

Verh. Geol. B.-A.	Sonderheft G	S. 265—287	Wien, Oktober 1965
Z. deutsch. geol. Ges. Jahrgang 1964	Band 116 2. Teil	S. 521—543	Hannover, Oktober 1965

Zur Frage der Morphologie und Systematik der Unterfamilie *Nummulitinae*

Von B. T. GOLEV *)

Mit 5 Abbildungen und 3 Tafeln

Morphologie und allgemeiner Entwicklungsplan der Skelettelemente sind die Grundlage der Systematik der Unterfamilie *Nummulitinae* sowie anderer Fossilien.

Das Fehlen von neuen ausführlichen Untersuchungen des Baues der Schalen dieser Foraminiferen hatte zur Folge, daß es heute keine einheitliche Meinung von der Größe der Unterfamilie *Nummulitinae* gibt. Verschiedene Untersucher zählen eine ganz verschiedene Anzahl von Genera zu dieser Unterfamilie, wobei sie hauptsächlich von den Arbeiten der früheren Untersucher Gebrauch machen. So haben J. GALLOWAY (1933) acht, M. GLAESSNER (1948) elf, J. SIGAL (1952) fünf, A. SMOUT (1955) sieben und PURI (1957) vier Genera zu dieser Unterfamilie gezählt.

Die Analyse der Literatur und das ausführliche Studium der Schalen der fossilen und rezenten Formen gaben uns die Möglichkeit, zur Unterfamilie *Nummulitinae* fürs erste fünf Genera zu zählen.

Nummulites LAMARCK, 1801
Operculina D'ORBIGNY, 1826
Assilina D'ORBIGNY, 1826
Operculinella YABE, 1918
Neooperculinoides GOLEV, 1961

Die ersten ausführlichen Beschreibungen des Baues der Nummuliten- und Operculinen-Schalen stammen aus der Mitte des 19. Jahrhunderts.

Fast gleichzeitig wurde der Bau des Genus *Nummulites* von N. JOLY & LEYMERIE (1848) und W. B. CARPENTER (1850) beschrieben. 1852 publizierten H. J. CARTER und dann W. B. CARPENTER (1859) die Resultate ihrer ausführlichen Untersuchungen der Operculinen-Schale. 1853 beschrieben ARCHIAC & HAIME in ihrer bekannten Monographie den Bau der Schalen von Nummuliten und Assilinen, wobei die letzteren fehlerhaft zu *Nummulites* gezählt wurden.

Von großer Bedeutung war die Monographie von DE LA HARPE (1881—1883), wo er ziemlich deutliche morphologische Unterschiede zwischen den Genera *Nummulites*, *Assilina* und *Operculina* formulierte. Die letzte große dem Bau der Genera *Nummulites* und *Assilina* gewidmete Arbeit wurde von P. ROZLOZNIK im Jahre 1927 veröffentlicht.

*) Adresse des Autors: Dozent Dr. B. T. GOLEV, Universität der Völkerfreundschaft namens P. Lumumba, Moskau, W 302, 5 Donskoj, 7.

W. B. CARPENTER (1859) untersuchte als erster die Schale des Vertreters des Genus *Operculinella*; er beschrieb dieses Genus, gab die Bilder und bezeichnete es als *Amphistegina*.

1918 revidierte H. YABE die von CARPENTER beschriebenen Formen und bezeichnete sie als neues Genus *Operculinella*.

Das Genus *Neoperculinoides* wurde von einer großen Anzahl der Autoren, insbesondere von den amerikanischen Untersuchern, unter der Bezeichnung *Operculinoides* HANZAWA beschrieben. 1961 revidierten wir morphologische Merkmale des Genus *Operculinoides* und schlugen statt dessen das neue Genus *Neoperculinoides* vor (B. T. GOLEV, 1961).

Obwohl eine große Anzahl von Arbeiten existiert, die den Fragen der Morphologie der Vertreter der Unterfamilie *Nummulitinae* gewidmet sind, sind viele Merkmale dieser Unterfamilie ungenügend untersucht; manche von ihnen sind entweder vollkommen übersehen worden oder werden falsch gedeutet. Unten untersuchen wir den Bau der Schalen der Genera *Operculina*, *Nummulites* und *Assilina*, sowie die Bedeutung der wichtigsten Merkmale für die Systematik der Unterfamilie *Nummulitinae*.

Uns standen folgende Materialien zur Verfügung: Die Fossilkollektionen des Autors aus der Krim, aus Turkmenien, von der Halbinsel Mangischlack, aus Armenien, aus den Karpaten und anderen Lokalitäten; sowie die Sammlungen der rezenten Schalen der Genera *Operculina* und *Operculinella* aus dem Indischen und Stillen Ozean, die während der Expedition des speziellen, dem Institut für Ozeanologie der Akademie der Wissenschaften gehörenden Schiffes „Witjaz“ gesammelt wurden.

Wir stellen unseren großen Dank Frau CH. M. SAIDOVA ab, die uns diese Materialien für die Untersuchung liebenswürdig überreichte.

Bei Untersuchung des Baues der *Nummulitidae*-Schalen macht man gewöhnlich eine gesonderte Beschreibung der äußeren Merkmale (der Schalenform, der Septallinienform, der Granulation), die auf der Schalenfläche zu bemerken sind, und dann eine gesonderte Beschreibung der inneren Merkmale (des Charakters der Aufrollung der Spiralen, ihrer Dicke, der Septenform und der Anzahl der Septen in einer Windung, der Kammerform, der Form und der Abmessungen der Anfangskammern bei der megalosphärischen Generation, des Maßes der Involution der Spiralplatte und der Kammerflügel), die aus den Median- und Axialschnitten zu sehen sind.

Bei der Bestimmung der Arten ist solch eine Beschreibungsordnung notwendig und bequem. Wir stellen uns die Aufgabe, die morphologischen Merkmale der Genera und die taxonomische Bedeutung dieser Merkmale zu untersuchen. Aus diesen Gründen beschrieben wir zuerst die Elemente des inneren Baues und dann erst äußere Merkmale, weil die letzteren eine Widerspiegelung des Charakters der Elemente des inneren Baues sind.

Vor der Darlegung der Resultate unserer Untersuchungen sind in diesem Zusammenhang zwei Werke von W. B. CARPENTER (1850, 1859) zu erwähnen. Beide von vielen zeitgenössischen Wissenschaftlern vergessene Arbeiten sind klassische Beispiele eingehender, mikroskopischer Untersuchungen. Gerade diese Untersuchungen wurden den Arbeiten der späteren Wissenschaftler zugrunde gelegt. Um das richtige Verständnis für die Unterschiede zwischen Genera in der Unterfamilie *Nummulitinae* zu bekommen, ist es notwendig, sich:

1. die Wechselbeziehung zwischen der Schalenwand und den Septen,
2. den Verlauf des Schalenwuchses (der Kammerbildung) und
3. die Entwicklung des Kanalsystems, des Dorsalstranges, der Granulation sowie ihrer Funktionen klarzumachen.

Sowohl in der Fachliteratur der früheren Periode als auch in der späteren Fachliteratur kann man die Schemen des Baues der Schalen der Vertreter der Unterfamilie *Nummulitinae* finden. Auf diesen Schemen aber ist entweder nur ein Teil der morphologischen Merkmale gezeigt oder es sind viele Skelettelemente falsch dargestellt und erklärt.

So unterscheidet sich der auf dem von NEMKOV gegebenen Schema eines *Nummulites* gezeigte Dorsalstrang morphologisch nicht von der Spiralplatte (G. I. NEMKOV, 1955, Abb. 4; 1956, Abb. 1; 1959, Abb. 732), während gerade dieser Unterschied das wichtigste Merkmal der Unterfamilie *Nummulitinae* ist. Außerdem ist auf seinem Schema der Bau des Kanalsystems nicht gezeigt.

Im Jahre 1957 bezeichnete H. S. PURI (1957, Textfig. 2) die Spiralplatte (die Schalenwand) als einen Dorsalstrang und gab eine fehlerhafte Darstellung des Pfeilers als eines einheitlichen, einige Windungen durchdringenden Elementes, das zwischen den Septen liegt. Den von uns unten vorgeschlagenen Schemen wurde das von W. B. CARPENTER für das Genus *Operculina* gegebene Verfahren der Darstellung (1859, table I, fig. 3) zugrunde gelegt.

Im Jahre 1948 gab D. D. BANNINK das Schema von W. B. CARPENTER wieder, leider aber ohne kritische Analyse und irgendwelche Korrekturen.

Das Studium des Schalenbaues der rezenten Formen und mancher fossiler Vertreter des Genus *Operculina* zeigte, daß sich W. B. CARPENTER den Charakter der Aufrollung der Spiralplatte unrichtig vorgestellt hatte. Auf seinem Schema sind alle inneren Windungen (außer der letzten Windung) involut; involut sind nicht nur die Platten der Windungen, sondern auch die Kammerflügel.

Es ist interessant zu bemerken, daß auf den von W. B. CARPENTER (1859, Tafel III, Fig. 1, 2, 4—9, 11, 12) gegebenen Zeichnungen der Schalen selbst (aber nicht auf dem Schema) diese Erscheinung nicht zu beobachten ist. Das von W. B. CARPENTER gegebene Schema widerspiegelt eher den Bau der Vertreter des Genus *Neooperculinoides* als den Bau der Vertreter des Genus *Operculina*.

Bei den Schalen der Vertreter des Genus *Operculina* ist die erste (selten die zweite) Windung vollkommen involut. Alle nachfolgenden Windungen sind entweder halb involut oder fast evolut. Gerade deshalb kann man auf der Fläche der Operculinen-Schalen die vorletzte Windung sowie die früheren Windungen sehen.

Um die richtige Vorstellung vom Bau der *Nummulitidae*-Schale zu bekommen, ist es vor allem nötig, sich den Charakter der Verbindung der Septen mit der Schalenwand (der Spiralplatte) klarzumachen.

In der älteren Literatur wird diese Frage nicht behandelt.

Im Jahre 1956 schrieb G. I. NEMKOV (S. 151):

„Die Septen verbreiten sich vom Pol aus in radialer Richtung, wobei sie sich dem Dorsalstrang der entsprechenden Windung und den Schalenseitenwänden anschließen.“ Das sorgfältige Studium der rezenten Operculinen- und Operculinellen-Schalen sowie der fossilen Nummuliten bewies die Fehlerhaftigkeit dieser Meinung.

Das mehrfache stufenweise Schleifen und das Photographieren der Schalen (Fig. 1) zeigten, daß sich die Septen der inneren Seite der Schalenwand nicht anschließen, sondern sie durchdringen. Die Septen, die die Wand der Windung durchdringen, erscheinen auf der äußeren Fläche der Wand, indem sie entweder eine gerade (bei den Genera *Nummulites* und *Operculinella*) oder eine unterbrochene Linie in Form der prolongierten oder rundlichen Granula (bei den Genera *Operculina* und *Assilina*) bilden. Die Erscheinungsform der Septen auf der Fläche der Windung (Septallinien) ist auf den Tafeln 1, 2 und 3 zu sehen.

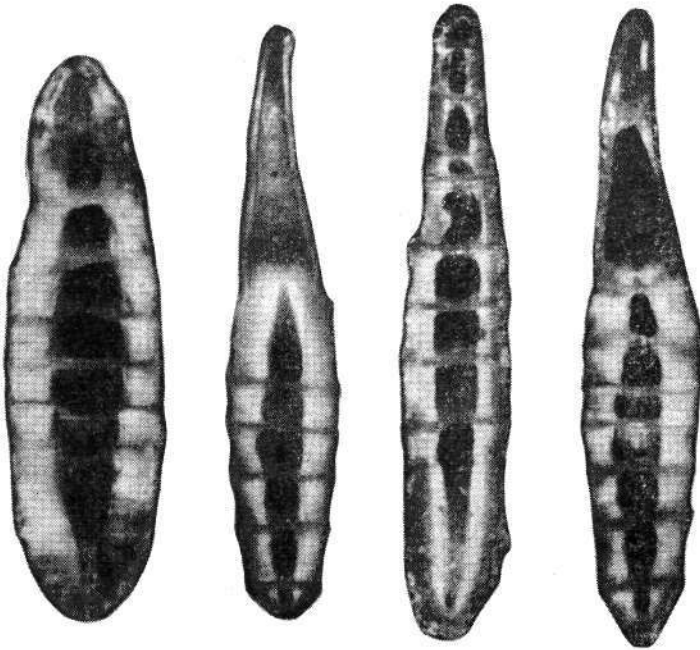


Fig. 1: Tangentialschnitte einer rezenten Schale von *Operculina complanata* (DEFRANCE), die das Durchdringen der Spiralplatte durch Septen demonstrieren.

Die Septen der Vertreter des Genus *Operculina* können als durchgehende oder unterbrochene Linien, sowie als Punkte (Granula) auf der Oberfläche der Windung erscheinen.

Eine in höchstem Maße richtige Darstellung der Verbindung zwischen den Septen und der Spiralplatte ist von W. B. CARPENTER (1859, Tafel IV, Fig. 12) gegeben worden. Die späteren Untersucher schenkten dieser Zeichnung von W. B. CARPENTER sichtlich keine Aufmerksamkeit. So hielt P. ROZLOZNIK (1927, S. 46) die Bildung der Septallinien für einen sekundären Prozeß der Ablagerung der imperforierten Substanz auf den Septen.

Bei der Erörterung des Kanalsystems werden wir zeigen, daß die *Nummulitidae*-Schale keine sekundären Elemente aufweist; alle Schalenelemente sind von Anfang bis zum Ende ihres Wachses primär.

Die Septallinien sind also keine Widerspiegelung des Septenganges auf der Fläche der Windung, sondern äußere Endungen der Septen selbst. Unserer Meinung nach spielte der Charakter der Verbindung der Septen mit der Schalenwand in der Entwicklung der Unterfamilie eine große Rolle.

Die einfachste Verbindung der Septen mit der Schalenwand ist bei den Vertretern des Genus *Nummulites* zu beobachten, dessen Septen mit ihrem ganzen äußeren Rand als eine ununterbrochene Linie auf der Oberfläche der Windung erscheinen. Bei den Vertretern des Genus *Operculina* ist das Erscheinen der Septen in Form einer durchgehenden Linie auf der Oberfläche der Windung relativ selten zu sehen. Viel öfter findet man Schalen, deren Septen in Form der profilogenen oder rundlichen Granula auf der Oberfläche der Windungen auftreten. Diese Granula sind Endungen der Septenvorsprünge (innerhalb dieser Vorsprünge gibt es Kanäle, die mit einer offenen Bohrung im Zentrum des Granulum enden). Bei solchem Septenbau ist der Verbrauch an Kalziumkarbonat geringer als im Falle des Erscheinens der Septen in Form ununterbrochener Linien auf der Oberfläche. Trotzdem nimmt die Festigkeit der Verbindung der Septen mit der Schalenwand nicht ab, weil granulaförmige Anschwellungen auf Septenvorsprüngen die Septen mit der Schalenwand befestigen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei dem geringeren Verbrauch an Kalziumkarbonat solch eine feste Verbindung zwischen Septen und Schalenwand zur Entstehung der evoluten Schale bei Operculinen, d. h. zu noch größerer Herabsetzung des Verbrauches an Kalziumkarbonat zur Bildung der Schale, führte.

Darum paßten sich Operculinen dem Medium mit vermindertem Karbonat-Gehalt des Wassers so leicht an.

Was die Rolle des Verbrauches an Kalziumkarbonat für den Bau des Gerüsts anbetrifft, so sind Operculinen-Schalen viel vollkommener als die Schalen der Vertreter anderer Genera der Unterfamilie *Nummulitinae*.

Bei den Schalen der Vertreter des Genus *Assilina* (Taf. 3) fand auch eine Vervollkommnung in Richtung der Verminderung des Verbrauches an Kalksubstanz statt, aber sie entwickelte sich anders als bei den Schalen der Vertreter des Genus *Operculina*.

Wie man auf dem gegebenen Schema sehen kann, sind die Spiralplatten der Windungen involut (seltener halbinvolut).

Von der dritten oder vierten Windung an werden die Spiralplatten in Richtung zum Pol der Schale immer dünner. Das führte zur Bildung des konkaven Zentralteiles der Schale. Die Verdünnung der Platten der Windungen in Richtung zum Pol (d. h. die Verminderung des Verbrauches an Kalziumkarbonat) ist dadurch bedingt, daß Assilinen keine Kammerflügel haben. Es bedeutet, daß von den Dorsalsträngen an bis zum Pol der Schale die Platten der Windungen dicht aneinanderstoßen. Sie bilden eine feste und ziemlich dicke, gemeinsame Schalenwand, obwohl die Platten jeder Windung im Pol dünner als auf der Peripherie wurden.

Da es keine Kammerflügel gibt, dehnen sich die Septen nicht wie beim Genus *Nummulites* bis zum Pol. Sie sind nur von den Dorsalsträngen der zwei Nachbarwindungen begrenzt, was bedeutet, daß Septalflügel fehlen. Das trug auch zur Verminderung des Verbrauches an Kalziumkarbonate bei. Die auf der Oberfläche der Schale der letzten Windung sichtbaren Septallinien sind bei allen inneren Windungen falsch. Um ihre Entstehung zu erklären, nehmen wir die dritte Windung als Beispiel. Die Septen dieser Windung durchdringen die Platte und

bilden auf der äußeren Fläche die rosenkranzförmigen Septallinien, in deren Anschwellungen sich die Ausgänge der interseptalen Kanäle befinden. Im Verlaufe des Wuchses der Platte der vierten Windung dringen die interseptalen Kanäle der Septen der dritten Windung durch die Platte der vierten Windung und erreichen deren äußere Fläche. Die Hülle dieser Kanäle ist pfeilerartig. Durch die Platte der vierten Windung, die sich mit der Platte der dritten Windung vereint, keimen also nur die Pfeiler (aber nicht Septen), die die Kanäle tragen.

Beim Anwachsen weiterer Windungen durchdringen die Pfeiler diese. Die Ränder der Pfeiler kommen miteinander in Berührung und bilden falsche Septallinien auf der äußeren Fläche. Diese falschen Septallinien spiegeln die Septenhauptumrisse der inneren Windungen wider. Wenn die Ränder der Pfeiler auf der Oberfläche der Windungen sich nicht berühren, so sind die Septalgranula (aber nicht die falschen Septallinien) zu sehen.

Aus allen oben angeführten Angaben folgt, daß fast die ganze Oberfläche der Assilinen-Schalen mit falschen Septallinien bedeckt ist. Eine Ausnahme bildet der Randteil der Schale, wo die Septenvorsprünge der letzten Windung auf der Oberfläche erscheinen und echte Septallinien bilden.

Es muß bemerkt werden, daß der Durchmesser der Öffnungen der Kanäle, die sich im Zentrum der Granula befinden, bei Assilinen viel größer ist als bei Nummuliten und Operculinen.

Gehen wir zur Betrachtung des Schalenwachses, der Septen- und Kammerbildung über. Der gesamte Bauplan der *Nummulitidae*-Schalen ist vor allem von dem Entwicklungsgrade des komplizierten Kanalsystems bedingt, das der Zirkulation des ein Kalkgerüst bildenden Protoplasmas dient.

Als Beispiel können die Operculinen genommen werden (Taf. 1). Die richtige Vorstellung der Bildung der Septen und der Schalenwand gestattet uns, die Fehler bei der Bewertung der taxonomischen Bedeutung verschiedener morphologischer Elemente und ihrer Funktionen zu vermeiden.

Im Jahre 1850 stellte W. B. CARPENTER fest, daß die Nummuliten-Schale aus perforierten und imperforierten Elementen besteht. Zu den perforierten Elementen wird allgemein die Wand, die von dünnen Rohrporen durchdrungen ist, gezählt. Zu den imperforierten Teilen zählt man Septen, Dorsalstrang und Pfeiler, die auf der Oberfläche in Form der Granula erscheinen. Nach W. B. CARPENTER (1850, S. 23) bestehen die Septen aus zwei Platten, zwischen denen es Kanaläste gibt, die W. B. CARPENTER als interseptale Räume (interseptal spaces) bezeichnete.

1852 stellte H. J. CARTER die Verbindung zwischen den interseptalen Kanälen und den Kanälen des Dorsalstranges fest und gab als erster die Erklärung des Wachstumsprozesses der neuen Septen und Kammern.

Im Verlaufe seines Studiums der Schalen der rezenten Operculinenformen setzte H. J. CARTER (1852, S. 172—173) voraus, daß der Septenwuchs mit der Entstehung des interseptalen Kanals beginnt, der seinerseits vom Dorsalstrangkanaal der vorangehenden Windung seinen Anfang nimmt.

Im Jahre 1859 schlug W. B. CARPENTER ein schlankeres Schema des Wuchses der Operculin-Schalen vor. Dieses Schema ist mit nur geringen Eränzungen auch zur Zeit gültig.

Die Kanalsysteme der einzelnen Septen verbinden sich miteinander durch zwei Kanäle auf beiden Seiten der Oberfläche des Spiraldorsalstranges (Taf. 1 d").

Diese beide Kanäle wurden von W. B. CARPENTER (1859) „Spiralkanäle“ genannt¹⁾. ROZLOZNIK (1927, S. 49, 50, Fig. 10) bezeichnete sie als „äußere Spiralkanäle“, im Gegensatz zu den „inneren Spiralkanälen“, die sich innerhalb des Dorsalstranges in der Nähe seiner Basis befinden.

Unsere Untersuchungen der rezenten Operculinen- und Operculinellen-Schalen zeigten, daß innere Spiralkanäle an einer beliebigen Stelle des inneren Teiles des Dorsalstranges liegen können (Fig. 2). Ihre Anzahl ist unbestimmt, weil sie sich verzweigen können. Die inneren Spiralkanäle sind Fortsetzungen der interseptalen Kanäle in den äußeren Septenendungen, die den Dorsalstrang bilden.

Sobald die Bildung der neuen Septen zu Ende geht, zweigen zwei Spiralkanäle von der äußeren Seite und längs des Dorsalstranges der vorangehenden Windung

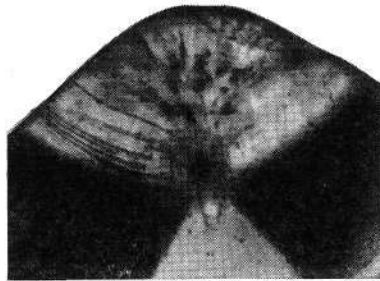


Fig. 2: Axialschnitt des Dorsalstranges einer rezenten Schale von *Operculinella cumingii* (CARPENTER). Mit den schwarzen Punkten sind Kanalöffnungen bezeichnet.

ab. In diesem Abstand, der der Länge der Kammer gleich ist, zweigen zwei die neuen Septen bildende Interseptalkanalbündel von den Spiralkanälen ab. Das Septum keimt vom Dorsalstrang der vorangehenden Windung zur Peripherie, wobei es nach hinten in Richtung zu den früher gebildeten Septen einbiegt.

Das äußere Ende des Septums wird enger. Indem es einbiegt, verläuft es spiralförmig. Nachdem das Ende des Septums eine volle Windung gemacht hat, wird es zu einem Bestandteil des Dorsalstranges.

Der Dorsalstrang stellt also kein selbständiges Element dar, sondern wird von den äußeren Septenteilen zusammengesetzt. Das Kanalsystem des Dorsalstranges stellt die Fortsetzung des interseptalen Systems dar.

Die Septen der Operculinen-Schalen wachsen hauptsächlich in Richtung zur Peripherie und, in kleinerem Maße, in Richtung zum Pol, wobei sie die Fläche der vorangehenden Windung umfassen. Bei den Assilinen (Taf. 3) beobachten wir keinen Septenwuchs in Richtung zum Pol der Schale, d. h. Septenflügel fehlen. Bei Nummuliten (Taf. 2), Operculinellen und Neooperculinoiden entwickeln sich die Septen sowohl in Richtung zur Peripherie als auch in Richtung zum Pol, in dem sie die Fläche der vorangehenden Windung umfassen und den Zentralteil der Schale erreichen.

Das Protoplasma, das aus den interseptalen Kanälen herausströmt, bildet gleichzeitig mit den Septen eine Kammerwand. Diese Kammerwand entwickelt

¹⁾ In der gegenwärtigen Fachliteratur benutzt man diesen Fachausdruck für die Bezeichnung des Raumes zwischen zwei Plattenwindungen, der von den Septen in einzelne Kammern geteilt wird. Um keine Verwirrung in dieser Frage zu stiften, schlagen wir vor, diesen Raum als „Kanal der Windung“ zu bezeichnen.

sich in Richtung zum früher gebildeten Septum, bis es sich mit ihm verbindet. Inzwischen strömt das Protoplasma aus den Kanälen des peripheren Teiles des Septums, das spiralförmig wächst und einen Dorsalstrang bildet, in Richtung zum Pol aus. Es bildet eine dünne Platte, die die Fläche der Wände aller vorgehenden Kammern, d. h. die Schalenfläche bedeckt (Fig. 3). Das Protoplasma scheint die imperforierten Elemente (Septallinien und Granula) zu umfließen.

Solch eine Wuchsart der Schalenwand (der Spiralplatte) wird von ihrem Schichtenbau bestätigt, was schon von H. J. CARTER (1852, S. 171, Taf. IV, Fig. 3) bemerkt wurde. Auf den im Axialschnitt gut sichtbaren, imperforierten Elementen ist keine Schichtigkeit zu sehen.

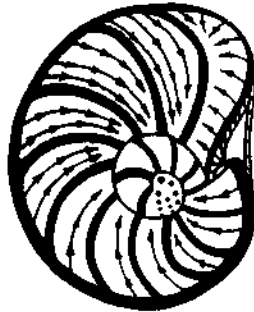


Fig. 3: Das Schema der Bildung der Spiralplatte. Mit den Pfeilen ist die Richtung der Bewegung des Protoplasmas, das die perforierte Spiralplatte während des Wuchses des letzten Septums bildet, gezeigt.

H. J. CARTER (1852, S. 170), der anfangs glaubte, daß die Kanäle der Wasserzirkulation dienen, überzeugte sich später davon, daß sie vom Plasma erfüllt sind (1861, S. 303). Als erster setzte er voraus, daß das Kanalsystem bei der Abscheidung der ganzen Kalksubstanz der Schale eine Rolle spielt.

ROZLOZNIK (1927, S. 40) teilte diese Ansichten von W. B. CARPENTER nicht. Er meinte, daß das Kanalsystem nur an der Abscheidung der imperforierten Schalenelemente teilnimmt. Nach ROZLOZNIK (1927, S. 25) könnte die Spiralplatte auch vom Plasma, das aus den Porenkanälen ausfließt, abgeschieden werden. Dieser Gesichtspunkt ist kaum annehmbar. Der Schichtenbau der Spiralplatte sowie die volle Übereinstimmung der Zahl der Schichten in der Spiralplatte mit der Zahl der Septen einer und derselben Windung ist ein Beweis dafür, daß jede Schichte der Spiralplatte vom Protoplasma des Kanalsystems im Verlaufe der Bildung des Septums geformt worden ist.

Die Porenkanäle sind, aller Wahrscheinlichkeit nach, nur für den Ausgang der Pseudopodien bestimmt, die Funktionen der Bewegung und Ernährung erfüllen.

Die imperforierte Substanz in Form rundlicher oder prolongierter Granula häuft sich während der Plasma-Zirkulation auf der äußeren Fläche der Windung um die Öffnungen der Interseptalkanäle an. Sie können sowohl auf den Septallinien als auch zwischen ihnen erscheinen.

In der Literatur existiert ziemlich verbreitet die Meinung, daß die Granula und ihre Fortsetzungen — Pfeiler — innerhalb der Schalen das sogenannte Nebenskelett (sekundäres Skelett) bilden. H. S. PURI (1957, S. 97, 101) gebraucht

beide Fachausdrücke („das Nebenskelett“ und „das sekundäre Skelett“) nicht nur für die Bezeichnung der Granula und Pfeiler, sondern auch des Dorsalstranges.

Wie oben schon gezeigt wurde, kann der Dorsalstrang kein besonderes Nebenskelettelement vorstellen, weil er von den äußeren Septenendungen während des Schalenwachses gebildet wird. Was die Pfeiler (und Granula) anbetrifft, so entstehen sie auch gleichzeitig mit dem Septennachwuchs und der Bildung der Spiralplatte und sind nur die Hülle der Kanäle. Aus diesem Grunde darf man sie nicht für Elemente des Neben- oder sekundären Skelettes halten²⁾. Die Vorstellung vom Nebenskelett bei den Foraminiferen der Unterfamilie *Nummulitidae* entstand im Zusammenhang mit der falschen Bestimmung der Funktionen der Pfeiler und Granula.

Die Untersucher sind in der Regel der Meinung, daß die Pfeiler und Granula als Mittel für die Vergrößerung der Schalenfestigkeit bei hohem Gehalt an Kalziumkarbonat im Meereswasser erschienen sind.

Das Studium der Granulation der rezenten Operculinen, Operculinellen und der fossilen Nummuliten gestattete uns, zum Schluß zu kommen, daß die Pfeiler und Granula andere Funktionen erfüllen und unter ganz anderen Bedingungen entstehen.

Vor allen Dingen muß man bemerken, daß nicht alle auf der Schalenoberfläche sichtbaren Granula Pfeilerendungen vorstellen. Die auf den Septallinien liegenden Granula der Schalen der Vertreter der Genera *Operculina*, *Assilina* und *Neoperculinoides* sind Endungen der Septenvorsprünge auf der Fläche der Windungen (Taf. 1, linke Seite). Die Septalgranula der Schalen der Vertreter der Genera *Nummulites* und *Operculinella* stellen Verdickungen der Septallinien vor, die dort gewachsen sind, wo relativ große interseptale Kanäle auf der Oberfläche erscheinen. Die Septenquerschnitte, die die Wand der Windung (die Spiralplatte) durchdringen, können im Axialschnitt der Nummuliten oft für Pfeiler gehalten werden. Diese Erscheinung ist bei den ungranulierten Arten *Nummulites atacicus* und *N. incrassatus* zu beobachten.

Die auf den Septallinien liegenden Granula (P. ROZLOZNIK bezeichnete solche Granula bei Assilinen als „Septalgranulationen“, 1927, S. 63) stellen also keine Pfeilerendungen, sondern entweder Vorsprünge oder Lokalverdickungen der Septen vor. Diese Vorsprünge und Verdickungen entstehen infolge des Erscheinens der interseptalen Kanäle auf der Oberfläche. Um die Öffnung dieser Kanäle lagert sich die imperforierte Substanz in Form der Granula ab.

Außer den Septalgranula sind oft die zwischen den Septallinien liegenden Granula vorhanden. Ein Teil von ihnen ist spiralförmig angelegt und befindet sich immer über den Dorsalsträngen der früheren Windungen. Diese Granula („Spiralgranulationen“ nach P. ROZLOZNIK) sind Pfeilerendungen, darin es einen Kanal gibt, der vom Spiralkanale des Dorsalstranges seinen Anfang nimmt.

²⁾ Ebenso wie K. ZITTEL gebraucht P. ROZLOZNIK (1927, S. 39) noch einen Fachausdruck — „das Zwischenskelett“, —, der für die Bezeichnung der imperforierten Schalenelemente, d. h. des Dorsalstranges, der Scheidewände und der Pfeiler, dient.

Nach unserer Meinung dürfen die Fachausdrücke „Zwischenskelett“, „Nebenskelett“ und „Sekundäres Skelett“ bei der Beschreibung der *Nummulitidae*-Morphologie überhaupt nicht gebraucht werden.

Andere Granula, die zwischen den Septallinien (aber nicht über den Dorsalsträngen der früheren Windungen) liegen, entstehen auf ganz andere Art und Weise. Wie schon von W. B. CARPENTER (1850, 1859) bemerkt wurde, erscheinen manche von den interseptalen Kanälen innerhalb der Kammern auf beiden Septenseiten. Andere Kanäle, die von den interseptalen Kanälen abzweigen, bedecken die innere Fläche der Spiralplatte (P. ROZLOZNIK, 1927, S. 55, Fig. 13). Es gibt auch Kanäle, die, unserer Meinung nach, in die Spiralplatte im Verlaufe ihres Wuchses eindringen. In der Regel sind sie perpendikulär zur Septenebene angeordnet.

In einigen Fällen haben sie eine blinde Endung und bilden Quertrabekulen („trabécules transverses“, BOUSSAC, 1911, S. 6). In anderen Fällen biegen die trabekularen Kanäle in einiger Entfernung vom Septum ein und erscheinen auf der äußeren Fläche der Windung. Die Hülle dieser Kanäle sieht wie Kegel oder Pfeiler aus, die auf der äußeren Fläche der Windungen mit den zwischen den Septen liegenden Granula enden.

Solche Pfeiler können sowohl innerhalb der Spiralplatte, d. h. von den trabekularen Kanälen, als auch von der inneren Fläche der Spiralplatte, wo die Abzweigungen der von P. ROZLOZNIK entdeckten, interseptalen Kanäle liegen, beginnen.

Es ist uns gelungen, mit Hilfe von gefärbtem Wasser die Anordnung der Elemente des Kanalsystems und ihr Zusammenwirken in den rezenten Operculinen und Operculinellen-Schalen zu verfolgen. Dabei sägt man ein Stück der Schale aus, um einen Teil der Axial- und Äquatorialfläche erreichbar zu machen. Wir führten unter dem Binokular einen Tropfen gefärbten Wassers zum Dorsalstrang der letzten Windung. Das Wasser bewegte sich durch die Kanäle des Dorsalstranges nach beiden Seiten und durch die interseptalen Kanäle in Richtung zur Basis der Septen und drang in die Schalensubstanz ein.

Das wiederholte Einführen des Wassers zeigte, daß es sich durch die interseptalen Kanäle zum vorangehenden Dorsalstrang und von da immer weiter zum Zentrum bewegt.

Die Flüssigkeit bewegte sich zum Zentrum auch durch die Kanäle der Septenflügel (bei Operculinellen); dabei stellte es sich heraus, daß die Kanäle der Nachbarsepten (sowie jene der Septen selbst) mit jenen der Zentralgranula verbunden sind.

Die interseptalen Kanäle einer Windung der Operculinellen vereinigen sich in ein einheitliches System im Zentrum (über die Septenflügel) und auf der Peripherie (über die Kanäle des Dorsalstranges). Das Kanalsystem der Nummuliten hat einen gleichartigen Bau. Die Kanalsysteme verschiedener Windungen kommunizieren in der Äquatorfläche durch die interseptalen Kanäle und die Kanäle der Dorsalstränge.

Was die Schalenoberfläche anbetrifft, so erschien die gefärbte Flüssigkeit aus allen Öffnungen, die sowohl auf den Septallinien als auch im Zentrum der Granula liegen. Nachdem die Flüssigkeit, die sich durch die Äquatorfläche bewegte, das Zentrum erreicht hatte, begann sie auch durch die Kanäle des Zentralpfeilers zu steigen.

Die Resultate der Untersuchungen zeigen, daß alle interseptalen Schalenelemente, darunter auch die Pfeiler, ein Kanalsystem, das mit der Umwelt verbunden ist, haben. Gerade das Vorhandensein der Kanäle in den Pfeilern, aber nicht ihre imperforierte Substanz, übte einen entscheidenden Einfluß auf die Ent-

wicklung der *Nummulitidae* aus. Die imperforierte Substanz der Pfeiler innerhalb der porigen Spiralplatte trägt natürlich zur Befestigung der Schale bei; diese Funktion der Pfeiler ist aber nicht primär, sondern sekundär.

Unter Berücksichtigung der oben angeführten Angaben muß man die Entwicklung des Kanalsystems und besonders die Entstehung der Pfeiler mit den Kanälen bei den Vertretern der verschiedenen Genera und Arten der *Nummulitidae* anders als früher erklären. Man hat oben schon erwähnt, daß viele Forscher Pfeiler und Granula für das zusätzliche Skelett halten, dessen Erscheinen vom Kalküberschuß im Meereswasser bedingt ist.

Wir meinen, daß die Entstehung der Pfeiler in erster Linie in der Vergrößerung der Anzahl der Kanäle, die zur Verbesserung der Kommunikation mit der Wasserumgebung beiträgt, Ausdruck gefunden hat; aus dieser Umgebung zieht das Protoplasma das Kalziumkarbonat heraus, das für den Bau des Skeletts verwendet wird.

Das intensivere Herausziehen des Kalkes aus dem Wasser ist nicht vom Überschuß, sondern eher vom Mangel an Kalziumkarbonat im Wasser bedingt.

Der Organismus verändert oder vervollkommnet seinen Bau nur in dem Falle, wenn der früher existierende Bau das normale Funktionieren des Organismus unter den neuen Umweltverhältnissen nicht gewährleisten kann.

Das Erscheinen der Pfeiler (d. h. der zusätzlichen Kanäle) bei Nummulitidaen ist gerade als solch eine Vervollkommnung oder Anpassung zu betrachten. Es scheint eine für alle phylogenetischen Gruppen gemeinsame, untere, kritische Grenze des Kalziumkarbonatgehaltes des Wassers existiert zu haben, unter der das interseptale System und das Spiralsystem den normalen Schalenwuchs schon nicht mehr gewährleisten. Unter diesen Bedingungen beginnt die Bildung des zusätzlichen Kanalsystems (der Pfeiler).

Das bei jeder phylogenetischen Gruppe auf bestimmter Entwicklungsstufe entstandene, zusätzliche Kanalsystem verwandelte sich während der Evolutionsentwicklung allmählich in ein gewöhnliches Organismuselement. Es erhielt sich sogar in den Fällen, wenn die Lebensbedingungen normal wurden, d. h. wenn der Kalkgehalt des Wassers wieder stieg.

Wir kennen keine Beispiele, daß ungranulierte Arten von granulierten Arten abstammen. Manchmal aber verschwindet im Verlaufe der individuellen Schalenentwicklung die Granulation der letzten Windungen (z. B. bei solchen Arten, wie *Nummulites partsi* und *N. gallensis*). Diese Erscheinung wurde schon von A. HEIM bemerkt (A. HEIM, 1908). Sie ist auf folgende Weise zu erklären. Entsprechend dem gewöhnlichen, schon für die gegebene Art typischen Schema, entsteht in den Anfangswindungen das zusätzliche Kanalsystem. Beim weiteren Wuchs können einzelne Individuen auf die Veränderungen der Umweltbedingungen sehr schnell reagieren. Wenn das Meerwasser in hohem Maße kalksaturiert ist, ist das Kanalsystem nicht mehr nötig und es beginnt gegen Ende des Lebenslaufes, d. h. in einer oder zwei letzten Windungen, langsam zu verschwinden.

Die Exemplare, in deren letzten Windungen die Granulation abnimmt oder ganz verschwindet, sind in der Regel unter den normal granulierten Einzelwesen einer und derselben Art sehr selten zu treffen. Aller Wahrscheinlichkeit nach waren solche Einzelwesen mit regressiven Merkmalen, die infolge sehr schneller Reaktion auf die Veränderung der physikalisch-chemischen Umweltbedingungen entstanden sind, „fruchtlos“, darum nahmen sie am Gesamtprozeß der Evolution des Zweiges nicht teil. Ein Beweis dafür ist das Fehlen von Übergangsformen

granulierter zu ungranulierten Arten, d. h. von Arten mit zusätzlichem Kanalsystem zu Arten ohne solches. Das Verschwinden des zusätzlichen Kanalsystems könnte als wahrer Rückschritt in der *Nummulitidae*-Evolution betrachtet werden, was mit dem Gesetz der unumkehrbaren Entwicklung der Organismen in Widerspruch stehen würde.

Wir sollen die Granulation natürlich für ein Artmerkmal halten, wobei die Übergangsformen zwischen den granulierten und ungranulierten Arten existieren werden, die als Unterarten der granulierten Arten bestimmt werden sollen. Die Erscheinung der Granulation stellt eine neue Evolutionsetappe dar.

Es sind einige Worte zur Anordnung der Granula auf der äußeren Fläche der Windungen zu sagen.

In letzter Zeit mißt H. SCHAUB (1951, 1962) dem Charakter der Anordnung der Granula bei den Nummuliten-Schalen große Bedeutung bei.

Die früher unternommene Untersuchung der Schalen der granulierten Nummuliten (B. T. GOLEV & K. L. CHLOPONIN, 1960) sowie das Studium des Kanalsystems führte uns zur Schlußfolgerung, daß die spiralförmige Lage der Granula, die sich über den Dorsalsträngen der inneren Windungen befinden, charakteristisch für alle granulierten Arten wäre. Das ist damit zu erklären, daß bei der Bildung des zusätzlichen Kanalsystems der Kanal, der von dem auf dem Dorsalstrang liegenden Spiralkanal ausgeht und perpendicular zur Fläche der Spiralplatte angeordnet ist, sich als der kürzeste erweist. Dieser Kanal stellt die kürzeste Verbindung des zusätzlichen Kanalsystems mit der Umwelt dar, und darum entstehen die Pfeiler vor allem über dem Dorsalstrang der vorangehenden Windung. Deshalb finden wir spiralförmig angeordnete Granula bei Vertretern aller granulierten Arten. Aller Wahrscheinlichkeit nach verwirklicht sich die intensivste Protoplasma-Bewegung durch diese kurzen Kanäle, was die größere Ablagerung der imperforierten Substanz um die Öffnung des Kanals und die Bildung der größeren, spiralförmig angeordneten Granula zur Folge hat.

Während des Anwachsens immer neuer Windungen über diesen Granula können ganz neue Pfeiler entstehen, die auch spiralförmig angeordnete Granula auf der Oberfläche der neuen Windungen bilden werden. Manche Granula werden von den Septen der neuen Windung durchkreuzt werden, und die interseptalen Kanäle werden dann mit den Granula-Kanälen kommunizieren. Bei reichlicher Granulation zwischen den Septallinien ist die spiralförmige Lage der Granula etwas schwächer ausgedrückt; man kann sie aber immer bemerken.

Unter Berücksichtigung der durchgeführten Analyse der morphologischen Schalelemente versuchen wir die Hauptrichtung der Entwicklung der Unterfamilie *Nummulitinae* wiederzugeben.

Trotz der Kompliziertheit des Schalenbaues der Vertreter des Genus *Nummulites* sind sie am primitivsten (Taf. 2). Die Involution der Windungen sowie die Erscheinung der Septenränder in Form einer ununterbrochenen Linie auf der äußeren Fläche der Spiralplatte bedingten einen großen Aufwand an Kalziumkarbonat für den Schalenbau.

Unter den Bedingungen eines verminderten Kalkgehaltes des Wassers bestand die Haupttendenz der Entwicklung in der Vergrößerung der Anzahl der Ausgänge der Kanäle auf der äußeren Schalenfläche, was zur Bildung der Granulation führte. Das Aussterben des Genus *Nummulites* im Oligozän war aller Wahrscheinlichkeit nach durch das starke Absinken des Kalkgehaltes des Wassers in den Becken der Nummuliten-Provinzen bedingt.

Die Anpassung der Vertreter des Genus *Assilina* an den geringeren Kalkgehalt des Wasser führte zum Verschwinden der Kammerflügel sowie zur Verdünnung der Spiralplatten in den Mittel- und Zentralabschnitten der Windungen. Das Fehlen der Kammerflügel bei Assilinen wurde schon von P. ROZLOZNIK (1927, S. 23. 89, Fig. 33) bemerkt. Er schrieb darüber, daß anfängliche Windungen involut, mittlere Windungen halbevolut und äußere Windungen völlig evolut wären.

Die Untersuchung der *Assilina exponens*-Schalen und der Vertreter anderer Arten zeigte, daß einige Exemplare völlig involute Spiralplatten in allen Windungen haben können. Bei anderen Exemplaren sind die Spiralplatten der mittleren und letzten Windungen halbinvolut. Es gelang uns nicht, völlig evolute Windungen der Spiralplatte aufzufinden.

Die Stärke der Spiralplatten der Assilinen-Schalen nimmt in allen Windungen in Richtung zum Zentrum ab. Die Festigkeit der Schale im Zentrum wird aber nicht kleiner. Das Fehlen der Kammerflügel führte zur Verschmelzung der dünnen Spiralplatten, zu einer kontinuierlichen, ziemlich dicken Schalenwand, die über der Anfangskammer liegt. Außerdem unterstützten die vorhandenen Pfeiler (bei den Assilinen in größerem Maße als bei den Vertretern anderer Genera) die Befestigung der Schale. Diese Pfeiler entstanden über den Septen aller inneren Windungen. Indem sie in jeder Windung wuchsen, durchdrangen sie die Spiralplatten und verbanden diese fest miteinander. Dabei wurde natürlich auch ihre Hauptfunktion, d. h. die Verbesserung der Verbindung des Protoplasmas mit der Umwelt durch Vergrößerung der Anzahl der Ausgänge der Kanäle zur äußeren Schalenfläche, erfüllt.

Die fehlenden Kammerflügel (also Septalflügel) sowie die Verdünnung der Spiralplatten in Richtung zum Zentrum (Taf. 3) führten dazu, daß für den Bau der Assilinen-Schalen weniger Kalziumkarbonat als für den Bau der Nummuliten-Schalen erforderlich war.

Solch morphologische Anpassungen an den verminderten Kalkgehalt des Wassers scheinen zur Entstehung des Genus *Assilina* im oberen Paleozän geführt zu haben. Später, im Laufe des ganzen Eozäns, „vervollkommneten“ sich aber die Assilinen-Schalen nicht. Sowohl die früheren als auch die späteren Assilinen-Schalen haben, im ganzen betrachtet, den gleichen Bau. Gerade die Unfähigkeit der Assilinen-Schalen, sich durch verstärktes Entziehen des Kalziumkarbonates aus dem Wasser besser anzupassen, führte zum völligen Aussterben der Assilinen an der Grenze Obereozän—Oligozän, nachdem der Kalkgehalt des Wassers in den Meeresbecken bedeutend abgenommen hatte.

Das Genus *Operculina*, dessen Vertreter im Paleozän (oder sogar in der Oberkreide) erschienen sind und bis heute existieren, besitzt die vollkommenste Schale (Taf. 1).

Der Bedarf an Kalziumkarbonat, das für den Bau der Schalen gebraucht wird, war bei den Operculinen geringer als bei den Assilinen. Am Anfang ihres Wuchses rollten sich die Spiralplatten involut auf. In den nachfolgenden Windungen werden die Spiralplatten und Kammerflügel im allgemeinen halbinvolut. Bei den Operculinen gibt es überhaupt keine völlig evoluten Windungen. Die Spiralplatte jeder nachfolgenden Windung umfaßt ungefähr ein Drittel oder die Hälfte der vorangehenden Windung; deshalb sind die inneren Windungen auf der Schalenoberfläche teilweise sichtbar.

Die Ursache des geringeren Verbrauches an Kalziumkarbonat besteht bei Operculinen nicht nur in der unvollständigen Umfassung der Windungen und der Verkürzung der Septalflügel. In bedeutendem Maße verändert sich auch der Septenbau. Auf der äußeren Oberfläche der Windung können nicht ganze Septenränder erscheinen. Sie können auch keine ununterbrochenen Septallinien (wie bei den Nummuliten) bilden. Dort, wo sich die Septen mit der Spiralplatte verbinden, dringen nur die Septenvorsprünge, die interseptale Kanäle tragen, ins Innere der Spiralplatte ein. Diese Septenvorsprünge erscheinen in Form der Septalgranula auf der äußeren Fläche der Windungen (Taf. 1, linke Seite der Abbildung). Trotz des geringeren Verbrauches an Kalziumkarbonat verbinden die auf der Oberfläche erscheinenden Septalgranula bei solchem Septenbau die Septen mit der Spiralplatte sehr fest.

Noch interessanter ist die Erscheinung, die darin besteht, daß auf der Fläche der verschiedenen Windungen der Schale eines und desselben Exemplars bald ununterbrochene Septallinien, bald Septalgranula vorhanden sind. Das bedeutet, daß sogar einige Einzelwesen zur Reaktion auf Veränderungen des Kalziumkarbonatgehaltes fähig waren. Bei genügendem Kalziumkarbonatgehalt des Wassers kann das ganze Septum durch die Spiralplatte keimen und auf der Oberfläche eine ununterbrochene Septallinie bilden. Bei herabgesetztem Kalziumkarbonatgehalt keimen nur die Septenvorsprünge, die Septalgranula bilden. Gerade diese Gabe der Operculinen, auf die Veränderungen des Kalziumkarbonatgehaltes des Wassers schnell zu reagieren, scheint ihr Bestehen vom Paleozän bis heute zu bedingen.

Betrachten wir in aller Kürze zwei Genera, die von uns zur Unterfamilie *Nummulitinae* gezählt werden. Es handelt sich um die Genera *Operculinella* und *Neooperculinoides*.

Eine gute Darstellung der Schalen der Vertreter des Genus *Operculinella* wurde von W. B. CARPENTER (1859, Taf. V, Fig. 13—17; Taf. VI, Fig. 6) gegeben, der diese Form aber fälschlich zum Genus *Amphistegina* zählte.

Im Jahre 1918 revidierte H. YABE die von W. B. CARPENTER beschriebenen Formen und bestimmte sie als das neue Genus *Operculinella*.

In allen ihren Windungen (außer der letzten) unterscheidet sich die Schale des Genus *Operculinella* von der Schale des Genus *Nummulites* fast nicht. Für die erste sind breite Kammerflügel und eine dicke Spiralplatte typischer als für die letztere. Der Hauptunterschied der Operculinellen-Schalen von den Nummuliten-Schalen ist aber das Vorhandensein der stark verflachten letzten Windung, deren Höhe stark zunimmt, so daß sie größer als der Durchmesser aller vorangehenden Windungen ist.

In ihrer letzten Entwicklungsstufe wird die letzte Windung halbinvolut oder schwach involut. Die Septen der letzten Windung biegen sich nach hinten um den Zentralteil der Schale herum (Fig. 4) ein. In allen Windungen erscheinen die Septen auf der äußeren Fläche in Form ununterbrochener Linien, wodurch sich die Operculinellen von den Nummuliten nicht unterscheiden.

Die kennzeichnenden Hauptbauzüge dieses Genus, die uns erlauben, seine Vertreter von anderen *Nummulitidae* zu unterscheiden, sind schon beschrieben (B. T. GOLEV, 1961). Es muß nur bemerkt werden, daß die Schale des Genus *Operculinella*, die nach dem Prinzip der Nummuliten-Schalen gebaut ist, in der letzten Windung die Bauzüge der Operculinen bekommt.

In derselben Arbeit (B. T. GOLEV, 1961) wurde auch der Bau der Schale des Genus *Neoperculinoides* besprochen. Die Hauptmerkmale dieses Genus sind folgende:

1. Alle Windungen der Spiralplatte (außer der letzten Windung) sind involut.
2. Die letzte Windung der Spiralplatte ist evolut oder schwach involut (Fig. 5).
3. Die Kammerflügel aller Windungen sind halbinvolut.
4. Die Form der Kammern und der Septen sowie die Vergrößerung des

Spiralschrittes und der Erscheinungscharakter der Septen auf der äußeren Fläche der Windungen in Form der Septalgranula beim Genus *Neoperculinoides* fallen mit denen des Genus *Operculina* zusammen.

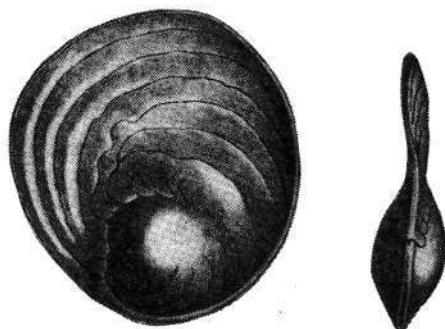


Fig. 4: *Operculinella cumingii* (CARPENTER). Die Abbildungen sind der wissenschaftlichen Arbeit VON W. B. CARPENTER (1859, Taf. V, Fig. 17) entnommen.

Die oben untersuchten Hauptelemente und der Bau der Schalen der Vertreter der Unterfamilie *Nummulitinae* zeugen davon, daß *Nummulites*, *Assilina*, *Operculina*, *Operculinella* und *Neoperculinoides* selbständige Genera sind. Wir streifen hier die Frage der Benennung der Genera nicht, weil dies vor kurzem von H. SCHAUB (1961) schon getan worden ist. Wir haben nur an der Morphologie der Schalen, die die Basis der Systematik ist, Interesse gehabt. Es zeigte sich, daß die Morphologie bei allen fünf Genera verschieden ist; diese Genera haben aber doch gemeinsame Merkmale genug, um in eine Unterfamilie vereinigt zu werden. Dabei wurde die allgemeine Entwicklungsrichtung der Nummulitidae natürlich in Betracht gezogen. Gerade darum kann man W. S. COLES (1959) Meinung nicht beistimmen, der vorgeschlagen hat, die Genera *Operculinella*, *Operculinoides* (= *Neoperculinoides*) und *Assilina* (= *Planocamerinoides*) zu liquidieren, wobei die beiden ersten Genera seiner Meinung nach zum Genus *Operculina*, das letzte zum Genus *Nummulites* (= *Camerina*) gezählt werden sollen.

Im Jahre 1960 schlug W. S. COLE vor, auch das Genus *Operculina* zu liquidieren und nur das Genus *Nummulites* (= *Camerina*) zu lassen.

Zum Schluß kann man folgendes sagen:

1. Bei allen Genera gibt es prinzipiell gleiche Wechselbeziehungen zwischen den Septen und der Spiralplatte. Die Septen durchdringen die Spiralplatte und erscheinen auf der Oberfläche der Windungen, wobei sie entweder Septallinien oder Septalgranula bilden.

2. Die Erscheinung der Granulation zwischen den Septallinien ist das Resultat der Bildung des zusätzlichen Kanalsystems, das das intensivere Herausziehen des Kalziumkarbonates, das für den Schalenbau gebraucht wird, möglich macht.

3. Die Entstehung der Granulation ist durch Reduktion des Kalziumkarbonatgehaltes des Wassers bedingt, während früher die Meinung existierte, daß sie mit dem Steigen des Kalziumkarbonatgehaltes des Wassers in Verbindung stünde.

4. Die Pfeiler, Granula und der Dorsalstrang sind keine zusätzlichen oder sekundären Skelettelemente; sie entstehen gleichzeitig mit der Bildung der Septalplatte und der Septen infolge der Entwicklung des Kanalsystems.

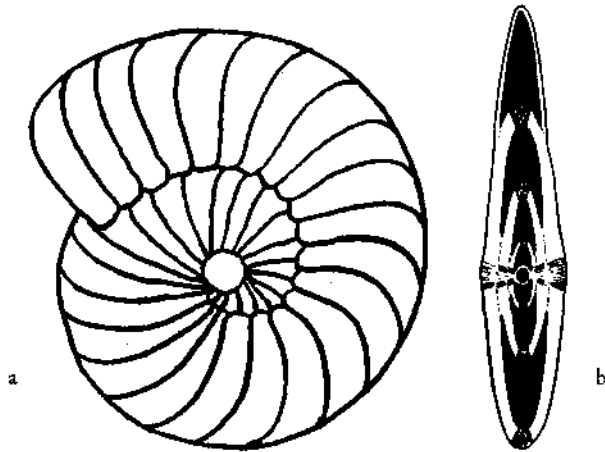


Fig. 5: Das Schema des Baues der Schale des Genus *Neoperculinoides*: a — äußere Fläche; b — Axialschnitt.

Wir haben keine Möglichkeit, in diesem Artikel die Fragen der Phylogenie der Nummulitiden zu streifen. In großen Zügen stellen wir uns die Entwicklung dieser Unterfamilie auf folgende Weise vor.

Keiner von den oben untersuchten Vertretern ist Ahne aller übrigen Genera, weil sie die gleiche anfängliche Entwicklungsstufe haben. Bei allen Genera sind die beiden ersten Windungen involut und sehr oft asymmetrisch aufgerollt. Wie schon viele Untersucher bemerkt haben, scheinen die *Nummulitidae* von Formen mit spiralkegelförmiger Schale abzustammen.

Wir sind geneigt, das Genus *Amphistegina* oder seinen problematischen Vorfahren für die Stammform der *Nummulitidae* zu halten. Unserer Meinung nach ist das Genus *Amphistegina* ein Sammelgenus; es muß ausführlich studiert und vielleicht in einige Genera geteilt werden. Aller Wahrscheinlichkeit nach zweigten die einzelnen Nummulitiden-Genera von irgendwelchen Vertretern der Gruppe *Amphisteginidae* in den verschiedenen Zeitperioden ab (in der Oberkreide das Genus *Nummulites*, im Paleozän oder wahrscheinlich in der Oberkreide das Genus *Operculina*, im oberen Paleozän das Genus *Assilina*).

Die Entstehung der Genera *Operculinella* und *Neoperculinoides* im Eozän stellt die Erscheinung des Parallelismus in der Unterfamilie *Nummulitinae*

dar. Auch diese Genera zweigen von den *Amphisteginidae* ab. Bei ihrer individuellen Entwicklung zeigen die Operculinellen-Schalen sowie die Nummuliten-Schalen den involuten Bau. In ihrer Schlußentwicklungsstufe aber erscheint bei der Schale des Genus *Operculinella* eine hohe, flache Windung mit halbinvoluter Aufrollung (wie beim Genus *Operculina*). In der anfänglichen Entwicklungsstufe ähnelt die Schale des Genus *Neoperculinoides* der Schale des Genus *Nummulites*. Aber schon in den mittleren Windungen werden die Kammerflügel kürzer und halbinvolut. Die letzte Windung ist schwach involut und fast evolut. Der Bauplan der Schale des Genus *Neoperculinoides* ist dem Bauplan des Genus *Operculina* noch näher als dem des Genus *Operculinella*.

Die allgemeine Entwicklungsrichtung der *Nummulitidae* steht mit ihrer Anpassung an das Absinken des Kalziumkarbonatgehaltes des Wassers, d. h. dem kleineren Verbrauch an Kalziumkarbonat für den Schalenbau, in fester Verbindung. Diese Anpassung bedingt:

1. Die Entwicklung der halbinvoluten Aufrollung bei allen Genera außer beim Genus *Nummulites*.
2. Die Veränderung des Baues der Septen, die nicht als ununterbrochene Linie, sondern als Septalgranula auf der Oberfläche der Spiralplatte erscheinen.
3. Die Entstehung des zusätzlichen Kanalsystems in Form der zwischen den Septallinien liegenden Granulation.

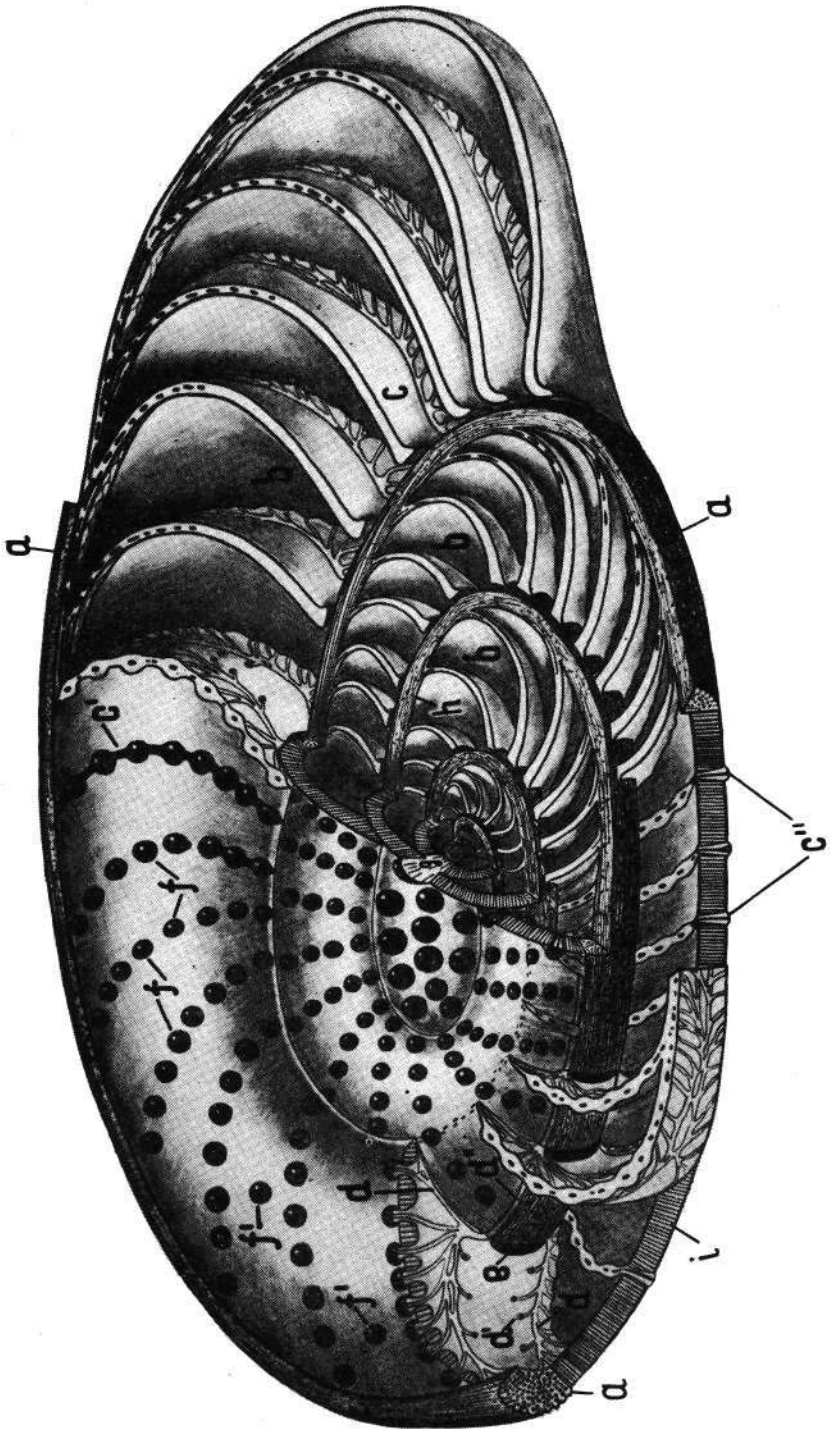
Literatur

- ARCHIAC, A., & HAIME, J., 1853: Description des animaux fossiles du groupe nummulitique de l'Inde, précédée d'un résumé géologique et d'une monographie des Nummulites. Paris.
- BANNINK, D. D., 1948: Een monografie van het genus *Operculina* d'ORBIGNY 1926. Leiden.
- BOUSSAC, J., 1911: Études paléontologiques sur le Nummulitique Alpin. Mém. pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France. Paris.
- CARPENTER, W. B., 1850: On the microscopic structure of *Nummulina*, *Orbitolites* and *Orbitoides*. — Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. VI, London.
- CARPENTER, W. B., 1859: Researches on the Foraminifera. — Philosoph. Transact. Royal Soc. of London, Vol. 149.
- CARTER, H. J., 1852: On the form and structure of the shell of *Operculina arabica*. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 2, Vol. X, London.
- CARTER, H. J., 1861: Further observations on the structure of Foraminifera and on the larger fossilised forms of Scinde etc., including a new genus and species. — Ann. a. Mag. Nat. Hist., Ser. III, Vol. 8, p. 309. London, 1861.
- COLE, W. S., 1959: Names of and variation in certain Indo-Pacific camerinids. — Bull. Amer. Paleont., Vol. 39, N. 181.
- COLE, W. S., 1960: The genus *Camerina*. — Bull. Amer. Paleont., Vol. 41, No. 190.
- GALLOWAY, J. J., 1933: A manual of Foraminifera. BLOOMINGTON.
- GLAESSNER, M. F., 1948: Principles of Micropalaeontology. Melbourne University Press.
- GOLEV, B. T., 1961: O rode *Operculinoides* HANZAWA. — Woprosy mikropaleontol., wyp. 5 Isd. Akad. nauk SSSR, Moskwa.
- GOLEV, B. T., 1961: Über die Gattung *Operculinoides* HANZAWA. Fragen der Mikropaläontologie. 5. Ausgabe, Verlag der Akademie der Wissenschaften der UdSSR, Moskau.
- GOLEV, B. T., & CHLOPONIN, K. L., 1960: O nomenklaturje i otlitschitelnych priskanach nje-kotorych granulirowannyh nummulitow. — Wopr. mikropaleontol., wyp. 4, Isd. Akad. nauk SSSR, Moskwa.
- GOLEV, B. T., & CHLOPONIN, K. L., 1960: Über die Nomenklatur und die Unterscheidungsmerkmale einiger granulierter Nummuliten. Fragen der Mikropaläontologie. 4. Ausgabe, Verlag der Akademie der Wissenschaften UdSSR, Moskau.

- HARPE, PH. DE LA, 1881—1883: Etude des Nummulites de la Suisse, et revision des especes Pœocènes des genres Nummulites et Assilina. — Mem. de la. Soc. Paléont. Suisse, Vol. VII, VIII, X, Genève.
- HEIM, ARN., 1908: Die Nummuliten- und Flyschbildungen der Schweizer Alpen. — Abhandl. schweizerischen paläontolog. Gesellschaft, Bd. XXXV, Zürich.
- JOLY, N., & LEYMERIE, A., 1848: Mémoire sur les Nummulites, Considérées zoologiquement et géologiquement. — Mém. d. l'Acad. Sciences. Toulouse.
- NEMKOV, G. I., 1955: Nummulyty i orbitoidy Pokutsko-Marmaroschkich Karpat i Severnoj Bukowiny. Materialy po biostratigrafii zapadnych oblastej Ukrainskoj SSR, Gosgeoltechisdat, Moskwa.
- NEMKOV, G. I., 1955: Die Nummuliten und Orbitoiden der Pokutsk-Marmaros-Karpaten und der nördlichen Bukowina. Unterlagen über die Biostratigraphie der westlichen Gebiete der Ukrainischen Sowjetrepublik, Verlag Gosgeoltechisdat, Moskau.
- NEMKOV, G. I., 1956: Morfoložitscheskije osobennosti strojenija rakowiny nummulitow i ich snatschenije dlja sistematiki. — Trudy MGRI, tom. XXIX, Moskwa.
- NEMKOV, G. I., 1956: Die morphologischen Besonderheiten des Aufbaues der Nummulitenschalen und ihre Bedeutung für die Systematik. — Arbeiten des MGRI, Band XXIX, Moskau.
- NEMKOV, G. I., 1959: Semeistwo *Nummulitidae* CARPENTER, 1859. Osnowy paleontologii. Prosteischije. Isd. Akad. nauk SSSR, Moskwa.
- NEMKOV, G. I., 1959: Die Familie der *Nummulitidae* CARPENTER, 1859. Grundlagen der Mikropaläontologie. Die Einzeller. Verlag der Akademie der Wissenschaften UdSSR, Moskau.
- PURI, H. S., 1957: Reclassification, structure and evolution of the Family *Nummulitidae*. — J. Paleontol. Soc. India, 2.
- ROZLOZSNIK, P., 1927: Einleitung in das Studium der Nummulinen und Assilinen. — Mitt. aus dem Jahrbuch der Kgl. Ung. Geol. Anst., 26. Bd. Budapest.
- SCHAUB, H., 1951: Stratigraphie und Paläontologie des Schlierenflysches mit besonderer Berücksichtigung der paleocänen und untereocänen Nummuliten und Assilinen. — Schweiz. Paläont. Abhandl., Bd. 68, Basel.
- SCHAUB H., 1961: Über die Genusnamen der Nummulitidae: *Nummulites*, *Assilina* und *Operculina*. — Eclogae geol. Helvetiae, Vol. 54, No. 2, Basel.
- SCHAUB, H., 1962: Über einige stratigraphisch wichtige Nummuliten-Arten. — Eclogae geol. Helvetiae, Vol. 55, No. 2, Basel.
- SIGAL, J., 1952: Orde des Foraminifera. Traite de Paléontologie, t. I, Masson, Paris.
- SMOUT, A. H., 1954: Lower Tertiary Foraminifera of the Qatar Peninsula. — British Natur. Hist. Mus., Vol. 70.
- YABE, H., 1918: Notes on *Operculina*-rocks from Japan with remarks the „Nummulites“ *cumingii* Carpenter. — Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Ser. 2 (geol.), Vol. 4, No. 3, Sendai.

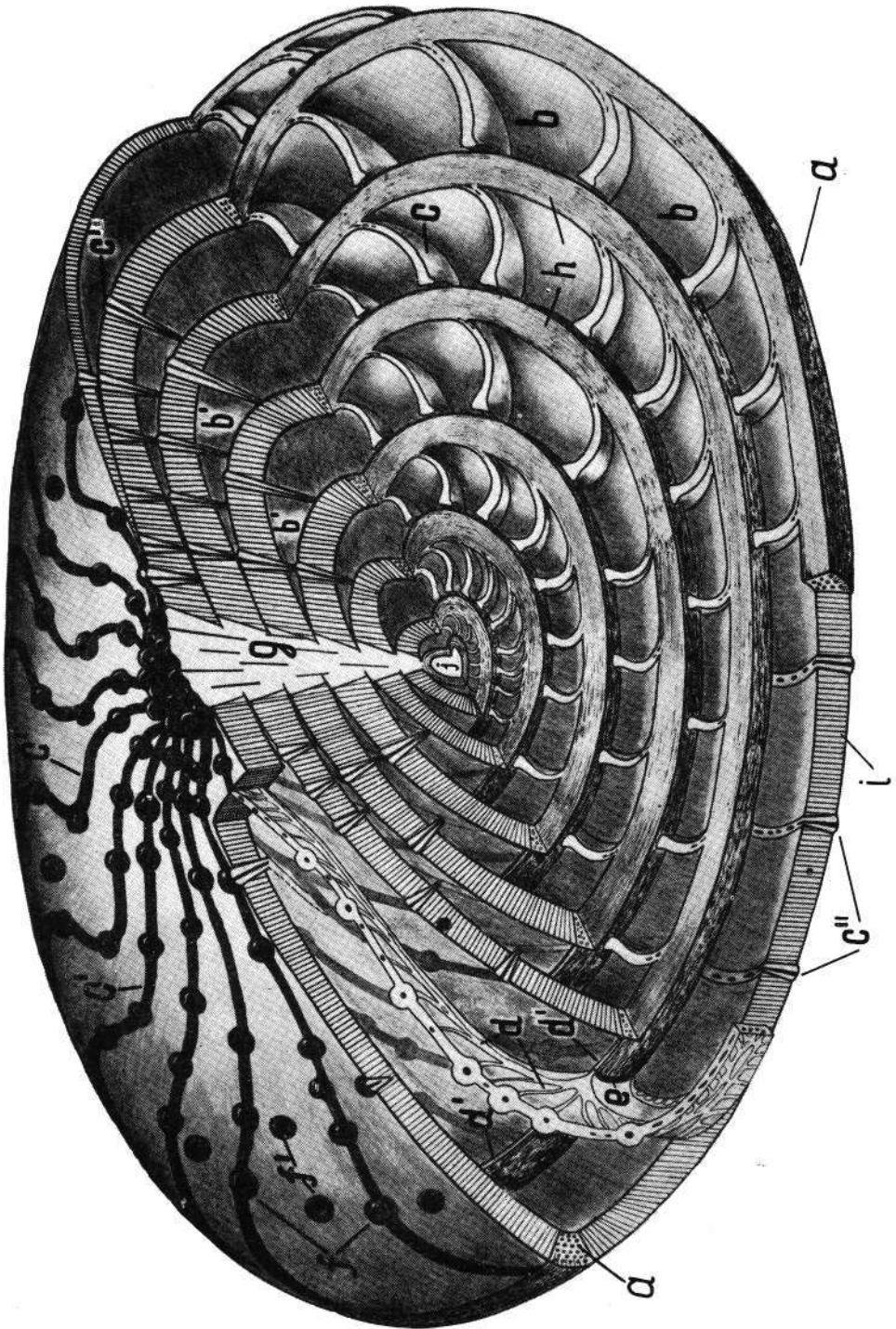
Tafel 1: Der Bau der Schale des Genus *Operculina*.

- a — Dorsalstrang
- b — Kammern
- c — Septen
- c^I — Septallinien
- c^{II} — Querschnitt der die Wand der Windung durchdringenden Septen
- d — interseptale Kanäle
- d^I — die auf der Oberfläche der Septen innerhalb der Kammern erscheinenden Öffnungen der interseptalen Kanäle
- d^{II} — Spiralkanal
- e — Apertur
- f — Septalgranula
- f^I — zwischenseptale Granula
- g — Zentralpfeiler
- h — Spiralstreifen
- i — Schalenwand



Tafel 2: Der Bau der Schale des Genus *Nummulites*.

- a – Dorsalstrang
- b – Kammern
- b^l – Kammerflügel
- c – Septen
- c^l – Septallinien
- c^{ll} – Querschnitt der die Wand der Windung durchdringenden Septen
- d – interseptale Kanäle
- d^l – Spiralkanal
- e – Apertur
- f – Septalgranula
- f^l – zwischenseptale Granula
- g – Zentralpfeiler
- h – Spiralstreifen
- i – Schalenwand
- j – Anfangskammer



Tafel 3: Der Bau der Schale des Genus *Assilina*

- a - Dorsalstrang
- b - Kammern
- c - Septen
- c^J - Querschnitt der die Wand der Windung durchdringenden Septen
- d - interseptale Kanäle
- d^I - Spiralkanal
- e - Apertur
- f - Septalgranula
- f^I - die Wände der Windungen durchdringende Pfeiler
- g - Zentralpfeiler
- h - Spiralstreifen
- i - Schalenwand
- j - Anfangskammer

