem Anfangsgehäuse zu der Überfamilie der Textulariacea EHRENBERG, 1839, problematisch ist, wurde sie zu der Gattung *Spiroplectammina* CUSHMAN, 1927, gestellt (vgl. ebenfalls HAYNES, 1973).

***Spirorutilis* HOFKER, 1976**

***Spirorutilis wrightii* (SILVESTRI)**

(Taf. 16, Fig. 25)

- 1903 *Spiroplecta wrightii* SILVESTRI, S. 59, Abb. 1–6.  
1916 *Spiroplecta wrightii* SILVESTRI. – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 42, Taf. 6, Fig. 7–10.  
1930 *Textularia sagittula* DEFRANCE. – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 72 (ohne Abb.).  
1965 *Textularia sagittula* DEFRANCE. – MURRAY, S. 505, Taf. 1, Fig. 8.  
1970 *Textularia sagittula* DEFRANCE group. – MURRAY, S. 485, Taf. 1, Fig. 5–6.  
1971 *Textularia sagittula* DEFRANCE group. – MURRAY, S. 31, Taf. 8, Fig. 1–9.  
1973 *Spiroplectammina wrightii* (SILVESTRI). – HAYNES, S. 32–34, Taf. 3, Fig. 1, 2.  
1979 *Textularia sagittula* DEFRANCE group. – MURRAY, S. 209 (ohne Abb.).  
1981 *Spirorutilis wrightii* (SILVESTRI). – BANNER & PEREIRA, S. 89–92, Taf. 6, Fig. 7, 8, 10; Taf. 7, Fig. 1, 2, 5.

Vorkommen: Ärmelkanal: 49°40,74' N / 5°9,6' W (84–95 m).

Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

Bemerkungen: MURRAY-Kollektion (Nr. 1434).

Die Untersuchung von MURRAY's Original-Typen von „*Textularia sagittula* DEFRANCE group“-Individuen erbrachte eindeutig, daß ein planispirales Anfangsgehäuse ausgebildet ist, was ebenfalls von BANNER & PEREIRA (1981) anhand von MURRAY's REM-Abbildungen (s.o.) diskutiert wurde. Entsprechende Individuen

mit biserialen Anfangsgehäuse wurden in dem von Murray zur Verfügung gestellten Material aus dem Ärmelkanal nicht gefunden. In der Literatur wurde dieser Typus oftmals mit *T. sagittula* DEFRANCE verwechselt (z.B. von BRADY, 1884; LACROIX, 1929; NØRVANG, 1966; LE CALVEZ, 1974, u.a.), obwohl diese ein durchgehend biserials Gehäuse ausgebildet. Sehr ausführliche taxonomische Diskussionen über diese Problematik führten HÖGLUND ((1947: *T. sagittula* DEFRANCE), HAYNES (1973, 1981: *Spiroplectammina wrightii* (SILVESTRI)) und BANNER & PEREIRA (1981: *Spirorutilis wrightii* (SILVESTRI)). In der vorliegenden Arbeit wurde dieser Typus in Übereinstimmung mit BANNER & PEREIRA zur Gattung *Spirorutilis* HOFKER, 1976, gestellt, da (1) das planispirale Anfangsgehäuse schmaler als das folgende biserials Gehäuse ausgebildet ist, (2) das Gehäuse lateral zusammengedrückt ist und (3) im Querschnitt eine rhombische Form aufweist (BANNER & PEREIRA, 1981: S. 112). Außerdem zementieren nach BANNER & PEREIRA *Spirorutilis*-Arten „with much calcareous cement“ im Gegensatz zu *Spiroplectammina*-Arten, die Gehäuse „with little or no calcareous cement“ besitzen (S. 104). Diese Autoren stellten NØRVANG's und MURRAY's *Textularia sagittula* DEFRANCE und ebenfalls HAYNES' (1973) *Spiroplectammina wrightii* (SILVESTRI) zu der Gattung *Spirorutilis* HOFKER, 1976, und bestimmten sie als *Spirorutilis wrightii* (SILVESTRI). Auch die von JØRGENSEN (1977) untersuchte *T. sagittula* DEFRANCE zählt nach BANNER & PEREIRA zur Gattung *Spirorutilis*, obwohl dieser Typus nach JØRGENSEN mit einer „rather solid matrix of organic matter“ zementiert (S. 319; Taf. 2, Fig. 10).

Ein weiterer umstrittener Diskussionspunkt ist die Existenz eines Porensystems innerhalb der Kammerwand (Kap. 4.6.4.). Die hier durchgeführten Untersuchungen an *Spirorutilis wrightii* (SILVESTRI) beweisen das Vorhandensein eines „anastomosierenden“ Porensystems (MURRAY, 1973), das innerhalb der Gehäusewand auf die Bereiche der Kiele beschränkt ist (Kap. 4.2.; Taf. 10, Fig. 1).

Trochamminacea SCHWAGER, 1877  
Trochamminidae SCHWAGER, 1877  
Trochammininae SCHWAGER, 1877  
*Trochammina* PARKER & JONES, 1859

***Trochammina inflata* (MONTAGU)**

(Taf. 17, Fig. 1)

- 1808 *Nautilus inflatus* MONTAGU, S. 81, Taf. 18, Fig. 3.  
1950 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – PHLEGER & WALTON, S. 280, Taf. 2, Fig. 1–3.  
1952 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – PARKER, Taf. 4, S. 407, Fig. 6,10 [1952a].  
1952 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – PARKER, S. 459, Taf. 3, Fig. 1 [1952b].  
1955 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – RONAI, S. 144, Taf. 20, Fig. 11.  
1959 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – PARKER & ATHEARN, S. 340, Taf. 50, Fig. 18–20.  
1965 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – BUZAS, S. 57, Taf. 1, Fig. 9.  
1984 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – BRÖNNIMANN & WHITTAKER, S. 311–315, S. 312, Abb. 1–5 (Neotypus) [1984a].  
1986 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – GOLDSTEIN & FREY, S. 118, Abb. 15–17.  
1988 *Trochammina inflata* (MONTAGU). – BENDER & HEMLEBEN, S. 14, Taf. 1, Fig. 6–8; Taf. 2, Fig. 1 [1988a].

Vorkommen: New York: 40°35,59'N / 73°44,28'W (0,5–1 m).

Zementausbildung: organisch: Netze.

***Paratrochammina* BRÖNNIMANN, 1973**

***Paratrochammina bermudaensis* n.sp.**

(Taf. 17, Fig. 2)

1988 *Paratrochammina* sp. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].

Vorkommen: Bermuda: 32°22,02'N / 64°41,98'W (3,50 m).

Diagnose: Freilebende Flachwasserform. Trochospirales, konkav-konvexes Gehäuse. Apertur paratrochamminid. Feinagglutiniertes Gehäuse. Imperforate Gehäusewand. Organischer Zement (Schaum).

Erstbeschreibung: *Paratrochammina bermudaensis* n.sp. ist im Durchmesser 260 bis 300 µm groß, trochospiral, mit einer axialen Höhe von 100–150µm und von konkavo-konvexer Form. Gehäuse adulter Individuen weisen ca. 24 Kammern auf, die in 4 bis 5 Windungen angeordnet sind. Umbilikal sind 4½ bis 5½ aufgeblasene Kammern sichtbar, die jeweils von der nächstjüngeren Kammer umfaßt werden. In der Gehäuseperipherie sind die Kammern rund und umbilikal etwa dreieckig ausgebildet. Die eingesenkten Suturen sind auf der Spiral- und Umbilikalseite deutlich erkennbar. Die paratrochamminide Mündung ist groß und weit geöffnet. Es sind weder eine Mündungslippe, vergleichbar mit der von *P. stoeni* BRÖNNIMANN & ZANINETTI, 1979, noch umbilikale „flaps“, vergleichbar mit denen von *P. simplissima* oder *P. clossi*, s.s., bzw. *P. cf. P. clossi* vorzufinden. Es wurden nur organische Prolokuli von 14 bis 18 µm Größe beobachtet. Es liegt eine dünne OOL und eine IOL vor sowie ein organischer, schaumähnlicher Zement. Das Gehäuse ist aus feinkörnigen, durchschnittlich ca. 20 µm großen Partikeln aufgebaut, die organisch umhüllt sind. Die porenlose, einlagige Gehäusewand ist nur ca. 10 µm stark. Gehäuse von *P. bermudaensis* n.sp. unterscheiden sich von denen von *P. clossi*, s.s., durch eine stärkere Einrollung, bedingt durch ca. 5 zusätzliche Kammern. Die Kammern sind stärker aufgeblasen und erscheinen hierdurch in der Gehäuseperipherie und umbilikal rundlicher.

Holotyp: Naturhistorisches Museum Basel, C 36628, Tafel 17, Fig. 2b.

***Paratrochammina* cf. *P. clossi* BRÖNNIMANN**

(Taf. 17, Fig. 3)

1979 *Paratrochammina clossi* BRÖNNIMANN, S. 8–10, S. 21, Abb. 9A,H.

Vorkommen: Aqaba: 29°25,83'N / 35°9,92'E (1 – 15 m); Mombasa: 4°20,0'S / 39°50,0'E (4 m); Bermuda: 32°22,02'N / 64°41'W (3,50 m).

Zementausbildung: organisch: Schaum.

Beschreibung: Dieser flach trochospirale, schwach konkavo-konvexe Typus besitzt einen Durchmesser von 250 bis 280 µm, die axiale Höhe beträgt 50 bis 80 µm. Adult sind ca. 19 Kammern ausgebildet, aufgereiht innerhalb von 3 bis 4 Windungen. Umbilikal sind 4 bis 4½ Kammern sichtbar, wobei die jüngeren die vorhergehenden älteren Kammern umfassen. Die Kammern sind in der Peripherie rund, umbilikal annähernd dreieckig ausgebildet und axial abgeflacht. Die Suturen der Spiralseite sind deutlich erkennbar und umbilikal tief eingesenkt. Es ist eine paratrochammi-

nide Apertur ausgebildet, die interiomarginal in umbilikal-extraumbilikal Position liegt. Die Kammerwand ist über der Apertur in zentral-umbilikal Position zu einem stumpf-dreieckigen „flap“ ausgezogen. Der 15–20 µm große Prolokulus ist im allgemeinen organisch ausgebildet, es wurden aber auch vereinzelt gleichgroße agglutinierte Prolokuli beobachtet. Die porenlose Gehäusewand ist einlagig, zwischen 20 und 30 µm stark und im Inneren mit einer IOL überzogen. Eine die gesamte Gehäuseoberfläche überziehende OOL konnte nicht festgestellt werden. Es werden Partikel von <1 µm bis max. 50 µm Größe mit organischem, schaumähnlichem Zement agglutiniert. Auf der Umbilikalseite des Gehäuses werden kleinere Partikel eingebaut, die nach außen glatt eingeregelt sind. Die einzelnen Gehäusebausteine sind organisch umhüllt (Kap. 4.3.3.; Taf. 4, Fig. 7a,b). Im Gegensatz zu *P. clossi*, s.s.-Individuen, die nach BRÖNNIMANN (1979) ausnahmslos 5 Kammern pro Windung ausbilden, sind bei den untersuchten Individuen aus Aqaba, Mombasa und Bermuda umbilikal max. 4½ Kammern sichtbar. Weiterhin sind die hier untersuchten Gehäuse mit 250 bis 280 µm Durchmesser durchschnittlich 50 µm größer als die von *P. clossi*, s.s. (= 160 bis 250 µm).

***Paratrochammina simplissima***  
**(CUSHMAN & McCULLOCH)**

(Taf. 17, Fig. 4)

- 1939 *Trochammina pacifica* CUSHMAN var. *simplex* CUSHMAN & McCULLOCH, S. 104, Taf. 11, Fig. 4.  
1948 *Trochammina pacifica* CUSHMAN var. *simplissima* CUSHMAN & McCULLOCH, n. nom., S. 76.  
1979 *Paratrochammina simplissima* (CUSHMAN & McCULLOCH). – BRÖNNIMANN, S. 10–15, S. 14, Abb. 6; S. 21, Abb. 8 (Revision).

Vorkommen: Aqaba: 29°25,83' N / 35°9,92' E (1 – 15 m); Watamu: 3°21,1' S / 40°0,0' E (eulitoral); Bermuda: 32°22,02' N / 64°41,98' W (3,50 m).

Zementausbildung: organisch: Schaum.

***Portatrochammina* ECHOLZ, 1971**

***Portatrochammina murrayi***  
**BRÖNNIMANN & ZANINETTI**

(Taf. 17, Fig. 5)

- 1876–1877 *Lituola globigeriniformis* PARKER & JONES. – WRIGHT, S. 103, Taf. 4, Fig. 6.  
1965 *Trochammina globigeriniformis* (PARKER & JONES) var. *pygmaea* HÖGLUND. – MURRAY, S. 505 (ohne Abb.).  
1970 *Trochammina globigeriniformis* (PARKER & JONES) var. *pygmaea* HÖGLUND. – MURRAY, S. 458, Taf. 1, Fig. 4,8.  
1971 *Trochammina globigeriniformis* (PARKER & JONES) var. *pygmaea* HÖGLUND. – MURRAY, S. 35, Taf. 10, Fig. 1–2.  
1973 *Trochammina globigeriniformis* var. *pygmaea* HÖGLUND. – HAYNES, S. 36–37, Taf. 4, Fig. 14.  
1979 *Trochammina globigeriniformis* (PARKER & JONES) var. *pygmaea* HÖGLUND. – MURRAY, S. 209 (ohne Abb.).  
1984 *Portatrochammina murrayi* BRÖNNIMANN & ZANINETTI, S. 72–74, Taf. 5, Fig. 7,12–15 (Holotypus) [1984b].

Vorkommen: Ärmelkanal: 49°40,74' N / 5°9,6' W (84 – 95 m); Aqaba: 29°25,83' N / 35°9,92' E (1 – 15 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert (?).

Bemerkungen: MURRAY-Kollektion (Nr. 1434).

Nach BRÖNNIMANN & ZANINETTI (1984b) stimmt MURRAY's (1971) *T. globigeriniformis* (PARKER & JONES) var. *pygmaea* HÖGLUND, 1947, mit der von ihnen neu benannten *P. murrayi* überein und unterscheidet sich von HÖGLUND's Holo- und Paratypus von var. *pygmaea* in Aperturmerkmalen (vgl. außerdem HILTERMANN, 1972). Somit handelt es sich bei MURRAY's Typus um eine neue Art, die von BRÖNNIMANN & ZANINETTI neu beschrieben wurde.

***Trochamminopsis* BRÖNNIMANN, 1976**

***Trochamminopsis irregularis* n.sp.**

(Taf. 17, Fig. 6)

Vorkommen: Bermuda: 32°22,02' N / 64°41,98' W (3,50 m).

Diagnose: Freilebende Flachwasserform. Flach trochospirales, konkavo-konvexes Gehäuse. Apertur trochamminopsid axial, z.T. paratrochamminopsid. Imperforate, einlagige, dünne Gehäusewand. Organischer Zement (Schaum). Kollabiert leicht.

Erstbeschreibung: Das adulte Gehäuse dieser flach trochospiralen *Trochamminopsis*-Art von Bermuda besitzt durchschnittlich einen Durchmesser von 240 bis 290 µm, die axiale Höhe beträgt 50–80 µm. Es sind ca. 16 Kammern innerhalb von 4 Spiralwindungen ausgebildet. Umbilikal sind 4 Kammern sichtbar, wobei die jüngste Kammer nahezu die Hälfte des Gehäuses einnehmen kann. Die flach gebogene Mündung liegt interiomarginal zentral-umbilikal und symmetrisch bezüglich der Aufrollungsachse (Taf. 17, Fig. 6c). Das Gehäuse besteht umbilikal und spiral aus bis zu 50 µm großen Partikeln, die umbilikal glatter eingeregelt sind. Der organische Prolokulus ist nur etwa 12 µm groß. Diese Art bildet eine IOL, organische Partikelhüllen sowie organischen, schaumähnlichen Zement aus. Eine durchgehende OOL wurde nicht festgestellt. Die porenlose Gehäusewand ist nur ca. 10 µm stark und kollabiert bei Lufttrocknung leicht. Die Bermuda-Individuen ähneln gehäusemorphologisch denen von *T. toddae* BRÖNNIMANN & ZANINETTI, 1984, unterscheiden sich jedoch von diesen durch ein flach trochospirales Gehäuse, das außerdem ca. 100 µm größer ist. Der Bermuda-Typus besitzt im Gegensatz zu *T. toddae* eine ausgeprägte axiale Depression.

Holotyp: Naturhistorisches Museum Basel, C 36635, Tafel 17, Fig. 6c.

***Trochamminopsis mombasaensis* n.sp.**

(Taf. 17, Fig. 8)

1988 *Trochamminopsis* sp. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14, Taf. 2, Fig. 2–4 [1988a].

Vorkommen: Mombasa: 4°20,0' S / 39°50,0' E (4 m).

Diagnose: Freilebende Flachwasserform. Flach trochospirales, konkavo-konvexes Gehäuse. Apertur axial trochamminopsid. Einlagige, imperforate Gehäusewand. Organischer Zement (Schaum).

Erstbeschreibung: *Trochamminopsis mombasaensis* n.sp. ist flach trochospiral (axiale Höhe: ca. 80 µm) mit einem umbilikal-spiral Durchmesser von durchschnittlich 330 bis 380 µm. Das Gehäuse ist in der Peripherie oval, axial zusammengedrückt und umbilikal schwach konkav ausgebildet. Ca. 17 Kammern sind innerhalb von 3½ bis 4 Windungen trochospiral aufgerollt. Umbilikal sind 4 deutlich suturierte Kammern sichtbar, die sich stark überlappen. Die flach gebogene Apertur liegt interiomarginal zentral-umbilikal, symmetrisch in bezug auf die Achse der Einrollung. Es wurden ausschließlich organische Prolokuli von ca. 20 µm Durchmesser beobachtet. Die Oberflächentextur ist umbilikal glatter und feinkörniger ausgebildet als auf der Spiralseite des Gehäuses, in das Bausteine von bis zu 50 µm agglutiniert werden. Es sind organische Hüllen um die Partikel ausgebildet und eine IOL nachweisbar; eine durchgehende OOL fehlt dagegen. Die Partikel werden durch organischen, schaumähnlichen Zement aneinander befestigt. Die porenlose Gehäusewand ist nur ca. 10 µm stark. *Trochamminopsis mombasaensis* n.sp. unterscheidet sich von *T. irregularis* n.sp. (s.o.) durch ein größeres, axial stärker abgeflachtes Gehäuse. Die Mündung ist, im Gegensatz zu derjenigen von *T. irregularis* n.sp. regelmäßig axial ausgebildet.

Holotyp: Naturhistorisches Museum Basel, C 36640, Tafel 17, Fig. 8b (Paratyp: C 36641, Tafel 17, Fig. 8a).

### *Tritaxis* SCHUBERT, 1921

#### *Tritaxis* sp.

(Taf. 17, Fig. 9)

Vorkommen: Watamu: 3°21,8'S / 40°0,0'E (eulitoral).

Zementausbildung: organisch: Schaum.

Beschreibung: Diese im Durchmesser durchschnittlich 320 µm große *Tritaxis*-Art besitzt 22 Kammern, die innerhalb von 4 Windungen arrangiert sind. Im letzten Umgang sind 3 Kammern sichtbar, die alle etwa die gleiche Größe besitzen. Das Gehäuse ist umbilikal konkav ausgebildet und weist deutliche Suturen auf. Die Apertur ist weit geöffnet und vom *Trochammina*-Typus, d.h. interiomarginal in extraumbilikaler Position. Es ist eine schmale Lippe ausgebildet. Der organische Prolokulus ist max. 10 µm groß. Bis zu 50 µm große, organisch umhüllte Bausteine werden durch organischen, schaumähnlichen Zement agglutiniert. Die Bausteine der Umbilikalseite sind, im Gegensatz zur Spiralseite oberflächlich glatt eingeregelt. Von den untersuchten Watamu-Individuen unterscheidet sich *Tritaxis fusca* (WILLIAMSON) durch ein größeres Gehäuse (520 µm) und durch die Anlage von nur 11 Kammern innerhalb von 2 Windungen (vgl. BRÖNNIMANN & WHITTAKER, 1984c; Neotypus-Beschreibung). Vergleichbar sind die Watamu-Individuen mit HEDLEY et al's. (1964) *T. fusca* (WILLIAMSON) (= *Tritaxis* sp. 1963. 2.19.17: in BRÖNNIMANN & WHITTAKER, 1984c, S. 294, Fig. 11–14), die jedoch umbilikal 4 Kammern in der letzten Windung aufweist.

### Polystomamininae BRÖNNIMANN & BEURLEN, 1977 *Deuterammina* BRÖNNIMANN, 1976

#### *Deuterammina ochracea ochracea* (WILLIAMSON)

(Taf. 17, Fig. 10)

- 1858 *Rotalina ochracea* WILLIAMSON, S. 55, Taf. 4, Fig. 112; Taf. 5, Fig. 113.  
?1916 *Trochammina ochracea* (WILLIAMSON). – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 41 (ohne Abb.).  
?1930 *Trochammina ochracea* (WILLIAMSON). – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 71 (ohne Abb.).  
1970 *Trochammina ochracea* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 485, Taf. 1, Fig. 2–3.  
1971 *Trochammina ochracea* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 37, Taf. 11, Fig. 1–5.  
1973 *Trochammina ochracea* (WILLIAMSON). – HAYNES, S. 40–41, Taf. 5, Fig. 15–16.  
1983 *Deuterammina (Lepidodeuterammina) ochracea ochracea* (WILLIAMSON). – BRÖNNIMANN & WHITTAKER, S. 233–236, S. 234, Abb. 1–6, S. 235, Abb. 7–8, 10 (Lectotypus) [1983a].

Vorkommen: Ärmelkanal: 49°40,74' N / 5°9,6' W (84 – 95 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert (?).

Bemerkungen: MURRAY-Kollektion (Nr. 1434).

Nach BRÖNNIMANN & WHITTAKER (1983a) ist MURRAY's *T. ochracea* (WILLIAMSON) conspezifisch mit ihrem neuen Lectotypus (vgl. ebenfalls BRÖNNIMANN & ZANINETTI, 1984b: Taf. 2, Fig. 1,3).

### Arenoparrellinae SAIDOVA, 1981 *Jadammina* BARTENSTEIN & BRAND, 1938

#### *Jadammina macrescens* (BRADY)

(Taf. 17, Fig. 7)

- 1870 *Trochammina inflata* (MONTAGU) var. *macrescens* BRADY, S. 290, Taf. 11, Fig. 5.  
1950 *Trochammina macrescens* BRADY. – PHLEGER & WALTON, S. 281, Taf. 2, Fig. 6–9.  
?1952 *Trochammina macrescens* BRADY. – PARKER, S. 408, Taf. 4, Fig. 8 [1952a].  
?1952 *Trochammina macrescens* BRADY. – PARKER, S. 460, Taf. 3, Fig. 3 [1952b].  
1955 *Trochammina macrescens* BRADY. – RONAI, S. 144, Taf. 20, Fig. 11.  
1959 *Jadammina polystoma* BARTENSTEIN & BRAND. – PARKER & ATHEARN, S. 341, Taf. 50, Fig. 21–22, 27.  
1984 *Jadammina macrescens* (BRADY). – BRÖNNIMANN & WHITTAKER, S. 303–309, S. 305, Abb. 1–15 (Lectotypus) [1984b].  
1988 *Jadammina macrescens* (BRADY). – BENDER & HEMLEBEN, S. 14, Taf. 2, Fig. 5 [1988a].

Vorkommen: New York: 40°35,59' N / 73°44,28' W (0,5 – 1 m).

Zementausbildung: organisch: Schaum.

### Remaneicidae LOEBLICH & TAPPAN, 1964 Zaninettiinae BRÖNNIMANN & WHITTAKER, 1983 *Zaninettia* BRÖNNIMANN & WHITTAKER, 1983

#### *Zaninettia brasiliensis* BRÖNNIMANN & WHITTAKER

(Taf. 17, Fig. 11)

- 1983 *Zaninettia brasiliensis* BRÖNNIMANN & WHITTAKER, Taf. 3, Fig. 1–2 (Holotypus) [1983b].

Vorkommen: Suruga-Bucht (Japan): 34°37,4' N / 138°46,8' E (120 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: KITAZATO-Kollektion (Nr. KT-79-18. MTS-1N).

Die Frage nach der Herkunft der Spikulae, die die Gehäuse von Arten der Gattung *Zaninettia* und entsprechend die der Gattung *Carterina* aufbauen, ist bis heute ungeklärt (Kap. 4.6.6.). In der Literatur wechselte die systematische Einstufung der Gattungen, entsprechend den Annahmen die Spikulae seien agglutiniert oder aber vom Tier selbst produziert, zwischen den Unterordnungen Textulariina (ANGELL, 1978; BRÖNNIMANN & WHITTAKER, 1983b) und Rotaliina oder Carterinina (CARTER, 1877; BRADY, 1884; WOOD, 1949; LOEBLICH & TAPPAN, 1964a, 1984; DEUTSCH & LIPPS, 1976; HANSEN & GRÖNLUND, 1977). Das „*Carterina*-Problem“ kann letztlich nur durch Laborkultivierung der entsprechenden Arten auf Spikulae-freiem Sediment gelöst werden, lebende Individuen standen hier jedoch ebenfalls nicht zur Verfügung.

Die Spikulae der hier untersuchten japanischen Art *Z. brasiliensis* werden aufgrund ihrer organischen Umhüllung und Befestigung als agglutinierte Fremdpartikel interpretiert (Kap. 4.6.6.; Taf. 6, Fig. 1–2) und somit in Übereinstimmung mit BRÖNNIMANN & WHITTAKER (1983b) zu der Überfamilie der Trochamminacea SCHWAGER, 1877, gestellt.

**Verneuilinacea CUSHMAN, 1911**  
**Verneuilinidae CUSHMAN, 1911**  
**Gaudryininae BALAKHMATOVA, 1973**  
***Gaudryina* d'ORBIGNY, 1839**

***Gaudryina rudis* WRIGHT\*)**

(Taf. 17, Fig. 2)

1900 *Gaudryina rudis* WRIGHT, S. 53, Taf. 2, Fig. 1.

?1916 *Gaudryina rudis* WRIGHT. – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 42 (ohne Abb.).

?1930 *Gaudryina rudis* WRIGHT. – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 75 (ohne Abb.).

1967 *Gaudryina rudis* WRIGHT. – LE CALVEZ & BOILLOT, S. 394, Taf. 2, Fig. 12.

1971 *Gaudryina rudis* WRIGHT. – MURRAY, S. 43, Taf. 14, Fig. 1–6.

Vorkommen: Ärmelkanal: 49°40,74'N / 5°9,6'W (84 – 95 m).

Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

Bemerkungen: MURRAY-Kollektion (Nr. 1434).

Die Systematik von LOEBLICH & TAPPAN (1984) weist die Überfamilie der Verneuilinacea CUSHMAN, 1911, als „non-canalicate“ aus, was im Gegensatz zu dem hier erzielten Untersuchungsergebnis an *G. rudis* steht und bereits von MURRAY (1973) erkannt wurde (Kap. 4.2.; Taf. 9, Fig. 6).

\*) Nachtrag: Die untersuchte Art ist nicht zu der Gattung *Gaudryina*, sondern zu der Gattung *Dorothia* zu stellen (mündl. Mitt. Prof. Dr. G.-F. LUTZE). Es bleibt zu prüfen, ob auch rezente Arten der Gattung *Marssonella* zugeordnet werden können. Kennzeichnendes Merkmal der Gattungen *Dorothia* und *Marssonella* ist u.a. die „canalicate“ Gehäusewand (LOEBLICH & TAPPAN, 1988), die in Gehäusen der hier untersuchten Art – *Dorothia rudis* (WRIGHT) – nachweisbar ist.

**Ataxophragmiacea SCHWAGER, 1877**

**Ataxophragmiidae SCHWAGER, 1877**

**Ataxophragmiinae SCHWAGER, 1877**

***Eggerelloides* HAYNES, 1973**

***Eggerelloides scabrum* (WILLIAMSON)**

(Taf. 17, Fig. 13)

1858 *Bulimina scabra* WILLIAMSON, S. 65, Taf. 5, Fig. 136–137.

1965 *Eggerella scabra* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 503, Taf. 1, Fig. 5.

1968 *Eggerella scabra* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 94, Taf. 1, Fig. 1.

1970 *Eggerella scabra* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 484, Taf. 1, Fig. 1.

1971 *Eggerella scabra* (WILLIAMSON). – MURRAY, S. 45, Taf. 15, Fig. 1–6.

1973 *Eggerelloides scabrum* (WILLIAMSON). – HAYNES, S. 44–46, Taf. 2, Fig. 7–8; Taf. 19, Fig. 10–11.

Vorkommen: Plymouth: 49°15,78'N / 4°12,48'W (51–59 m).

Zementausbildung: organisch: undifferenziert.

Bemerkungen: MURRAY-Kollektion (Nr. 233).

HAYNES (1973) stellte die neue Gattung *Eggerelloides* auf, da die Aperturausbildung (eine kommaförmige Mündung mit zahnplattenartig eingezogenem Innenrand) nicht mit der Gattung *Eggerella* übereinstimmt (vgl. Diskussion LUTZE et al., 1983). Dies konnte an Exemplaren von Plymouth bestätigt werden. Außerdem zeigte sich, daß Gehäuse von *E. scabrum* imperforat sind, was die taxonomische Abgrenzung zur Gattung *Eggerella* CUSHMAN, 1933, stützt. WILLIAMSON (1858) erkannte bereits, daß *E. scabrum* organisch zementiert (vgl. ebenfalls MURRAY, 1973).

Nach HAYNES (1973) ist die Gattung *Eggerelloides* zur Familie der Ataxophragmiidae SCHWAGER, 1877, zu stellen.

**Eggerellidae CUSHMAN, 1937**

**Eggerellinae CUSHMAN, 1937**

***Eggerella* CUSHMAN, 1933**

***Eggerella bradyi* (CUSHMAN)**

(Taf. 17, Fig. 14)

1911 *Verneuilina bradyi* CUSHMAN, S. 54, S. 55, Abb. 87.

1960 *Eggerella bradyi* (CUSHMAN). – BARKER, S. 96, Taf. 47, Fig. 4–7.

1979 *Eggerella bradyi* (CUSHMAN). – CORLISS, S. 5, Taf. 1, Fig. 3–4.

1984 *Eggerella bradyi* (CUSHMAN). – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 1, Fig. 2.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°38,11'S / 78°2,39'E (1590 m).

Zementausbildung: kalzitisch (?).

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5084).

Die untersuchten Individuen von *E. bradyi*, die aus einer unterhalb der CCD genommenen Probe stammen, zeigen keine der typischen Zementausbildungen. Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei dem vorgefundenen organischen Wandmaterial um Rückstände des postmortal veränderten, primär kalzitischen Zements (Kap. 4.1.2.1.; vgl. *Martinottiella nodulosa*). Im Widerspruch zur Auffassung von LOEBLICH & TAPPAN (1984), daß Ataxophragmiaceen „non-canalicate“ sind, ergaben die hier durchgeführten Gehäuseuntersuchungen an *E. bradyi*, daß ein regelmäßig ausgebildetes Porensystem vorliegt (Kap. 4.2.; Taf. 9, Fig. 5).



Textulariacea EHRENBERG, 1839  
Textulariidae EHRENBERG, 1839  
Textulariinae EHRENBERG, 1839  
*Textularia* DEFRANCE, 1824

***Textularia* cf. *T. aperturalis* CUSHMAN**  
(Taf. 17, Fig. 15)

- 1911 *Textularia aperturalis* CUSHMAN, S. 20, Abb. 34–35.  
1988 *Textularia aperturalis* CUSHMAN. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].  
1988 *Textularia* cf. *T. aperturalis* CUSHMAN. – BENDER & HEMLEBEN, S. 42 (ohne Abb.) [1988b].

Vorkommen: Watamu: 3°21,8'S / 40°0,0'E (eulitoral);  
Aqaba: 29°25,83'N / 35°9,92'E (1–15 m).

Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

Bemerkungen: Dieser Typus wurde durch die übereinstimmende gehäusemorphologische Ausbildung zu *T. aperturalis* gestellt. Da CUSHMAN's (1911) Individuen im Unterschied zu den Watamu-Individuen sehr feines, fast „amorphes“ Material agglutinieren und adult meist eine im mittleren Bereich geteilte Apertur mit einer schwach ausgebildeten Lippe aufweisen, wurde der Watamu-Typus als *T. cf. T. aperturalis* bezeichnet.

***Textularia candeiana kenyaensis***  
**BANNER & PEREIRA**  
(Taf. 17, Fig. 16)

- ?1915 *Textularia candeiana* d'ORBIGNY. – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 627, Taf. 47, Fig. 12.  
1981 *Textularia candeiana kenyaensis* BANNER & PEREIRA, S. 93, Taf. 1, Fig. 8; Taf. 2, Fig. 2–4.  
1988 *Textularia candeiana kenyaensis* BANNER & PEREIRA. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].  
1988 *Textularia candeiana* d'ORBIGNY *kenyaensis* BANNER & PEREIRA. – BENDER & HEMLEBEN, S. 42 (ohne Abb.) [1988b].

Vorkommen: Watamu: 3°21,8'S / 40°0,0'E (eulitoral).  
Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

Bemerkungen: BANNER's & PEREIRA's (1981) geographische Subspezies von „Kenyan reefs“ unterscheidet sich von *T. candeiana*, s.s., „in that the chambers are lower compared to their breadth, and the intercameral sutures, in side view, are more strongly curved“ (S. 93). Die Watamu-Individuen stimmen mit der Beschreibung und den Figuren von BANNER's & PEREIRA's *T. candeiana kenyaensis* überein.

***Textularia conica* d'ORBIGNY**  
(Taf. 17, Fig. 17)

- 1839 *Textularia conica* d'ORBIGNY, S. 143, Taf. 1, Fig. 19–20 [1839b].  
1922 *Textularia conica* d'ORBIGNY. – CUSHMAN, S. 22–23, Taf. 5, Fig. 5–7.  
1949 *Textularia conica* d'ORBIGNY. – SAID, S. 6, Taf. 1, Fig. 7.  
1965 *Textularia conica* d'ORBIGNY. – MOURA, S. 12, Taf. 1, Fig. 3.  
1981 *Textularia conica* d'ORBIGNY. – CHASENS, S. 201 (ohne Abb.).

Vorkommen: Watamu: 3°21,8'S / 40°0,0'E (eulitoral);  
Bermuda: 32°22,02'N / 64°41,98'W (3,50 m); Aqaba:  
29°25,83'N / 35°9,92'E (1–15 m).

Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

***Textularia* cf. *T. fungiformis* FORNASINI**  
(Taf. 17, Fig. 18)

- 1887 *Textularia fungiformis* FORNASINI, S. 304–305, Taf. 10, Fig. 1.  
1979 *Textularia* cf. *T. fungiformis* FORNASINI. – HALICZ & REISS, Taf. 2, Fig. 14, 17–20; Taf. 3, Fig. 1.  
1984 *Textularia fungiformis* FORNASINI. – REISS & HOTTINGER, S. 240 (ohne Abb.).

Vorkommen: Aqaba: 29°25,83'N / 35°9,92'E (1 – 15 m).

Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

Bemerkungen: Die Originaltypen FORNASINI's stammen aus dem Pliozän Italiens.

***Textularia kerimbaensis* SAID**  
(Taf. 17, Fig. 19)

- 1915 *Textularia conica*, var. *corrugata* HERON-ALLEN & EARLAND, S. 629–630, Taf. 47, Fig. 24–27.  
1949 *Textularia kerimbaensis* SAID, n. nom., S. 6, Taf. 1, Fig. 8.  
?1965 *Textularia corrugata* HERON-ALLEN & EARLAND. – LE CALVEZ, Tab. 16, Taf. 13, Fig. 8.  
?1979 *Spiroplectammina kerimbaensis* (SAID). – HALICZ & REISS, S. 306–307, 312, Taf. 3, Fig. 9, 13, 15–21.  
1981 *Textularia kerimbaensis* SAID. – BANNER & PEREIRA, S. 93–94, Taf. 2, Fig. 5–7, 9–10; Taf. 3, Fig. 1.  
?1984 *Spiroplectammina kerimbaensis* SAID. – REISS & HOTTINGER, S. 240, S. 239, Abb. G.24a.

Vorkommen: Watamu: 3°21,8'S / 40°0,0'E (eulitoral);  
Aqaba: 29°25,83'N / 35°9,92'E (1–15 m).

Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

Bemerkungen: Nach BANNER & PEREIRA (1981: Taf. 2, Fig. 5) und eigenen Untersuchungen folgt unmittelbar auf den Prolokulus eine einzelne triseriale Kammerwindung, wodurch das Anfangsgehäuse oftmals etwas verdickt erscheint. Da hierdurch eine Einordnung in die Systematik von LOEBLICH & TAPPAN (1984) nicht möglich ist, wurde diese kalzitisch agglutinierende, perforate Art mit triserialem Anfangsgehäuse im Sinne von BANNER & PEREIRA (1981; vgl. Systematik) zu der Überfamilie der Textulariinae EHRENBERG, 1838, gestellt. Nach BANNER & PEREIRA sind ihre *T. kerimbaensis*-Individuen von Mombasa übereinstimmend mit den Originaltypen von *T. conica* var. *corrugata* HERON-ALLEN & EARLAND, 1915 (Mosambik, Kerimba Archipel).

?, „*Textularia*“

**„*Textularia*“ *palustris* WARREN**  
(Taf. 17, Fig. 20)

- 1957 *Textularia palustris* WARREN, S. 34, Taf. 4, Fig. 3–5.  
1971 *Textularia palustris* WARREN. – AKERS, S. 158, Taf. 2, Fig. 7.  
1986 *Textularia palustris* WARREN. – GOLDSTEIN & FREY, S. 118, Taf. 3, Fig. 10.

Vorkommen: New York: 40°35,59'N / 73°44,28'W  
(0,5–1 m).

Zementausbildung: organisch: Netze.

Bemerkungen: Da diese Art in der mikrosphärischen Generation einen triserialen Embryonal-Apparat besitzt (Taf. 17, Fig. 20d), imperforat ist sowie organisch zementiert (Kap. 4.1.1.2.), wurde die Gattungsbezeichnung in dieser Arbeit in Anführungsstriche gesetzt. Nach AKERS (1971) sind die *T. palustris*-Indivi-

duen von Nord Carolina übereinstimmend mit WARREN's Holotypus von Louisiana. In AKER's Figur von *T. palustris* (1971: Taf. 2, Fig. 7) ist ebenfalls ein triseriales Anfangsgehäuse erkennbar. Die makrosphärische Generation der hier untersuchten „*T.*“ *palustris* von New York besitzt dagegen ein durchgehend biserials Gehäuse (Taf. 17, Fig. 20b) und ist hierdurch ohne weiteres mit einer „echten“ *Textularia* verwechselbar, wenn man auf eine Untersuchung der Zementausbildung sowie auf die Überprüfung der Existenz eines Porensystems verzichtet. WARREN (1957, S. 34) bemerkte, daß sich „*T.*“ *palustris* von *T. elegans* (= *Spiroplectammina earlandi*, vgl. Synonymieliste) durch „absence of any spiral arrangements in the early portion of the test“ unterscheidet.

**Valvulinidae BERTHELIN, 1880**  
**Valvulininae SCHUBERT, 1921**  
***Valvulina* d'ORBIGNY, 1826**

***Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY**  
 (Taf. 17, Fig. 21)

- 1839 *Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY, S. 103, Taf. 2, Fig. 21–22 [1839b].  
 1922 *Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY. – CUSHMAN, S. 64–65, Taf. 11, Fig. 2–5.  
 1937 *Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY. – CUSHMAN, S. 10–11, Taf. 2, Fig. 4–5.  
 1971 *Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY. – BOCK et al., S. 10, Taf. 2, Fig. 11.  
 1981 *Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY. – BANNER & PEREIRA, S. 108, Taf. 8, Fig. 6–7; Taf. 9, Fig. 1–3, 8.  
 1988 *Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14, Taf. 2, Fig. 6–8 [1988a].  
 1988 *Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 42, Taf. 1, Fig. 1–7 [1988b].

Vorkommen: Watamu: 3°21,8' S / 40°0,0' E (eulitoral);  
 Bermuda: 32°22,02' N / 64°41,98' W (3,50 m).  
 Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

**Clavulininae BALAKHMATOVA, 1973**  
***Clavulina* d'ORBIGNY, 1826**

***Clavulina angularis* d'ORBIGNY**  
 (Taf. 17, Fig. 22)

- 1826 *Clavulina angularis* d'ORBIGNY, S. 268, Taf. 12, Fig. 7.  
 1981 *Clavulina angularis* d'ORBIGNY. – BANNER & PEREIRA, S. 110, Taf. 9, Fig. 5, 6; Taf. 10, Fig. 4, 6, 10.  
 1982 *Clavulina angularis* d'ORBIGNY. – LEVI et al., S. 136, Taf. 1, Fig. 4.  
 1988 *Clavulina angularis* d'ORBIGNY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].  
 1988 *Clavulina angularis* d'ORBIGNY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 42 (ohne Abb.) [1988b].

Vorkommen: Watamu: 3°21,8' S / 40°0,0' E (eulitoral);  
 Bermuda: 32°22,02' N / 64°41,98' W (3,50 m).  
 Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

***Clavulina difformis* BRADY**  
 (Taf. 17, Fig. 23)

- 1884 *Clavulina angularis* d'ORBIGNY var. *difformis* BRADY, S. 396, Taf. 48, Fig. 25–31.  
 1915 *Clavulina angularis*; var. *difformis* BRADY. – HERON-ALLEN & EARLAND, S. 637, Taf. 48, Fig. 20–22.

- 1981 *Clavulina difformis* BRADY. – BANNER & PEREIRA, S. 110, Taf. 9, Fig. 4; Taf. 10, Fig. 1–3, 8.  
 1982 *Clavulina difformis* BRADY. – LEVI et al., S. 136, Taf. 1, Fig. 3.  
 1988 *Clavulina difformis* BRADY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].  
 1988 *Clavulina difformis* BRADY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 42 (ohne Abb.) [1988b].

Vorkommen: Watamu: 3°21,8' S / 40°0,0' E (eulitoral);  
 Bermuda: 32°22,02' N / 64°41,98' W (3,50 m).  
 Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

***Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY**  
 (Taf. 17, Fig. 24)

- 1839 *Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY, S. 110, Taf. 2, Fig. 19–20.  
 1922 *Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY. – CUSHMAN, S. 81 (ohne Abb.).  
 1981 *Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY. – BANNER & PEREIRA, S. 110, Taf. 9, Fig. 7; Taf. 10, Fig. 5, 7, 9.  
 ?1982 *Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY. – LEVI et al., S. 136, Taf. 1, Fig. 6.  
 1988 *Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].  
 1988 *Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 42 (ohne Abb.) [1988b].

Vorkommen: Watamu: 3°21,8' S / 40°0,0' E (eulitoral).  
 Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

***Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY**  
 (Taf. 17, Fig. 25)

- 1839 *Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY, S. 111, Taf. 2, Fig. 16–18 [1939b].  
 1922 *Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY. – CUSHMAN, S. 89–90, Taf. 17, Fig. 3–4.  
 1937 *Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY. – CUSHMAN, S. 22–23, Taf. 3, Fig. 1–3.  
 1964 *Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY. – HOFKER, S. 69, Abb. 179–185.  
 1971 *Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY. – BOCK et al., S. 11, Taf. 2, Fig. 14.  
 1988 *Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 14 (ohne Abb.) [1988a].  
 1988 *Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY. – BENDER & HEMLEBEN, S. 42 (ohne Abb.) [1988b].

Vorkommen: Bermuda: 32°22,02' N / 64°41,98' W  
 (3,50 m).  
 Zementausbildung: kalzitisch: textulariid.

***Martinottiella* CUSHMAN, 1933**

***Martinottiella nodulosa* (CUSHMAN)**  
 (Taf. 17, Fig. 26)

- 1922 *Clavulina communis*, var. *nodulosa* CUSHMAN, S. 85, Taf. 18, Fig. 1–3.  
 1931 *Clavulina communis* d'ORBIGNY. – WIESNER, S. 100; Taf. 13, Fig. 156–157.  
 ?1960 *Martinottiella bradyana* (CUSHMAN). – BARKER, S. 98, Taf. 48, Fig. 1–2.  
 1971 *Martinottiella nodulosa* (CUSHMAN). – HERB, S. 298, Taf. 12, Fig. 9.  
 1984 *Martinottiella nodulosa* (CUSHMAN). – LINDENBERG & AURAS, S. 103, Taf. 1, Fig. 11; Taf. 3, Fig. 15.

Vorkommen: Kontinentalhang Antarktis: 66°21,92' S / 77°59,00' E (2688 m).  
 Zementausbildung: kalzitisch (?).

Bemerkungen: LINDENBERG-Kollektion (Nr. 5090).  
 Alle untersuchten Individuen von *M. nodulosa* zeigen keine der typischen Zementausbildungen. Da die Individuen aus Proben stammen, die unterhalb der CCD genommen wurden, ist anzunehmen, daß es sich bei dem vorgefundenen organischen Material um

Rückstände des postmortal veränderten, primär kalzitischen Zements handelt (vgl. *E. bradyi* (CUSHMAN)). Die Tatsache, daß ein Porensystem ausgebildet ist, unterstützt diese Annahme (Kap. 4.2.; Taf. 10, Fig. 2).

## 7. Phylogenetische Deutung

Der Nachweis von „textulariidem Biomineralisat“ und die Kenntnis über dessen Struktur spielen eine entscheidende Rolle bei der systematischen Klassifikation und damit bei phylogenetischen Interpretationen. Das Verständnis der Strukturbildung ist von besonderer Wichtigkeit, da sie vor allem biologisch kontrolliert wird und als Teil der Zelldifferentiation genetisch fixiert ist.

Die Unterordnung der Textulariina, die nach LOEBLICH & TAPPAN (1984) in 17 Überfamilien gegliedert wird, sollte daher in erster Linie aus zwei Großgruppen bestehen: Den organisch zementierten und den Kalzitbiomineralisierenden textulariiden Foraminiferen. Unter Berücksichtigung dieser zwei Großgruppen wird im folgenden als Basis der Foraminiferen-Phylogenie die Evolution der Gehäuse-Sekrete und der damit verbundenen Wandstrukturen diskutiert.

Das monothalame allogromiide organische Gehäuse stellt die phylogenetische Ausgangsform der Foraminiferen dar, aus der im Kambrium (?Präkambrium) das organisch zementierte textulariide Gehäuse evolvierte (LOEBLICH & TAPPAN, 1964b; TAPPAN, 1976; HANSEN, 1979; BRASIER, 1982; Abb. 10). Dabei wurde das allogromiide fibrös-organische Wandmaterial zunehmend durch agglutinierte Hartteile ersetzt. BRÖNNIMANN et al. (1979) beschrieben „allogromiide“ Arten, die der organischen Wand nicht nur Fremdpartikel auflagern (LOEBLICH & TAPPAN, 1984) sondern zusätzlich vereinzelt in das organische Gehäuse inkorporieren und eine „inner organic lining“ (IOL) ausbilden. Die Wand dieser Übergangsformen besteht nach BRÖNNIMANN et al. (1979) im wesentlichen aus organischer Substanz mit einem variablen Anteil an äußerst feinkörnigem agglutinierten Material. Dagegen ist die textulariide Wand überwiegend aus agglutiniertem Material zusammengesetzt und enthält ebenfalls eine „organic phase“, die mit der allogromiiden Wand homologisiert wird (BRÖNNIMANN et al., 1979).

In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, daß es sich bei der „organic phase“ textulariider Foraminiferen um morphologisch typisierbare Zemente handelt (Kap. 4.1.1.), die die organisch umhüllten Fremdpartikel locker aneinander befestigen. Somit könnten die Zemente und/oder die organischen Hüllen der agglutinierten Fremdpartikel phylogenetische „Reste“ der allogromiiden Wand darstellen und mit dieser homologisiert werden.

Im Verlauf der Textulariiden-Phylogenie entwickelten sich die spezifischen Zementausbildungen. Die undifferenzierte organische Substanz wird als „ursprünglich“ angesehen (Morphogruppe 4: Tab. 5; Kap. 4.1.1.6.), da sie bei Arten vorgefunden wurde, die zu den ältesten textulariiden Familien der Bathysiphonidae und Ammodiscidae zählen (beide Unter-Kambrium bis rezent; LOEBLICH & TAPPAN, 1984). Älteste Familien der in dieser Arbeit untersuchten Vertreter mit schaumiger Zementausbildung sind die Psammosphaeridae (Morphogruppe 3; Ordovizium bis rezent), mit vernetztem Ze-

ment die Spiroplectamminidae (Morphogruppe 2; Karbon bis rezent) und mit einzelnen Strängen die Cyclamminidae (Morphogruppe 1; Jura bis rezent). Verschiedene organisch zementierte Arten zeigen eine einlagige IOL (IOL-Typ 1), während besonders die höher entwickelten Vertreter eine mehrlagige IOL besitzen (IOL-Typ 2; Kap. 4.3.1.).

Eine entscheidende evolutive Neuentwicklung stellt die Fähigkeit textulariider Foraminiferen dar, Hartteile zu biomineralisieren. Es wurde nachgewiesen, daß es sich um Niedrigmagnesium-Kalzit handelt, der eine charakteristische Mikrostruktur aufweist (Kap. 4.1.2.1.). Aufgrund dieser „textulariiden Biomineralisatstruktur“ ist auf eine intrazelluläre Genese innerhalb von Vesikeln mit organischer Substanz, deren Fasern als Matrizen fungieren, zu schließen (Kap. 5.9.4.). Die Kammerbauabfolge kalzitisch zementierender Foraminiferen (Abb. 9; Kap. 5.9.6.) spiegelt dabei die phylogenetische Entwicklung wider: Zuerst werden die organisch umhüllten Fremdpartikel mit undifferenzierter organischer Substanz (Morphotyp 4) aneinander befestigt, anschließend die Biomineralisat-Pakete unorientiert in den intergranularen Raum eingelagert und nachträglich eine einlagige IOL angelegt, die während der ontogenetischen Entwicklung einen mehrlagigen Aufbau erhält (IOL-Typ 2). Mit der Evolution des kalzitischen Zements, der im Gegensatz zu den organischen Zementen den intergranularen Raum ausfüllt, entwickeln sich spezifische Porensysteme (Kap. 4.2.).

Während der Textulariiden-Phylogenie wird das agglutinierte Material zunehmend durch kalzitischen Zement ersetzt, so daß höher entwickelte Formen nur untergeordnet inkorporierte Fremdpartikel aufweisen (WOOD, 1949; HOHENEGGER & PILLER, 1975).

Durch das Verständnis der Strukturbildung des Biomineralisats textulariider Foraminiferen treten neue Aspekte zur Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen zu den im Karbon evolvierten milioliden Foraminiferen auf. Als phylogenetische Vorläufer der Miliolina wurden organisch zementierte bzw. phylogenetisch niedrig entwickelte textulariide Foraminiferen (LOEBLICH & TAPPAN, 1964b; TAPPAN, 1976) oder fusulinide Foraminiferen diskutiert (HOHENEGGER & PILLER, 1975; BRASIER, 1982).

Da bei milioliden Foraminiferen die intrazelluläre Biomineralisation entwickelt ist, stellt sich die Frage, ob diese Kalzifikationsweise als konservatives Merkmal der kalzitisch zementierten textulariiden Foraminiferen angesehen werden kann (Abb. 10). Die evolutive Neuentwicklung der Miliolina liegt demnach in der Ausbildung von Kristall-Nadeln, die aus Hochmagnesium-Kalzit bestehen. Eine phylogenetische Verwandtschaft zwischen milioliden und kalzitisch zementierten textulariiden Foraminiferen würde erklären, daß fossile miliolide Foraminiferen ein regelmäßiges Porensystem besaßen (Milioliporidae, ?Perm, Trias; KOEHN-ZANINETTI & BRÖNNIMANN, 1968; BRÖNNIMANN et al., 1971), und rezente miliolide Foraminiferen in juvenilen Gehäusestadien Poren ausbilden (Peneroplidae; LOEBLICH & TAPPAN, 1984). Die Agglutinationsfähigkeit geht während der Milioliden-Phylogenie weitgehend verloren. Bei Arten der Gattungen *Deuterostomina*, *Siphonaptera*, *Sigmoilopsis* und *Agglutinella* (EL-NAKHAL, 1983) bleibt dieses Merkmal jedoch erhalten. Eine textulariide Übergangsform stellen agglutinierte Arten dar, die einen milioliden Gehäusebauplan mit dem in dieser Arbeit nachgewiesenen „textulariiden Biomineralisat-Typ“ kombinieren. Diese

Kombination wurde sehr wahrscheinlich bereits von HAAKE bei der agglutinierenden *Quinqueloculina berthelotiana* nachgewiesen (1971: Taf. 1, Fig. 10–11). HAAKE kennzeichnete diese, nach seiner Ansicht „miliolide“, Biomineralisatstruktur als „cobble pattern of calcite crystals“ (S. 187).

Es finden sich ebenfalls übereinstimmende Merkmale bei milioliden und organisch zementierten textulariiden Foraminiferen. Alle bisher untersuchten milioliden Arten weisen eine einlagige IOL (Typ 1; Kap. 4.3.1.) auf, während kalzitisch zementierte Arten mit einlagiger IOL bisher unbekannt sind. BERTHOLD (1980) wies bereits auf die Strukturähnlichkeit zwischen der IOL von *Bathysiphon* sp. und der IOL miliolider Vertreter hin (*Calcituba polymorpha* (BERTHOLD, 1980), *Peneroplis planatus* (LEUTENEGGER, 1977), vgl. außerdem *Sorites marginalis* (OELSCHLÄGER, 1988)). Auch *Miliammina fusca* besitzt eine einlagige IOL im gesamten quinqueloculinen Gehäusesystem.

Im mittleren Karbon evolvierte die monolamellare Wandstruktur der Lagenina und in der Trias die bilamellare rotaliide Wand mit allen Kombinationen des Lamellenbaus. Als Vorläufer der lamellaren Foraminiferen werden im allgemeinen die Fusulinina angesehen (LOEBLICH & TAPPAN, 1964b; HOHENEGGER & PILLER, 1975; TAPPAN, 1976; BRASIER, 1982). HOFKER (1967) und FUCHS (1975) formulierten die Ansicht, daß kalkschalige Foraminiferen, insbesondere die Rotaliidae, von agglutinierten Formen mit mikrogranularem Zement abstammen.

Progressives Merkmal lamellarer Foraminiferen ist die extrazelluläre Biomineralisation auf einer „primary organic membrane“ (POM), die als Matrize für epitakti-

sches Kristallwachstum fungiert. In dieser Arbeit wird die organische Biomineralisat-Grundsubstanz textulariider Foraminiferen („Faser-Vesikel“) mit der POM lamellarer Arten analogisiert (Kap. 5.9.5.). Demnach erfolgte während der phylogenetischen Entwicklung eine Verlagerung der Biomineralisat-Grundsubstanz an die extrazelluläre Oberfläche und deren Orientierung innerhalb einer durchgehenden Lage, der POM. Während der Gehäusegenese entsteht sowohl bei textulariiden als auch bei lamellaren kalzitischen Arten auf der Gehäuseinnenseite aus der Summe der „precursor“-IOL Lagen (OELSCHLÄGER, 1988) und eingelagerter osmio-philer Substanz, die mehrlagige IOL-Struktur (Abb. 8; Kap. 5.9.5.).

Mit der Evolution der extrazellulären Biomineralisation auf einer durchgehenden Matrize geht die Agglutinationsfähigkeit weitgehend verloren. Es sind nur wenige Arten bekannt, die in das lamellare Gehäuse Fremdpartikel inkorporieren (z.B. *Stromatorbina* sp., *Neoeponides* sp., *Heterolepa* cf. *H. subhaidingeri*, *Cicicoides floridanus*; HANSEN, REISS & SCHNEIDERMANN, 1969; HANSEN & REISS, 1971; BELLEMO, 1976; HANSEN, 1979). Dagegen sind die vielgestaltigen Porensysteme gemeinsames Merkmal lamellarer und kalzitisch zementierter textulariider Foraminiferen.

Eine außerordentlich umfangreiche systematische Einheit stellen die fusuliniden Foraminiferen dar, die von phylogenetisch niedrig entwickelten textulariiden Foraminiferen abzuleiten sind (Ordovizium bis Trias; LOEBLICH & TAPPAN, 1964b; HOHENEGGER & PILLER, 1975; TAPPAN, 1976; BRASIER, 1982). Die strukturellen Unterschiede der mikrogranularen Fusulinina werden

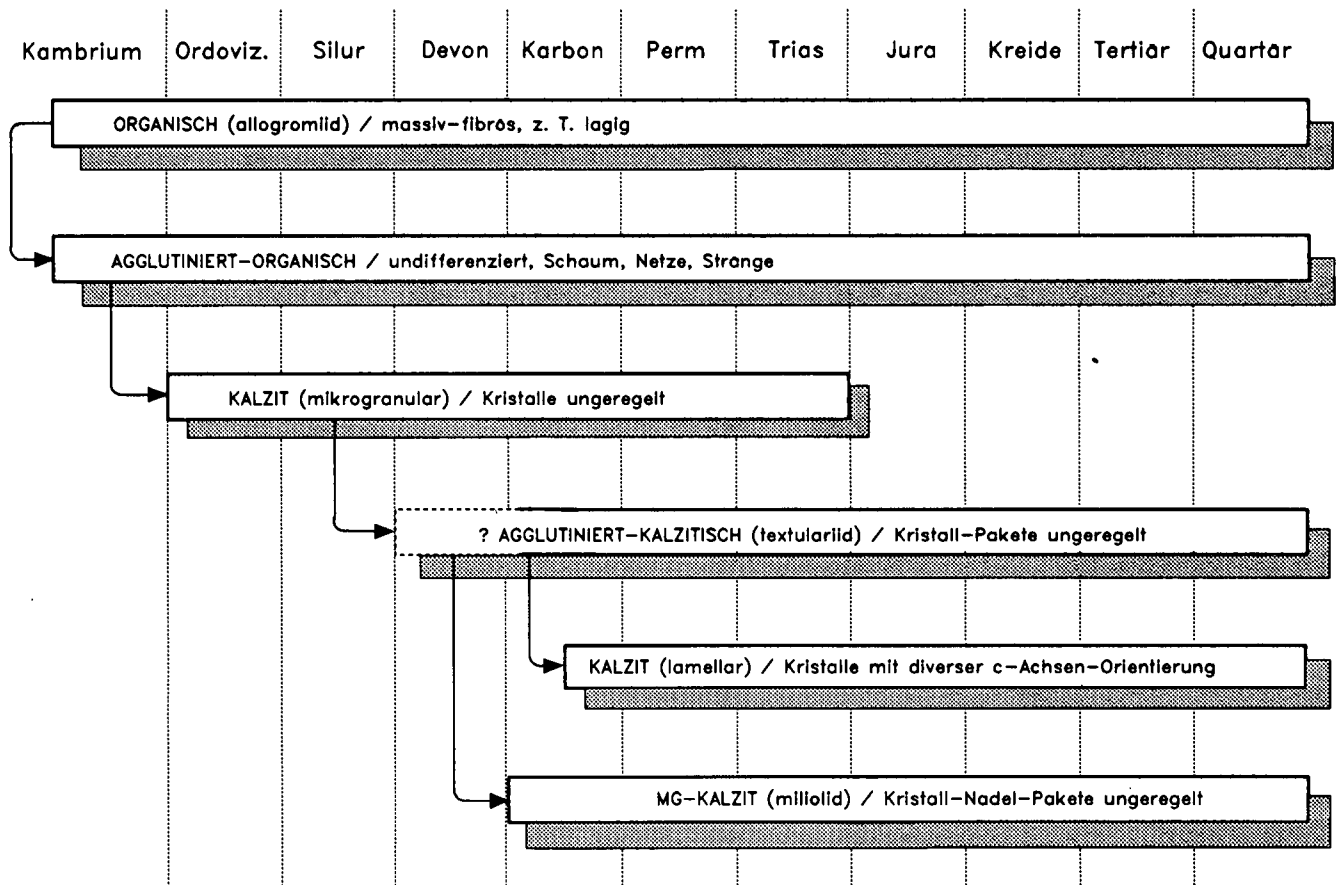


Abb. 10. Phylogenie der Gehäuse-Sekrete und Wandstrukturen. Stratigraphische Reichweiten: LOEBLICH & TAPPAN (1984).

bei den meisten phylogenetischen Modellen als wesentliche Grundlage der Foraminiferen-Evolution herangezogen. Ihr Gehäuse besteht aus eng aneinanderliegenden, äquidimensionalen, subangularen, 1 bis 2  $\mu\text{m}$  großen Kalzitkristallen, die als Biomineralisat angesehen werden (LOEBLICH & TAPPAN, 1964b; HOHENEGGER & PILLER, 1975; HANSEN, 1979; GREEN et al., 1980 u.a.).

Aufgrund der nicht orientierten Kristallanordnung und der Kristall-Ultrastruktur bestehen Beziehungen zwischen fusuliniden und milioliden Foraminiferen, weshalb auf eine ähnliche Biomineralisatgenese geschlossen wird (HOHENEGGER & PILLER, 1975; GREEN et al., 1980). Die Unterschiede der Kristallform werden u.a. mit Unterschieden im Chemismus der organischen Biomineralisat-Grundsubstanz in Zusammenhang gebracht (GREEN et al., 1980).

An dieser Stelle schließt sich die Frage an, ob fusulinide Foraminiferenarten Vorläufer der kalzitisch zementierten textulariiden Foraminiferen darstellen (Abb. 10): Nach GREEN et al. (1980; *Triticites moorei*) liegen zwischen den 1–2  $\mu\text{m}$  großen Fusuliniden-Kristallen Zwischenräume. Diese könnten mit den in dieser Arbeit vorgefundenen unvollständig zementierten Bereichen zwischen den 1–2  $\mu\text{m}$  großen Kalzitkristall-Paketen textulariider Foraminiferen homologisiert werden (Taf. 8, Fig. 6b). Die Fusuliniden-Kristalle zeigen häufig einspringende Kanten. Diese könnten innerhalb des textulariiden Kalzitkristall-Paketes aus unterschiedlich langen Stäbchen resultieren. In den Fusuliniden-Kristallen sind Lücken und Einschlüsse zu beobachten (5–100 nm), die nach den Autoren vermutlich mit organischer Substanz ausgefüllt waren. Lücken finden sich im Kalzitkristall-Paket zwischen einzelnen Stäbchen und Kristallen; Einschlüsse entstehen bei eng aneinander liegenden Kristallen, Stäbchen und miteinander verwachsenen Paketen.

Hinsichtlich dieser Parallelen ist nicht auszuschließen, daß es sich bei fusuliniden „Kristallen“ um Kalzitkristall-Pakete handelt, wie sie von textulariiden Foraminiferen biomineralisiert werden und unregelmäßig im intergranularen Raum deponiert werden. Da u.a. die mikrogranularen semitextulariiden Foraminiferen „considerable agglutinated material“ in das Gehäuse inkorporieren (LOEBLICH & TAPPAN, 1984), wurden diese von

GLAESSNER (1945), POKORNY (1958), BERMUDEZ & RIVERO (1963) u.a. zu den textulariiden Foraminiferen gestellt. BRASIER (1982) gruppierte sie in eine separate Unterordnung (Semitextulariina) und LOEBLICH & TAPPAN (1964b; 1984) stellten sie aufgrund des mikrogranularen Kalzits zu den Fusulinina. Durch den Nachweis von biomineralisiertem Kalzit bei textulariiden Foraminiferen könnten u.a. die semitextulariiden Foraminiferen (Devon bis Perm) als deren Vorläufer angesehen werden.

### Dank

Für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für viele kritische Diskussionen und die stete Anteilnahme am Fortgang der Arbeit danke ich Prof. Dr. Ch. HEMLEBEN.

Prof. Dr. H.P. LUTERBACHER danke ich für viele Ratschläge und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Dank finanzieller Unterstützung seitens der Deutschen Forschungsgemeinschaft war die Durchführung dieser Arbeit möglich.

Dr. H.-G. LINDENBERG und meiner Kollegin A. AURAS möchte ich für die Überlassung von Probenmaterial aus der antarktischen Tiefsee danken. Prof. Dr. J. W. MURRAY stellte dankenswerter Weise Material vom Ärmelkanal für Untersuchungszwecke zur Verfügung. Dr. H. KITAZATO übersandte japanische Foraminiferen-Exemplare, hierfür und für den Erfahrungsaustausch über Laborkultivierung gilt auch ihm mein Dank.

Ratschläge in Fragen der taxonomischen Ansprache gaben Dipl. Geol. A. AURAS, Prof. Dr. G.-F. LUTZE, Prof. Dr. J. W. MURRAY, Prof. Dr. J. E. WHITTAKER und Prof. Dr. P. BRÖNNMANN, der außerdem bei der Bestimmung von drei neuen Arten behilflich war. Manchen wichtigen Hinweis verdanke ich Gesprächen mit Dr. M. SPINDLER, der mich außerdem in die präparative und apparative Methodik für REM und TEM einführte.

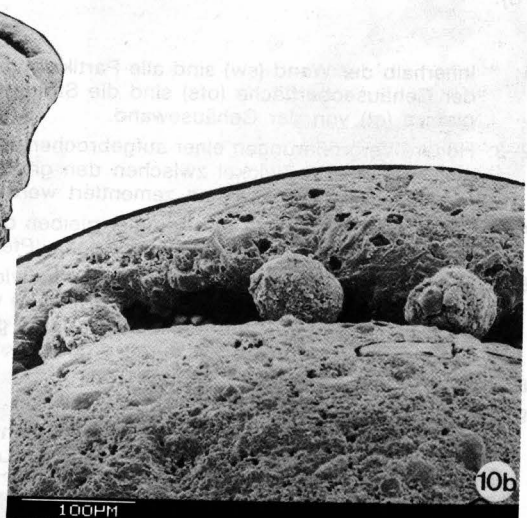
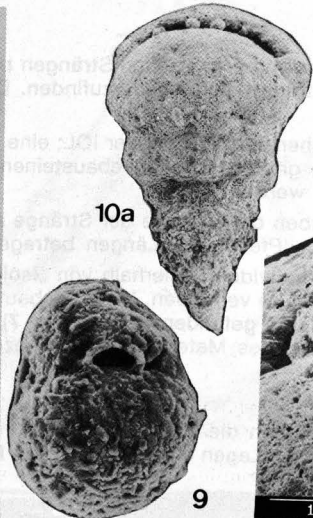
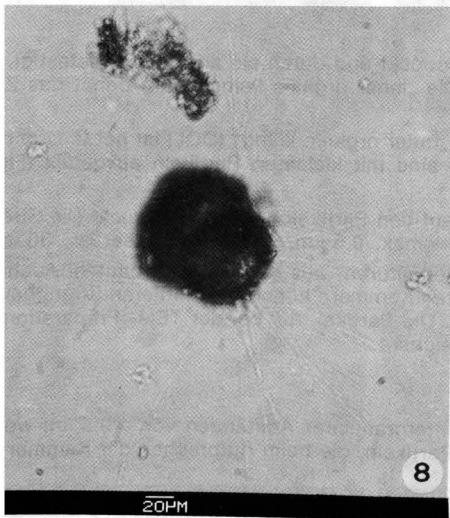
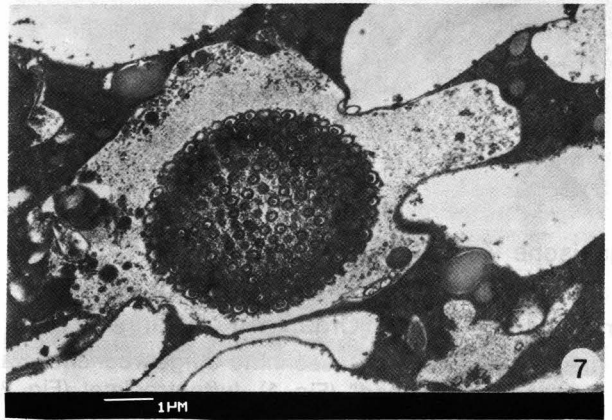
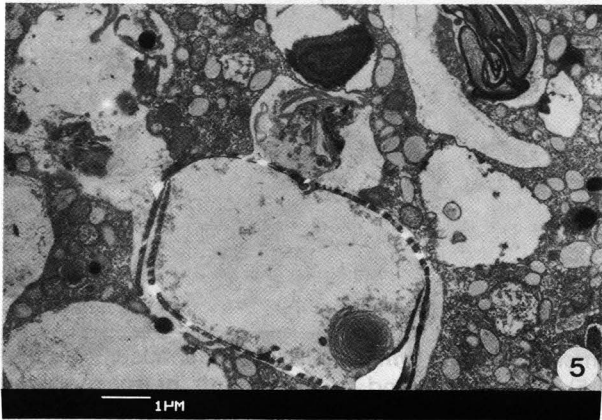
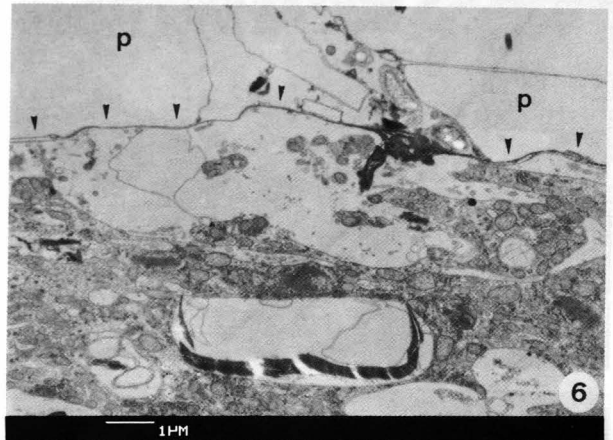
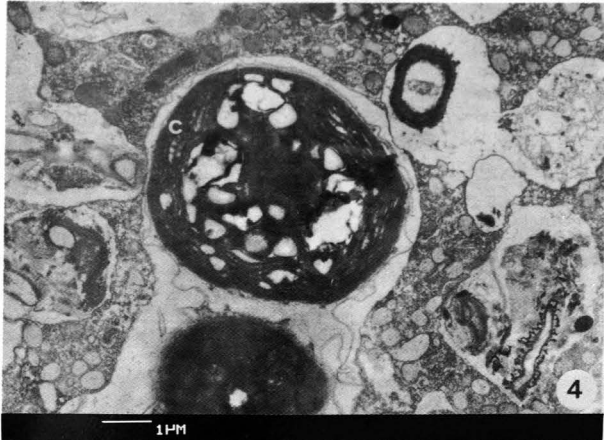
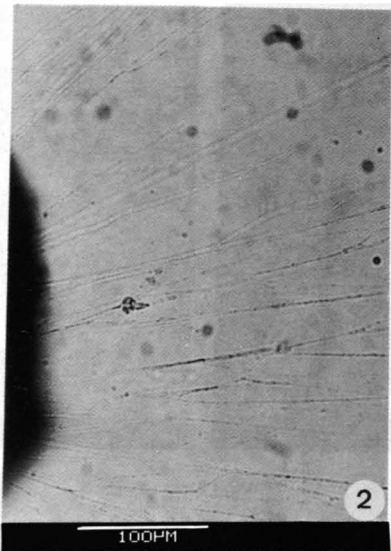
Besonderen Dank schulde ich H. HÜTTEMANN, der mit unendlicher Geduld auch noch den letzten Zement rasterelektronenmikroskopisch aufspürte und mit künstlerischem Feingefühl dokumentierte. H. SCHOPPMANN möchte ich für die „critical-point“-Trocknungen und das „freeze-etch-scanning“ danken.

Daneben gebührt mein Dank allen Mitarbeiterinnen der Arbeitsgruppe von Prof. HEMLEBEN, die u.a. meine Tierchen oder auch mich zeitweise pflegten. Allen Freunden und Kollegen, insbesondere W. BRÜCKMANN, G.-J. BRUMMER und C. SIMET danke ich für viele fruchtbare Diskussionen und ihre kritische Anteilnahme am Fortgang der Arbeit.

# Tafel 1

## Biologie

- Fig. 1: ***Clavulina angularis***  
mit Detritusansammlung im Aperturbereich: Kurz nach der Übertragung in eine „Isolierkultur“ werden geradlinige, unverzweigte Pseudopodien ausgebildet, die hin und herschwingen und bei Kontakt mit dem Glasboden mit diesem verbunden bleiben.
- Fig. 2: ***Textularia candeiana kenyaensis***.  
Etwa 10 Minuten nach der Übertragung wird das Gehäuse in eine aufrechte Position gestellt und ein vernetztes Pseudopodiensystem ausgebildet, in dem viele lichtbrechende „Körnchen“ eine bidirektionale Plasmaströmung anzeigen (sog. „Körnchenströmung“).
- Fig. 3: ***Valvulina oviedoiana***.  
Die Pseudopodien können innerhalb von Bündeln dicht angeordnet liegen und z.T. breitflächige Anastomosen ausbilden. Mit dem zum Gehäuse gerichteten Zytoplasmastrom werden Silizium-Partikel (p) transportiert und im Aperturbereich akkumuliert.
- Fig. 4: ***Trochamminopsis mombasaensis n.sp.***  
Innerhalb von Vakuolen liegen Algen, die neben Lipiden eine für *T. mombasaensis* n.sp. charakteristische braune bis orange, durch die agglutinierte Gehäusewand hindurchscheinende Zytoplasmafärbung hervorrufen. Die Chloroplasten (c) dieser kugeligen, skelettlosen Alge umgeben das Zellinnere ringförmig.
- Fig. 5: Anderer Zytoplasma-Ausschnitt desselben Individuums wie in Fig. 4: Leere endoplasmatische Diatomeen-Frustel, deren Plasma bereits verdaut wurde.
- Fig. 6: ***Miliammina fusca***.  
Jüngste Gehäusekammer, die in einer „Isolierkultur“ mit Kalkpartikeln (p) gebaut wurde: Das Zytoplasma enthält viele pennate Diatomeen, deren leere Frusteln von *M. fusca* exocytiert werden. Die „inner organic lining“ (IOL; Pfeile), die im gesamten Gehäuse einlagig ausgebildet ist, liegt der agglutinierten Wand dicht auf.
- Fig. 7: ***Textularia candeiana kenyaensis***.  
Vakuolisierter Ciliat.
- Fig. 8: Juvenile 2-kammrige *Textularia* cf. *T. aperturalis* besitzen bereits eine charakteristische orange Zytoplasmafärbung und bilden granuloretikulose Pseudopodien aus.
- Fig. 9: Gehäuse eines anderen 2-kammrigen *T. cf. T. aperturalis*-Individuums derselben Generation: Der Prolokulus ist etwa 60 µm groß (Gamonten ?), die aufgebaute zweite Kammer etwas kleiner.  
× 350.
- Fig. 10: a) Das entsprechende *T. cf. T. aperturalis*-Elterngehäuse, das aus einer Reproduktions„zyste“ herausgezogen wurde, besitzt dagegen einen nur ca. 40 µm großen Prolokulus (Agamont ?).  
× 22.  
b) Detailvergrößerung aus a: Drei 1- bis 2-kammrige juvenile Individuen an der Apertur des Elterngehäuses.





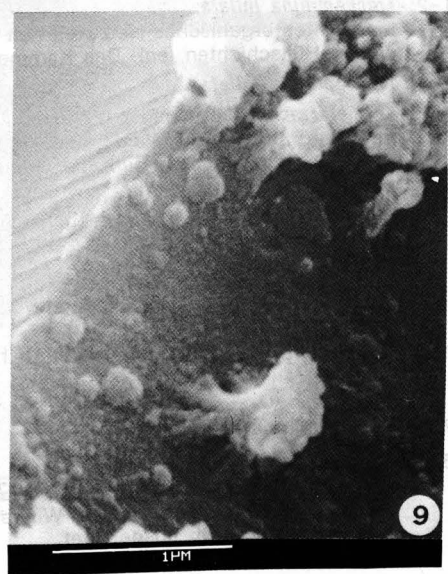
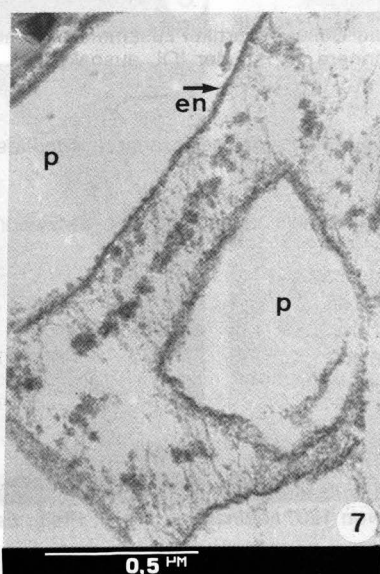
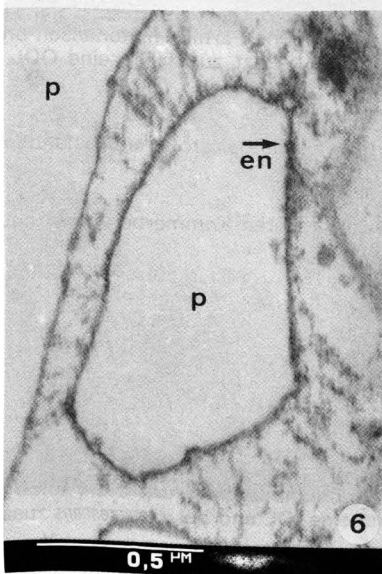
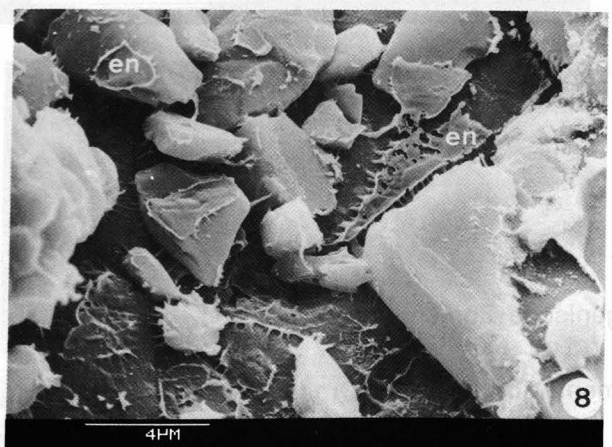
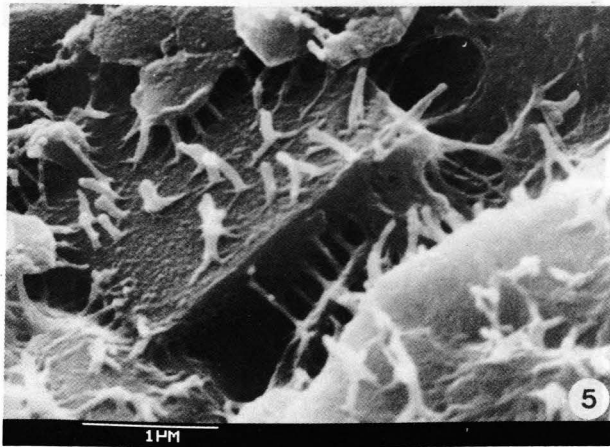
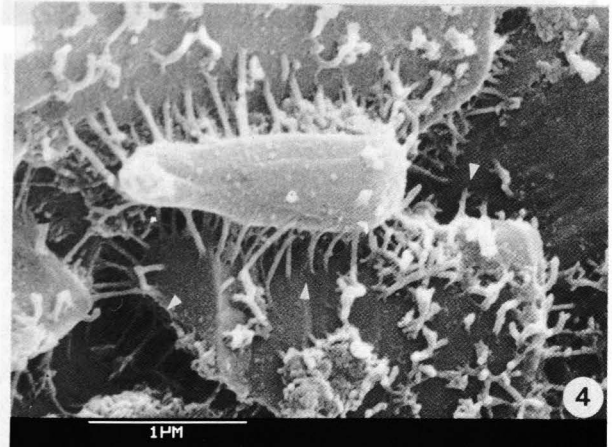
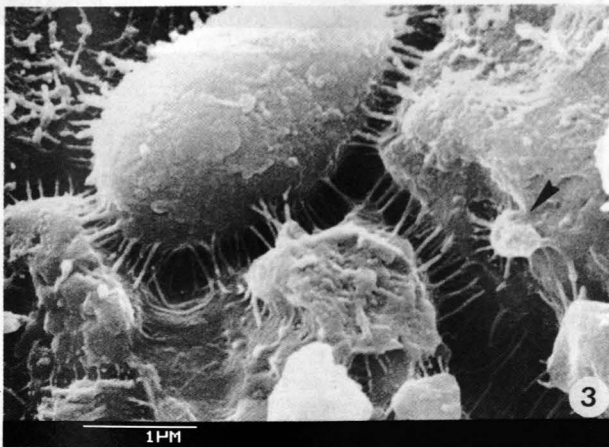
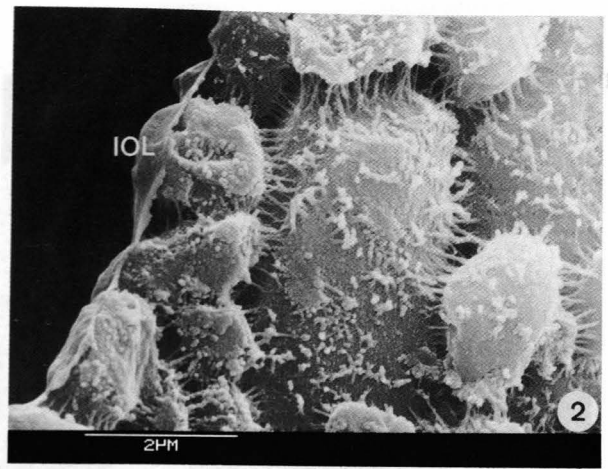
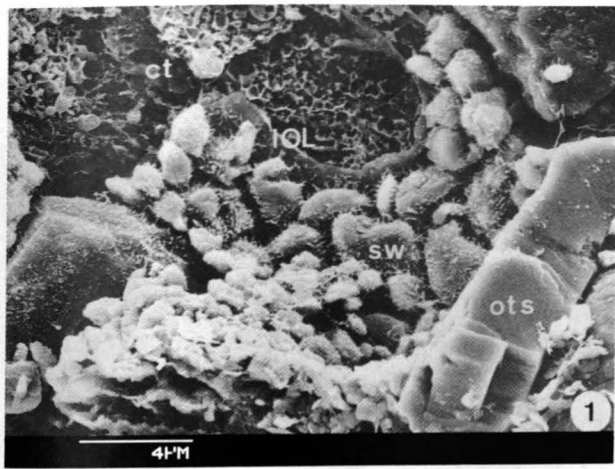
## Organische Zemente

### Zement-Morphotyp 1: Organische Stränge

Die REM-Figuren zeigen Ausschnitte aufgebrochener Kammerwände von *Miliammina fusca*-Gehäusen, die entweder „freeze-etch-scanned“ (Fig. 1), luftgetrocknet (Fig. 2,4,5), oder fixiert und „critical-point“ getrocknet wurden (Fig. 3).

- Fig. 1: Innerhalb der Wand (sw) sind alle Partikel mit organischen Strängen bedeckt und durch sie aneinander befestigt. Auf der Gehäuseoberfläche (ots) sind die Stränge nicht wiederzufinden. Die „inner organic lining“ (IOL) trennt das Zytoplasma (ct) von der Gehäusewand.
- Fig. 2–3: Höhere Vergrößerungen einer aufgebrochenen Wand mit der IOL; eine „outer organic lining“ (OOL) ist bei *M. fusca* nicht ausgebildet. Die Zwickel zwischen den größeren Gehäusebausteinen sind mit kleinsten Partikeln ausgefüllt (Fig. 3; Pfeil), die alle mit Strängen zementiert werden.
- Fig. 4–5: Durch das Aufbrechen der Kammer bleiben die Stümpfe der Stränge auf den Partikeloberflächen zurück. Die Stränge können sich an ihren Enden verzweigen (Pfeile). Die Längen betragen max. 0,5 µm, die Durchmesser ca. 30 nm.
- Fig. 6–7: TEM-Ausschnitte von Gehäusen, die die Individuen innerhalb von „Isolierkulturen“ aus Kalkpartikeln bauten: Auch hier sind Stränge zu erkennen, die die Partikel (p) verbinden. In neu gebauten Kammern können im mittleren Strangbereich regelmäßig angeordnete, osmiophile Knoten gefunden werden (Fig. 7). Die Partikel, die bei der TEM-Präparation dekalifiziert wurden, werden durch organisches Material (en) nachgezeichnet.
- Fig. 8: *Cyclammina orbicularis*.
- Fig. 9: *Cyclammina pusilla*.  
Gruppenweise gebündelte Stränge verbinden die Partikel. Innerhalb intergranularer Abständen von >0,5 µm werden keine Stränge ausgebildet. Die organischen Lagen (en) stammen von Partikeln, die beim Aufbrechen der Kammer herausgefallen sind.





## Tafel 3

### Organische Zemente

#### Zement-Morphotyp 2: Organische Netze

Fig. 1–2: *Trochammina inflata*.

Ein dichtes organisches Netzwerk hält die Gehäusepartikel zusammen. Herausgebrochene Partikel hinterlassen organische Hüllschichten (en). Das Kammerinnere ist mit der IOL ausgekleidet. *T. inflata* besitzt zusätzlich eine OOL.

Fig. 3–4: *Trochammina inflata*.

Fig. 5: *Spiroplectammina earlandi*.

Bei intergranularen Abständen von  $>0,5 \mu\text{m}$  sind einzelne Stränge ausgebildet (Pfeile), die bei größeren Abständen zu einem 3-dimensionalen Netzwerk verknüpft sind.

Fig. 6: *Recurvoides contortus*.

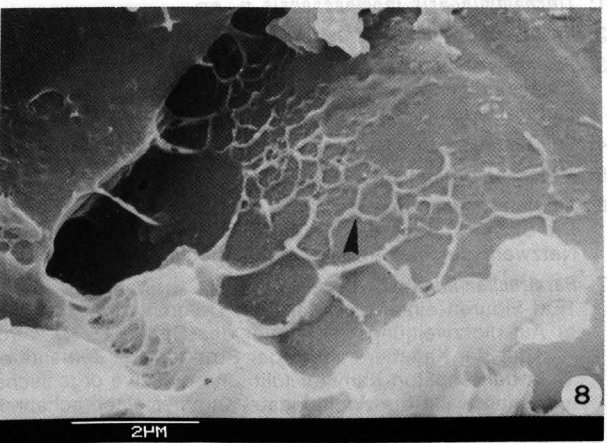
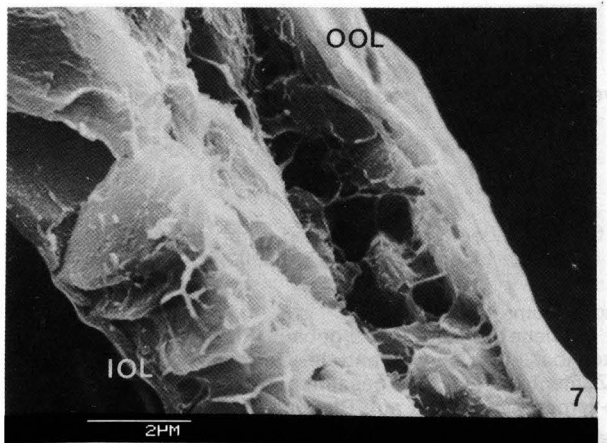
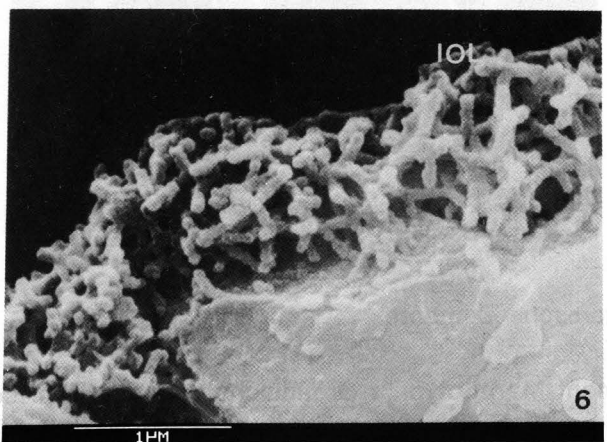
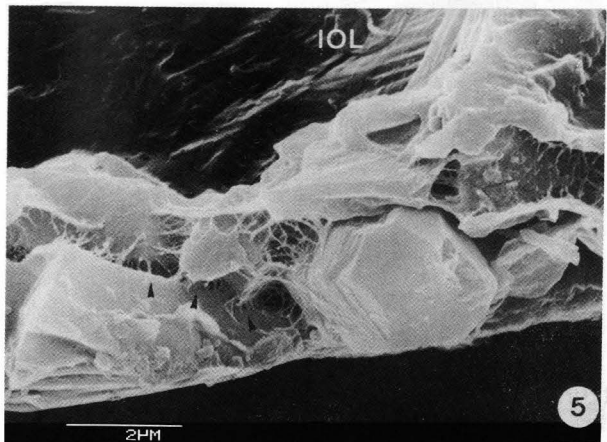
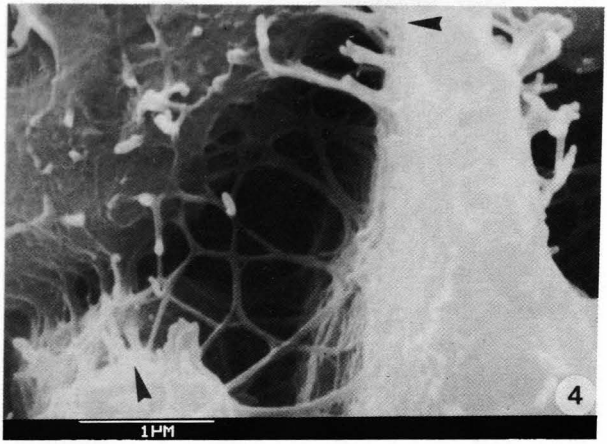
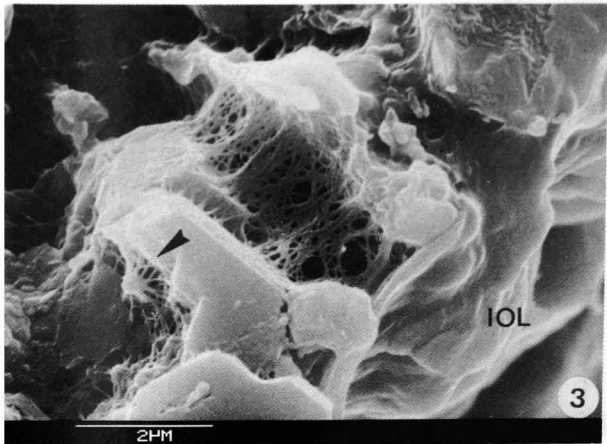
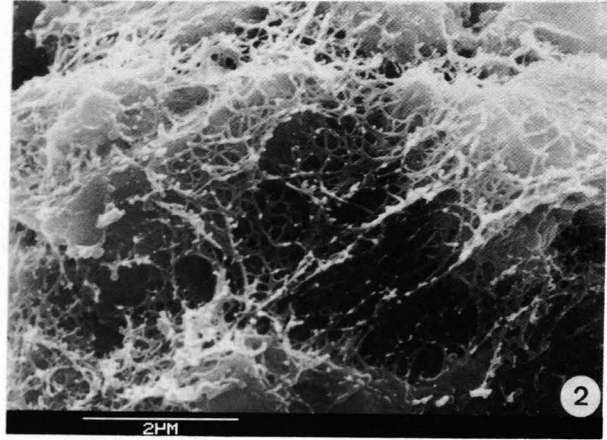
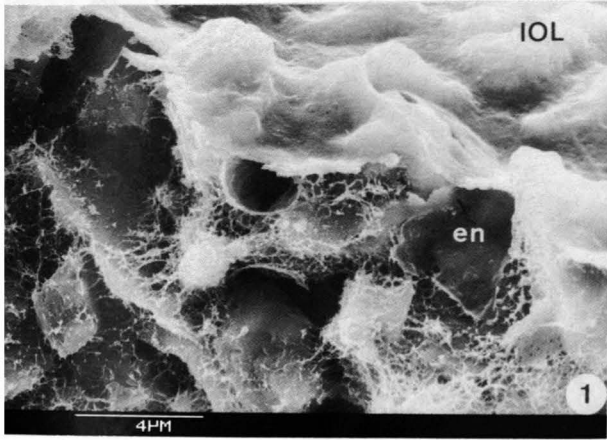
Ein engmaschiges Netzwerk liegt im proximalen IOL-Bereich. Das Netzwerk ist in anderen Kammerbereichen häufig nicht nachweisbar.

#### Zement-Morphotyp 3: Organischer Schaum

Fig. 7: *Jadammina macrescens*.

Fig. 8: *Trochamminopsis mombasaensis* n. sp.

Die Gehäusebausteine werden durch eine schaumähnliche organische Zementsubstanz agglutiniert. Die Wände der Schaumblasen grenzen in einem Winkel von  $120^\circ$  aneinander (Fig. 8; Pfeil). Es ist eine IOL und bei *J. macrescens* zusätzlich eine dicke OOL ausgebildet.



## Tafel 4

### Organische Zemente

#### Zement-Morphotyp 3: Organischer Schaum (Fortsetzung)

Fig. 1: *Trochamminopsis mombasaensis* n. sp.

Fig. 2: *Rhabdammina abyssorum*.

Fig. 3: *Psammosphaera fusca*.

Zwischen den organisch umhüllten Partikeln (en) liegen verschieden große Schaumblasen (Fig. 1: agglutinierte Chromcarbid-Partikel).

Fig. 4: *Trochamminopsis mombasaensis* n. sp.

Fig. 5: *Millammina oblonga sabulosa*.

Fig. 6: *Paratrochammina bermudaensis* n. sp.

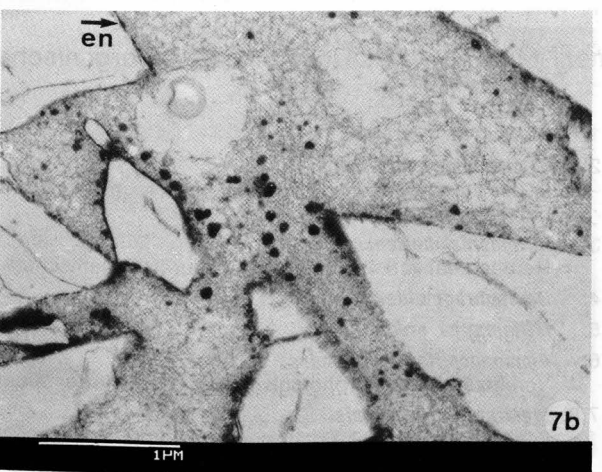
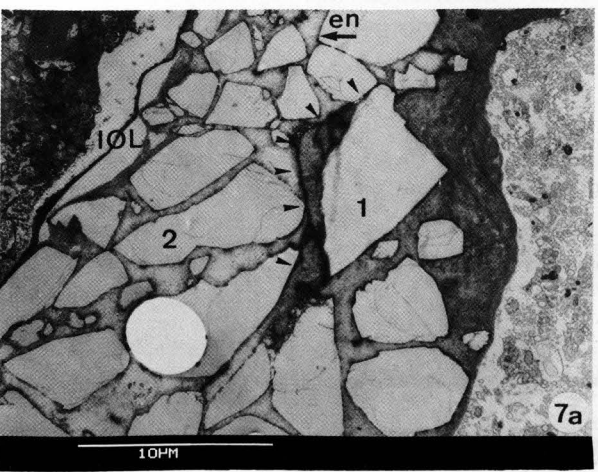
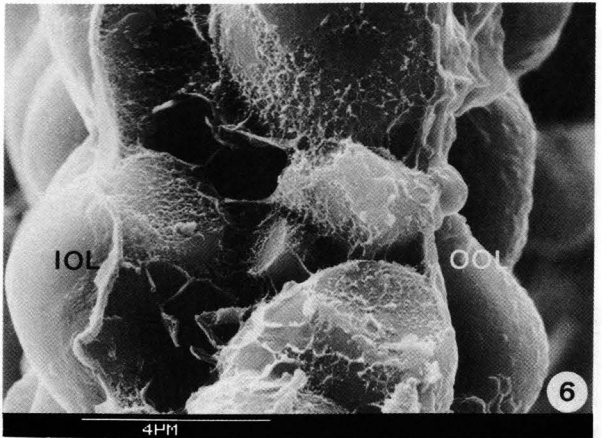
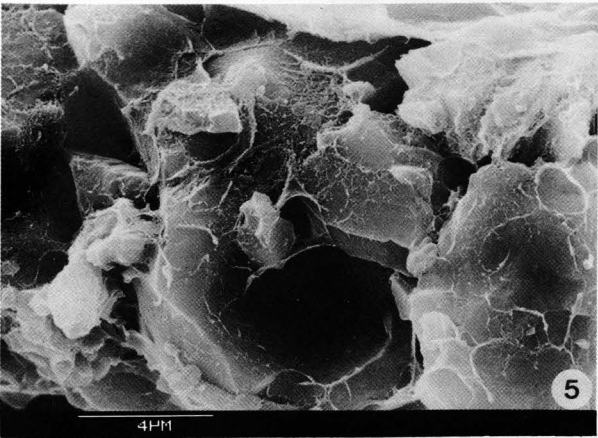
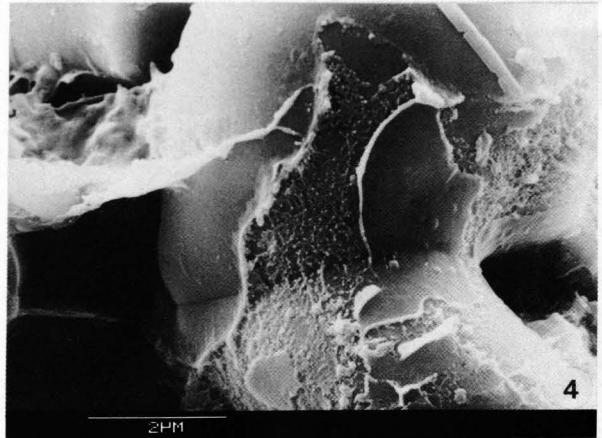
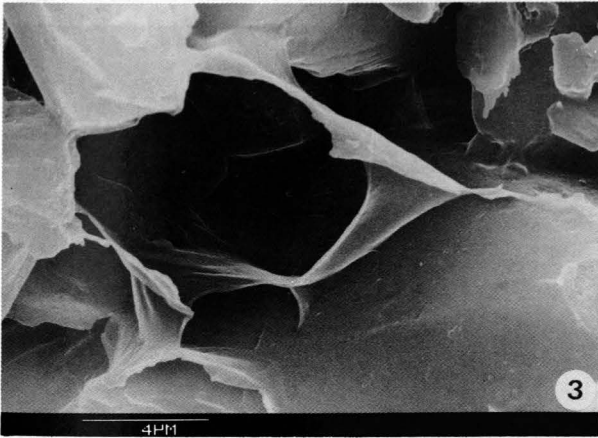
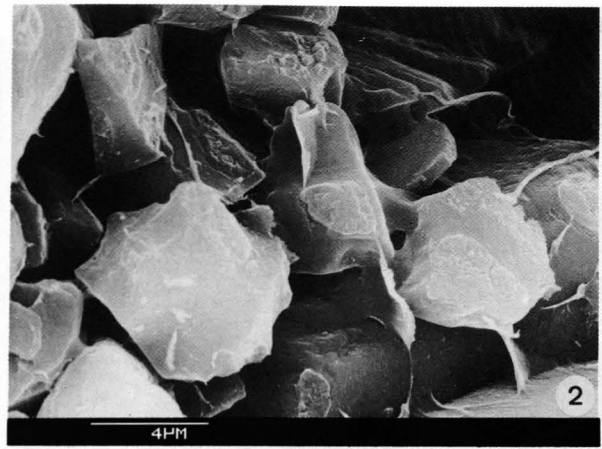
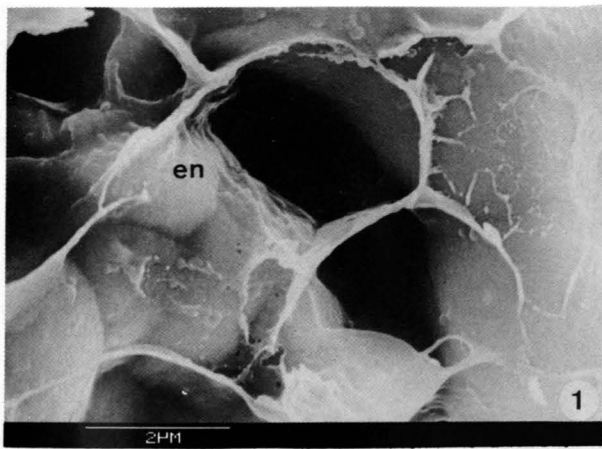
Die Blasenwände, die durch das Aufbrechen der Kammer teilweise abgelöst wurden, sind durch ein sehr feines, fibröses Netzwerk auf den Partikeloberflächen befestigt (Fig. 4,6: agglutinierte Chromcarbid-Partikel).

Fig. 7: *Paratrochammina* cf. *P. clossi*.

TEM-Figuren eines juvenilen, auf Dolomit gezüchteten Individuums.

- a) Auf die zweitjüngste Kammer des Gehäuses (2) wurde die neue Kammer (1) aufgebaut (Pfeile). Das unterschiedliche Alter der Kammern ist an der Struktur des Zements erkennbar, der sich während der Ontogenie des Tieres verändert: In der jüngsten Kammer füllt eine massive organische Zementsubstanz den gesamten intergranularen Raum aus. Dagegen weist die zweitjüngste Kammer einen schaumig-vernetzten Zement auf. Die jüngste Kammer (1) ist noch nicht mit der IOL ausgekleidet.
- b) Detailvergrößerung einer älteren Gehäusenkammer mit schaumig-vernetztem Zement. Organische Hüllschichten (en) zeichnen alle Partikel nach.





## Tafel 5

### Organische Zemente

#### Zement-Morphotyp 4: Undifferenzierte organischer Substanz

Fig. 1: *Glomospira charoides*.

Fig. 2: *Eggerelloides scabrum*.

In der aufgebrochenen Kammerwand erscheint der intergranulare Raum leer, da die Partikel nur an ihren Kontaktstellen befestigt werden (Pfeile).

Fig. 3: *Hormosina mortenseni*.

Herausgefallene Partikel werden durch organischen Zement in ihren Umrissen nachgezzeichnet.

Fig. 4: *Haplophragmoides canariensis*.

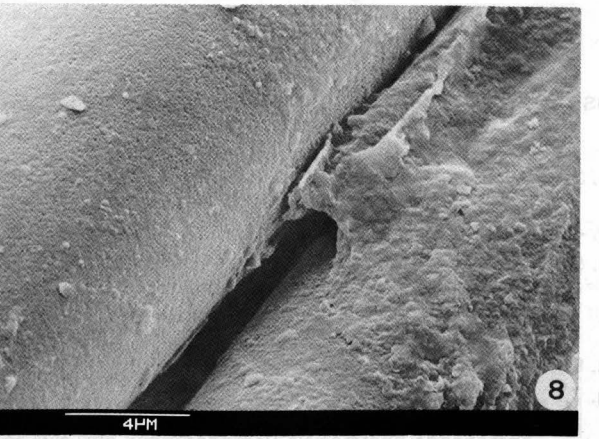
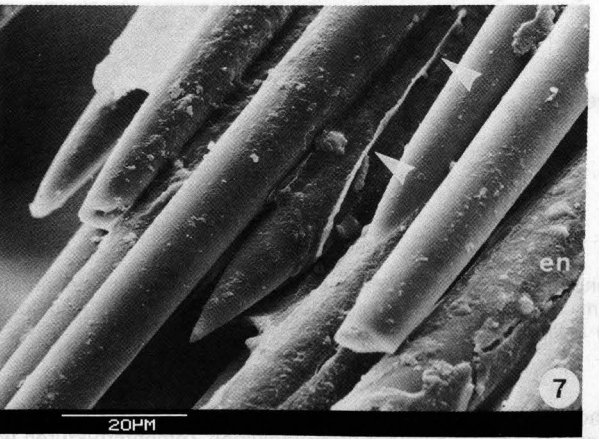
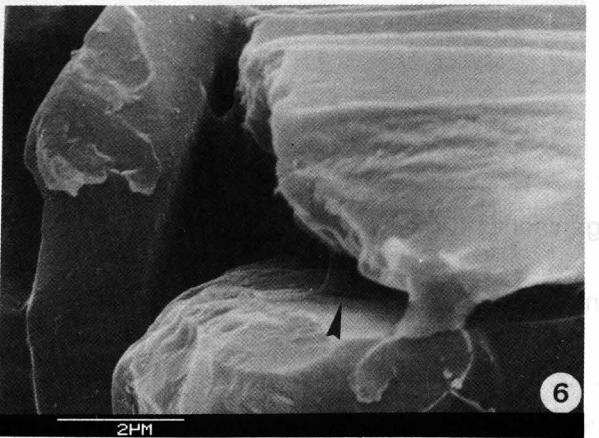
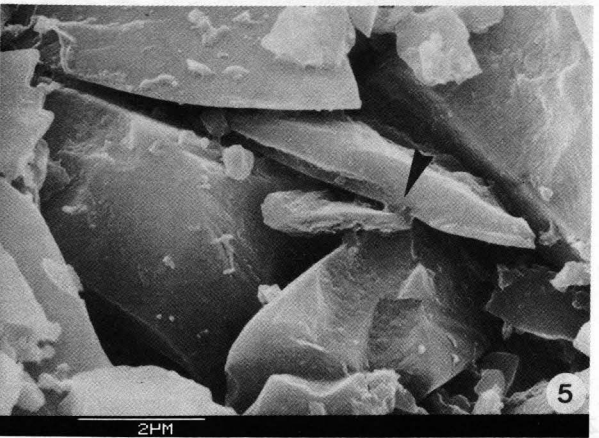
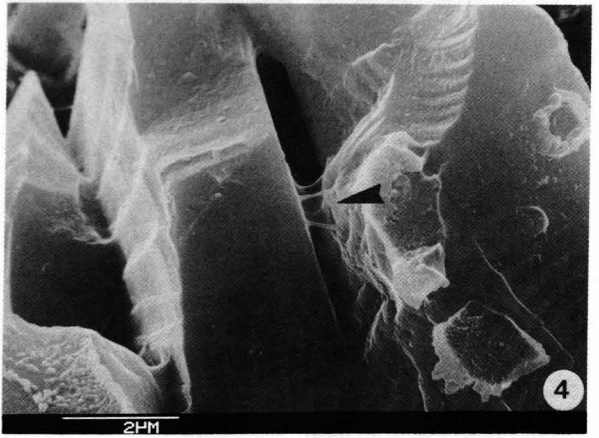
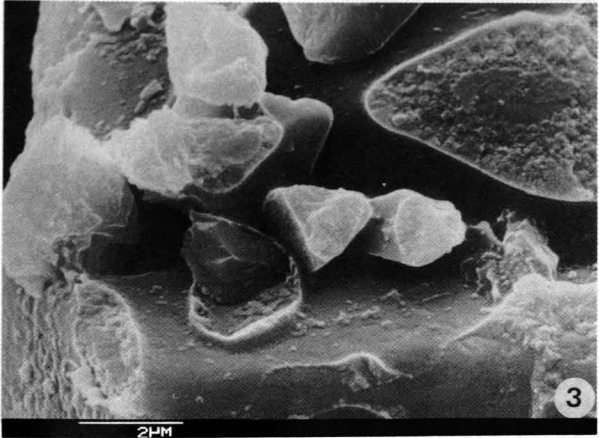
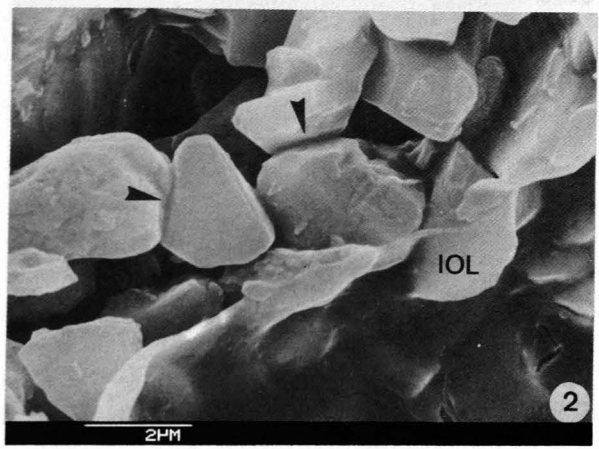
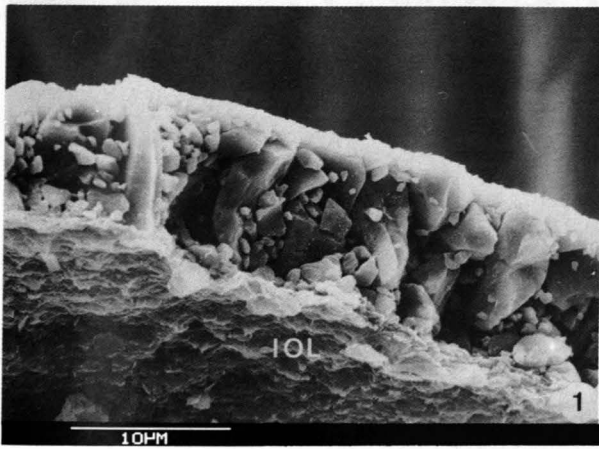
Fig. 5: *Miliammina arenacea*.

Fig. 6: *Ammobaculites agglutinans*.

Vereinzelt liegt morphologisch undifferenzierte Substanz im intergranularen Raum (Pfeile).

Fig. 7,8: *Marsipella cervicornis*.

Die Gehäusewand besteht aus Schwamm-Spikulae, die im Kontaktbereich über ihre gesamte Länge organisch zementiert werden. Die Pfeile deuten auf organische Substanz, die das darüberliegende, herausgebrochene Spikulum befestigt (Fig. 7). Organisches Material (en) umhüllt die Spikulae.



## Organische Zemente

### Zement-Morphotyp 4: Undifferenzierte organische Substanz (Fortsetzung)

Fig. 1,2: *Zaninettia brasiliensis*.

Die Frage nach der Herkunft der Spikulae, welche die Gehäuse von *Z. brasiliensis* aufbauen, ist ungeklärt. Die Spikulae sind, in Übereinstimmung mit allen anderen Arten des Zementtyps 4, an ihren Kontaktstellen durch morphologisch undifferenziertes organisches Material aneinander befestigt und gleichfalls organisch umhüllt.

### Postmortale Veränderungen des organischen Zements

Fig. 3: *Miliammina fusca*.  
b,c: Detailvergrößerungen aus 3a.

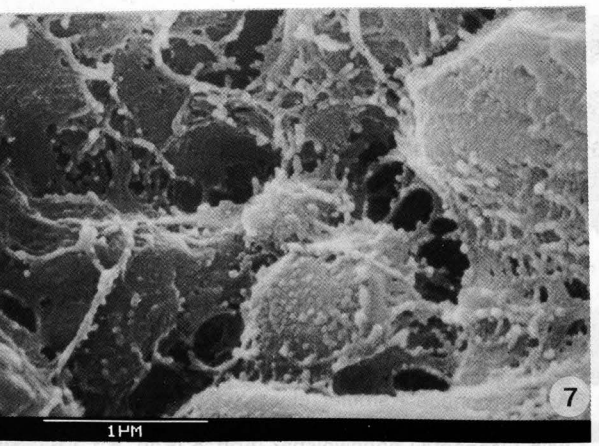
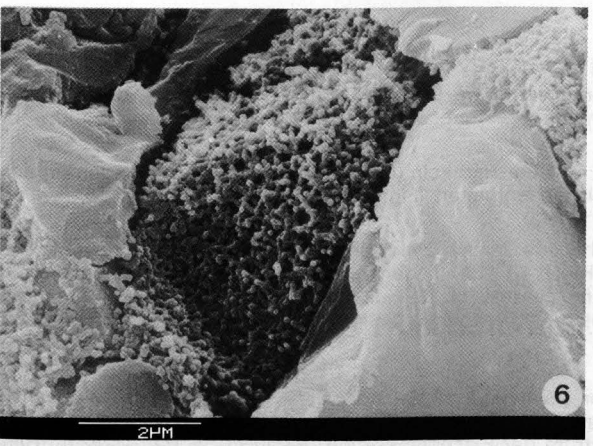
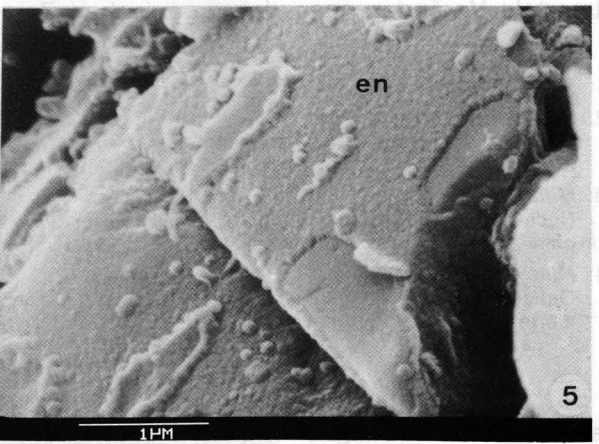
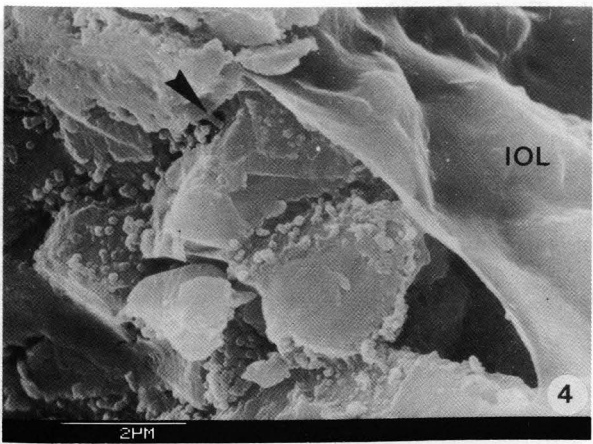
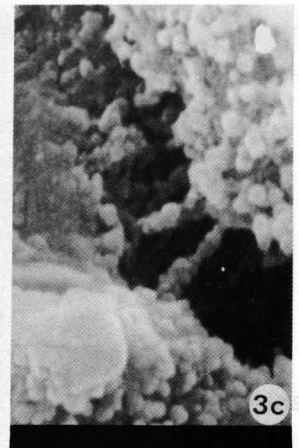
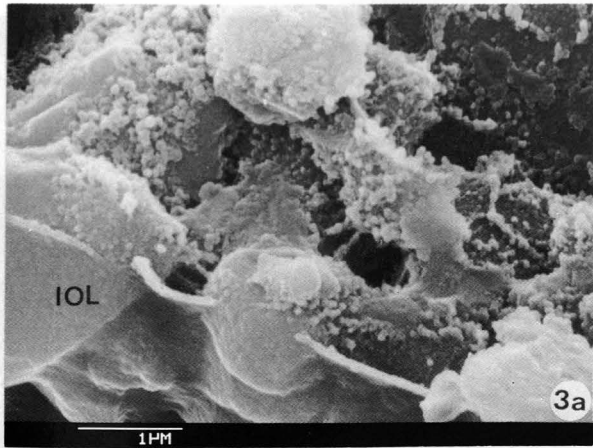
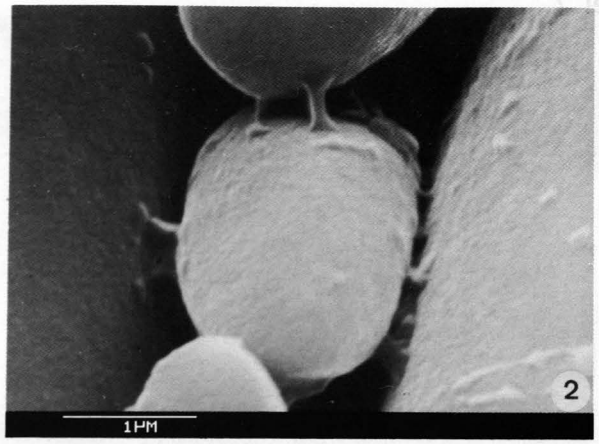
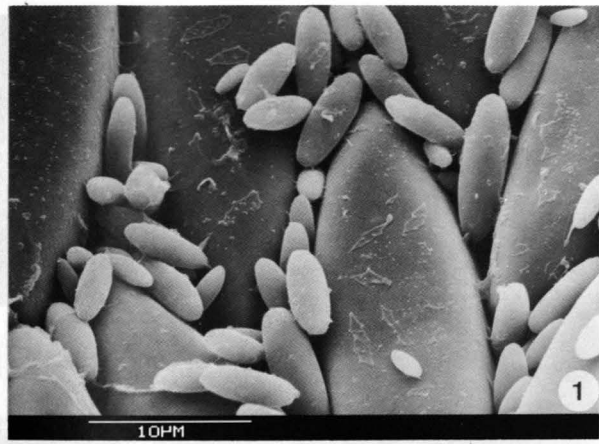
Fig. 4: *Cystammina pauciloculata*.

Fig. 5: *Cyclammina trullissata*.  
Die typischen Stränge des Zement-Morphotyps 1 sind in postmortal veränderten Gehäusen nicht wiederzufinden. Stattdessen liegen Kügelchen im intergranularen Raum, oder die Stränge liegen in Form aufgereihter Kügelchen vor (Fig. 3b,c; Fig. 4; Pfeil). Die IOL und die organischen Hüllschichten der Partikel (en) sind gut erhalten.

Fig. 6: *Recurvoides contortus*.

Fig. 7: *Miliammina oblonga sabulosa*.  
Das organische Netzwerk des Morphotyps 2 (Fig. 6) und der schaumige Zement des Morphotyps 3 (Fig. 7) weisen entsprechende postmortale Veränderungen auf. Nur an wenigen Stellen sind die ursprünglichen Zementstrukturen wiederzufinden.





## Tafel 7

### Organische Zemente

#### Postmortale Veränderungen des organischen Zements (Fortsetzung)

Fig. 1: *Reophax ovicula*.

Fig. 2: *Hormosina mortenseni*.

Auch die undifferenzierte Zementsubstanz des Morphotyps 4 liegt in Form kugeliger Ansammlungen im Kontaktbereich der Partikel, in denen sich die Negativ-Abdrücke herausgebrochener Partikel widerspiegeln können (Fig. 1).

Fig. 3: *Miliammina fusca*.

Nach 24-stündiger Behandlung mit konzentrierter H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-Lösung sind in den Gehäusen Kügelchen auf den Partikeloberflächen zu finden. Die organischen Hüllschichten der Partikel (en) bleiben relativ unbeschadet zurück.

Fig. 4: *Miliammina fusca*.

Gehäuse, die 24 Stunden verascht wurden, zeigen ebenfalls kugelige Ausbildungen auf den Partikeloberflächen (agglutinierte Coccolithophoridae).

### Mineralische Anteile organischer Zemente

Fig. 5: *Cyclammina orbicularis*.

Aufgebrochene Kammer: Der Marker (Fig. 5a) deutet auf den mittels EDAX angemessenen Gehäusebaustein, der im Spektrum (Abb. 2a: Kap. 4.1.1.6.) als Silizium-Partikel identifiziert wird. Der Zement (Marker: Fig. 5b), der auf dem Silizium-Partikel liegt und aus gruppenweise gebündelten Strängen besteht, weist einen erhöhten Eisenanteil auf (Abb. 2b).

Fig. 6: *Cyclammina pusilla*.

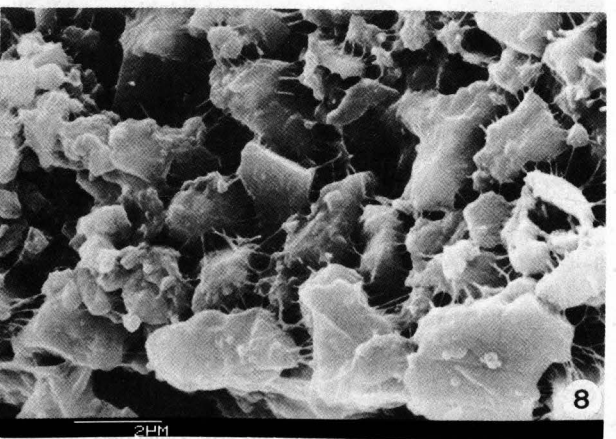
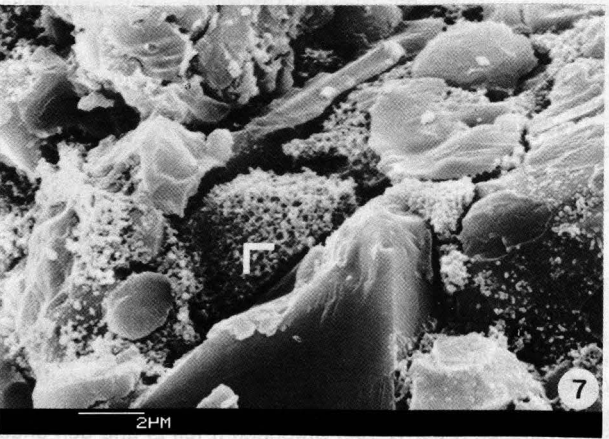
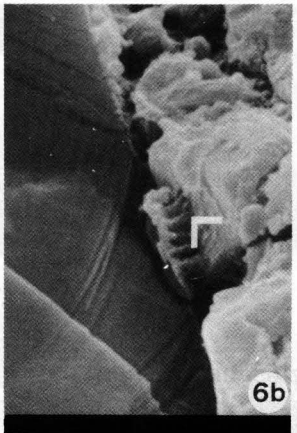
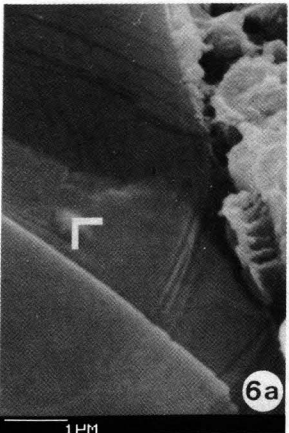
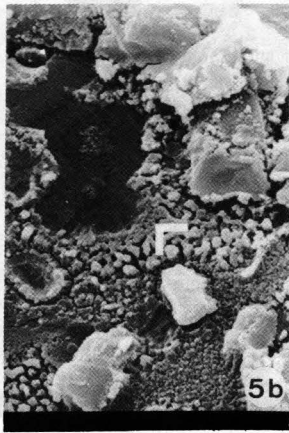
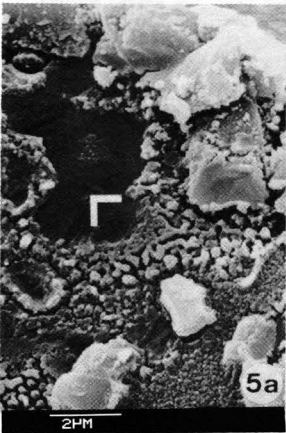
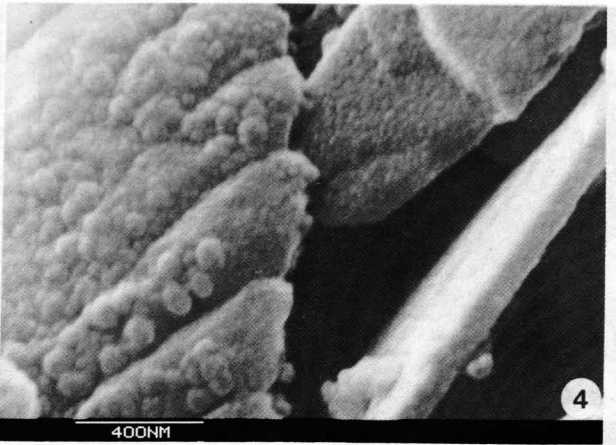
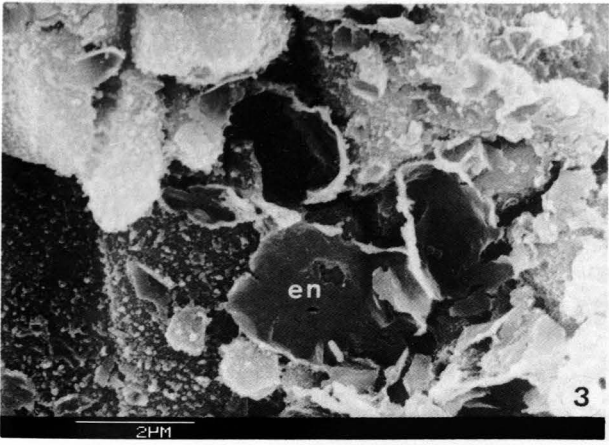
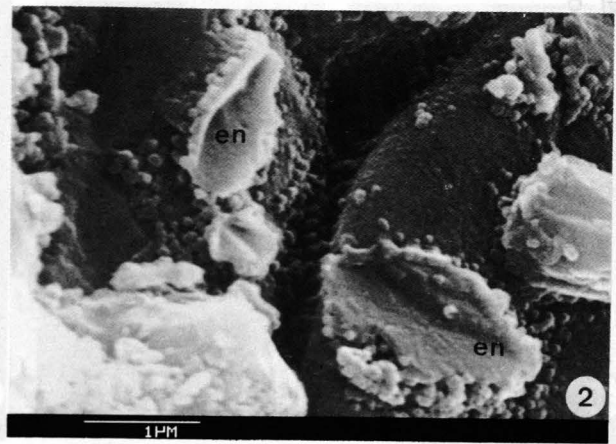
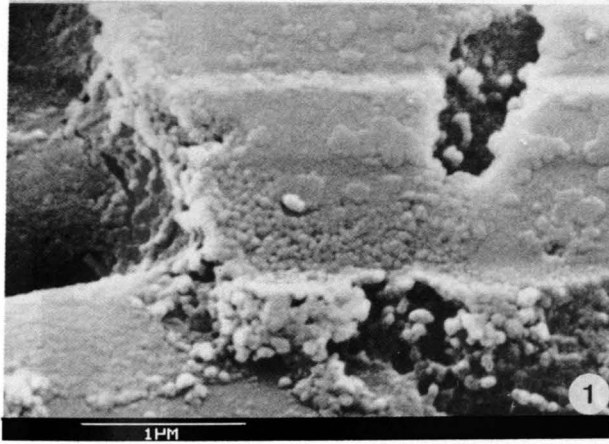
Detailausschnitt einer aufgebrochenen Kammer: Zwischen Silizium-Partikeln (Marker: Fig. 6a; Abb. 3a) liegen organische Stränge, die einen mineralischen Anteil an Eisen und Kalzium enthalten (Fig. 6 b; Abb. 3b: Kap. 4.1.1.6.).

Fig. 7: *Recurvoides contortus*.

Aufgebrochene Kammer eines postmortal veränderten Gehäuses: In den Zwickeln zwischen den agglutinierten Silizium-Partikeln (vgl. Si-Hintergrundradiations-Peak in Abb. 4: Kap. 4.1.1.6.) liegen Ansammlungen von Kügelchen, die im EDAX-Spektrum als Eisen identifiziert werden; untergeordnet findet sich Kalzium (Abb. 4). Quantitative Unterschiede im mineralischen Zementanteil ergeben sich aus der variablen Zementdichte an den Meßpunkten (vgl. Abb. 2b, 3b mit Abb. 4).

Fig. 8: *Miliammina fusca*.

Aufgebrochene Kammer eines Kalkgehäuses, das in einer „Isolierkultur“ gebaut wurde: Im Gegensatz zu organischen Zementen von Gehäusen aus „Rohkulturen“, ist in den Zementen von monomineralischen Gehäusen aus „Isolierkulturen“ kein Eisenanteil nachweisbar (Abb. 5 [Kap. 4.1.1.6.]: Spektrum der Flächenmessung des in Fig. 8 dargestellten Bildausschnittes).

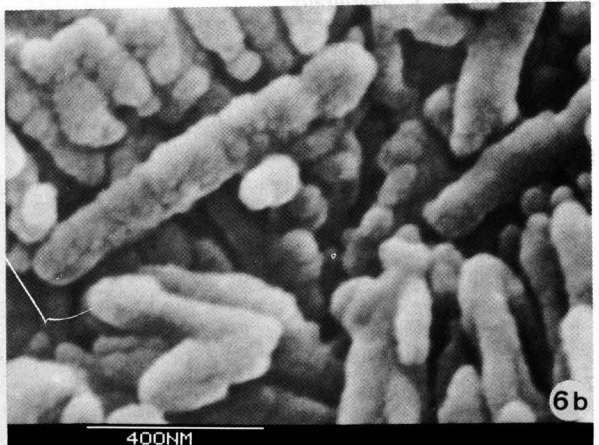
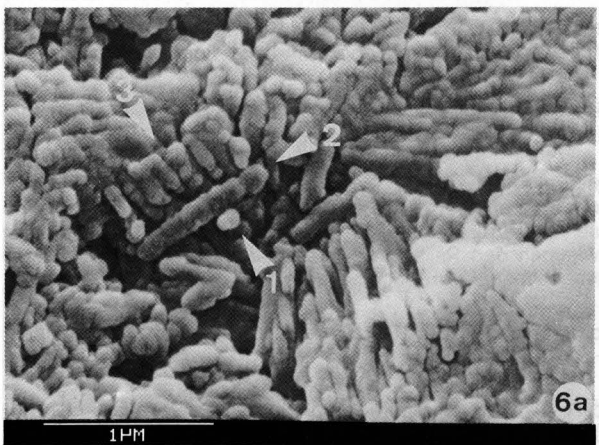
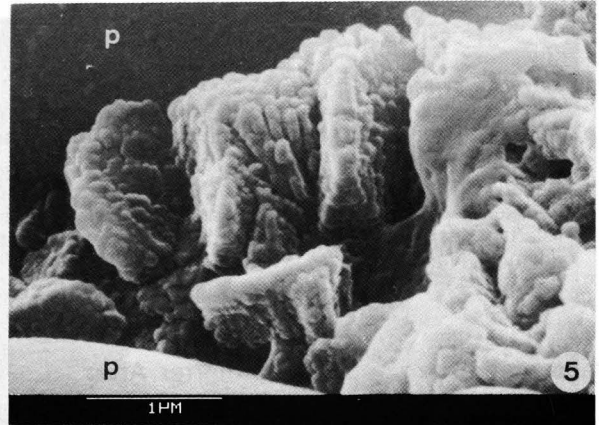
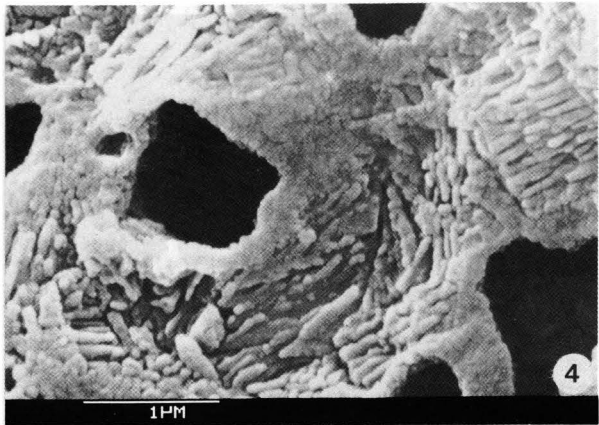
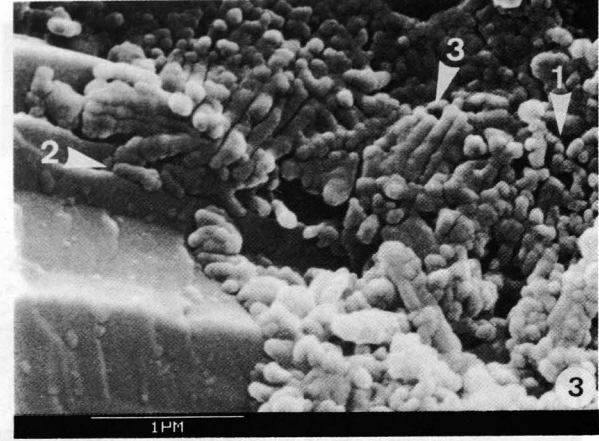
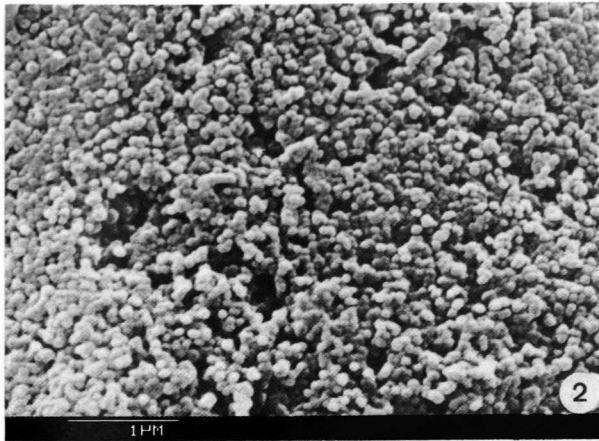
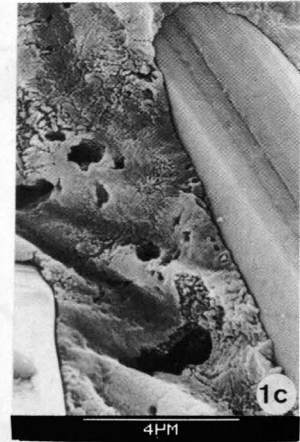
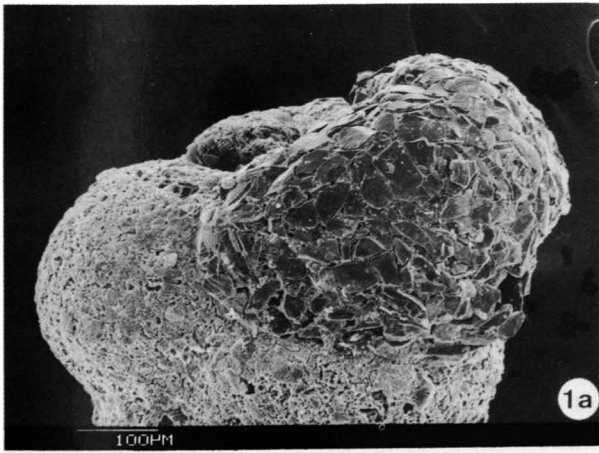


galt eingebauten Paketen (Pfl. 3) liegen unvollständig zementierte Bereiche.

## Kalzitischer Zement

- Fig. 1: ***Valvulina oviedoiana***.  
a) Die jüngste Gehäusekammer besteht ausschließlich aus agglutinierten Siliziumcarbid-Partikeln und Biomineralisat. SiC-Partikel wurden dem Individuum innerhalb einer „Isolierkultur“ zum Kammerbau angeboten, um biomineralisierten Zement nachweisen und von agglutinierten Partikeln unterscheiden zu können.  
b,c) Detailvergrößerungen aus Fig. 1a; jüngste Kammer: Agglutinierte SiC-Partikel liegen in granulärem Zement. Der Marker zeigt den mittels EDAX angemessenen Zementbereich (Abb. 6). Die Punktmessung ergab Niedrigmagnesium-Kalzit. Der Silizium-Peak ist auf Streustrahlungen agglutinierter SiC-Partikel zurückzuführen. Die Gold-, Palladium-Peaks zeigen die REM-Besputterungsschicht an.
- Fig. 2: ***Clavulina difformis***.  
Gehäuse einer „Rohkultur“; Detailausschnitt der Zahnplatte: Der kalzitische Zement setzt sich aus 0,1–0,3 µm großen Einzelkristallen zusammen.
- Fig. 3–4: ***Valvulina oviedoiana***.  
Detailvergrößerungen aus Fig. 1a; jüngste Gehäusekammer.
- Fig. 5: ***Textularia cf. T. aperturalis***.  
Gehäuseoberfläche (p: agglutinierte Chromcarbid-Partikel). Der kalzitische Zement besitzt eine typische Mikrostruktur: Die Einzelkristalle (Pfeil 1) können zu Stäbchen hintereinandergelagert sein (Pfeil 2) und innerhalb von Paketen parallel angeordnet liegen (Pfeil 3). Die Pakete sind unterschiedlich geformt und liegen unregelmäßig im intergranularen Raum.
- Fig. 6: ***Valvulina oviedoiana***.  
Detailvergrößerungen aus Fig. 1a: Zwischen den einzelnen Kristallen (Pfeil 1), den Stäbchen (Pfeil 2) und den unregelmäßig eingebauten Paketen (Pfeil 3) liegen unvollständig zementierte Bereiche.





## Kalzitischer Zement (Fortsetzung)

**Fig. 1: *Valvulina oviedoiana*.**

Gehäuse, das im natürlichen Environment Bermudas gebaut wurde: Der Zement weist eine Mikrostruktur auf, die mit derjenigen der unter Laborbedingungen biomineralisierten Zemente übereinstimmt.

**Fig. 2: *Valvulina oviedoiana*.**

Gehäuse einer „Rohkultur“: Die TEM-Figur zeigt organische Hüllschichten (en) dekalzifizierter Partikel (p). Zwischen den Partikeln ist eine mosaikartige organische Mikrostruktur erkennbar. Diese spiegelt die organischen Hüllen der biomineralisierten Kristalle wider (Pfeile). Größere Lücken innerhalb der Mosaik-Struktur stellen unvollständig zementierte Bereiche dar (vgl. Fig. 6b (Taf. 8)).

## Porensysteme kalzitisch zementierter Arten

**Fig. 3: *Textularia* cf. *T. aperturalis*.**

Gehäuse einer „Rohkultur“; Detailausschnitte der Gehäuseoberfläche: Im intergranularen Raum liegen Poren, deren Wände den agglutinierten Partikeln angepaßt sind. Kalzitkristall-Pakete umgeben ringförmig die Porenöffnungen.

**Fig. 4: *Textularia* cf. *T. lungiformis*.**

Aufgebrochene Kammerwand: Die geradlinigen Porenkanäle sind organisch ausgekleidet (Pfeile) und zum Kammerinneren durch die IOL verschlossen.

**Fig. 5: *Eggerella bradyi*.**

Aufgebrochene Kammer eines postmortal veränderten Gehäuses.

a) Da die IOL nur fleckenhaft erhalten ist, sind im Kammerinneren die Porenöffnungen zu erkennen.

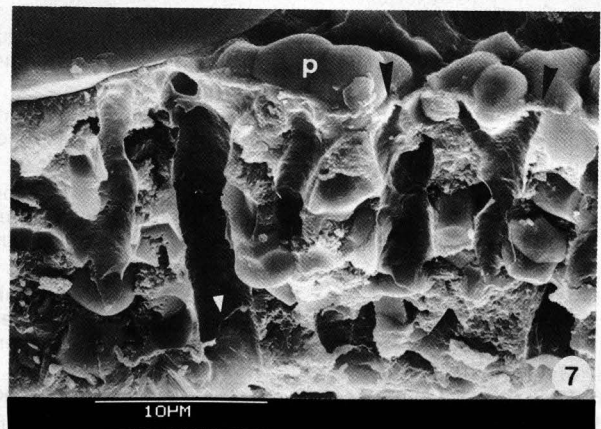
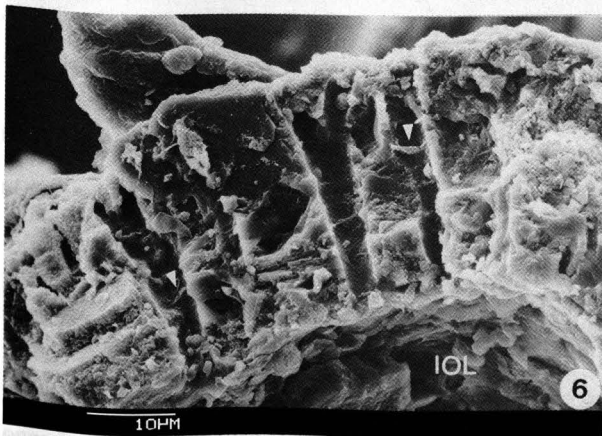
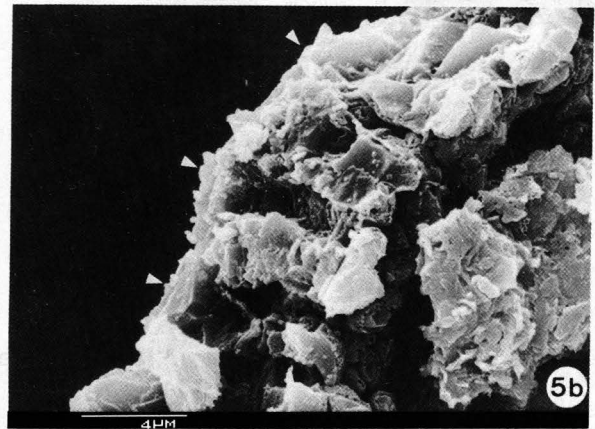
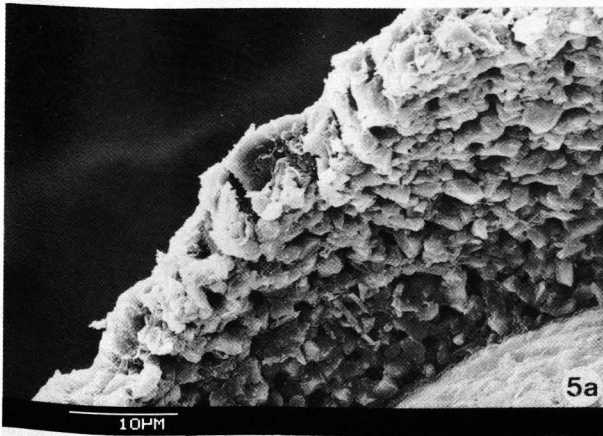
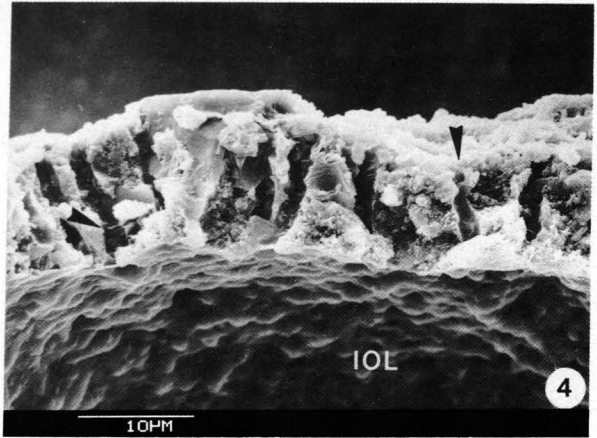
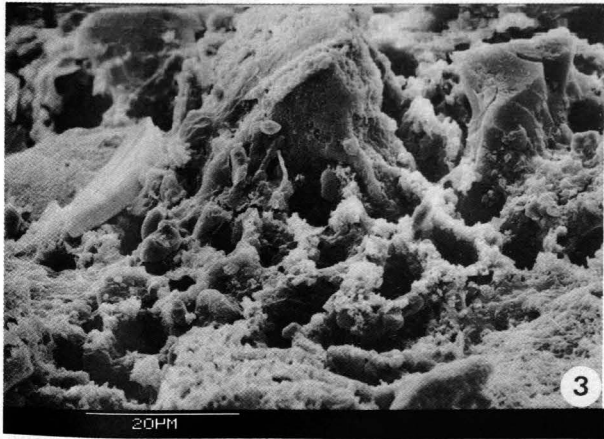
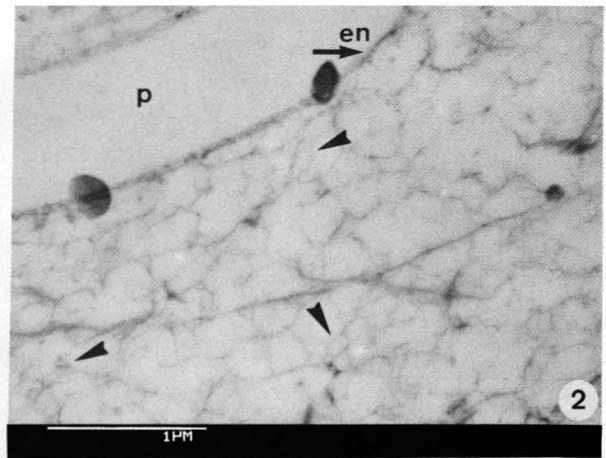
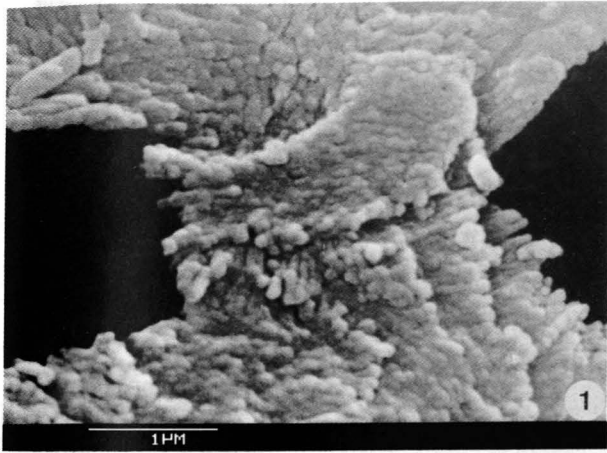
b) Anderer Ausschnitt derselben Kammer: Aufgrund des schlechten Erhaltungszustands des Gehäuses sind die geradlinigen Porenkanäle nur undeutlich zu sehen (Pfeile). Zwischen den Partikeln liegt angelöste organische Substanz, in der mittels EDAX-Messungen Spuren von Kalzium nachgewiesen wurden.

**Fig. 6: *Gaudryina rudis*.**

Aufgebrochene Kammerwand: Die Porenkanäle gabeln sich distal, sind organisch ausgekleidet und mit organischen Lagern durchzogen (Pfeile).

**Fig. 7: *Clavulina nodosaria*.**

Gehäuse einer „Isolierkultur“ (p: agglutinierte Chromcarbid-Partikel). In den aufgebrochenen Kammerwänden sind die organisch ausgelegten Porenkanäle deutlich zu erkennen. Diese verzweigen sich regelmäßig im distalen Bereich in zwei und mehr Kanaläste, die größere Partikel umfassen. Sie sind proximal durch die IOL und distal ebenfalls durch eine organische Lage verschlossen („honeycomb membrane“; Fig. 7 (große Pfeile); vgl. Fig. 4,5 (Taf. 10)).



Porensysteme kalzitisch zementierter Foraminiferen (Fortsetzung)

Fig. 1: *Spirorutilis wrightii*.

b: Detailvergrößerung der aufgebrochenen Kammer aus 1a: Das Porensystem ist nur im Bereich der Kiele entwickelt, andere Kammerbereiche sind porenlos. Die Kanäle durchziehen „anastomosierend“ den intergranularen kalzitischen Zement. Sie sind max. 1 µm breit und im distalen Kammerbereich durch agglutiniertes Material abgedeckt (Fig. 1b).

Fig. 2: *Martinottiella nodulosa*.

Ausschnitt der aufgebrochenen Kammer eines postmortal veränderten Gehäuses (b: Detailvergrößerung aus 2a): Aufgrund starker Lösungserscheinungen ist das „anastomosierende“ Porensystem nur undeutlich zu erkennen (Pfeile).

Fig. 3: *Valvulina oviedoiana*.

TEM-Ausschnitte eines „Rohkultur“-Gehäuses: Der Porenkanal ist organisch ausgelegt und mit organischen Lagen durchzogen. Im proximalen Porenbereich liegt vernetzte organische Substanz. Die IOL verschließt den Porenkanal und trennt das Zytoplasma von der Kammerwand (p: agglutinierte Ooide).

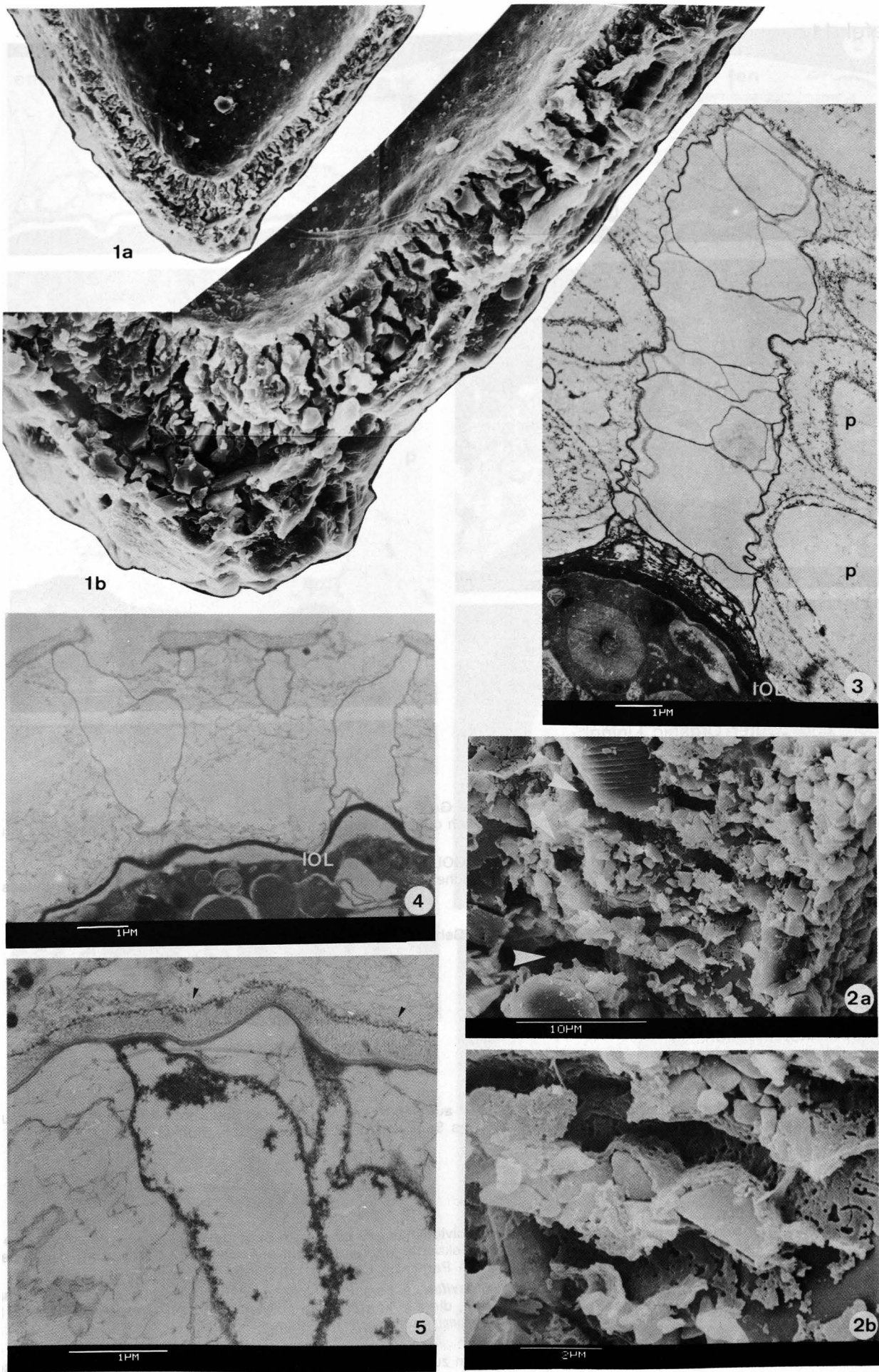
Fig. 4: *Clavulina angularis*.

Juveniles Individuum im 2-Kammer-Stadium: Die Porenkanäle sind nur ca. 1 µm breit, im Vergleich zu 3 µm Breite bei adulten Individuen. Juvenile Individuen zeigen bereits den arttypischen Porenaufbau: Verzweigte, organisch ausgekleidete Porenkanäle sind distal durch eine „honeycomb membrane“ und proximal durch die IOL verschlossen.

Fig. 5: *Clavulina angularis*.

Adultes Individuum einer „Rohkultur“: Die verzweigten Kanälste verjüngen sich zur Gehäuseoberfläche und sind durch die „honeycomb membrane“ abgedeckt. Diese besteht aus tubulären Zylindern, die senkrecht einer Membran aufsitzen. Die Pfeile deuten auf schräg angeschnittene Oberflächenbereiche der „honeycomb membrane“, in denen ein hexagonales Muster ausgebildet ist.





„Inner“ und „Outer Organic Lining“

Fig. 1: *Valvulina oviedoiana*.

Tangentialschnitt senkrecht zur Gehäuseachse: Ältere Gehäusekammer mit dicker IOL (1), mit aufgebauter Kammer der nächstjüngeren triserialen Windung, die eine wesentlich dünnere IOL (2) aufweist (p: Sedimentpartikel einer „Rohkultur“).

Fig. 2: *Trochamminopsis mombasaensis* n.sp.

Eine die gesamte Gehäuseoberfläche überziehende OOL ist nicht ausgebildet, sondern eine organische Lage, die auf den intergranularen Raum beschränkt ist, und organische Hüllen der agglutinierten Fremdpartikel (en). Auf der Innenseite des Zytoplasma-leeren Gehäuses liegt die IOL.

Fig. 3: *Paratrochammina* cf. *P. clossi*.

Mehrlagiger Aufbau der IOL innerhalb einer älteren Gehäusekammer.

Fremdpartikelselektion

Fig. 4: *Clavulina angularis*.

Juvenile Individuen, die innerhalb von „Isolierkulturen“ auf einem Substrat-Gemisch geboren wurden und zum Gehäusebau sowohl Chromcarbid-Partikel als auch natürliches Sediment der entsprechenden „Rohkultur“ benutzten.

a) 2-kammriges Gehäuse (× 275).

b) 3-kammrig (× 250).

c) 4-kammrig (× 225).

d) 5-kammriges Gehäuse (× 200).

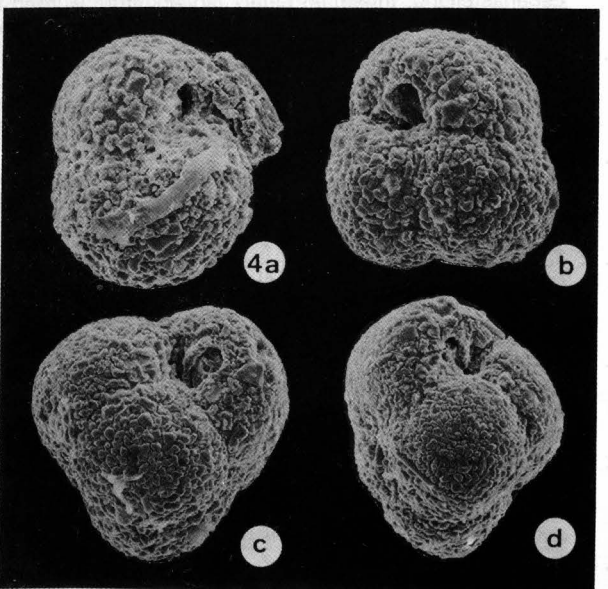
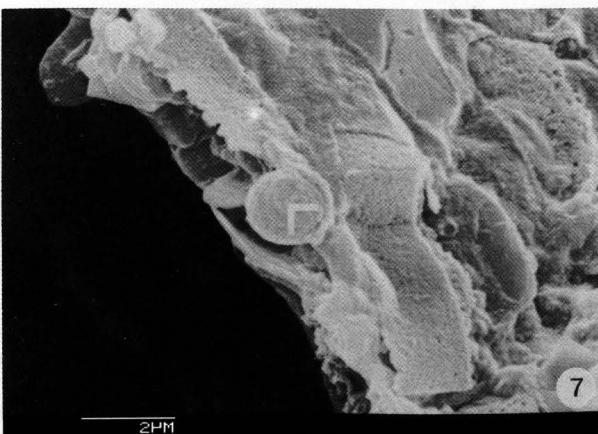
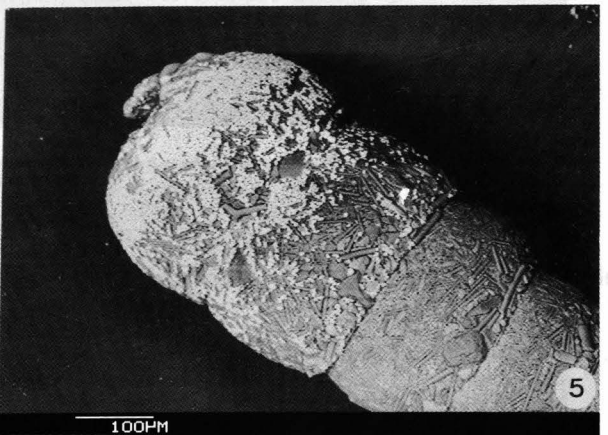
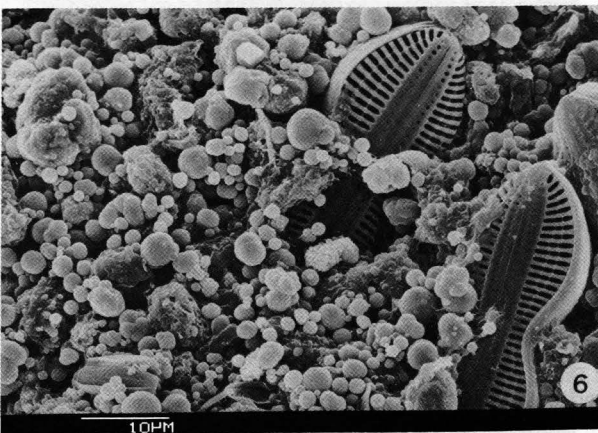
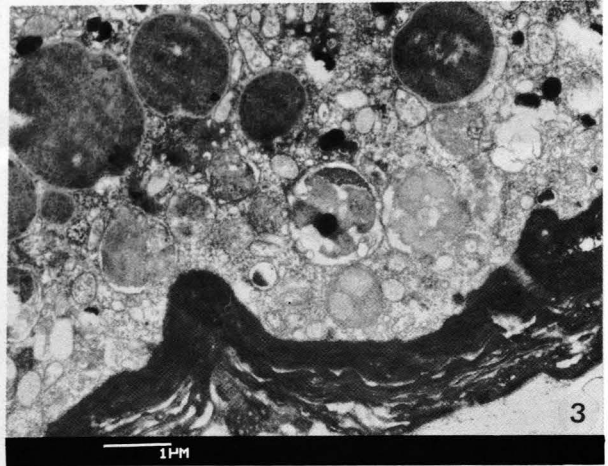
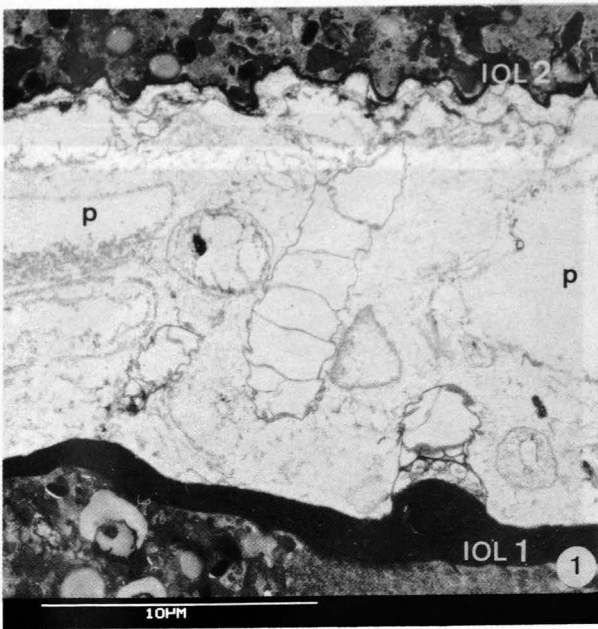
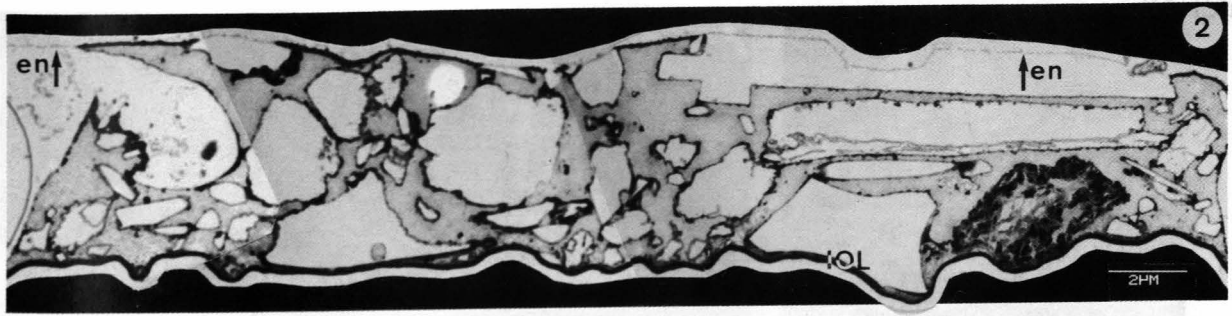
Fig. 5: *Clavulina nodosaria*.

Jüngste, uniserialer Gehäusekammern eines adulten Individuums, das aus einem Substrat-Gemisch Schwammspikulæ für die zum Außenmilieu gewandten Kammerbereiche selektierte, während es auf den Aperturflächen bevorzugt kleine Chrompartikel einregelte (EDAX-Mapping: Leuchtende Partikel = Chromcarbid-Partikel).

Fig. 6: Inhalt einer aufgebrochenen, luftgetrockneten *Gromia oviformis*: Es sind zahlreiche 300 nm bis 4 µm große endoplasmatische Einschlüsse, sogenannte Xanthosome, enthalten, die aus konzentrisch aufgebautem, solidem Eisen bestehen. Die Xanthosome bleiben nach der Sporulation der *G. oviformis*-Individuen im Sediment zurück.

Fig. 7: *Paratrochammina bermudaensis* n.sp.

Aufgebrochene Kammerwand: Die Xanthosome wurden zum Gehäusebau benutzt und in die Wand agglutiniert (Marker).



## Gehäusemorphogenese und Strukturbildung

**Fig. 1: *Textularia candeiana kenyaensis*.**

Zum Kammerbau werden Detrituspartikel (p) mittels des anastomosierenden Pseudopodiennetzwerks aufgenommen und zur Gehäusemündung transportiert (Pfeile).

**Fig. 2: *T. candeiana kenyaensis*.**

Lebensstellung: Innerhalb einer „Isolierkultur“ wurden Metallkugeln zum Kammerbau angeboten, die das Tier rings um die beiden jüngsten Kammern zu einer Detritushülle ansammelte.

**Fig. 3: *T. candeiana kenyaensis*.**

Zweitjüngste (2) und jüngste (1) Kammern des Gehäuses: Die Detritushülle wurde vom Gehäuse abgelöst (großer Pfeil) und im Bereich der Gehäusemündung aufgebrochen (kleiner Pfeil). In dieser frühen Bauphase wurde noch kein Kammerlumen ausgebildet, direkt vor der Gehäusemündung liegt dicht angeordnet Detritusmaterial (Chromcarbid-Partikel).

**Fig. 4: *T. candeiana kenyaensis*.**

Detritushülle, Aufsicht: Der Kammerbau wird eingeleitet durch die Ausbildung eines Kammerlumens innerhalb der Hülle (Pfeil). Zum Hülleninneren werden kleinere Partikel sortiert, die zum anschließenden Kammerbau verwendet werden (natürliches Substrat einer „Rohkultur“).

**Fig. 5: *T. candeiana kenyaensis*.**

Die neue Kammer wird von der zweitjüngsten Kammer des Gehäuses (2) in Richtung Mündung gebaut (1: jüngste Kammer). An der „Baufront“ (kleine Pfeile) und innerhalb des neuen Kammerlumens liegen die Bausteine (Chromcarbid-Partikel), die beim weiteren Kammerbau orientiert angeordnet werden (großer Pfeil: abgelöste Detritushülle).

**Fig. 6: Detailvergrößerung aus Fig. 5.**

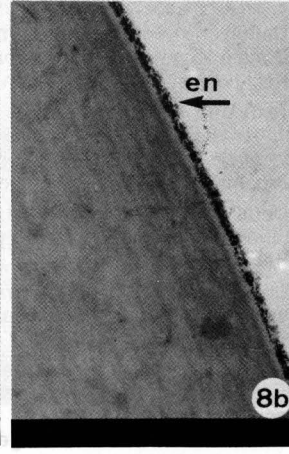
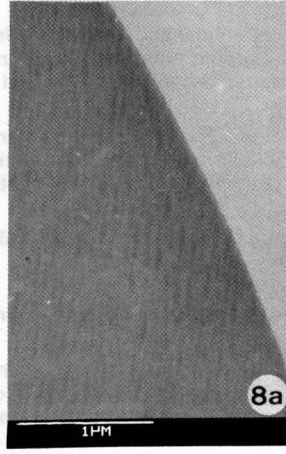
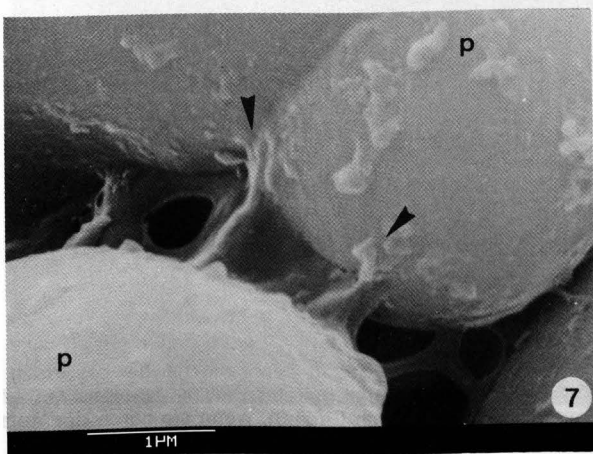
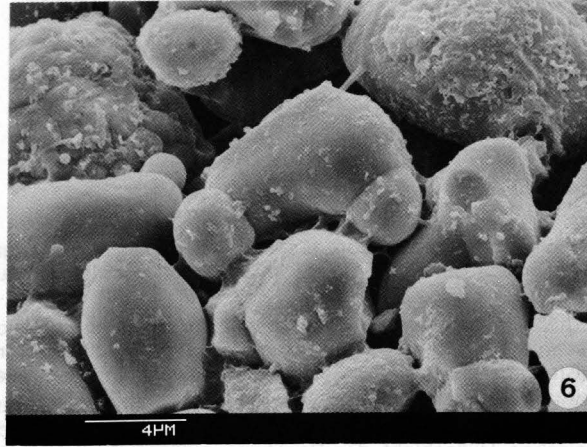
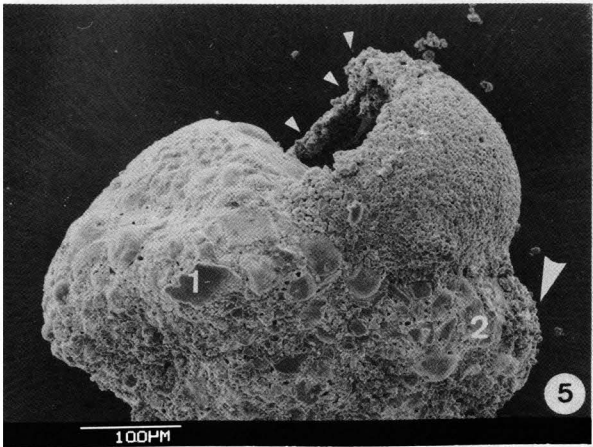
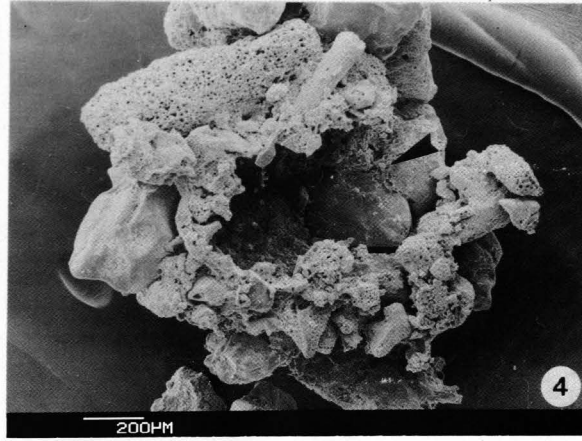
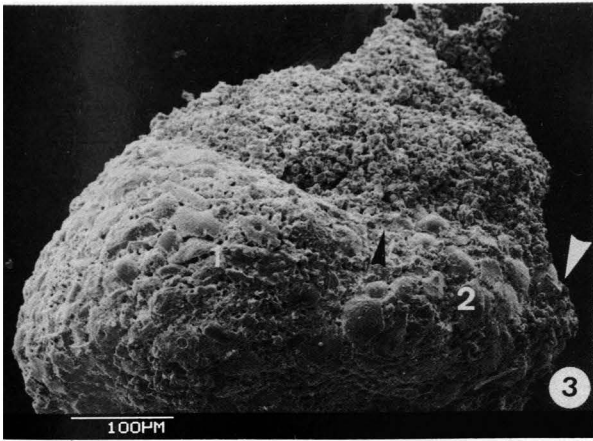
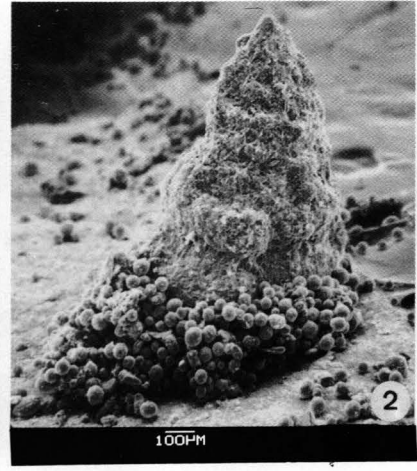
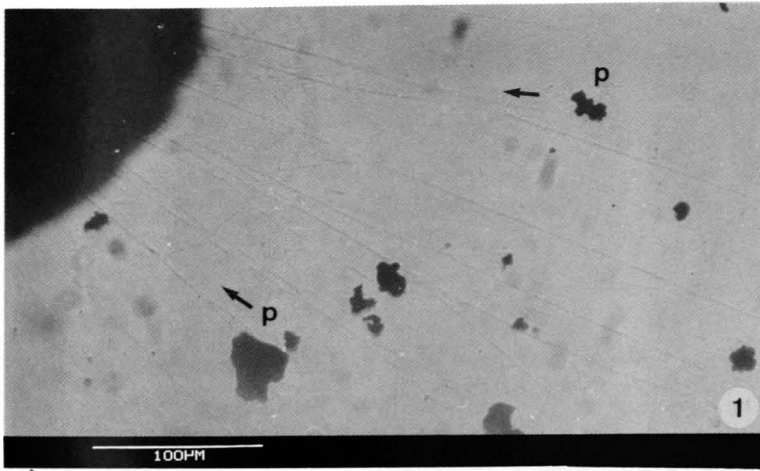
Der Wandausschnitt der neuen Kammer zeigt Bausteine (Chromcarbid-Partikel), die mit organischem Material umhüllt und zementiert wurden. In den Zwickeln zwischen den Bausteinen ist in diesem Kammerbaustadium kein Biomaterial nachweisbar.

**Fig. 7: Detailvergrößerung aus Fig. 6.**

Die organische Hüllschicht liegt den Bausteinen sehr dicht auf, so daß deren Form detailliert nachgezeichnet wird (p: Chromcarbid-Partikel). Das organische Material, das die Bausteine aneinander befestigt, ist morphologisch vielfältig ausgebildet und liegt der organischen Hüllschicht der Bausteine auf (Pfeile; vgl. Taf. 13, Fig. 3,8).

**Fig. 8:** Um die organische Umhüllung der Bausteine nachzuweisen, wurden *T. candeiana kenyaensis* Polystyrolkugeln zum Kammerbau angeboten. Die TEM-Fig. 8a zeigt den Oberflächenausschnitt einer Kugel vor dem Experiment, Fig. 8b nachdem sie vom Tier zum Kammerbau aufgenommen und mit organischem Material (en) umhüllt wurde.





- Fig. 1: *Miliammina fusca*.  
Nach der Dekalzifikation des Gehäuses spiegeln die organischen Hüllschichten (en) die Kornformen der Kalziumkarbonatpartikel (p) wider. Diese Partikel werden mittels Pseudopodien (ps) zur Kammerwand formiert.
- Fig. 2: *T. candeiana kenyaensis*.  
Nach der organischen Zementation der Kammer wird Biomineralisat in die Zwickel der Bausteine eingelagert. Der Ausschnitt der aufgebrochenen Kammerwand (sw) zeigt ein frühes Stadium der Zementierung, in der zwischen die Bausteine (Chromcarbid-Partikel) Kalzitkristall-Pakete (cab) deponiert werden (chi: Kammerinneres).
- Fig. 3: Anderer Ausschnitt der aufgebrochenen Wand desselben Individuums wie in Fig. 2.  
Die beiden Bausteine (p: Chromcarbid-Partikel) sind durch organisches Material aneinander befestigt, das auf der organischen Hüllschicht der Bausteine aufliegt (Pfeile). Zwischen die Bausteine wurde ein Kalzitkristall-Paket deponiert (cab).
- Fig. 4: Detailvergrößerung der Kammeraußenwand desselben Individuums wie in Fig. 2.  
Distale Kammerbereiche sind bei dem entsprechenden Individuum jeweils stärker zementiert als proximale Bereiche. Die Kalzitkristall-Pakete werden durch organisches Material an den Bausteinen befestigt (Pfeile; p: Chromcarbid-Partikel).
- Fig. 5: *Textularia cf. T. aperturalis*.  
Juveniles Individuum während des Baus der zweiten Kammer (2; Prolokulus: 1). Die Einlagerung des Biomineralisats erfolgt bei juvenilen Individuen simultan mit der Agglutination der Bausteine, während bei adulten Individuen erst nach der organischen Befestigung der Kammer kalzitisch zementiert wird (p: natürliche Sedimentpartikel einer „Rohkultur“).
- Fig. 6: Detailvergrößerung aus Fig. 5.  
Innerhalb eines „Anlagen-Zytoplasmas“ (cp) werden Kalzitkristall-Pakete transportiert und mit wenigen Bausteinen zur Kammerwand formiert.
- Fig. 7: Detailvergrößerung aus Fig. 5.  
Vier miteinander verwachsene Kalzitkristall-Pakete innerhalb des „Anlagen-Zytoplasmas“.
- Fig. 8: *T. candeiana kenyaensis*.  
Ausschnitt der aufgebrochenen Kammerwand desselben Individuums wie in Fig. 2: In den Zwickeln der organisch zementierten Bausteine (p: Chromcarbid-Partikel) liegen sowohl isolierte Kalzitkristall-Pakete (Pfeil 1) als auch Anhäufungen dieser Pakete (Pfeil 2), die die Negativ-Abdrücke der Bausteine widerspiegeln (Pfeil 3), wenn sie durch das Aufbrechen der Kammer herausgefallen sind.

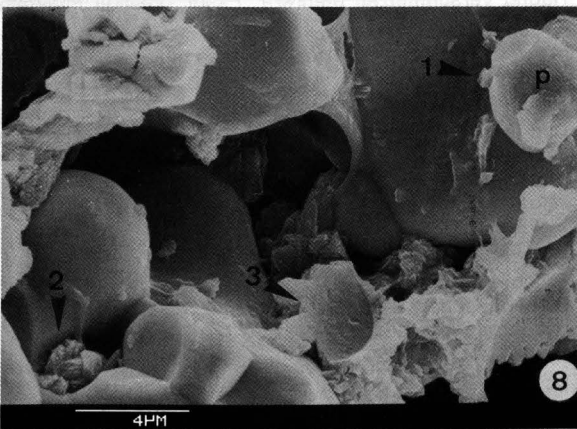
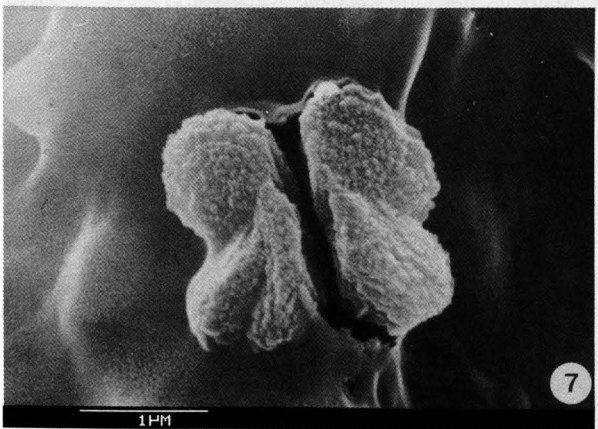
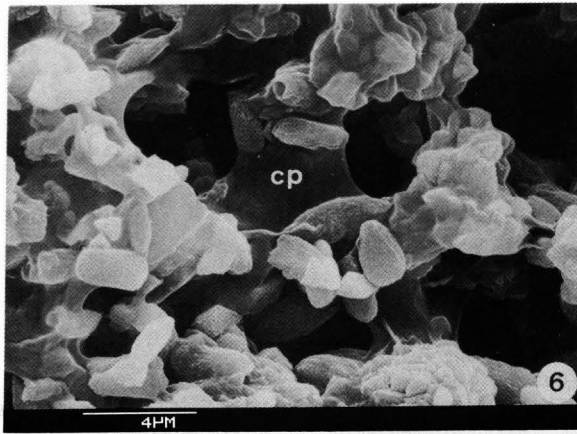
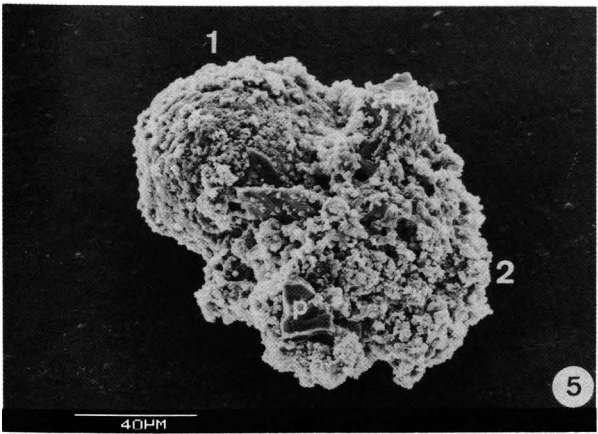
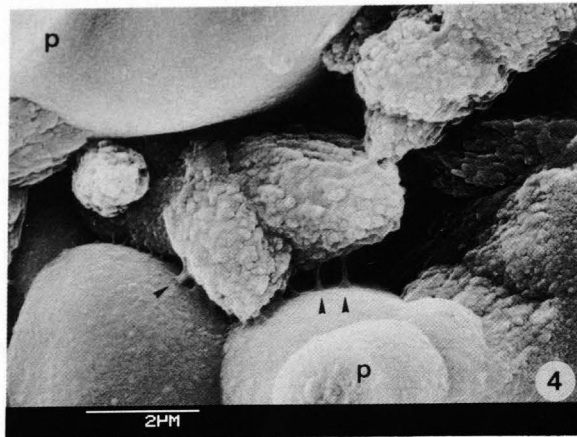
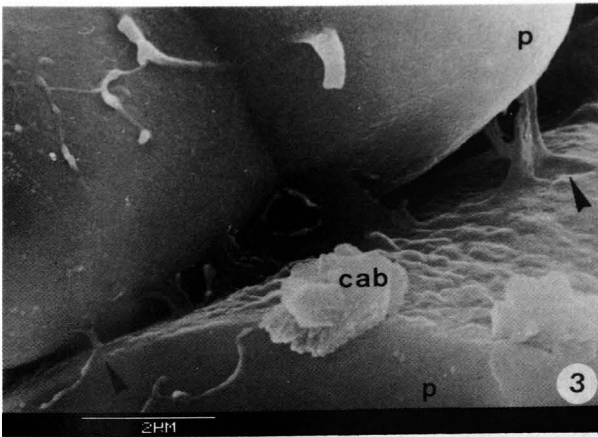
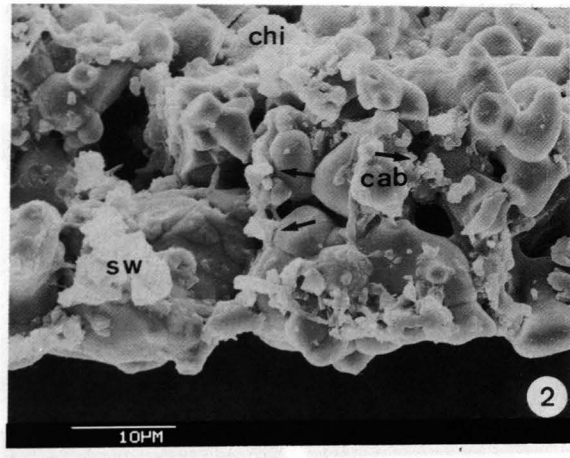
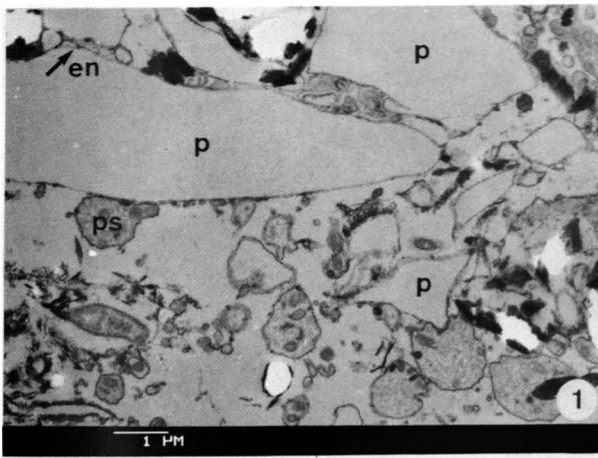




Fig. 1: *T. candeiana kenyaensis*.

Innerhalb des Zytoplasmas können regelmäßig Vesikel faserigen organischen Materials beobachtet werden (Pfeile), das möglicherweise die Grundsubstanz des Biomineralisats bildet.

Fig. 2: *T. candeiana kenyaensis*.

Häufig verschmelzen mehrere „Faser“-Vesikel miteinander innerhalb von größeren Vakuolen.

Fig. 3: *T. candeiana kenyaensis*.

Innerhalb des lakunisierten Zytoplasmas des neuen Kammerlumens liegen Ansammlungen faserigen organischen Materials.

Fig. 4: Anderere Ausschnitte des lakunisierten Zytoplasmas desselben Individuums wie in Fig. 2 und 3.

Das Kristallwachstum könnte zwischen den Fasern des organischen Materials stattfinden und sich in der verschieden starken Auflockerung des Materials widerspiegeln (vgl. Pfeil 1,2,3). Orientiertes, möglicherweise epitaktisches Wachstum der Kristalle auf den Faserachsen, die als Matrizen fungieren, erklärt die Ausbildung der gesetzmäßig angeordneten Kalzitkristalle innerhalb der Pakete. Die Mikrostruktur des Zements fertig gebauter Kammern entspricht derjenigen von Fig. 4b, Pfeil 3 (vgl. Taf. 9, Fig. 2).

Fig. 5: *T. cf. T. aperturalis*.

Juveniles 2-Kammer-Stadium: Innerhalb des Zytoplasmas bauaktiver Individuen finden sich zahlreiche „Faser“-Vesikel. Im Längsschnitt sind leicht gewellte Fasern (kleine Pfeile), im Querschnitt eine unregelmäßig schaumige Struktur erkennbar (große Pfeile).

Fig. 6: Anderer Zytoplasma-Ausschnitt desselben Individuums wie in Fig. 5.

Mehrere „Faser“-Vesikel verschmelzen innerhalb von größeren Vakuolen miteinander (Pfeile; GA: Golgi Apparat).

Fig. 7: *Valvulina oviedoiana*.

lakunisiertes Zytoplasma des neuen Kammerlumens: Weiterhin finden sich Vesikel, deren Fasern eine Hell-/Dunkel-Periodik im Abstand von 50 nm aufweisen.

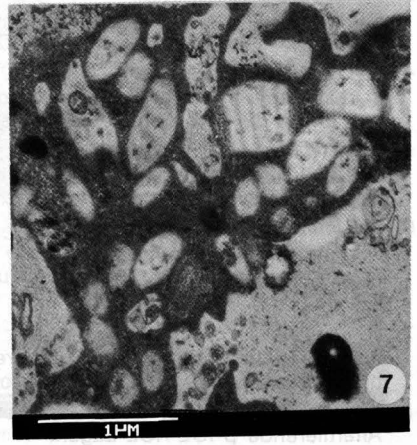
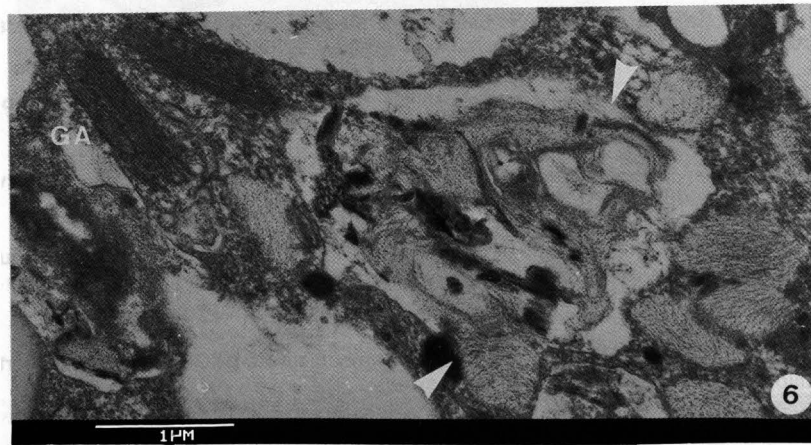
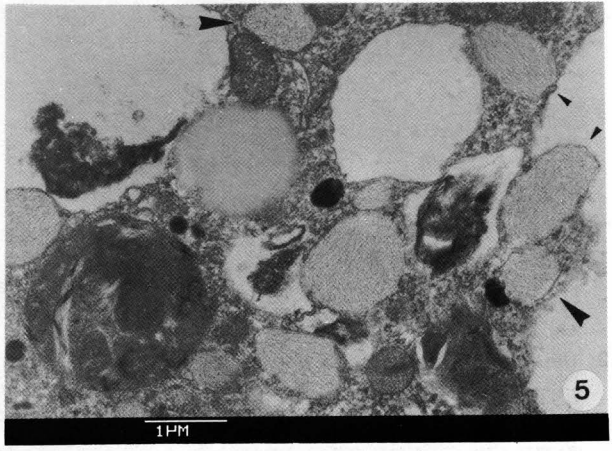
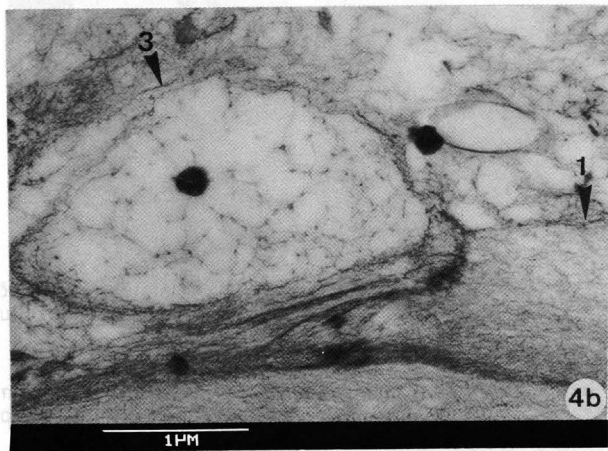
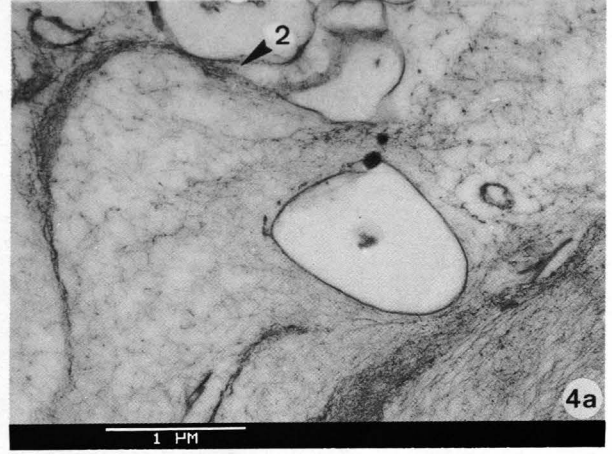
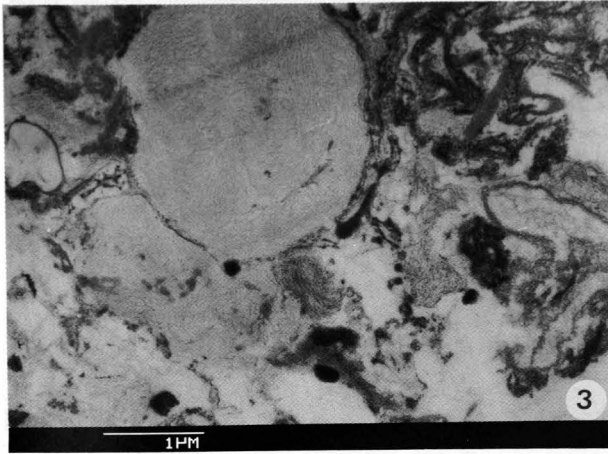
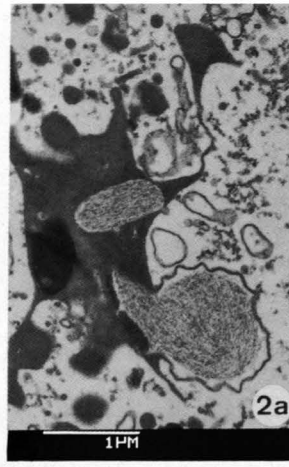
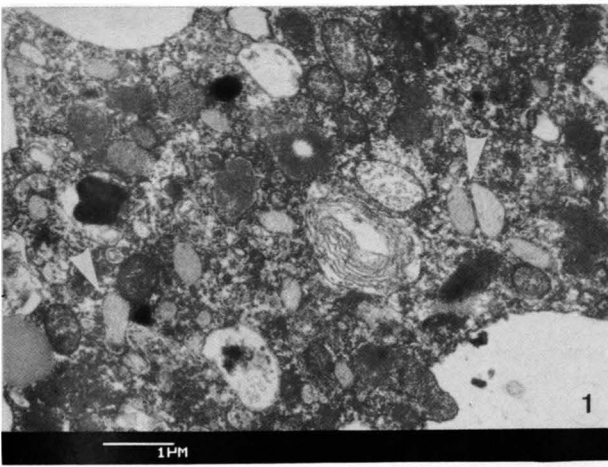


Fig. 1: *T. candeiana kenyaensis*.

Nach der vollständigen Zementierung der Kammer ist das Porensystem deutlich erkennbar. Dieses entsteht, indem röhrenförmige Hohlräume bei der Einlagerung des Biomineralisats ausgespart werden (natürliche Partikel einer „Rohkultur“; chi: Kammerinneres).

Fig. 2: Detailvergrößerung desselben Individuums wie in Fig. 1.

Die organische Lage, die den Porenwänden aufliegt, zieht teilweise über den Porenrand auf die Innenseite der Kammer hinaus (Pfeile). Die durchgehende „inner organic lining“ (IOL), die die Poren verschließt, wurde in dieser Bauphase noch nicht angelegt.

Fig. 3: *T. candeiana kenyaensis*.

Individuum mit fertig gebauter Kammer (jüngste Kammer: 1) nach Verlassen der Detritushülle. Innerhalb des Biomineralisats ist zwischen den Bausteinen (Chromcarbid-Partikel) das Porensystem erkennbar (Pfeil).

Fig. 4: *T. candeiana kenyaensis*.

In der aufgebrochenen Kammerwand (p: Chromcarbid-Partikel) ist das organisch ausgelegte Porensystem erkennbar, das durch die IOL zum Kammerinneren verschlossen wird.

Fig. 5: *T. candeiana kenyaensis*.

Ältere Gehäusekammer: Im Porenbereich (a) ist der mehrschichtige IOL-Aufbau deutlich erkennbar. Im Wandbereich zwischen den Poren (b) geht eine unstrukturierte, diffuse p-IOL fließend in die IOL über.

Fig. 6: *Valvulina oviedoiana*.

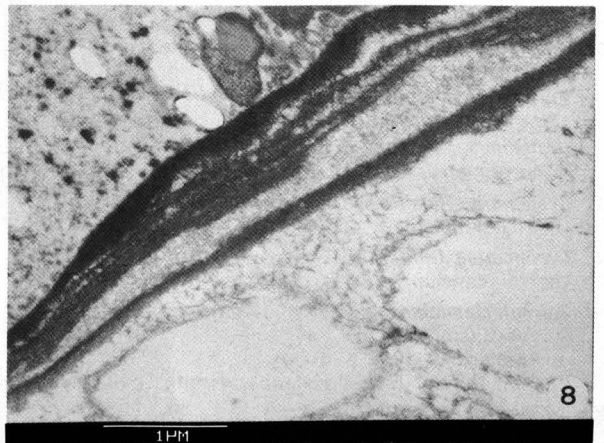
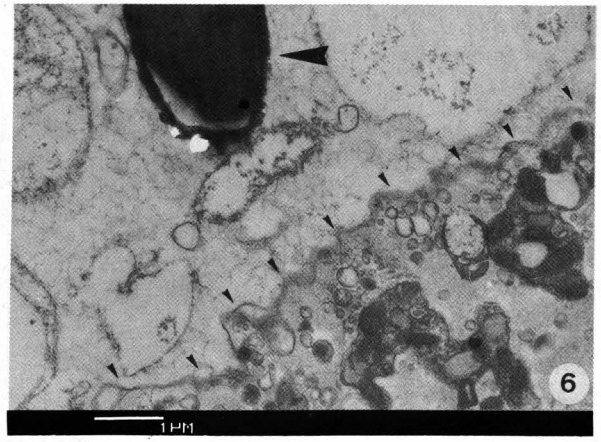
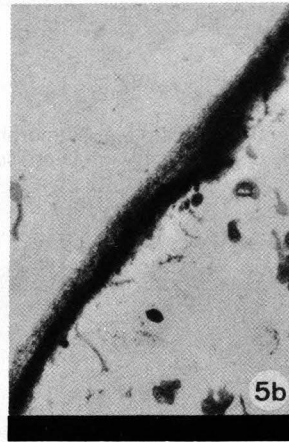
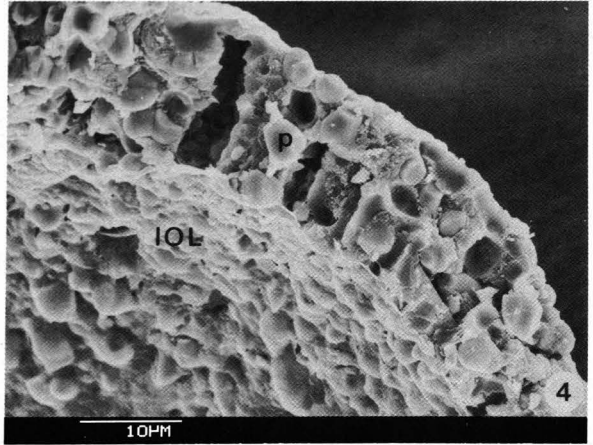
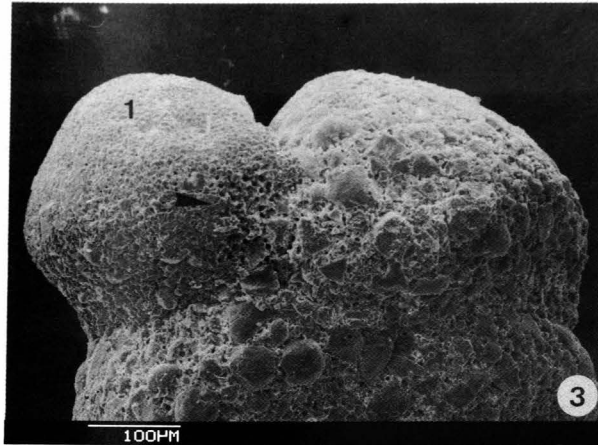
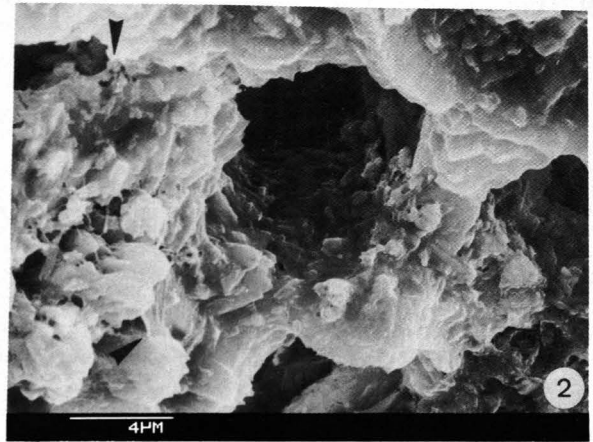
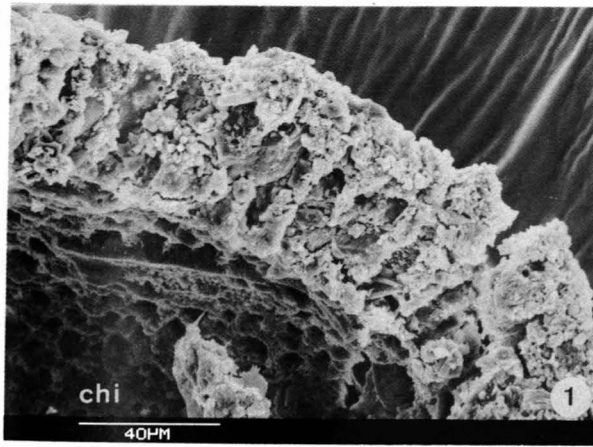
Jüngste Gehäusekammer; natürliche Sedimentpartikel einer „Rohkultur“ (großer Pfeil: agglutiniertes Diatomeengehäuse zum Abschluß des Kammerbaus wird an der Kammerinnenseite eine dünne, unstrukturierte p-IOL angelegt (kleine Pfeile).

Fig. 7: *V. oviedoiana*.

Ältere Gehäusekammer: Im Wandbereich zwischen den Poren geht eine vernetzt-geschichtete p-IOL durch eingelagertes granuläres Material fließend in die osmiophile IOL über (Pfeil: „Faser“-Vesikel).

Fig. 8: Wandausschnitt einer älteren Gehäusekammer desselben Individuums wie in Fig. 7.

Alternierende p-IOL-/IOL-Lagen.

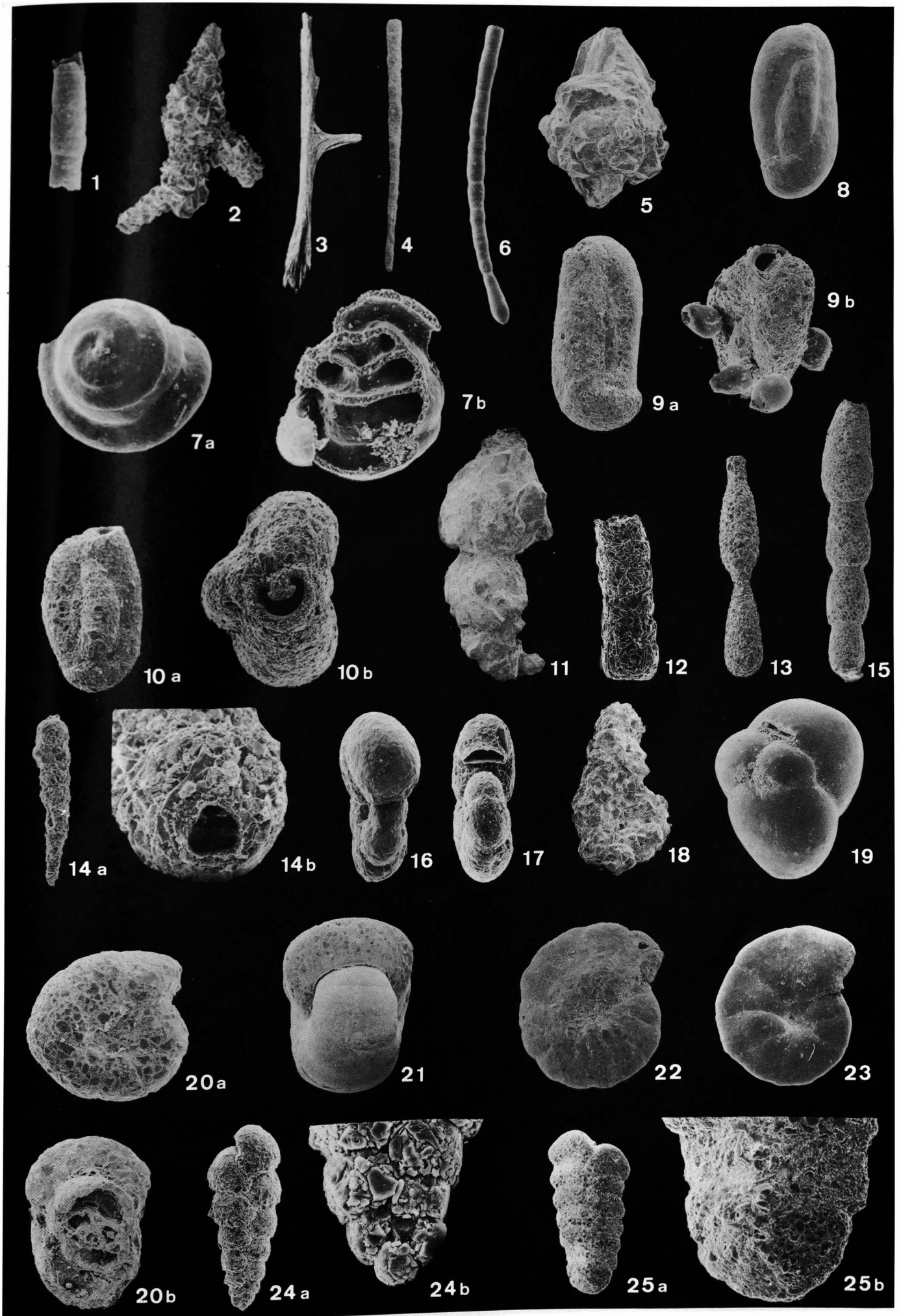


## Tafel 16

### Systematik

- Fig. 1: *Bathysiphon filiformis* SARS.  
Gehäusebruchstück mit Wachstumsringen. × 20.
- Fig. 2: *Rhabdammina abyssorum* CARPENTER.  
× 17.
- Fig. 3: *Marsipella cervicornis* HOFKER.  
Die Gehäusewand besteht ausschließlich aus agglutinierten Spikulae. × 6.
- Fig. 4: *Bathysiphon* sp.  
Gehäuse dieser Art sind nach der Lufttrocknung leicht zerbrechlich. × 32.
- Fig. 5: *Psammosphaera fusca* SCHULZE.  
Eine definitive Apertur konnte nicht festgestellt werden. × 17.
- Fig. 6: *Hyperammina laevigata* WRIGHT.  
× 22.
- Fig. 7: *Glomospira charoides* (JONES & PARKER).  
a) Aufsicht. × 125.  
b) Seitenansicht eines aufgebrochenen Gehäuses. × 150.
- Fig. 8: *Miliammina arenacea* (CHAPMAN).  
Antarktis-Exemplar, Kontinentalhang. Seitenansicht. × 100.
- Fig. 9: *Miliammina fusca* (BRADY).  
a) Seitenansicht. × 80.  
b) Mündungsansicht: Es wurden Gehäuse mit und ohne „Mündungszahn“ vorgefunden. Oftmals sind Turbellarien-Eier an den Gehäusen befestigt. × 70.
- Fig. 10: *Miliammina oblonga sabulosa* RHUMBLER.  
a) Seitenansicht. × 65.  
b) Mündungsansicht. × 100.
- Fig. 11: *Reophax bradyi* BRÖNNIMANN & WHITTAKER.  
× 13.
- Fig. 12: *Reophax moniliformis* SIDDALL.  
Gehäusebruchstück. × 80.
- Fig. 13: *Reophax ovicula* (BRADY).  
2-kammriges Gehäusebruchstück. × 25.
- Fig. 14: *Reophax* cf. *R. pseudobacillaris* CUSHMAN.  
a) Seitenansicht × 100.  
b) Mündungsansicht: Die Apertur besitzt eine schmale Lippe. Die Öffnung ist morphologisch vielfältig, unregelmäßig rund bis schlitzförmig, ausgebildet. Dieser Typus unterscheidet sich von *R. pseudobacillaris* s.s. durch ein kleineres, rectilineares Gehäuse. Gehäuse dieser Art sind nach der Lufttrocknung leicht zerbrechlich.  
× 370.
- Fig. 15: *Hormosina mortenseni* HOFKER.  
Gehäusebruchstück. × 10.
- Fig. 16: *Haplophragmoides canariensis* (d'ORBIGNY).  
Äquatorialansicht mit interiormarginaler Mündung. × 55.
- Fig. 17: *Cribrostomoides jeffreysii* (WILLIAMSON).  
Äquatorialansicht mit arealer Mündung. × 130.
- Fig. 18: *Ammobaculites agglutinans* (d'ORBIGNY).  
× 25.
- Fig. 19: *Cystammina pauciloculata* (BRADY).  
Mündungsansicht. × 60.
- Fig. 20: *Recurvoides contortus* EARLAND.  
a) Umbilikalansicht. × 45.  
b) Äquatorialansicht: Aufgebrochenes Gehäuse mit streptospiralem Anfangsgehäuse und arealen Aperturen verschiedener Kammern. × 50.
- Fig. 21: *Cyclammina orbicularis* BRADY.  
Äquatorialansicht mit interiormarginaler Mündung. × 15.
- Fig. 22: *Cyclammina pusilla* BRADY.  
Umbilikalansicht. × 40.
- Fig. 23: *Cyclammina trullissata* (BRADY).  
Umbilikalansicht. × 25.
- Fig. 24: *Spiroplectammina earlandi* (PARKER).  
Aqaba-Exemplar.  
a) Aufsicht. × 100.  
b) Planispiraler Embryonalapparat mit organischem Prolokulus. × 500.
- Fig. 25: *Spirorutilis wrightii* (SILVESTRI).  
a) Aufsicht. × 50.  
b) Planispirales Anfangsgehäuse. × 250.



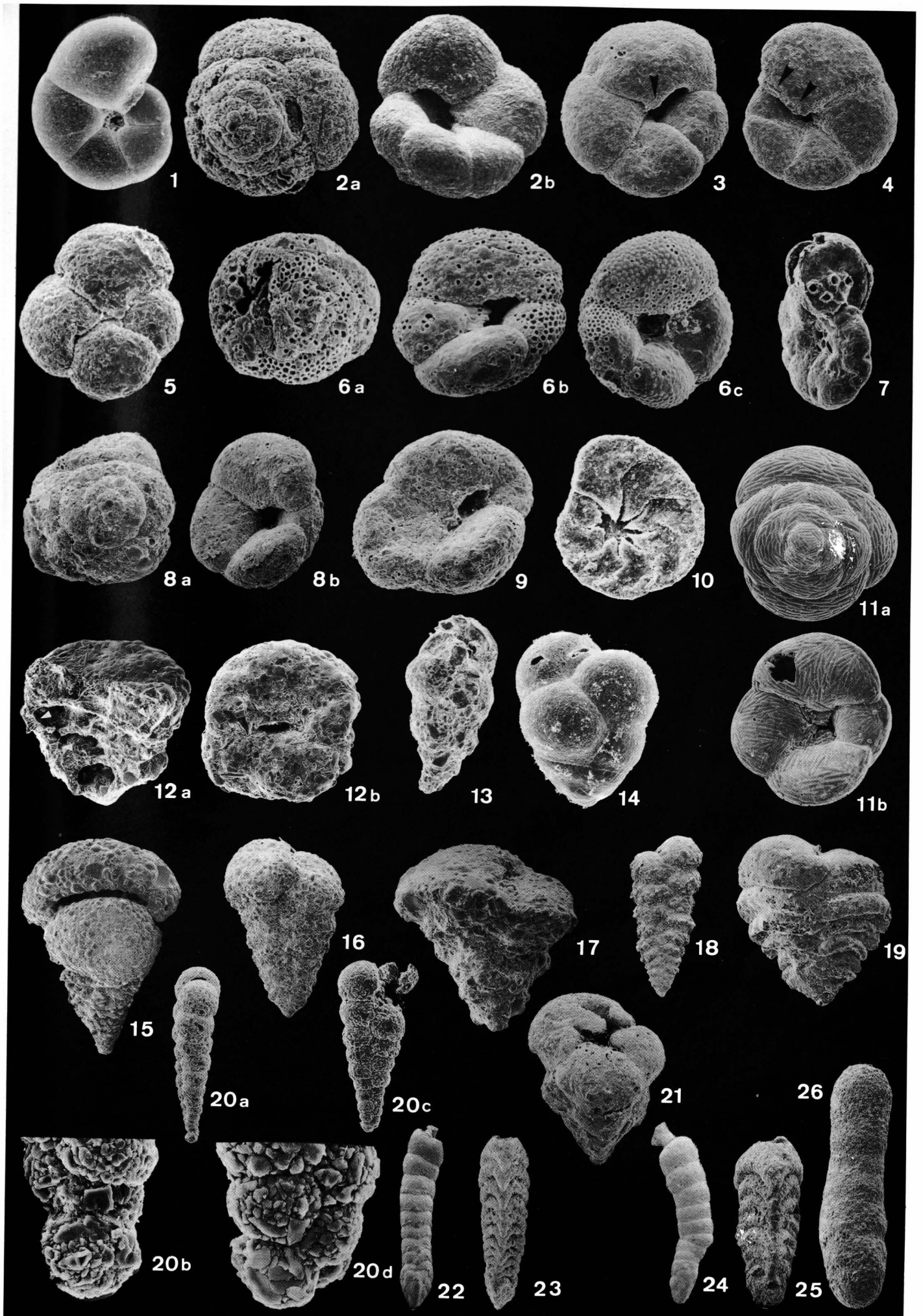


# Tafel 17

## Systematik

- Fig. 1: *Trochammina inflata* (MONTAGU).  
Umbilikalansicht. × 70.
- Fig. 2: *Paratrochammina bermudaensis* n.sp.  
a) Spiralansicht mit organischem Prolokulus. × 130.  
b) Umbilikalansicht mit weitgeöffneter paratrochamminider Mündung, Holotyp. × 110.
- Fig. 3: *Paratrochammina* cf. *P. classii* BRÖNNIMANN.  
Aqaba-Exemplar. Umbilikalansicht: Paratrochamminide Mündung mit stumpf-dreieckigem „flap“ in zentral-umbilikalischer Position (Pfeil). Dieser Typus unterscheidet sich von *P. classii* s.s. durch ein größeres Gehäuse und die Ausbildung von 4 bis 4½ statt 5 Kammern pro Windung. × 130.
- Fig. 4: *Paratrochammina simplissima* (CUSHMAN & McCULLOCH).  
Umbilikalansicht: Paratrochamminide Mündung mit „flap“ über der gesamten Aperturöffnung (Pfeile). × 90.
- Fig. 5: *Portatrochammina murrayi* BRÖNNIMANN & ZANINETTI.  
Aqaba-Exemplar. Umbilikalansicht. × 150.
- Fig. 6: *Trochamminopsis irregularis* n.sp.  
a) Spiralansicht: In das Gehäuse sind Coccolithosphären agglutiniert, die nach ihrem Zerfall runde Löcher in der Gehäusewand hinterlassen. × 130.  
b) Umbilikalansicht desselben Individuums wie in Fig. 6a mit paratrochamminopsider Apertur. × 150.  
c) Umbilikalansicht eines anderen Individuums mit axial trochamminopsider Mündung, Holotyp. × 120.  
Gehäuse dieser Art kollabieren nach der Lufttrocknung.
- Fig. 7: *Jadammina macrescens* (BRADY).  
Äquatorialansicht mit interiomarginaler Apertur und zusätzlichen arealen Mündungsporen. Gehäuse dieser Art kollabieren bei der Lufttrocknung leicht. × 100.
- Fig. 8: *Trochamminopsis mombasaensis* n.sp.  
a) Spiralansicht mit organischem Prolokulus. × 80.  
b) Umbilikalansicht mit axialer trochamminopsider Apertur. Dieser Typus unterscheidet sich von *T. irregularis* n.sp. durch ein kleineres, stärker abgeflachtes Gehäuse und durch eine zentralumbilikale trochamminopsider Mündung, Holotyp. × 80.
- Fig. 9: *Tritaxis* sp.  
Umbilikalansicht mit trochamminider Mündung. Dieser Typus unterscheidet sich von *T. fusca* (WILLIAMSON) durch ein kleineres Gehäuse, das umbilikal 3 etwa gleichgroße Kammern aufweist. × 90.
- Fig. 10: *Deuterammina ochracea ochracea* (WILLIAMSON).  
Umbilikalansicht mit Details der umbilikalen Depression. × 200.
- Fig. 11: *Zaninettia brasiliensis* BRÖNNIMANN & WHITTAKER.  
a) Spiralansicht. × 80.  
b) Umbilikalansicht. × 75.
- Fig. 12: *Gaudryina rudis* WRIGHT.  
a) Seitenansicht eines aufgebrochenen Gehäuses (Pfeile: Porensystem). × 70.  
b) Aperturansicht. × 70.
- Fig. 13: *Eggerelloides scabrum* (WILLIAMSON).  
Mündungsansicht (Apertur interiomarginal mit internaler Zahnplatte). × 400.
- Fig. 14: *Eggerella bradyi* (CUSHMAN).  
Mündungsansicht mit arealer schlitzförmiger Apertur. × 100.
- Fig. 15: *Textularia* cf. *T. aperturalis* CUSHMAN.  
Watamu-Exemplar. Dieser Typus unterscheidet sich von *T. aperturalis* s.s. durch ein gröber agglutiniertes Gehäuse und durch eine ungeteilte Apertur. × 30.
- Fig. 16: *Textularia candeiana kenyaensis* BANNER & PEREIRA.  
× 30.
- Fig. 17: *Textularia conica* d'ORBIGNY.  
Watamu-Exemplar. × 80.
- Fig. 18: *Textularia* cf. *T. fungiformis* FORNASINI.  
× 40.
- Fig. 19: *Textularia kerimbaensis* SAID.  
Watamu-Exemplar. Die feinagglutinierte äußere Lage der Gehäusewand ist teilweise abradert. An diesen Stellen ist das Porensystem erkennbar. × 50.
- Fig. 20: „*Textularia*“ *palustris* WARREN.  
a) Aufsicht des makrosphärischen, durchgehend biserialen Gehäuses. × 80.  
b) Detailvergrößerung des biserialen Embryonalapparates. × 600.  
c) Aufsicht des mikrosphärischen Gehäuses. × 120.  
d) Detailvergrößerung des triserialen Embryonalapparates. × 800.
- Fig. 21: *Valvulina oviedoiana* d'ORBIGNY.  
Bermuda-Exemplar. × 35.
- Fig. 22: *Clavulina angularis* d'ORBIGNY.  
Watamu-Exemplar. × 18.
- Fig. 23: *Clavulina difformis* BRADY.  
Watamu-Exemplar. × 22.
- Fig. 24: *Clavulina nodosaria* d'ORBIGNY.  
× 18.
- Fig. 25: *Clavulina tricarinata* d'ORBIGNY.  
× 22.
- Fig. 26: *Martinottiella nodulosa* (CUSHMAN).  
× 30.





## Literatur

- AKERS, W.H. (1971): Estuarine Foraminiferal Associations of the Beaufort Area, North Carolina. – *Tulane Stud. Geol. Paleontol.*, **8**, 147–165, 1 Abb., 1 Tab., 4 Taf.; New Orleans.
- ANDERSON, O.R. & BÉ, A.W.H. (1976): A cytochemical fine structure study of phagotrophy in a planktonic foraminifer *Hastigerina pelagica* (d'ORBIGNY). – *Biol. Bull., Mar. Biol. Lab.*, **151**, 437–449, 12 Abb.; Lancaster, Pa.
- ANGELL, R.W. (1967a): The process of chamber formation in the foraminifer *Rosalina floridana* (CUSHMAN). – *J. Protozool.*, **14**, 566–574, 14 Abb.; New York.
- ANGELL, R.W. (1967b): The test structure and composition of the foraminifer *Rosalina floridana*. – *J. Protozool.*, **14**, 299–307, 13 Abb.; New York.
- ANGELL, R.W. (1971): Observations on gametogenesis in the foraminifer *Myxotheca*. – *J. Foram. Res.*, **1**, 39–42, 1 Taf.; Washington.
- ANGELL, R.W. (1978): Spiculate Trochammina Tests: *Caterina Analogues?*. – *J. Paleontol.*, **52**, 182–185, 1 Taf.; Tulsa, Okla.
- ANGELL, R.W. (1980): Test morphogenesis (chamber formation) in the foraminifer *Spiroloculina hyalina* SCHULTZE. – *J. Foram. Res.*, **10**, 89–101, 6 Taf.; Washington.
- AVNIMELECH, M. (1952): Revision of the tubular Monothalamia. – *Contr. Cushman Found. Foram. Res.*, **3**, 60–68, 17 Abb., 1 Tab.; Sharon, Mass.
- BANDY, O.L. & ECHOLS, R.J. (1964): Antarctic foraminiferal zonation. – *Antarct. Res. Ser., AGU*, **1**, 73–91, 1 Abb., 2 Tab., 14 Taf.; Washington.
- BANNER, F.T. & PEREIRA, CH.P.G. (1981): Some biserial and triserial agglutinated smaller Foraminifera: Their wall structure and its significance. – *J. Foram. Res.*, **11**(2), 85–117, 10 Taf.; Washington.
- BARDELE, C.F., HUTTENLAUCH, I. & SCHOPPMANN, H. (1986): The ciliate cortex studied by TEM and SEM cryofracture techniques. – *Progr. in Potozool., Hungarian Acad. Sci.*, **33**, 115–124, 2 Abb.; Budapest.
- BARKER, R.W. (1960): Taxonomic notes on the species figured by H.B. BRADY in his report on the Foraminifera dredged by the H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. – *Soc. Econ. Pal. Min., Spec. Publ.*, **9**, 24+238 S., 114 Taf.; Tulsa, Okla.
- BARTENSTEIN, H. (1938): Die Foraminiferen-Fauna des Jade-Gebietes. 2. Foraminiferen der meerischen und brackischen Bezirke des Jade-Gebietes. – *Senckenbergiana*, **20**, 386–411, 15 Abb., 4 Tab., 2 Kt.; Frankfurt a. M.
- BARTENSTEIN, H. & BRAND, E. (1938): Die Foraminiferen-Fauna des Jade Gebietes. 1. *Jadammina polystoma* n.g. n.sp. aus dem Jade-Gebiet. – *Senckenbergiana*, **20**, 381–385, 3 Abb.; Frankfurt a. M.
- BARTENSTEIN, H. (1952): Taxonomische Bemerkungen zu den *Ammobaculites*, *Haplophragmium*, *Lituola* und verwandten Gattungen (Foraminifera). – *Senckenbergiana*, **33**, 313–342, 2 Abb., 1 Tab., 7 Taf.; Frankfurt a. M.
- BATTISTINI, R., GAYET, J., JOUANNIC, C., LABRACHERIE, M., PEYPOUQUET, J.-P., PUJOL, C., PUJOS-LAMY, A. & TURON, J.L. (1976): Étude des sédiments et de la microfaune des Iles Glorieuses (Canal de Mozambique). – *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, **8**, 147–171, 8 Abb., 7 Taf.; Paris.
- BÉ, A.W.H., HEMLEBEN, CH., ANDERSON, O.R. & SPINDLER, M. (1979): Chamber formation in planktonic Foraminifera. – *Micropaleontology*, **25**, 294–306, 6 Taf.; New York.
- BÉ, A.W.H., HEMLEBEN, CH., ANDERSON, O.R. & SPINDLER, M. (1980): Pore structures in planktonic Foraminifera. – *J. Foram. Res.*, **10**, 117–128, 4 Taf.; Washington.
- BELLEMO, S. (1976): Wall ultrastructure in the foraminifer *Cibicides floridanus* (CUSHMAN). – *Micropaleontology*, **22**, 352–362, 4 Taf., 2 Text-Abb.; New York.
- BENDA, W.K. & PURI, H.S. (1962): The Distribution of Foraminifera and Ostracoda off the Gulf Coast of the Cape Romano Area, Florida. – *Trans. Gulf Coast Assoc. Geol. Soc.*, **12**, 303–341, 12 Abb., 8 Tab., 5 Taf.; Tallahassee, Fla.
- BENDER, H. & HEMLEBEN, Ch. (1988a): Constructional aspects in test formation of some agglutinated Foraminifera. – In: GRADSTEIN, M.F. & RÖGL, F. (Hrsg.): *Second Workshop on Agglutinated Foraminifera*. – *Abh. Geol. Bundesanst.*, **41**, 13–21, 2 Taf.; Wien.
- BENDER, H. & HEMLEBEN, Ch. (1988b): Calcitic cement secreted by agglutinated foraminifers grown in laboratory culture. – *J. Foram. Res.*, **18**(1), 42–45, 1 Taf.; Washington.
- BERMUDEZ, P.J. & RIVERO, F.C. (1963): Estudio sistemático de los foraminíferos quitinosos microgranulares y arenaceos. – In: *Univ. Central de Venezuela (Hrsg.): 398 S.*; Caracas.
- BERTHOLD, W.U. (1976a): Ultrastructure and function of wall perforations in *Patellina corrugata* WILLIAMSON, Foraminifera. – *J. Foram. Res.*, **6**(1), 22–29, 3 Taf., 1 Text-Abb.; Washington.
- BERTHOLD, W.U. (1976b): Biomineralisation bei milioliden Foraminiferen und die Matrizen Hypothese. – *Naturwissenschaften*, **63**, 196–197, 1 Abb.; Berlin.
- BERTHOLD, W.U. (1980): Untersuchungen zur Kalzifikation, Morphogenese und Ultrastruktur textulariider, miliolider und rotaliider Foraminiferen. – *Habilitationsarbeit, Fakultät für Biologie, Univ. Tübingen*, 158 S., 12 Taf., 1 Text-Abb.; Tübingen.
- BLANC-VERNET, L. (1965): Note sur la Répartition des Foraminifères au Voisinage des Cotes de Terre Adélie (Antarctique). – *Rec. Trav. St. Mar. Endoume, Bull.*, **36**(52), 191–205, 4 Abb., 2 Taf.; Marseille.
- BOCK, W.D., LYNTS, G.W., SMITH, S., WRIGHT, R., HAY, H. & JONES, J.J. (1971): A symposium of recent South Florida Foraminifera. – *Miami Geol. Soc. Mem.*, **1**, 1–245, 27 Taf.; Miami, Fla.
- BOLTOVSKOY, E. & WRIGHT, R. (1976): "Recent Foraminifera". – 515 S., 133 Abb.; The Hague (W. Junke b.v.-Publs.).
- BRADY, H.B. (1870): An analysis and descriptions of Foraminifera. – In: BRADY, G.S. & ROBERTSON, D. (Hrsg.): *The Ostracoda and Foraminifera of tidal rivers*. – *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **6**(4), 1–33, 273–309; London.
- BRADY, H.B. (1879): Notes on some of the reticularian Rhizopoda of the Challenger Expedition. – *Quart. J. Microsc. Sci., N. S.*, **19**(1), 20–63, 3 Taf.; London.
- BRADY, H.B. (1884): Report on the Foraminifera dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. – *Rept. Sci. Res. Explor. Voy. HMS Challenger, Zool.*, **9**, 814 S., 22 Abb., 115 Taf., 2 Kt.; London.
- BRASIER, M.D. (1982): Foraminiferid Architectural History – A review using the Minhol and PJ Methods. – *J. Micropaleontology*, **1**, 95–105, 4 Abb.; Edinburgh.
- BRÖNNIMANN, P., ZANINETTI, L., BOZORGIAN, F., DASHTI, G.R. & MOSHTAGHIAN, A. (1971): Lithostratigraphy and Foraminifera of the Upper Triassic Naiband Formation, Iran. – *Rev. Micropaléontol.*, **14**(5), 7–16, 1 Taf., 6 Text-Abb.; Paris.
- BRÖNNIMANN, P. & BEURLEN, G. (1977): Recent Benthonic Foraminifera from Brasil. Morphology and Ecology, Part I. – *Arch. Sci. Genève*, **30**(1), 77–90, 3 Taf., 3 Text-Abb.; Genf.
- BRÖNNIMANN, P., ZANINETTI, L. & MOURA, J.A. (1979): New Recent "allogromiine" and primitive textulariine Foraminifera from brackish waters off Brasil. – *Notes Lab. Pal., Univ. Genève*, **4**(3), 27–36, 5 Taf., 1 Text-Abb.; Genf.
- BRÖNNIMANN, P. (1979): Recent benthonic Foraminifera from Brasil. Morphology and ecology. Part IV: Trochaminids from the Campos shelf with descriptions of *Paratrochammina* n. gen. – *Paläont. Z.*, **53**(1/2), 5–25, 10 Abb.; Stuttgart.
- BRÖNNIMANN, P. (1980): Recent benthonic Foraminifera from Brasil. Morphology and ecology. Part V: Primitive agglutinated Foraminifera from the Campos and Bahia shelf. – *Paläont. Z.*, **54**(1/2), 67–89, 7 Text-Abb.; Stuttgart.
- BRÖNNIMANN, P. & WHITTAKER, J.E. (1980): A revision of *Reophax* and its type-species, with remarks on several other Recent hormosinid species (Protozoa: Foraminifera) in the Collections of the British Museum (Natural History). – *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, **39**(5), 259–272, 32 Abb.; London.

- BRÖNNIMANN, P. & WHITTAKER, J.E. (1983a): *Deuterammina* (*Lepido-deuterammina*) subgen. nov., and a redescription of *Rotalina ochracea* WILLIAMSON (Protozoa: Foraminiferida). – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), **45**(5), 233–238, 10 Abb.; London.
- BRÖNNIMANN, P. & WHITTAKER, J.E. (1983b): *Zaninettia* n. gen., a spicular-walled remaneicid (Foraminiferida, Trochamminacea) from the Indian and South Atlantic Oceans with remarks on the origin of the spicules. – Rev. Paléobiol., **2**(1), 13–33, 6 Taf.; Genf.
- BRÖNNIMANN, P., ZANINETTI, L. & WHITTAKER, E.J. (1983): On the classification of the Trochamminacea (Foraminiferida). – J. Foram. Res., **13**, 202–218, 3 Taf.; Washington.
- BRÖNNIMANN, P. & WHITTAKER, J.E. (1984a): A neotype for *Trochammina inflata* (MONTAGU) (Protozoa-Foraminiferida) with notes on the wall structure. – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), **46**(4), 311–315, 11 Abb.; London.
- BRÖNNIMANN, P. & WHITTAKER, J.E. (1984b): A lectotype for *Jadammina macrescens* (BRADY) and an emendation of *Jadammina* BARTENSTEIN & BRAND (Protozoa: Foraminiferida). – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), **46**(4), 303–309, 21 Abb.; London.
- BRÖNNIMANN, P. & WHITTAKER, J.E. (1984c): On the foraminiferal genera *Tritaxis* SCHUBERT and *Trochamminella* CUSHMAN (Protozoa: Foraminiferida). – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), **46**(4), 291–302, 27 Abb.; London.
- BRÖNNIMANN, P. & ZANINETTI, L. (1984a): *Acupeina*, a new textulariine genus from mangrove swamp sediments (Protista: Foraminiferida). – Rev. Paléobiol., **3**(2), 219–222; Genf.
- BRÖNNIMANN, P. & ZANINETTI, L. (1984b): Agglutinated Foraminifera mainly Trochamminacea from the Baia de Septiba, Near Rio de Janeiro, Brasil. – Rev. Paléobiol., **3**(1), 63–115, 7 Taf.; Genf.
- BRÖNNIMANN, P. (1986): *Asarotammina*, a new trochamminid genus from the Brazilian shelf. – J. Foram. Res., **16**, 89–97, 1 Abb., 3 Tab., 4 Taf.; Washington.
- BUCHANAN, J.B. (1960): On *Jullianella* and *Schizammina*, two genera of arenaceous Foraminifera from the tropical Atlantic, with a description of a new species. – J. Linnean Soc. (Zool.), **44**, 270–277, 1 Taf., 4 Text-Abb.; London.
- BUCHANAN, J.B. & HEDLEY, R.H. (1960): A contribution to the biology of *Astrohriza limicola* (Foraminifera). – J. Mar. Biol. Ass. U.K., **39**, 549–560, 5 Text-Abb.; Plymouth.
- BUZAS, M.A. (1965): The Distribution and Abundance of Foraminifera in Long Island Sound. – Smithsonian Misc. Coll., **149**(1), 1–88, 2 Taf., 1 Abb.; Washington.
- CARPENTER, W.B. (1881): The Microscope and its revelations. – **6**, 1–32, 1–848.
- CARTER, H.J. (1877): Description of a new species of Foraminifera (*Rotalia spiculotesta*). – Ann. Mag. Nat. Hist., **20**(4), 470–473; London.
- CHAPMAN, F. (1916): Report on the Foraminifera and Ostracoda out of marine muds from soundings in the Ross Sea. – British Antarctic Exped. 1907–1909, Repts. Sci. Invest., Geol., **2**(3), 55–80, 6 Taf.
- CHARMATZ, R. & McCRONE, A.W. (1961): Paleontology of Long Island Sound sediments. – In: McCRONE, A.W., ELLIS, B.F. & CHARMATZ, R. (Hrsg.): Preliminary Observations on Long Island Sound Sediments. – Trans. N. Y. Acad. Sci., **24**, 119–129; New York.
- CHASENS, S.A. (1981): Foraminifera of the Kenya Coastline. – J. Foram. Res., **11**(3), 191–202, 5 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Washington.
- COLEMAN, A.R. (1980): Test Structure and Function of the agglutinated Foraminifera *Clavulina*. – J. Foram. Res., **10**, 143–152, 3 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Washington.
- CORLISS, B.H. (1979): Taxonomy of Recent deep-sea benthonic Foraminifera from the southeast Indian Ocean. – Micropaleontology, **25**(1), 1–19, 2 Tab., 5 Taf., 1 Text-Abb.; New York.
- CUSHMAN, J.A. (1910): New arenaceous Foraminifera from the Philippines. – Proc. U. S. Nat. Mus., **38**(1759), 437–442, 19 Abb.; Washington.
- CUSHMAN, J.A. (1911): The Foraminiferida of the North Pacific Ocean, pt. 2. Textulariidae. – Smithson. Inst., Bull. U.S. Nat. Mus., **71**(2), 1–108, 156 Text-Abb.; Washington.
- CUSHMAN, J.A. (1918): The Foraminifera of the Atlantic Ocean, pt. 1. Astorhizidae. – Smithson. Inst., Bull. U.S. Nat. Mus., **104**(1), 1–111, 39 Taf.; Washington.
- CUSHMAN, J.A. (1920): The Foraminifera of the Atlantic Ocean, pt. 2. Lituolidae. – Smithson. Inst., Bull. U.S. Nat. Mus., **104**(2), 1–89, 18 Taf.; Washington.
- CUSHMAN, J.A. (1922a): The Foraminifera of the Atlantic Ocean, pt. 3. Textulariidae. – Smithson. Inst., Bull. U.S. Nat. Mus., **104**(3), 1–149, 26 Taf.; Washington.
- CUSHMAN, J.A. (1922b): Shallow water Foraminifera of the Tortugas Region. – Publ. Carnegie Instn., **311**, 1–85, 14 Taf.; Washington.
- CUSHMAN, J.A. (1937): A monograph of the foraminiferal family Valvulinidae. – Cushman Lab. Foram. Res. Sp. Publ., **8**, 228 S., 24 Taf.; Washington.
- CUSHMAN, J.A. & McCULLOCH, J. (1939): A report on some arenaceous Foraminifera. – Allan-Hancock Pacific Exped., **6**(1), 1–113, 12 Taf.; Los Angeles.
- CUSHMAN, J.A. (1948): Foraminifera, their classification and economic use. – 605 S., 55 Taf.; Cambridge, Mass. (Harvard University Press).
- DELACA, T.E., LIPPS, J.H. & HESSLER, R.R. (1980): The morphology and ecology of a new large agglutinated Antarctic foraminifer (Textulariina: *Notodendrodidae* nov.). – J. Linnean Soc. (Zool.), **69**, 205–224, 9 Abb.; London.
- DEUTSCH, S. & LIPPS, J.H. (1976): Test structure of the foraminifer *Carterina*. – J. Paleontol., **50**, 312–317, 2 Taf.; Tulsa, Okla.
- D'ORBIGNY, A. (1826): Tableau méthodique de la classe des Cephalopodes. – Ann. Sci. Nat., Ser. 1(7), 245–314, 8 Taf.; Paris.
- D'ORBIGNY, A. (1839a): Foraminifères. – In: DE LA SAGRA, R. (Hrsg.). – Hist. phys. pol. nat. Cuba, I–XLVIII, 1–224, 12 Taf.; Paris.
- D'ORBIGNY, A. (1839b): Foraminifères des Iles Canaries. – In: BARKER-WEBB, P. & BERTHELOT, S. (Hrsg.): „Foraminifères“. – Hist. Nat. Iles Canaries, Zool., II(2), 119–146, 3 Taf.; Paris.
- D'ORBIGNY, A. (1846): Foraminifères fossiles du Bassin Tertiäire de Vienna (Autriche). – 312 S., 21 Taf.; Paris (Grise et Campe).
- DOUGLAS, R. & WOODRUFF, F. (1981): Deep-sea benthic Foraminifera. – In: EMILGLIANI, C. (Hrsg.): The Sea, The Oceanic Lithosphere, **7**, 1233–1327, 1 Text-Abb.; New York (John Wiley & Sons).
- DUDLEY, W.C. (1976): Cementation and iron concentration in Foraminifera on manganese nodules. – J. Foram. Res., **6**(3), 202–207, 1 Taf.; Washington.
- EARLAND, A. (1934): Foraminifera, Part 3. The Falklands sector of the Antarctic (excluding South Georgia). – Discovery Repts., **10**, 1–208, 10 Taf.; Cambridge.
- ECHOLS, R.J. & KENNETH, J.P. (1973): Distribution of Foraminifera in the surface sediments. – In: BUSHNELL, V. (Hrsg.): Marine Sediments in the Southern Ocean. – Antarct. Map folio Ser., folio **17**, 13–17, 8 Taf., 10 Kt.
- EL-NAKHAL, H.A. (1983): Agglutinella, a new miliolid genus (Foraminiferida). – J. Foram. Res., **13**, 129–133, 1 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Washington.
- FAURÉ-FREMIT, E. (1911a): La constitution du test chez le foraminifères arenacés. – Bull. Inst. Océanogr. Monaco, **216**, 1–7; Monaco.
- FAURÉ-FREMIT, E. (1911b): Le rôle de mitochondries dans l'élimination du fer chez le rhizopodes arenacés. – Soc. Biol., **70**, 119–120.
- FORNASINI, C. (1887): Indice della Textularie italiane. – Boll. Soc. Geol. Ital., **6**, 1–387; Rom.
- FRANKELL, L. (1975): Pseudopodia of surface and subsurface dwelling *Miliammina fusca* (BRADY). – J. Foram. Res., **5**(3), 211–217, 2 Taf., 1 Text-Abb.; Washington.

- FREIE HANSESTADT BREMEN, DER SENATOR FÜR UMWELTSCHUTZ et al. (1984): Zahlentafeln der physikalisch-chemischen Untersuchungen 1984, 257–280, div. Taf.; Bremen.
- FRENKEL, H. (1974): Observations on some shallow Benthonic Foraminifera in the Gulf of Elat, Israel. – Israel J. Earth-Sci., **23**, 63–67, 2 Abb., 1 Tab.; Jerusalem.
- FUCHS, W. (1975): Zur Stammesgeschichte der Planktonforaminiferen und verwandter Formen im Mesozoikum. – Jb. Geol. Bundesanst., **118**, 193–246, 4 Abb., 1 Taf.; Wien.
- GABEL, B. (1971): Die Foraminiferen der Nordsee. – Helgoländer wiss. Meeresunters., **22**, 1–65, 4 Abb., 20 Taf.; Hamburg.
- GABRIÉ, C. & MONTAGGIONI, L. (1982): Sedimentary Facies from the Modern Coral Reefs, Jordan Gulf of Aqaba, Red Sea. – Coral Reefs, **1**, 115–124, 6 Abb., 3 Tab.; Berlin.
- GALLOWAY, J.J. (1933): A manual of Foraminifera. – 483 S., 42 Taf.; Bloomington, Indiana (Principia Press).
- GLAESSNER, M.F. (1945): Principles of micropaleontology. – 296 S., 7 Tab., 14 Taf., 64 Text-Abb.; Carlton (Melbourne Univ. Press).
- GOLDSTEIN, S.T. & FREY, R.W. (1986): Salt Marsh Foraminifera, Sapelo Island, Georgia. – Senckenbergiana marit., **18**(1/2), 97–121, 2 Tab., 4 Taf., 3 Text-Abb.; Frankfurt a. M.
- GRELL, K.G. (1957-59): Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. – Arch. Protistenkunde, **102**(3–4), 291–308, 11 Taf., 3 Text-Abb.; Jena.
- GRELL, K.G. (1968): Protozoen. – In: SCHLIEPER, C. (Hrsg.): Methoden der meeresbiologischen Forschung. – 322 S., 111 Abb., 19 Tab.; Jena (G. Fischer).
- GREEN II, H.W., LIPPS, J.H. & SHOWERS, W.J. (1980): Test ultrastructure of fusulinid Foraminifera. – Nature, **283**, 853–855, 3 Abb.; London.
- HAAKE, F.-W. (1962): Untersuchungen an der Foraminiferen-Fauna im Wattgebiet zwischen Langeoog und dem Festland. – Meyniana, **12**, 25–64, 9 Abb., 5 Tab., 6 Taf.; Kiel.
- HAAKE, F.W. (1971): Ultrastructure of miliolid walls. – J. Foramin. Res., **1**(4), 187–189, 1 Taf.; Washington.
- HALICZ, E. & REISS, Z. (1979): Recent Textulariidae from the Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. – Rev. Españ. Micropaleontol., **11**(2), 295–320, 12 Abb., 1 Tab., 4 Taf.; Madrid.
- HANSEN, H.J., REISS, Z. & SCHNEIDERMANN, N. (1969): Ultramicro-structure of bilamellar walls in Foraminiferida. – Rev. Españ. Micropaleontol., **1**, 293–316, 7 Taf.; Madrid.
- HANSEN, H.J. & REISS, Z. (1971): Electron microscopy of rotaliacean wall structures. – Bull. Geol. Soc. Denmark, **20**, 329–346, 21 Taf.; Kopenhagen.
- HANSEN, H.J. & HANZLIKOVÁ, E. (1974): Ultrastructure of some siliceous Foraminiferida. – Rev. Españ. Micropaleontol., **6**(3), 447–466, 6 Taf.; Madrid.
- HANSEN, H.J. (1979): Test structure and evolution in the Foraminifera. – Lethaia, **12**, 173–182, 8 Abb.; Oslo.
- HANSEN, H.J. & GRÖNLUND, H. (1977): *Carterina*: Its morphology and taxonomic position. – Bull. Geol. Soc. Denmark, **26**, 147–154, 15 Abb.; Kopenhagen.
- HAYNES, J.R. (1973): Cardigan Bay Recent Foraminifera. – Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.), Suppl., **4**, 1–245, 33 Taf., 47 Text-Abb.; London.
- HAYNES, J.R. (1981): Foraminifera. – 433 S., 15 Taf.; London (McMillan Ltd.).
- HEDLEY, R.H. (1958): A contribution to the biology and cytology of *Haliphysema* (Foraminifera). – Proc. Zool. Soc. Lond., **130**, 569–579, 3 Taf., 17 Text-Abb.; London.
- HEDLEY, R.H. (1960a): New observations on *Pelosphaera cornuta*. – Contr. Cushman Found. Foramin. Res., **11**(2), 54–66, 2 Text-Abb.; Sharon, Mass.
- HEDLEY, R.H. (1960b): The Iron-containing shell of *Gromia oviformis* (Rhizopoda). – Quart. J. Microsc. Sci., **101**(3), 279–293, 6 Abb., 3 Tab., 1 Taf.; London.
- HEDLEY, R.H. (1962): The significance of an "inner chitinous lining" in sacamminid organization, with special reference to a new species of *Sacammina* (Foraminifera) from New Zealand. – New Zealand J. Sci., **5**, 375–389, 7 Abb.; Wellington.
- HEDLEY, R.H. & BERTAUD, W.S. (1962): Electron-Microscopic observations of *Gromia oviformis* (Sarcodina). – J. Protozool., **9**(1), 79–87, 15 Abb.; New York.
- HEDLEY, R.H. (1963): Cement and iron in the arenaceous Foraminifera. – Micropaleontology, **9**(4), 433–441, 5 Tab., 1 Taf.; New York.
- HEDLEY, R.H. (1964): The biology of Foraminifera. – Internat. Rev. Exper. Zool., **1**, 1–45, 17 Abb.
- HEDLEY, R.H., HURDLE, C.M. & BURDETT, I.D. (1964): *Trochammina squamata* JONES & PARKER (Foraminifera) with observations on some closely related species. – New Zealand J. Sci., **7**, 417–426, 3 Abb., 1 Tab.; Wellington.
- HEDLEY, R.H. & WAKEFIELD, J.ST.J.: A collagen-like sheath in the arenaceous foraminifer *Haliphysema* (Protozoa). – J. Roy. Microscop. Soc., **87**(3/4), 475–481, 7 Abb.; London.
- HEMLEBEN, CH., BÉ, A., ANDERSON, R. & TUNTIVATE, S. (1977): Test morphology, organic layers and chamber formation of the planctonic foraminifer *Globorotalia menardii* (D'ORBIGNY). – J. Foramin. Res., **7**(1), 1–25, 1 Tab., 12 Taf., 1 Text-Abb.; Washington.
- HEMLEBEN, CH., BÉ, A.W.H., SPINDLER, M. & ANDERSON, R. (1979): "Dissolution" effects induced by shell resorption during gametogenesis in *Hastigerina pelagica* (d'ORBIGNY). – J. Foramin. Res., **9**(2), 118–124, 2 Taf.; Washington.
- HEMLEBEN, CH. & SPINDLER, M. (1983): Recent advances in research on living planctonic Foraminifera. – Utrecht Microscop. Bull., **30**, 141–170, 7 Abb., 4 Taf.; Utrecht.
- HEMLEBEN, CH., ANDERSON, O.R., BERTHOLD, W.U. & SPINDLER, M. (1986): Calcification and chamber formation in Foraminifera – a brief overview. – In: LEADBEATER, B.S.C. & RIDING, R. (Hrsg.): Biomineralization in Plants and Animals. – The Systematics Association, Spec. Vol. No. **30**, 237–249, 20 Abb.; Oxford.
- HERB, R. (1971): Distribution of Recent benthonic Foraminifera in the Drake Passage. – In: LLANO, G.A. & WALLEN, J.E. (Hrsg.): Biology of the Antarctic Seas IV. – Antarct. Res. Ser., **17**, 251–300, 11 Abb., 2 Tab., 16 Taf.; Washington.
- HERON-ALLEN, E. & EARLAND, A. (1912): On some Foraminifera from the North Sea, etc., dredged by the Fisheries cruiser "Goldseeker" (International North Sea Investigations – Scotland). I. On some New Astorhizidae and their shell structure. – J. Roy. Microscop. Soc., **1912**, 382–389, 2 Taf.; London.
- HERON-ALLEN, E. & EARLAND, A. (1915): The Foraminifera of the Kerimba Archipelago (Portuguese East Africa). – Trans. Zool. Soc. Lond., **20**(17), 543–794, 3 Abb., 13 Taf.; London.
- HERON-ALLEN, E. & EARLAND, A. (1916): The Foraminifera of the shore-sands, and shallow water zone of the south coast of Cornwall. – J. Roy. Microscop. Soc., **1**, 29–55, 5 Taf.; London.
- HERON-ALLEN, E. & EARLAND, A. (1930): The Foraminifera of the Plymouth district. – J. Roy. Microscop. Soc., Ser. 3, **50**(1), 46–84, 3 Taf.; London.
- HILTERMANN, H. (1972): Ökologie und Taxonomie der agglutinierenden Foraminifere *Trochammina globigerinitiformis*. – Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., **1972**, 643–652, 1 Tab.; Stuttgart.
- HÖGLUND, H. (1947): Foraminifera in the Gullmar Fjord and the Skagerak. – Zool. Bidrag Uppsala, **26**, 328 S., 7 Tab., 32 Taf., 314 Text-Abb., 2 Kt.; Uppsala.
- HOFKER, J. (1933): Papers from the Dr. Th. Morten's Pacific Expedition 1914–1916, LXII. Foraminifera of the Malay Archipelago. – Vidensk. Medd. Dansk. Naturh. Foren., **93**, 71–167, 5 Taf.; Kopenhagen.
- HOFKER, J. (1951a): Pores of Foraminifera. – Micropaleontologist, **5**, 38; New York.
- HOFKER, J. (1951b): The toothplate Foraminifera. – Arch. Néerlandaises Zool., **8**(4), 353–372, 30 Text-Abb.; Leiden.
- HOFKER, J. (1953): Arenaceous tests in Foraminifera – chalk or silica? – Micropaleontologist, **7**(3), 65–66; New York.
- HOFKER, J. (1956): Foraminifera dentata – Foraminifera of Santa Cruz and Thatch Island, Virginia-Archipelago, West In-

- dies. – Spolia Zool. Musei Hauniensis, **15**, 1–237, 35 Taf., 21 Text-Abb.; Kopenhagen.
- HOFKER, J. (1957): Foraminiferen der Oberkreide von Nordwestdeutschland und Holland. – Geol. Jb., Beih., **27**, 1–464, 495 Abb.; Hannover.
- HOFKER, J. (1964): Foraminifera from the tidal zone in the Netherlands Antilles and other West Indian Islands. – Studies of the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands, **83**, 1–119; Nijhoff, The Hague.
- HOFKER, J. (1967): Hat die Wandstruktur der Foraminiferen supragenetische Bedeutung? – Paläont. Z., **41**(3/4), 194; Stuttgart.
- HOFKER, J. (1972): Primitive agglutinated Foraminifera. – 95 S., 27 Taf., Leiden (E.J. Brill).
- HOFKER, J.: The Foraminifera of Dutch Tidal Flats and Salt Marshes. – Netherlands Jour. Sea Res., **11**(3/4), 223–296, 18 Tab., 9 Taf.; Leiden.
- HOHENEGGER, J. & PILLER, W. (1975): Wandstrukturen und Großgliederung der Foraminiferen. – Österr. Akad. Wiss., Math. Naturw. Kl., Abt. I, **184**(1–5), 67–96, 6 Abb., 11 Taf.; Wien, New York.
- HOTTINGER, L. & DREHER, D. (1974): Differentiation of protoplasm in Nummulitidae (Foraminifera) from Elat, Red Sea. – Marine Biology, **25**, 41–61, 11 Abb., Berlin, Heidelberg, New York.
- HYMAN, L.H. (1940): The Invertebrates: Protozoa through Ctenopora. – 726 S., 221 Abb.; London, New York (McGraw-Hill).
- IKEA, N. & KITAZATO, H. (1980): A List of the Bottom sediments collected from the Suruga Bay, Central Japan. – Geoscience Reports of Shizuoka University, **5**, 17–22, 1 Abb., 1 Tab.; Shizuoka.
- JAHN, T.L. & RINALDI, R.A. (1959): Protoplasmic movement in the foraminiferan, *Allogromia laticollaris* and a theory of its mechanism. – Biol. Bull., Mar. Biol. Lab., **117**, 100–118, 5 Abb.; Lancaster.
- JARKE, J. (1961): Die Beziehungen zwischen hydrographischen Verhältnissen, Faziesentwicklung und Foraminiferenverbreitung in der heutigen Nordsee als Vorbild für die Verhältnisse während der Miocän-Zeit. – Meyniana, **10**, 21–36, 9 Abb., 4 Taf.; Kiel.
- JØRGENSEN, N.A. (1977): Wall structure of some arenaceous Foraminifera from the Maastrichtian White Chalk (Denmark). – J. Foram. Res., **7**(4), 313–321, 3 Abb., 2 Taf.; Washington.
- JONES, T.R. & PARKER, W.K. (1980): On the rhizopodal fauna of the Mediterranean, compared with that of the Italian and some other Tertiary deposits. – Quart. J. Geol. Soc. Lond., **16**, 292–307, 1 Tab.; London.
- KOEHN-ZANINETTI, L. & BRÖNNIMANN, P. (1968): Sur la présence de Foraminifères porcelanés perforés dans le Trias alpin. – Riv. Ital. Paleont. Strat., **74**(4), 1057–1062, 1 Abb., 1 Taf.; Mailand.
- LACROIX, E. (1929): *Textularia sagittula* ou *Spiroplecta wrightii*. – Bull. Inst. Océan. Monaco, **532**, 1–12; Monaco.
- LACROIX, E. (1931): Microtexture du test des Textularidae. – Bull. Inst. Océanogr. Monaco, **582**, 1–18, 11 Abb.; Monaco.
- LE CALVEZ, Y. (1965): Les Foraminifères. – In: GUILCHER, A., BERTHOIS, L., et al. (Hrsg.): Les Récifs coralliens et le lagon de l'île Mayotte, Archipel des Comores, Océan Indien. – Cah. O.R.S.T.O.M., Mém., **11**, 81–201, 24 Tab., 16 Taf.; Paris.
- LE CALVEZ, Y. & BOILLOT, G. (1967): Étude des Foraminifères contenus dans les sédiments actuels de la Manche occidentale. – Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn., **9**(5), 391–408., 3 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Paris.
- LE CALVEZ, Y. (1974): Révision des foraminifères de la collection D'ORBIGNY. 1 – Foraminifères des Iles Canaries. – Cah. Micropal., **2**, 1–107, 28 Taf.; Paris.
- LE FURGEY, A. (1978): Scanning electron microscopic characterization of Recent arenaceous Foraminifera. – In: JOHARI, O. & BECKET, R.P. (Hrsg.). – Scanning electron microscopy, **2**, 579–585, 7 Abb., 1 Tab.; Chicago (SEM Inc.).
- LÉVY, A., MATHIEU, R., POIGNANT, A., ROSSET, MOULINIER, M. & ROUVILLOIS, A. (1982): Contribution à la connaissance des foraminifères du littoral Kenyan (Océan Indien). – Cah. Micropal., G.E.F.N.A., **2**, 135–148, 1 Abb., 2 Tab., 5 Taf.; Paris.
- LEUTTENEGER, S. (1977): Ultrastructure de foraminifères perforés et imperforés ainsi que de leurs symbiotes. – Cah. Micropal., **3**, 1–52, 5 Abb., 54 Taf.; Paris.
- LINDENBERG, H.G. (1967): Gehäuse aus Sand bei einzelligen Tieren. – Natur und Museum, **97**, 244–258, 9 Abb.; Frankfurt a. M.
- LINDENBERG, H.G. & AURAS, A. (1984): Distribution of arenaceous Foraminifera in depth profiles of the Southern Ocean (Kerguelen Plateau area). – Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **48**, 61–106, 13 Abb., 3 Tab., 3 Taf.; Amsterdam.
- LIPPS, J.H. (1971): Siliceous cement in agglutinated Foraminifera? – J. Protozool., **18** (Suppl.), 30; New York.
- LIPPS, J.H. (1973): Test structure in Foraminifera. – Ann. Rev. Microbiol., **27**, 471–488; Pao Alto, Cal.
- LOEBLICH, A.R., JR. & TAPPAN, H. (1964a): Sarcodina, chiefly "Thecamoebians" and Foraminiferida. – In: MOORE, R.C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C, Protista 2. – **1/2**, 900 S., 653 Abb., 4 Tab.; Kansas City (Kansas Univ. Press).
- LOEBLICH, A.R., JR. & TAPPAN, H. (1964b): Foraminiferal Classification and Evolution. – J. Geol. Soc. India, **5**, 5–37, 653 Abb.; Calcutta.
- LOEBLICH, A.R., JR. & TAPPAN, H. (1984): Supragenetic classification of the Foraminifera (Protozoa). – Micropaleontology, **30**, 1–70, 53 Taf.; New York.
- LOEBLICH, A.R., JR. & TAPPAN, H. (1988): Foraminiferal genera and their classification. – 2 Bände, 1182 S., Van Nostrand Reinhold Co.; New York.
- LÜCKE, F. (1910): *Saccamina sphaeria* M. Sars. – Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der hohen philosophischen Fakultät zu Kiel, 51 S.; Kiel (A.F. Jansen).
- LUTZE, G.F. (1965): Zur Foraminiferen-Fauna der Ostsee. – Meyniana, **15**, 75–142, 32 Abb., 15 Taf.; Kiel.
- LUTZE, G.F. & WEFER, G. (1980): Habitat and asexual reproduction of *Cyclorbiculina compressa* (D'ORBIGNY), Soritidae. – J. Foram. Res., **10**, 251–260, 3 Abb., 2 Taf.; Washington.
- LUTZE, G.F., MACKENSEN, A. & WEFER, G. (1983): Foraminiferen der Kieler Bucht: 2. Salinitätsansprüche von *Egerella scabra* (WILLIAMSON). – Meyniana, **35**, 55–65, 6 Abb.; Kiel.
- LYNTS, G.W. (1962): Distribution of Recent Foraminifera in Upper Florida Bay and Associated Sounds. – Contr. Cushman Found. Foram. Res., **13**(4), 127–144, 10 Text-Abb.; Sharon, Mass.
- LYNTS, G.W. (1965): Observation on some Recent Florida Bay Foraminifera. – Contr. Cushman Found. Foram. Res., **16**(2), 67–69, 10 Text-Abb.; Sharon, Mass.
- MATERA, N.J. & LEE, J.J. (1972): Environmental factors affecting the standing crop of Foraminifera in sublittoral and psammolittoral communities of a Long Island salt marsh. – Marine Biology, **14**(2), 89–103, 9 Abb., 6 Tab.; Berlin, Heidelberg, New York.
- MAYNC, W. (1952): Critical taxonomy study and nomenclatural revision of the Lituolidae based upon the Prototype of the family, *Lituola nauiloidea* (LAMARCK, 1804). – Contr. Cushman Found. Foram. Res., **3**, 35–66, 4 Taf., 3 Text-Abb.; Sharon, Mass.
- MENDELSON, C.V. (1982): Surface texture and wall structure of some Recent species of agglutinated Foraminifera (Textulariina). – J. Paleontol., **56**(2), 295–307, 5 Taf.; Tulsa, Okla.
- MILAM, R.W. & ANDERSON, J.B. (1981): Distribution and ecology of recent benthonic Foraminifera of the Adelie-George V continental shelf and slope, Antarctica. – Mar. Micropaleontol., **6**, 297–325, 4 Abb., 6 Tab., 10 Taf.; Amsterdam.



- MILLER, D.N. (1953): Ecological study of the Foraminifera of Mason Inlet, North Carolina. – Contr. Cushman Found. Foramin. Res., **4**(2), 41–63, 4 Abb., 3 Tab., 10 Taf.; Washington.
- MOEBIUS, K.A. (1880): Foraminiferen von Mauritius. – In: MOEBIUS, K.A. et al. (Hrsg.). – Beiträge zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seychellen: 65–112, 14 Taf.; Berlin.
- MONTAGU, G. (1808): Testacea Britannica – Supplement. – 183 S., 30 Taf., Exeter (S. Woolmer).
- MORRIS, B., BARNES, J., BROWN, F. & MARKHAM, J. (1977): The Bermuda marine environment. A report of the Bermuda inshore waters investigations 1976–1977. – Bermuda Biological Station, Spec. Publ., **15**; St. Georges West, Bermuda.
- MURRAY, J.W. (1965): On the Foraminifera of the Plymouth Region. – J. Mar. Biol. Ass. U.K., **45**, 481–505, 1 Taf., 8 Text-Abb.; Plymouth.
- MURRAY, J.W. (1968): The living Foraminifera of Christchurch Harbour, England. – Micropaleontology, **14**, 83–96, 3 Tab., 1 Taf., 9 Text-Abb.; New York.
- MURRAY, J.W. (1970): Foraminifers of the western approaches to the English Channel. – Micropaleontology, **16**(4), 471–485, 3 Tab., 2 Taf., 8 Text-Abb.; New York.
- MURRAY, J.W. (1971): An Atlas of British Recent Foraminifera. – 244 S., 96 Taf.; London (Heinemann Educ.).
- MURRAY, J.W. (1973): Wall structure of some agglutinated Foraminifera. – Paleontology, **16**(4), 777–786, 2 Taf.; Tulsa, Okla.
- MURRAY, J.W. (1979): Recent benthic Foraminifera of the Celtic Sea. – J. Foramin. Res., **9**(3), 193–209, 5 Tab., 15 Text-Abb.; Washington.
- MYERS, E.H. (1936): The life cycle of *Spirillina vivipara* EHRENBERG, with notes on the morphogenesis, systematics and distribution of the Foraminifera. – J. Roy. Microscop. Soc., **56**, 120–146, 3 Taf.; London.
- NETZEL, H. (1976): Die Abscheidung der Gehäusewand bei *Centropyxis discoides* (Rhizopoda, Testacea). – Arch. Protistenkunde, **118**, 53–91, 16 Taf.; Jena.
- NETZEL, H. (1977): Die Bildung des Gehäuses bei *Diffugia oviformis* (Rhizopoda, Testacea). – Arch. Protistenkunde, **119**, 1–30, 14 Taf.; Jena.
- NETZEL, H. (1983): Gehäusewandbildung durch mehrphasige Sekretion bei der Thekamöbe *Netzelia oviformis* (Rhizopoda, Testacea). – Arch. Protistenkunde, **127**, 351–381, 24 Abb.; Jena.
- NØRVANG, A. (1966): *Textilina* nov. gen., *Textularia* DEFRANCE and *Spiroplectammina* CUSHMAN (Foraminifera). – Biol. Skr., K. Dan. Vid. Selsk., **15**(3), 1–16, 2 Taf.; Kopenhagen.
- NORTON, R.D. (1930): Ecologic relations of some Foraminifera. – Scripps Inst. Oceanography Bull., Tech. Ser., **2**, 331–338.
- NUGLISCH, K. (1985): Foraminifera – Marine Mikroorganismen. – 174 S., 187 Abb.; Wittenberg Lutherstadt (Die neue Brehm-Bücherei).
- OELSCHLÄGER, J. (1988): Die Ultrastruktur der nicht-mineralisierten Schalenbestandteile bei Foraminifera unter besonderer Berücksichtigung von *Rotorbinella rosea* (d'ORBIGNY) (Rotaliidae, Foraminifera). – Tübinger Mikropaläont. Mitt., **7**, 71 S., 12 Abb., 96 Fig.; Tübingen (im Druck).
- PARKER, F.L. (1952): Foraminiferal Distribution in the Long Island Sound-Buzzards Bay Area. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., **106**, 427–462, 5 Taf.; Cambridge, Mass.
- PARKER, F.L. (1952): Foraminifera species off Portsmouth, New Hampshire. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., **106**, 391–423, 6 Taf.; Cambridge, Mass.
- PARKER, F.L. & ATHEARN, W.D. (1959): Ecology of Marsh Foraminifera in Poponesset Bay, Massachusetts. – J. Paleontol., **33**, 333–343, 1 Taf., 5 Text-Abb.; Tulsa, Okla.
- PHLEGER, F.B. & WALTON, W.R. (1950): Ecology of Marsh and Bay Foraminifera, Barnstable, Mass. – Am. J. Sci., **248**, 274–295, 2 Abb., 5 Tab., 2 Taf.; New Haven, Con.
- PHLEGER, F.B. (1952): Foraminifera Ecology off Portsmouth, New Hampshire. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., **106**, 315–390, 24 Abb., 18 Tab.; Cambridge, Mass.
- POKORNY, V. (1958): Grundzüge der Zoologischen Mikropaläontologie, 1. – 582 S., 549 Abb.; Berlin (Deutscher Verlag der Wissenschaften).
- REISS, Z. (1959): Notes on the Foraminifera from the Gulf of Eylath, Ras Muhamad and Tiran. – Seafisher Res. Stat. Bull., **20**.
- REISS, Z. (1977): Foraminiferal research in the Gulf of Elat-Aqaba, Red Sea – A review. – Utrecht Micropal. Bull., **15**, 7–25, 4 Abb.; Utrecht.
- REISS, Z. & HOTTINGER (1984): The Gulf of Aqaba: Ecological Micropaleontology. – Delta. – Bull. Geol. Instn. Univ. Uppsala, N. S., **1/2**, 75–81, 4 Abb., 6 Tab., 4 Taf.; Uppsala.
- REYMENT, R.A. (1969): *Textilina mexicana* (CUSHMAN) from the Western Niger Delta. – Bull. Geol. Instn. Univ. Uppsala, N.S., **1/2**, 75–81, 4 Abb., 6 Tab., 4 Taf.; Uppsala.
- RHUMBLER, L. (1894): Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden: II. *Saccamina sphaerica* M. SARS. – Zeitschr. f. wissensch. Zool., **57**, (I.) 433–447, (II.) 587–616, 3 Taf.; Leipzig.
- RHUMBLER, L. (1936): Foraminifera der Kieler Bucht, gesammelt von A. REMANE, II. Teil, Ammodisculinidae bis einschl. Textularinidae. – Kieler Meeresforschung, **1**, 179–242, 119 Text-Abb.; Kiel.
- RICHTER, G. (1964): Zur Ökologie der Foraminifera. I. Die Foraminifera-Gesellschaft des Jadegebietes. – Natur und Museum, **94**(9), 343–353, 14 Abb.; Frankfurt a. M.
- RICHTER, G. (1964): Zur Ökologie der Foraminifera. II. Lebensraum und Lebensweise von *Nonion depressulum*, *Elphidium excavatum* und *Elphidium selseyense*. – Natur und Museum, **94**(11), 421–430, 4 Abb., 3 Tab.; Frankfurt a. M.
- RICHTER, G. (1965): Zur Ökologie der Foraminifera. III. Verdriftung und Transport in der Gezeitenzone. – Natur und Museum, **95**(2), 51–62, 4 Abb., 3 Tab.; Frankfurt a. M.
- RICHTER, G. (1967): Faziesbereiche rezenter und subrezenter Wattensedimente nach ihren Foraminifera-Gemeinschaften. – Senck. leith., **48**(3/4), 291–335, 15 Abb., 2 Tab.; Frankfurt a. M.
- RONAI, P.H. (1955): Brackish-water Foraminifera of the New York Bight. – Contr. Cushman Found. Foramin. Res., **6**, 140–149, 1 Tab., 2 Taf.; Sharon, Mass.
- SAID, R. (1949): Foraminifera of the Northern Red Sea. – Cushman Lab. Foramin. Res., Spec. Publ., **26**, 1–44, 4 Taf.; Sharon, Mass.
- SAID, R. (1950a): Additional Foraminifera from the Northern Red Sea. – Contr. Cushman Found. Foramin. Res., **1**, 4–9, 1 Taf.; Sharon, Mass.
- SAID, R. (1950b): The distribution of Foraminifera in the Northern Red Sea. – Contr. Cushman Found. Foramin. Res., **1**(1/2), 9–29, 2 Tab., 4 Text-Abb.; Sharon, Mass.
- SALAMI, M.B. (1976): Biology of *Trochammina* cf. *T. quadriloba* HÖGLUND (1947), an agglutinating foraminifer. – J. Foramin. Res., **6**(2), 142–153, 1 Taf., 1 Text-Abb.; Washington.
- SARS, G.O. (1871): Undersøgelser over Hardangerfjordens Fauna. – Vidensk.-Selsk. Forhandl., **1871**, 246–255; Christiania.
- SCHULZE, F.E. (1875): Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt vom 21. Juli bis 9. September, 1872, I. Rhizopoden. – Komm. Unters. deutsch. Meere in Kiel, Jahresber., **2/3**, 99–114, 1 Taf.; Kiel.
- SCHWEDHELM, E. (1984): Schwermetalle und Bioelemente in Wattsedimenten zwischen Sylt und Dollart. – In: Geotagung 1984. Kurzfassungen der Vorträge und Posterausstellungen, 135–136; Hamburg.
- SIDALL, J.D. (1886): Report upon the Foraminifera of the Liverpool Marine Biology Committee district. – Proc. Lit. Phil. Soc. Liverpool, **40** (app.), 42–71.
- SILVESTRI, A. (1903): Dimorfismo e nomenclatura d'una *Spiroplecta*. Altre notizie sulla struttura della *Siphogenerina columellaris*. – Atti Pontificia Acad. Romana Nuovi Lincei, **56** (1902–1903): 59–66, 9 Taf.; Rom.
- SLAMA, D.C. (1954): Arenaceous Tests in Foraminifera – an Experiment. – Micropaleontologist, **8**, 33–34; New York.

- SLITER, W.V. (1968): Shell-material variation in the agglutinated foraminifer *Trochammina pacifica* CUSHMAN. – Tulane Stud. Geol. Paleontol., **6**, 80–84, 1 Abb.; Tulsa, Okla.
- SMITH, M.A. & KAESLER, R.L. (1970): Selection of adventitious test material by *Reophax curtus* (Foraminiferida). – J. Paleontol., **44**(5), 953–957, 4 Tab., 2 Text-Abb.; Menasha.
- SMOUT, A.H. & SUGDEN, W. (1961): New information on the foraminiferal genus *Pfenderina*. – Paleontology, **4**, 581–591, 4 Taf., 1 Text-Abb.; Tulsa, Okla.
- SOLIMAN, H.A. (1972): New Upper Cretaceous Foraminifera from Soviet Carpathian (U.S.S.R.). – Rev. Micropaléontol., **15**, 35–44; Paris.
- SOLIMAN, H.A. (1974): Composition de la muraille et structure interne de quelques Foraminifères agglutinés du Crétacé d'U.R.S.S.. – Rev. Micropaléontol., **17**(1), 45–56, 8 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Paris.
- SPINDLER, M. & RÖTTGER, R. (1973): Der Kammerbauvorgang der Großforaminifere *Heterostegina depressa* (Numulitidae). – Marine Biology, **18**, 146–159, 16 Abb.; Berlin, Heidelberg, New York.
- SPINDLER, M. (1976): Gehäuseanatomie und Ablauf des Kammerbauvorgangs bei *Heterostegina depressa* (Numulitidae, Foraminifera), Untersuchungen im Licht- und Elektronenmikroskop. – 181 S., Diss. Fakultät Biologie, Univ. Kiel; Kiel.
- SPINDLER, M. (1978): The development of the organic lining in *Heterostegina depressa* (Numulitidae: Foraminifera). – J. Foramin. Res., **8**(3), 258–261, 1 Taf.; Washington.
- STEPHENSON, W. & REES, M. (1965): Ecological and life history studies upon a large foraminiferan (*Discobotellina bipertorata* COLLINS (1958)) from Moreton Bay, Queensland; I. The life cycle and nature of the test. – Queensland Univ. Dept. Zool. Papers, **2**, 207–223, 8 Abb., 1 Taf., 2 Tab.; Brisbane, Queensland.
- TAPPAN, H. (1971): Foraminiferida. – Encyclopedia of Science and Technology, **5**, 467–475, 15 Abb.; London, New York (McGraw Hill).
- TAPPAN, H. (1976): Systematics and the Species Concept in Benthonic Foraminiferal Taxonomy. – 1st Intern. Symp. on Benth. Foramin. of Continent. Margins, Part A. Ecology and Biology, Maritime Sediments, Spec. Publ., 301–313, 11 Abb.
- TAPPAN, H. & LOEBLICH, A.R., JR. (1982): Granuloreticulosa. – In: PARKER, S.P. (Hrsg.): Synopsis and Classification of Living Organisms, **1**, 527–552, 1 Abb.; New York.
- THALMAN, E.H. (1948): Mitteilungen über Foraminiferen. VII. 30. Organisches Baumaterial der sandschaligen Foraminiferen. – Ecl. Geol. Helv., **41**(2), 366–368; Basel.
- THORP, E.M. (1935): Calcareous shallow-water marine deposits of Florida and the Bahamas. – Carnegie Inst. Wash., Pub. No. **452**, 41–119, 5 Abb., 8 Tab.; Washington.
- TOKSVAD, T. & HANSEN, H.J. (1981): A study of calcareous cement in agglutinated Foraminifera. – In: VERDENIUS, J.G., VAN HINTE, J.E. & FORTUIN, A.R. (Hrsg.): Proceedings of the First Workshop of Arenaceous Foraminifera. – 159–169, 4 Taf.; Trondheim (Continental Shelf Institute. Publ.).
- TOWE, K.M. (1967): Wall structure and cementation in *Haplophragmoides canariensis*. – Contr. Cushman Found. Foramin. Res., **18**(4), 147–151, 1 Tab., 1 Taf., 1 Text-Abb.; Bridgewater.
- UCHIO, T. (1960): Benthonic Foraminifera of the Antarctic Ocean. – Biol. Res. Japanese Antarctic Research Expedition, Spec. Publ. Seto Marine Biol. Lab., **12**, 1–20, 3 Abb., 2 Tab., 1 Taf.; Sirahama, Wakayama-Ken, Japan.
- VINOGRADOV, A.P. (1953): The elementary chemical composition of marine organisms. – Mem. Sears Found. Marine Press, **2**, 1–647; Yale.
- VOORTHUYSEN, J.H. VAN (1951): Recent (and derived Upper Cretaceous) Foraminifera of the Netherlands Wadden Sea (Tidal Flats). – Meded. Geol. Sticht., N.S., **5**, 23–32, 1 Tab., 2 Taf., 1 Kt.; S'-Gravenhagen.
- VOORTHUYSEN, J.H. VAN (1960): Die Foraminiferen des Dollart-Ems- Estuarium. – Verh. Kon. Ned. Geol. Mijnb. K. Gen., Dl. XIX: 237–269, 11 Taf.; S'-Gravenhagen.
- WARREN, A.D. (1957): Foraminifera of the Buras-Scofield Bayou Region, Southeast Louisiana. – Contr. Cushman Found. Foramin. Res., **8**(1), 29–41, 1 Abb., 2 Taf.; Sharon, Mass.
- WESTON, J.F. (1984): Wall structure of the agglutinated Foraminifera *Eggerella bradyi* (CUSHMAN) and *Karrieriella bradyi* (CUSHMAN). – J. Micropaleontology, **3**(1), 29–31, 1 Taf.; London.
- WIESNER, H. (1931): Die Foraminiferen der deutschen Südpolar-Expedition. – In: DRYGALSKI, E.V. (Hrsg.): Deutsche Südpolar-Expedition, 1901–1903. – 49–169, 24 Taf.; Berlin (W. de Gruyter & Co.).
- WILLIAMSON, W. (1858): On the Recent Foraminifera of Great Britain. – Ray. Soc. Publ., **20**, 107 S., 7 Taf., 8 Text-Abb.; London.
- WINTER, A., STOCKWELL, D. & HARGRAVES, P.E. (1986): Tintinnid agglutination of Coccoliths: A selective or random process? – Marine Micropal., **10**, 375–379, 1 Abb., 2 Tab.; Amsterdam.
- WOOD, A. (1949): The structure of the wall of the test in the Foraminifera; its value in classification. – Quart. J. Geol. Soc. Lond., **104**(2), 229–255, 3 Taf.; London.
- WORTH, R.H. (1904): Foraminifera. – In: Plymouth Marine Invertebrate Fauna. – J. Mar. Biol. Ass. U.K., **7**(2), 155–298; Plymouth.
- WRIGHT, J. (1876–1977): Recent Foraminifera of Down and Antrim. – Proc. Belfast Nat. Field Club, App., 101–105.
- WRIGHT, J. (1891): Report on the Foraminifera detained off the Southwest of Ireland during the cruise of the "Flying Falcon", 1888. – Proc. Roy. Irish Acad., Ser., **3**(1), 460–502; London.
- WRIGHT, J. (1900): The Foraminifera of Dog's Bay, Connemara. – Irish Nat., **9**, 51–55; Dublin.

Manuskript bei der Schriftleitung eingelangt am 9. Februar 1989.