Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Ein Beitrag zur Phylogenie der Thalamophoren.

Von

Kurt Hucke.

(Hierzu 2 Textfiguren.)

„Die sicherste Führerin zur Erkenntnis der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Thalamophoren ist die Paläontologie."

Schaudinn (in Zool. Centralbl. II S. 209).

Jedem, der sich eingehender mit dem Studium der Thalamophoren beschäftigt hat, und der die einschlägige Literatur kritisch betrachtet, muß es auffallen, wie häufig im Laufe der Zeit die systematische Anordnung der Vertreter dieser Tierklasse gewechselt hat. Fragen wir nach dem Grunde dieser merkwürdigen Erscheinung, so müssen wir ihn wohl hauptsächlich in unserer mangelhaften Kenntnis der Phylogenie dieser mikroskopischen Wesen suchen, denn jedes natürliche System einer Tiergruppe wird durch die Phylogenie ihrer Vertreter begründet und gestützt.

Nun sollte man zwar annehmen, daß die phylogenetischen Verhältnisse gerade der Thalamophoren gut bekannt seien, da rezentes Material eingehend untersucht und fossiles in seltener Reichhaltigkeit und teilweise vorzüglicher Erhaltung vorhanden ist. Ja man kann wohl mit Recht behaupten, daß keine Tierklasse sich in so reicher Arten- und Individuenzahl in so frühe Epochen der Erdgeschichte zurückverfolgen läßt, wie gerade die der Thalamophoren. Indessen, es gibt unter den Thalamophoren Formen, die völlig isoliert dastehen und keinerlei Anschluß an andere Familien zulassen, während anderer-

seits, und dieser Fall ist der häufigere, der Möglichkeiten, Übergänge aufzustellen, viel zu viele sind, so daß man Gefahr läuft. äußere Ähnlichkeiten im Schalenbau, die sich durch Konvergenz erklären, für Kriterien natürlicher Verwandtschaft zu halten. So erklärt es sich, daß man lange von den phylogenetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Gattungen der Thalamophoren nichts oder nur wenig wußte, und die Systematik lediglich auf der Basis der mehr oder minder willkürlichen Beurteilung des Schalenbaues stand.

Sehen wir von einer Arbeit Schwager's (9)[1]) ab, die sich nur darauf beschränkt, eine Übersicht der zeitlichen Aufeinanderfolge des paläontologischen Auftretens der Thalamophorengenera zu geben. so verdanken wir Neumayr (14) den ersten Versuch, die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Thalamophoren klarzustellen. Er suchte nachzuweisen, daß die Kammerzahl, die Art der Perforation und das Schalenmaterial nicht in dem Umfange als Klassifikationsprinzipien anwendbar seien, wie es vordem, besonders durch d'Orbigny, geschehen war. Neumayr legte mehr Gewicht auf die geometrischen Formen der Schale und unterschied danach vier Grundtypen, die er sämtlich auf die Astrorhiziden zurückzuführen suchte. Bald darauf stellte Haeckel im ersten Bande seiner systematischen Phylogenie einen vollständigen Stammbaum der Thalamophoren auf (17, S. 191) und gründete darauf ein System, das erste, welches auf phylogenetischer Grundlage beruhte und daher Anspruch auf Natürlichkeit erheben konnte.

Auf den grundlegenden Arbeiten Neumayr's und Haeckel's fußte Rhumbler (18). Er nahm zunächst den bereits erwähnten Gedanken, alle Thalamophoren von den Sandschalern herzuleiten. wieder auf. Ferner führte er aber eine neue Betrachtungsweise ein. die den Bau der Thalamophoren nach mechanischen, man könnte sagen technisch-konstruktiven, Grundsätzen beurteilte. Indem Rhumbler das Festigkeitsprinzip als treibende Kraft für die aufsteigende Entwicklung des Schalenbaues hinstellte, gewann er gleichzeitig einen Maßstab für die Beurteilung der Höhe der Entwicklungsstufe eines Thalamophorengenus.

Man hatte nun einen einheitlichen Gesichtspunkt, nach welchem ein Stammbaum der Foraminiferen aufgestellt werden konnte, und damit war ein wichtiger Schritt getan, der sich in seinen Konsequenzen als äußerst fruchtbringend erwies. Rhumbler gelang es

[1]) Die eingeklammerten Ziffern beziehen sich auf den Literaturnachweis am Schluß der Arbeit.

Digitized by Google

nämlich, aus seinem Prinzip den Satz abzuleiten, daß das biogenetische Grundgesetz nicht allgemein auf den Schalenbau der Thalamophoren angewendet werden dürfe (18, S. 63). Er zeigte, daß der Embryonalteil der Schale mancher Thalamophoren, der sog. biformen Arten, auf einer höheren Entwicklungsstufe stehe, d. h. nach einem im mechanischen Sinne vollkommeneren Aufwindungsmodus gebaut sei als das Wachstumsende, obwohl man nach dem biogenetischen Grundgesetz gerade das Gegenteil erwarten sollte; denn bei höheren Tieren hatte man immer beobachtet, daß Neuerwerbungen ontogenetisch später auftreten als die ererbten Eigenschaften. Als eine wesentliche Stütze dieser Entdeckung muß es angesehen werden, daß es Rhumbler gelang (21, S. 175 ff.), Gründe für ihre Erklärung beizubringen: konnte man doch nicht annehmen, daß die Natur ohne zwingende Gründe von einem so allgemeinen und, man könnte sagen, logisch selbstverständlichen Gesetz Ausnahmen zulasse. In diesem Lichte betrachtet, bildet die phylogenetisch abfallende Schalenontogenie der biformen Arten, abgesehen von ihrem allgemeinen Interesse, ein wichtiges heuristisches Moment zur Auffindung verwandtschaftlicher Beziehungen unter den Thalamophoren, indem der Embryonalteil der Schale das Ziel, das Wachstumsende den Ausgangspunkt der Entwicklung zu erkennen gibt.

Fassen wir kurz zusammen: Neumayr's Abhandlung war im wesentlichen destruktiv, sie rechnete mit den veralteten Einteilungsprinzipien ab. Rhumbler begann wieder aufzubauen. Die mechanischen Grundsätze des Gehäusebaues waren der leitende Gesichtspunkt für seinen Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren.

Die in der Einleitung erwähnten Arbeiten bezweckten die Aufstellung allgemeiner Leitsätze für die Konstruktion eines Stammbaumes der Thalamophoren und legten ihre Phylogenie in großen Umrissen dar: sie waren vorwiegend theoretischen Charakters. Im Gegensatz dazu gewährte eine Arbeit von Haeusler (15) zum ersten Male einen Einblick in den tatsächlichen Werdeprozeß eines Thalamophorengenus. Mit Rücksicht auf unsere folgenden Erörterungen wollen wir zunächst etwas näher auf die Ergebnisse der Abhandlung Haeusler's eingehen.

Haeusler fand im oberen Lias von Banbury (Oxfordshire) eine Reihe von Ophthalmidien und Spirolokulinen, die zum großen Teil biform entwickelt waren und eine so große Variabilität zeigten, daß ihr Charakter als Übergangsformen unverkennbar zutage trat. Gleichzeitig mit ihnen kam *Nodobacularia tibia* (Parker und Jones)

vor, und es gelang Haeusler ohne Mühe, die gefundenen Formen so in einer Reihe anzuordnen, daß eine lückenlose Kette von Entwicklungsstufen entstand, die von *Nodobacularia tibia* zu *Ophthalmidium* einerseits und *Spiroloculina* andererseits hinüberleitete. Neben dieser interessanten Aufdeckung der Entwicklungsgeschichte von *Spiroloculina* und *Ophthalmidium* gab Haeusler in derselben Arbeit noch die phylogenetische Ableitung von *Nubecularia* aus *Ophthalmidium* mit Hilfe der Zwischenform *Ophthalmidium nubeculariforme* Haeusler. Die von Haeusler seiner Arbeit beigegebenen Figuren sprechen eine so beredte Sprache, daß an der Richtigkeit der im Text niedergelegten Ansichten kein Zweifel bestehen kann.

Wir können es uns nicht versagen, die erwähnten Befunde Haeusler's vom Standpunkte der Rhumbler'schen Ideen aus noch eingehender zu betrachten und einige ergänzende Bemerkungen dazu zu geben. Was zunächst den Ausgangspunkt der Entwicklung, das Genus *Nodobacularia*, angeht, so wird dies von Rhumbler phylogenetisch auf *Nodosinella* zurückgeführt (18, S. 85) und dadurch der Anschluß an die Sandschaler nach rückwärts hin erreicht. Die Entstehung der biformen Spezies erklärt sich folgendermaßen. Die ursprünglich gerade oder nur wenig gekrümmte *Nodobacularia tibia* begann sich spiralig einzurollen und so zu einem höher entwickelten Bauplan überzugehen. Dabei blieb das Wachstumsende anfangs noch gestreckt, weil zunächst die erste Schalenanlage einer größeren Festigkeit bedurfte, die späteren, größeren und widerstandsfähigeren Kammern aber vor der Hand noch nach dem alten Bauplane angelegt werden konnten und erst allmählich aus der geraden in die spiralige Form übergingen. Die so entstandenen biformen Entwicklungsstufen, z. B. *Ophthalmidium walfordi* Haeusler, zeigen deutlich die phylogenetisch abfallende Schalenontogenie, indem die letzten Kammern (oft nur eine) einen Rückschlag zur Ahnenstufe der *Nodobacularia tibia* bilden. Allmählich verloren aber diese bischofsstabähnlichen Formen ihren Übergangscharakter, gaben die Biformität auf und schlugen nun zwei verschiedene Entwicklungswege ein. Der erste, zu *Spiroloculina* führend, ist gekennzeichnet durch das Auftreten langgestreckter Formen, deren Gestalt durch einen regelmäßigen Wechsel in der Richtung des Kammerwachstums an zwei einander gegenüberliegenden Punkten der Schale (sog. miliolinides Wachstum) bedingt wird. Der zweite Weg ist bezeichnet durch mehr oder minder runde Exemplare und endigt in dem Genus *Nubecularia*.

Die Zweckmäßigkeit des Baues der Spirolokulinen, welche die Kammermündungen an zwei einander gegenüberliegenden Stellen

der Schale in der erwähnten Weise abwechselnd anlegen, muß man darin suchen, daß so eine feste Achse geschaffen wird, an deren beiden Seiten sich die Kammern entlangziehen. Die nebenstehende Figur A versucht diese Verhältnisse anschaulich zu machen. Wir werden weiter unten auf eine ganz analoge Erscheinung bei Gelegenheit der Besprechung von *Biloculina* stoßen. Hier sei nur noch erwähnt, daß bereits Burbach (13) vor Haeusler aus dem Lias des großen Seeberges bei Gotha mehrere Ophthalmidien und Spirolokulinen beschrieb, die ebenfalls eine sehr variable Gestalt besaßen und daher auch Burbach den Gedanken nahelegten, phylogenetische Schlüsse aus ihnen zu ziehen. Indessen das Fehlen von *Nodobacularia tibia* in dieser Schicht brachte Burbach auf eine falsche Fährte. Er leitete *Ophthalmidium* von *Cornuspira* ab, ein Versuch, der seit dem Erscheinen der Haeusler'schen Arbeit als mißlungen gelten muß.

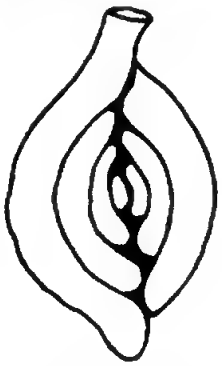


Fig. A.

Die soeben besprochene Arbeit von Haeusler hat mir als Vorbild gedient bei einer Untersuchung, über die ich jetzt näher berichten will. Ich werde den Befunden Haeusler's ganz analoge Beobachtungen an die Seite stellen, die ich an geschlämmtem Thalamophorenmaterial machen konnte, das aus der Ziegeleigrube am Galgenberg bei Hildesheim stammt. Der Ton, der hier zur Ziegelfabrikation verwendet wird, gehört der Zone des *Stephanoceras* (*Macrocephalites*) *macrocephalus* und somit der Tiefstufe des oberen braunen Jura an. Es gelang mir, Vertreter der Thalamophorenfauna dieser Schicht in einer Reihe anzuordnen, die ganz wie bei der Haeusler-schen Arbeit die stufenweise Umwandlung eines Genus in ein anderes erkennen läßt. Und zwar handelt es sich hier um die phylogenetische Entwicklung der Gattung *Cornuspira*. Die beigegebene Textfig. B (p. 39) bringt die Abbildungen einiger Hauptstufen der in Rede stehenden phylogenetischen Reihe. Wir wollen an der Hand der Figuren versuchen, uns ein Bild von dem vorliegenden Entwicklungsprozeß zu machen, vorher jedoch noch betreffs des Erhaltungszustandes bemerken, daß fast alle Thalamophoren des erwähnten Fundortes ganz oder teilweise mit Eisenkies ausgefüllt sind. Diese Einlagerungen von Eisenkies, die Rhumbler (16) eingehend beschrieben und erklärt hat, machen die damit behafteten Objekte für die mikroskopische Beobachtung mit durchfallendem Licht undurchsichtig. Die in unserem Falle in Betracht kommenden Sandröhren erscheinen daher

schwarz, bei der Beobachtung mit auffallendem Licht dagegen metallglänzend.

Der bereits angedeutete Entwicklungsprozeß, der nunmehr beschrieben werden soll, nimmt seinen Ausgang von einer sandschaligen Form, *Tolypammina vagans* (Brady) (12, t. 24 f. 1 u. 2). Diese Spezies bildet eine einfache Röhre, deren Embryonalteil geschlossen ist. Das Wachstum erfolgt durch Anlagerung und Verkittung von Sandkörnern an dem offenen Röhrenende und ist ein kontinuierliches Trichterwachstum. Die Zunahme des Röhrendurchmessers mit dem Alter des Tieres ist gering, häufig sogar ganz unmerklich. Das Tier lebt angeheftet auf dünnen Plättchen aus Kalk (Trümmer von Molluskenschalen) und zeigt in seinen unregelmäßigen Windungen noch keinerlei Gesetzmäßigkeit des Baues. Diese recht primitive Form, durch Fig. B, 1 dargestellt, konnte auf verschiedene Weisen zu einem festeren und damit in der Entwicklung höher stehenden Bauplan übergehen. Es konnte entweder das sog. Knäuelwachstum eintreten, wobei sich die Röhre regellos, wie Garn zu einem Knäuel, aufwickelt, oder spiralige Einrollung in einer Ebene stattfinden. Die Spirale kommt bei sehr vielen Gattungen der Thalamophoren vor, erfreut sich aber auch sonst in der gesamten organischen Welt einer weiten Verbreitung, man denke nur an die Schalen der Mollusken. Die Vorteile des spiraligen Wachstums liegen außer in der größeren Festigkeit in der Verkleinerung der Oberfläche und der Ersparnis an Baumaterial, wie wir weiter unten sehen werden.

Der erste der beiden angedeuteten Wege, das Knäuelwachstum, ist in dem vorliegenden Falle der *Tolypammina vagans* nicht eingeschlagen worden. Dies läßt sich wohl darauf zurückführen, daß diese Art des Wachstums dem Atmungsbedürfnis nicht genügend Rechnung trägt, da die innersten Windungen völlig von der Kommunikation mit der Außenwelt abgeschlossen werden würden. *Tolypammina vagans* ging also zur spiraligen Einrollung über. Es ist von großem Interesse an den einzelnen Übergangsstadien zu verfolgen, wie nach mannigfachem Tasten und Probieren sich der reinspiralige Bildungstypus entwickelt hat. Zunächst trat eine sehr merkwürdige Erscheinung auf. Man sieht nämlich, wenn man eine Röhre vom Anfang bis zum Ende auf ihrem Linienzuge verfolgt, wie plötzlich in der Wachstumsrichtung ein Umbiegen um 180° eintritt (Fig. B, 2). Den Schlüssel zur Erklärung dieser zunächst unverständlichen Erscheinung liefert die Beobachtung, daß die erwähnten Umkehrpunkte ziemlich in gerader Linie nebeneinander liegen. Man wird so unwillkürlich zu der Vermutung geführt, daß ursprünglich die Nähe

des Randes des Kalkplättchens, auf dem das Tier lebte, die Umkehr der Röhre bedingte. Später vererbte sich diese eigenartige Bauart,

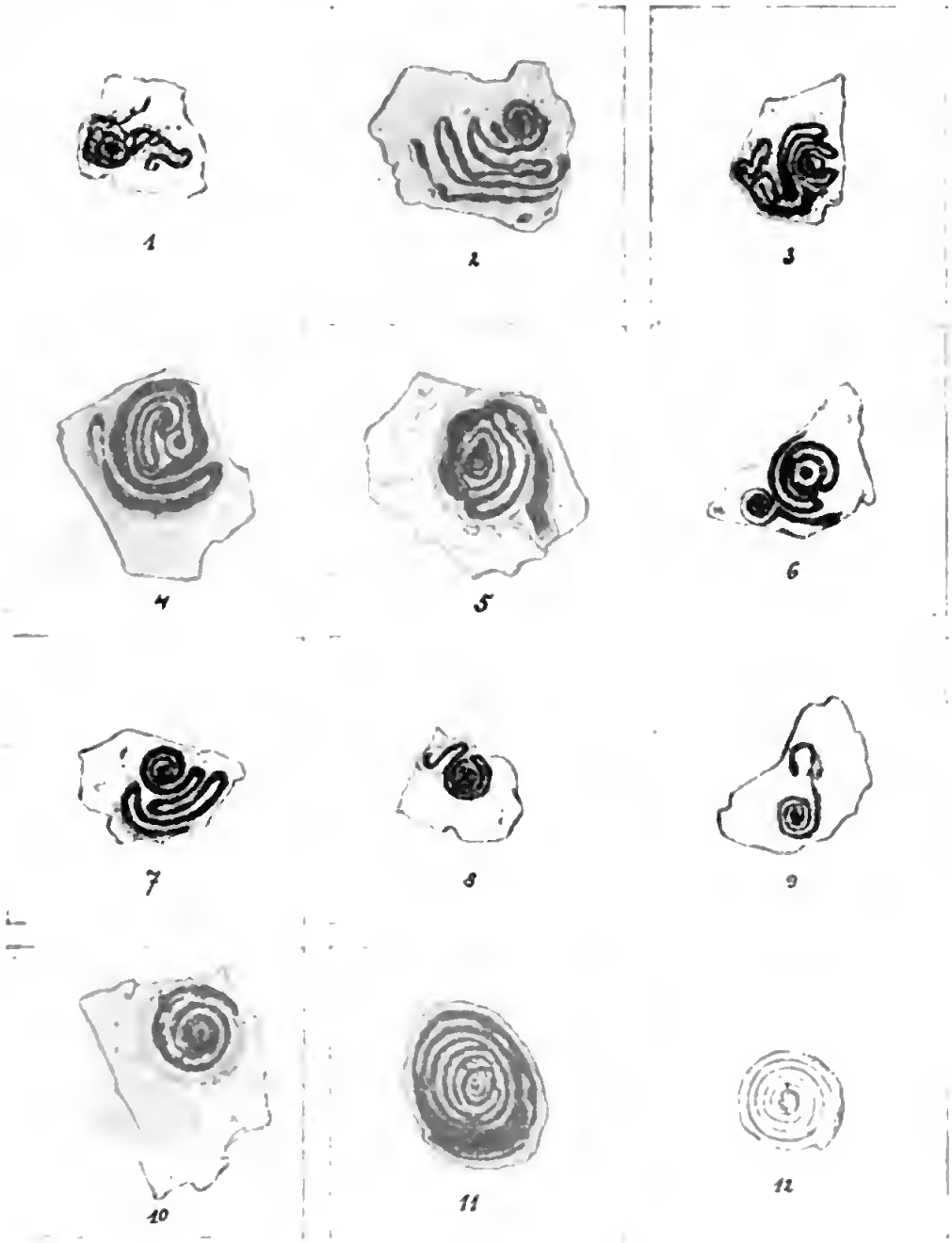


Fig. B.

und nun machte die Natur aus der Not eine Tugend: die Wand der vorher angelegten Röhre wurde, gewissermaßen auf dem Rückwege,

als seitlicher Schutz benutzt. Bei Fig. B, 2 ist dies noch nicht geschehen, bei Fig. B, 3—5 jedoch tritt es deutlich hervor. Dies und der allmählich sich der Kreisform nähernde Umriß waren die beiden ersten Schritte in der Entwicklung nach aufwärts.

Bis hierher kann, wie wir sehen, von einem eigentlich spiraligen Wachstum noch nicht die Rede sein. Dennoch liegen die Anfänge desselben schon vor. Jedenfalls mußte sich die Bauart der in Fig. 3—5 dargestellten Exemplare bewähren, weil sie gegen früher nicht zu unterschätzende Vorteile bot: Der sich der Kreisform nähernde Umriß enthielt bei gleicher Länge des Perimeters einen größeren Flächenraum als die unregelmäßig gebildeten Anfangsformen. Das innige Anschmiegen späterer Röhrenteile an früher angelegte Partien desselben Tieres brachte Ersparnis an Baumaterial mit sich, weil die bereits vorhandene Röhrenwand bei Weiterbau zum Teil mitbenutzt werden konnte. Andererseits wurde aber auch die Festigkeit vermehrt und die der Umgebung dargebotene Angriffsfläche verkleinert. Vorher nämlich war jede Röhre nach beiden Seiten und nach oben ungeschützt, jetzt aber blieb nur noch die Oberseite frei. Nur ein Nachteil war noch zu beseitigen: die mehr oder minder scharfen Ecken, die durch jene eigenartige Bauweise entstanden waren, welche in dem oben geschilderten plötzlichen Richtungswechsel des Wachstums bestand. Jeder Vorsprung an Körpern bildet einen Angriffspunkt für Kräfte, die zu Zerstörungen an dieser Stelle Veranlassung geben können. Die Notwendigkeit, die erworbenen Vorteile, Materialersparnis und vermehrten Schutz bei größerer Festigkeit, zu erhalten, scharfe Ecken dagegen zu vermeiden, führte konsequenterweise zur spiraligen Bauart. Nur diese konnte sich aus den vorhandenen Bedingungen mit immer größerer Bestimmtheit herausbilden.

Wie Rhumbler (21) nachgewiesen hat, bedarf der Embryonalteil der Thalamophorenschale besonderer Festigkeit zur Erhaltung seiner Existenz. Diese Tatsache bildet den Grund für das Auftreten von Neubildungen am Embryonalende. So trat auch in dem von uns behandelten Falle der spiralige Bau zuerst in der Jugend auf. Das Wachstumsende dagegen kehrte zunächst noch zu der alten Bauart zurück: es entstanden biforme Exemplare mit phylogenetisch abfallender Schalenontogenie. Fig. B, 6—9.

Allmählich verlor sich aber dieser unzweckmäßige Atavismus am Wachstumsende und es blieb der rein spiralig ausgebildete Bau übrig (Fig. B, 10). Um von dieser Form zu *Cornuspira* zu kommen.

ist nur noch ein Schritt nötig: Wechsel des Schalenmaterials.[1]) Der Wechsel im Baumaterial bedeutet natürlich wieder eine Vervollkommnung der Schale, welche von der Festigkeitsauslese aufgegriffen und allgemein durchgeführt wurde. Fig. B, 11 hat bereits eine Kalkschale, zeigt aber noch nicht den charakteristischen Typus einer *Cornuspira*, sondern dürfte noch als Übergangsglied zu der letztgenannten Gattung anzusehen sein. Fig. B, 12 endlich stellt eine echte *Cornuspira* dar, die ich mit *Cornuspira orbicula* Tq. und Berth. (6, t. 11 f. 12) identifiziert habe.

Mit *Cornuspira orbicula* ist höchstwahrscheinlich *Spirillina tenuissima* Gümbel (2, t. 4 f. 12) aus dem Malm identisch, welche Schwager etwas später im Lias wiederfand und als *Cornuspira tenuissima* (Gümbel) abbildete (3, t. 2 f. 5). Da nun *Spirillina* perforiert ist, *Cornuspira* dagegen nichtporöse Schalenwände besitzt, so müssen wir annehmen, daß *Cornuspira tenuissima* (Gümbel), im Lias noch unperforiert, die Perforation wahrscheinlich aus Gründen des Atmungsbedürfnisses erworben hat und im Malm in dieser vollkommeneren Ausbildung nun als *Spirillina* auftrat. Wir fassen also *Cornuspira* als eine Vorstufe von *Spirillina* auf. Bei der früheren Einteilung der Thalamophoren in Perforata und Imperforata wurden somit im vorliegenden Falle nahe Verwandte getrennt und an ganz verschiedenen Stellen des Systems untergebracht. Es ist interessant, festzustellen, daß dieser Mißstand bereits ziemlich früh erkannt wurde. Schon Zwingli und Kübler (4, S. 45) wollten *Spirillina* und *Cornuspira* nicht als zwei verschiedene Genera gelten lassen und hielten den Mangel oder das Vorhandensein der Perforation nur für ein Merkmal zur Unterscheidung der Spezies. Aber auch Steinmann (11, S. 38, Anm. 17) erkannte die Zusammengehörigkeit von *Spirillina* und *Cornuspira* und konnte sich nicht entschließen, beide von einander zu trennen — ein für den damaligen Stand der Systematik der Thalamophoren immerhin kühner Schritt.

Es könnte den Anschein haben, als sei es meine Absicht gewesen, *Cornuspira orbicula*, also Fig. B, 12, aus Fig. B, 11 direkt abzuleiten. Dies lag mir jedoch ganz fern. Sollte ich eine *Cornuspira*-Spezies angeben, die unserer durch Fig. B, 11 dargestellten Übergangsform nahe steht, und welche daher als ihr direkter Nachkomme gelten könnte, so würde ich vielmehr *Cornuspira numismalis* (Terq.

[1]) Der Übergang von der Sandschaligkeit zur Kalkschaligkeit ist durchaus nichts Ungewöhnliches. Sehen wir von fossilen Beispielen für diese Erscheinung ab, so sind es besonders rezente Textulariden, die bald in kalkschaliger bald in sandschaliger Schalentextur auftreten.

Digitized by Google

und Berth.) (6, t. 11 f. 13) oder *Cornuspira infraoolithica* Tq. (I, 3. mém. oolith. t. 25 f. 13) nennen. Da diese Formen aber in der untersuchten Tonschicht, aus der die Exemplare für unsere Abbildungen stammen, nicht vorkommen, sondern nur *Cornuspira orbicula*, so habe ich auch nur diese Spezies als Vertreter des Genus, welches den Endpunkt der beschriebenen Entwicklung bildet, hier bildlich angeführt.

Ziehen wir das Fazit aus den bisherigen auf diesen Punkt bezüglichen Erörterungen, so sahen wir, wie Tolypammina zur Jurazeit Variationen zeigte, die unter dem Einfluß der Festigkeitsauslese den Übergang zum spiraligen Wachstum bewirkten. Indem der neue Bauplan vorläufig nur am Primordialende realisiert wurde, entstand zunächst Biformität der Ausbildung, die sich aber allmählich verlor und nach Wechsel im Schalenmaterial dem Genus *Cornuspira* seine Entstehung gab. Vergleicht man dies Resultat mit dem der erwähnten Arbeit von Haeusler (15), so ist die Übereinstimmung im Gedankengang hier wie dort zu deutlich ins Auge fallend, als daß es noch nötig wäre, weiter darauf einzugehen. Diese Übereinstimmung ist keine erzwungene, sondern ergibt sich aus den Tatsachen, wenngleich ich natürlich die Absicht, sie noch deutlicher herauszuarbeiten, zugeben muß.

Wir müssen nun noch zwei Einwänden begegnen, die beide geeignet scheinen, das Resultat unserer Untersuchung in Frage zu stellen. Man könnte nämlich fragen, wie ist das Vorkommen von *Cornuspira* im Lias möglich, wenn dies Genus erst im Dogger entstanden sein soll? und zweitens, wie kann man unter diesen Umständen das Auftreten von *Cornuspira* und *Spirillina* sogar schon im Karbon erklären? Wir wollen beide Fragen zu beantworten suchen.

Prüfen wir zuerst die Unterlagen der zweiten Frage, so muß allerdings zugegeben werden, daß *Cornuspira* und *Spirillina* im Karbon vorkommen. Steinmann bildet (10, t. 19 f. 1) *Cornuspira carbonaria* Steinmann aus dem Kohlenkalk von Altwasser in Schlesien ab, und V. von Möller (8) beschreibt nicht weniger als vier verschiedene Spezies von *Spirillina* aus dem russischen Kohlenkalk, deren Form durchaus charakteristisch und deren Perforation deutlich erkennbar ist. Wir können demnach an der Existenz von *Cornuspira* und echten *Spirillinen* zur Karbonzeit nicht zweifeln. Steigen wir aber von der Steinkohlenformation in die höheren geologischen Horizonte auf, so bemerken wir, daß *Cornuspira* und *Spirillina* völlig fehlen und erst wieder im Jura vorkommen, und zwar zuerst *Cornuspira* im Lias, dann *Spirillina* im Dogger. Daraus folgt, daß die beiden erwähnten Genera nach dem Karbon ausgestorben waren — wie dies ja auch

Digitized by Google

mit vielen anderen Gattungen (*Fusulina*, *Endothyra* u. a.), die im Kohlenkalk prädominierten, der Fall ist — und sich erst in der Juraperiode in der oben beschriebenen Weise aus *Tolypammina* wieder entwickelten. Die Möglichkeit eines solchen Schlusses, der vielleicht, oberflächlich betrachtet, etwas Gewagtes an sich zu haben scheint, ist bereits früher von Rhumbler (18, S. 63—64) bei Gelegenheit der Besprechung der biformen Arten zugegeben worden. Es soll hier auch nicht unerwähnt bleiben, daß Jickeli (22, S. 339) aus ganz allgemeinen, entwicklungstheoretischen Gründen bestreitet, daß eine Gattung sich durch so große Zeiträume hindurch unverändert erhalten könne, wie es bei *Cornuspira* im vorliegenden Falle angenommen werden müßte.

Ich möchte hier den Gedankengang auf kurze Zeit unterbrechen, um eine allgemeinere Bemerkung einzuschalten; es soll nämlich auf zwei Erscheinungen hingewiesen werden, die sich in so prägnanter Ausbildung wohl bei keiner anderen Tiergruppe als gerade bei den Thalamophoren beobachten lassen. Ich meine die exorbitante Langlebigkeit mancher Spezies, wie z. B. *Lagena laevis* und *Lagena sulcata* neben *Truncatulina lobata* u. a. (vgl. 17, S. 184), und die kolossale Variabilität der Formen [1]) (vgl. 14, S. 170). Das Zusammentreffen dieser beiden Erscheinungen bei derselben Tiergruppe scheint mir kein zufälliges zu sein. Die Formenmannigfaltigkeit, durch die Einfachheit der Organisation ermöglicht, veranlaßt vielmehr das Wiederauftreten gleicher Gestalten zu verschiedenen, zeitlich weitgetrennten, Perioden der Erdgeschichte. Und zwar werden sich natürlich solche Gestalten häufiger wiederholen, welche auf Grund der Festigkeitsauslese den gestellten Anforderungen im Kampf ums Dasein am vollkommensten entsprechen. Dabei kann es vorkommen, daß gleiche Formen, in verschiedenen geologischen Schichten auftretend, sich aus verschiedenen Vorfahren entwickelt haben, und ihre Ähnlichkeit als mechanische Konvergenzerscheinung zu erklären ist.

Fassen wir, den Faden der obigen Erörterungen wiederaufnehmend, das Gesagte zusammen, so scheint die Annahme zweier zeitlich getrennter, von verschiedenen Wurzeln ausgehender Entwicklungsreihen, die beide zur Entstehung derselben, „*Cornuspira*“ genannten, Schalenform führen, durchaus plausibel. Daraus schließen wir weiter, daß auch im Kohlenkalk ebenso wie im Jura *Spirillina* aus *Cornuspira* durch Erwerbung der Porosität hervorgegangen ist.

---

[1]) Das schönste Beispiel für die Variabilität der Formen bietet wohl die Gattung *Peneroplis*. Vgl. Fr. Dreyer, *Peneroplis*. Eine Studie zur biologischen Morphologie und zur Speziesfrage. Leipzig 1898.

Digitized by Google

Was nun den ersten der oben gemachten Einwände betrifft, das frühe Erscheinen von *Cornuspira* in der Juraperiode, so glauben wir ihn ungleich leichter entkräften zu können. Die chronologische Schwierigkeit, daß die Übergangsglieder zwischen *Tolypammina* und *Cornuspira* im Dogger vorkommen, *Cornuspira* selbst dagegen schon im Lias, besteht nur scheinbar und läßt sich dadurch erklären, daß mit dem Einsetzen der Juraformation ein Aufschwung in der Entwicklung des Genus *Tolypammina* eintrat, und so die Gattung *Cornuspira* entstand, die Übergangsformen aber neben den Neubildungen noch weiter bis in die Doggerablagerungen hinein lebten und erst allmählich ausstarben. Eine analoge Erscheinung liegt vor bei dem Entwicklungsprozeß von *Spiroloculina* usw. aus *Nodobacularia tibia*, den Haeusler aus dem Lias von Banbury beschrieb. Viele der von Haeusler abgebildeten Übergangsstufen habe ich im Dogger bei Hildesheim wiedergefunden. —

Aus *Spirillina* bildete sich nach Rhumbler (18, S. 85) in der Kreide die Patellinenform heraus, welche ihre höhere Organisation durch konische Gestalt und die Kammerung dartut. Die Vorteile, welche die Kammerung durch Einführung des periodischen Wachstums mit sich bringt, hat Rhumbler zur Genüge klargestellt (18, S. 73), und außerdem eine deutliche Zwischenform zwischen *Spirillina* und *Patellina* aufgefunden. Er entdeckte nämlich im Thalamophorenmaterial der deutschen Planktonexpedition eine neue *Spirillina*, die durch säckchenartige Ausstülpungen wie bei *Patellina* charakterisiert ist, und die ihn veranlaßte, *Patellina* zu den Spirilliniden zu stellen (18, S. 61 u. 85). Dem Gedanken Rhumbler's, *Patellina* von *Spirillina* abzuleiten, den wir für zweifellos richtig halten, schloß sich auch Schaudinn (20, S. 181) an. Wir haben somit in der Reihe: *Tolypammina*, *Cornuspira*, *Spirillina*, *Patellina* einen Entwicklungszweig der Thalamophoren vor uns, dessen Vertreter paläontologisch aufeinanderfolgen, und dessen innerer Zusammenhang durch eine lückenlose Kette von Zwischenstufen verbürgt ist.

In derselben Beziehung wie *Patellina* zu *Spirillina* steht das von Terquem 1862 aufgestellte Genus *Involutina* (1. 2. mém. du Lias, S. 426 u. 450) zu *Ammodiscus*. Das Genus *Involutina* Terquem wurde 1874 durch Bornemann (5) einer kritischen Durchsicht unterzogen und als chaotisch erkannt. Bornemann teilte die hierher gehörigen Spezies in 4 Gruppen, von denen die erste *Ammodiscus* zugewiesen wurde; die beiden mittleren Gruppen erhielten als neue, selbständige Gattungen auch neue Namen, *Silicina* und *Problematina*, während die letzte die ursprüngliche Bezeichnung *Involutina* beibehielt.

Digitized by Google

Die erste Gruppe, zu der *Ammodiscus siliceus* [Tq.] und *Ammodiscus asper* [Tq.] gehören, besitzt wie *Ammodiscus* eine kieselige Schale mit spiraliger Aufwindung, doch ist die Röhre innen durch halbe Querwände in unechte Kammern geteilt. Betrachten wir dies Auftreten halber Querwände vom phylogenetischen Standpunkte aus, so müssen wir es als Versuch, die Kammerung einzuführen, und damit als einen Schritt nach vorwärts in der Entwicklung ansehen. Der Vorteil, den das Kammerwachstum im vorliegenden Falle (aber auch sonst häufig) mit sich bringt, ist ein doppelter. Einmal werden die Störungen, welche die Bautätigkeit hervorruft, auf gewisse Perioden beschränkt, andererseits erfährt das Gehäuse eine bedeutende Festigkeitssteigerung, weil die Schalenwand von Zeit zu Zeit durch Quersepta gestützt wird. Fragen wir uns nach dem Anlaß dieser Weiterbildung des Schalenbaues, so dürften ihn einzelne Individuen gegeben haben, welche die Mündungsöffnung mit einem kleineren Querschnitt anlegten, als die ganze Röhre. Mag dies nun aus Zufall — etwa durch in der Nähe liegende Fremdkörper, die im Wege waren — geschehen sein oder in dem Bestreben, sich vor äußeren schädlichen Einflüssen nach Möglichkeit zu schützen, jedenfalls zwang diese Neuerung geradezu zum periodischen Wachstum. Ein stetiges Weiterbauen in der Richtung des letzten äußeren Röhrenendes hätte bei Individuen mit verengerter Schalenmündung zum völligen Verschluß des Gehäuses führen müssen. Die Bautätigkeit wurde also zunächst sistiert, während das Tier weiter wuchs. Es entstand so ein Mißverhältnis zwischen dem Rauminhalt des Gehäuses und der Größe seines Bewohners: ein Anbau wurde nötig, und die Sarkode mußte in größerer Menge austreten, um ein neues Schalensegment anzulegen.

Wenn nun auch die Vorteile dieses periodischen Wachstums, dessen Anfänge uns die erwähnten Formen, *Ammodiscus siliceus* und *Ammodiscus asper* deutlich vor Augen führen, einen unzweifelhaften Fortschritt bedeuten und somit eigentlich schon über die Gattung *Ammodiscus* hinausführen, so hat Bornemann doch recht daran getan, beide Spezies bei *Ammodiscus* stehen zu lassen. Die Nomenklatur der Thalamophoren ist schon kompliziert genug, und es bedarf nicht der Neubenennung von Formen mit relativ geringen Schalenvariationen. Andererseits scheint mir allerdings Brady's Maßnahme, die beiden erwähnten Spezies mit *Ammodiscus incertus* d'Orb. (12, S. 330) zu identifizieren, in der entgegengesetzten Richtung zu weit zu gehen.

Bei der zweiten und vierten der vier Gruppen, in die Bornemann

das Terquem'sche Genus *Involutina* aufgelöst hat, finden wir die Eigentümlichkeit, daß meist nur der letzte Umgang der Spirale sichtbar ist, alle übrigen Windungen sind durch sekundär aufgelagerte Schalensubstanz verdeckt. Hierdurch wird der äußere Habitus sehr verändert: die Oberfläche, bei *Ammodiscus* noch wellig, ist glatt geworden. Die Auflagerung sekundären Schalenmaterials, die wir auch sonst z. B. bei *Patellina* (20, S. 182) finden, vermehrt die Wanddicke und somit die Festigkeit. Die beiden Gruppen *Silicina* Born. und *Involutina* Born. bleiben im übrigen auf der Ausbildungsstufe halber Querwände stehen.

Die Einführung ganzer Querwände und damit echter Kammern vollzog sich erst an der dritten Bornemann'schen Gruppe, die den Namen *Problematina* erhielt. Bei diesem Genus haben wir noch eine weitere Neubildung zu verzeichnen, die Kegelgestalt, die besonders bei *Problematina petruea* (1, 5. mém. du Lias, t. 18. f. 17) hervortritt, und über deren Zweckmäßigkeit wir kein Wort zu verlieren brauchen — man denke nur an die Schalenbildung und deren Vorteile bei der bekannten Gattung *Patella* unter den Mollusken.

Das folgende Schema veranschaulicht den geschilderten Gang der Entwicklung:

keine oder halbe Querwände . . .	*Ammodiscus* . .	Umgänge sichtbar
halbe Querwände	*Silicina* *Involutina*	nur der letzte Umgang sichtbar
ganze Querwände	*Problematina*	

Fassen wir zusammen und vergleichen die Weiterbildungen miteinander, die von den isomorphen Gattungen *Spirillina* und *Ammodiscus* ausgegangen sind, so ergeben sich eigenartig weitgehende Übereinstimmungen. In beiden Fällen haben wir den Übergang zum echten Kammerwachstum, zur konischen Gestalt und die Auflagerung sekundären Schalenmateriales.

Es könnte den Anschein haben, als ob aus Spezies mit ungekammerter, in einer Ebene spiralig aufgerollter Röhre stets gekammerte konische Formen entstehen müßten. Denn wenn zwei isomorphe Genera wie *Ammodiscus* und *Spirillina*, die zwar in der Gestalt übereinstimmen, sonst aber nichts miteinander zu tun haben, denselben Entwicklungsweg einschlugen, so kann man in der Tat auf den Gedanken kommen, daß dieser Weg der Ausdruck einer mechanischen Gesetzmäßigkeit sei. Dem ist indessen nicht so. Wir kennen Thalamophorenformen, die sich auch von *Ammodiscus* ableiten, aber eine ganz andere Ausbildung erhalten haben. Zwei

Genera erwarben einen neuen, festeren Aufwindungsmodus und konnten daher auf die Einführung der Kammerung verzichten. Dies sind die Gattungen *Gordiammina* Rhumbler (18, S. 84), deren Windungen nicht in einer Ebene bleiben, sondern sich knäuelartig anfwickeln, und *Turritellopsis* Rhumbler (18, S. 84), deren Gehänse dem einer Schnecke gleicht und um eine relativ lange Achse in regelmäßigen Spiralwindnngen verlänft. Beide Genera wurden früher zu *Ammodiscus* gezählt. Eine andere Gruppe, die der Milioliniuen, behielt zwar die ursprüngliche Windungsebene bei, führte aber die Kammerung ein und zwar in besonderer, für die ganze Gruppe charakteristischer Weise. Wir sehen also, daß das oben erwähnte Hervorgehen konischer Formen ans spiralig-ebenen durchaus nicht die einzige Entwicklungsmöglichkeit darstellt, sondern daß auch andere vorlagen. Ja noch mehr. Die *Involutina*-ähnlichen Formen scheinen in eine Sackgasse der Entwicklung geraten zu sein, denn seit dem Jnra hat man nichts mehr von ihnen gehört. Der Zweig der Miliolininen aber hat sich als äußerst lebenskräftig erwiesen, und seine Ausläufer reichen mit großer Formenmannigfaltigkeit und Individuenzahl bis in die Jetztzeit. Es bedarf daher keiner besonderen Rechtfertigung, wenn wir auf die Phylogenie dieser Unterfamilie etwas näher eingehen und damit die Zahl der von uns verfolgten Entwicklungsreihen noch um eins vermehren.

Neumayr sah zuerst (14, S. 171) in gewissen Vertretern der Gattnng *Trochammina* Übergangsstufen von *Ammodiscus* zu den Miliolininen. *Trochammina* bildete lange Zeit eine Rumpelkammer für die Systematiker, in welche man alle möglichen Formen warf, die sonst schlecht unterzubringen waren. Einen ähnlichen Fall haben wir bei den Metazoen im Tierkreis der Würmer. Indem nun Neumayr den Geltungsbereich von *Trochammina* bedeutend beschränkte, schied er gewisse Formen aus, die der neuen Gattung *Agathammina* zugewiesen wurden nnd seiner Meinung nach von *Ammodiscus* zu den Miliolininen hinüberleiteten. Rhumbler schloß sich dieser Auffassung nicht an, sondern ließ in seinem Entwurf eines natürlichen Systems der Talamophoren (18) die Milioliden sämtlich aus den Nodosinelliden hervorgehen.

Sehen wir selbst zu, wie die Verhältnisse liegen. Schon im Karbon tritt eine Spezies auf, *Ammodiscus Roemeri* [Steinmann] (10, t. 19. f. 2), die durch gewisse, wenn auch vorläufig nur angedeutete Einschnürungen ihrer Röhre die Tendenz zur Kammerbildung kundgibt. Diese Anfänge prägen sich in der rhätischen Stufe deutlicher aus an Formen, die Chapman (19) beschrieb und

Digitized by Google

abbildete, und welche charakteristische Vertreter des Genus *Agathammina* Neumayr darstellen. Wir machen an ihnen ebenfalls die Bemerkung, daß sie von Zeit zu Zeit deutliche Einschnürungen bilden, die nur nicht mehr regellos, sondern stets an einander entgegengesetzten Stellen der Schale auftreten (vgl. 19, t. 11. f. 9).[1]) Erinnern wir uns an die oben beschriebene Entstehung von *Spiroculina*, so sehen wir, daß hier eine durchaus analoge Erscheinung vorliegt. In der Tat ist es dasselbe treibende Prinzip, welches hier wie dort das „miliolinide" Wachstum hervorruft. Es bildet sich nämlich auf diesem Wege eine widerstandsfähigere, spindelförmige Gestalt heraus, die durch Gruppierung der Kammern um eine feste Längsachse noch an Halt gewinnt. Die Entstehung der festen Längsachse ist bedingt durch das alternierende Auftreten der Kammermündungen an entgegengesetzten Enden der Schale, womit größere Ablagerungen von Gehäusematerial an diesen Stellen verknüpft sind. Die Textfigur A auf Seite 37 versuchte dies klar zu machen. Bei den Miliolininer haben wir dann noch jenen eigentümlichen dornartigen Kalkfortsatz, der in die Mündung hineinragt und zum Schutz derselben dient; auch er trägt natürlich noch zu weiterer Verstärkung der Achse bei.

Verfolgen wir dann weiter die Zwischenstufen, die von *Ammodiscus* zu den Miliolininer führen, so schließen sich zunächst Formen mit folgerichtiger weiterer Ausprägung der angeführten Eigenschaften an, die Chapman als *Ammodiscus robertsoni* (19, t. 11. f. 17. u. 16) anspricht. Zu den echten Miliolininer kann man dann schon *Triloculina variabilis* Tq. (1, 4. mém. ool. t. 35. f. 16) rechnen, die sich in bezug auf Gestalt und geologische Aufeinanderfolge an *Ammodiscus robertsoni* anschließt. Die Nachkommen dieser *Triloculina* oder ähnlicher Formen gingen zur kalkigen Schalentextur über und bildeten so die Basis, auf der sich die formenreiche Unterfamilie der Miliolininer aufbauen konnte.

Rhumbler ist der Meinung (18, S. 68), daß die phylogenetische Entwicklung der Miliolininer durch die Reihe *Biloculina-Triloculina-Quinqueloculina* gegeben sei. Zwar lassen sich theoretische Gründe für diese Annahme anführen, doch scheinen mir die paläontologischen Tatsachen zu widersprechen. Denn Terquem beschreibt aus dem Jura (besonders 1, 4. mém. vol. t. 34 ff.) eine große Zahl von Vertretern der erwähnten Gruppe, und unter ihnen finden sich bereits deutlich ausgeprägte Quinqueloculinen, die nach Rhumbler's Angaben erst in der Kreide vorkommen (18, S. 66

[1]) Daneben kommen noch unsegmentierte Exemplare vor (l. c. t. 11. f. 8).

u. 88).[1]) Außerdem ist die Formenmannigfaltigkeit dieser Unterfamilie bereits im Jura so groß, daß man wohl annehmen muß, der Zweig der Milioliniuen habe sich schon früh, d. h. bald nach seiner Entstehung in verschiedene Äste gegabelt, die seitdem parallel nebeneinander herliefen. Andererseits scheint es sogar, als ob die Milioliniuen keine einheitliche Gruppe darstellten, denn das Erscheinen der biformen *Articulina* d'Orb. im Tertiär läßt auf einen Zuzug von seiten des Genus *Nodobacularia* schließen. Soviel steht wohl fest, daß der größte Teil aller Milioliniuen im Sinne Neumayr's ans *Ammodiscus*-artigen Ahnen hervorgegangen ist, und daß höchstens seit der Tertiärzeit Nachkommen von *Nodobacularia* gleichfalls die miliolinide Ausbildung erlangten, und so eine Fusion eintrat, die uns nicht mehr gestattet, beide angeführte konvergente Entwicklungsreihen reinlich zu scheiden.

Von *Biloculina* leitet sich *Fabularia* ab, die ihrem Gehäuse durch innere Stützkonstruktionen zu weiterer Festigkeit verhalf. Diese Maßnahme war um so nötiger, als gerade bei *Biloculina* durch die Involution flache, breite Kammern erzeugt wurden, deren Außenwände einer relativ großen Druckbeanspruchung ausgesetzt sind.

Zum Schluß sei über die gewonnenen phylogenetischen Resultate noch einiges im Zusammenhang gesagt. Was zunächst den Zeitpunkt betrifft, in dem die behandelten Entwicklungsprozesse vor sich gingen, so war dies in allen vier Fällen die Juraperiode. Wir können daraus schließen, daß in dieser Epoche der Erdgeschichte allgemein ein Aufschwung in der Entwicklung der Thalamophoren stattfand, und dieser Schluß wird bestätigt durch das erste Erscheinen auch anderer Genera wie z. B. *Cristellaria*, *Polymorphina*, *Lagena* zu dieser Zeit. — Prüfen wir ferner, ob unseren Untersuchungsresultaten ein Einfluß auf die Systematik der Thalamophoren zuerkannt werden muß. Zugrunde legen wir dabei das System der Foraminiferen, welches in dem bekannten Werke „Das Tierreich" innegehalten werden wird, und das teilweise schon im Archiv für Protistenkunde (Bd. III, 1904) durch Rhumbler veröffentlicht wurde. Es deckt sich übrigens, soweit bis jetzt ersichtlich, mit Rhumbler's Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren (18). Wir geben diesem System vor allen anderen den Vor-

[1]) Mit Brady (12, S. 137—138) bin ich der Ansicht, daß eine Unterscheidung zwischen *Triloculina* und *Quinqueloculina* sich nicht aufrecht erhalten läßt; beide sind vielmehr in dem Genus *Miliolina* zusammenzufassen.

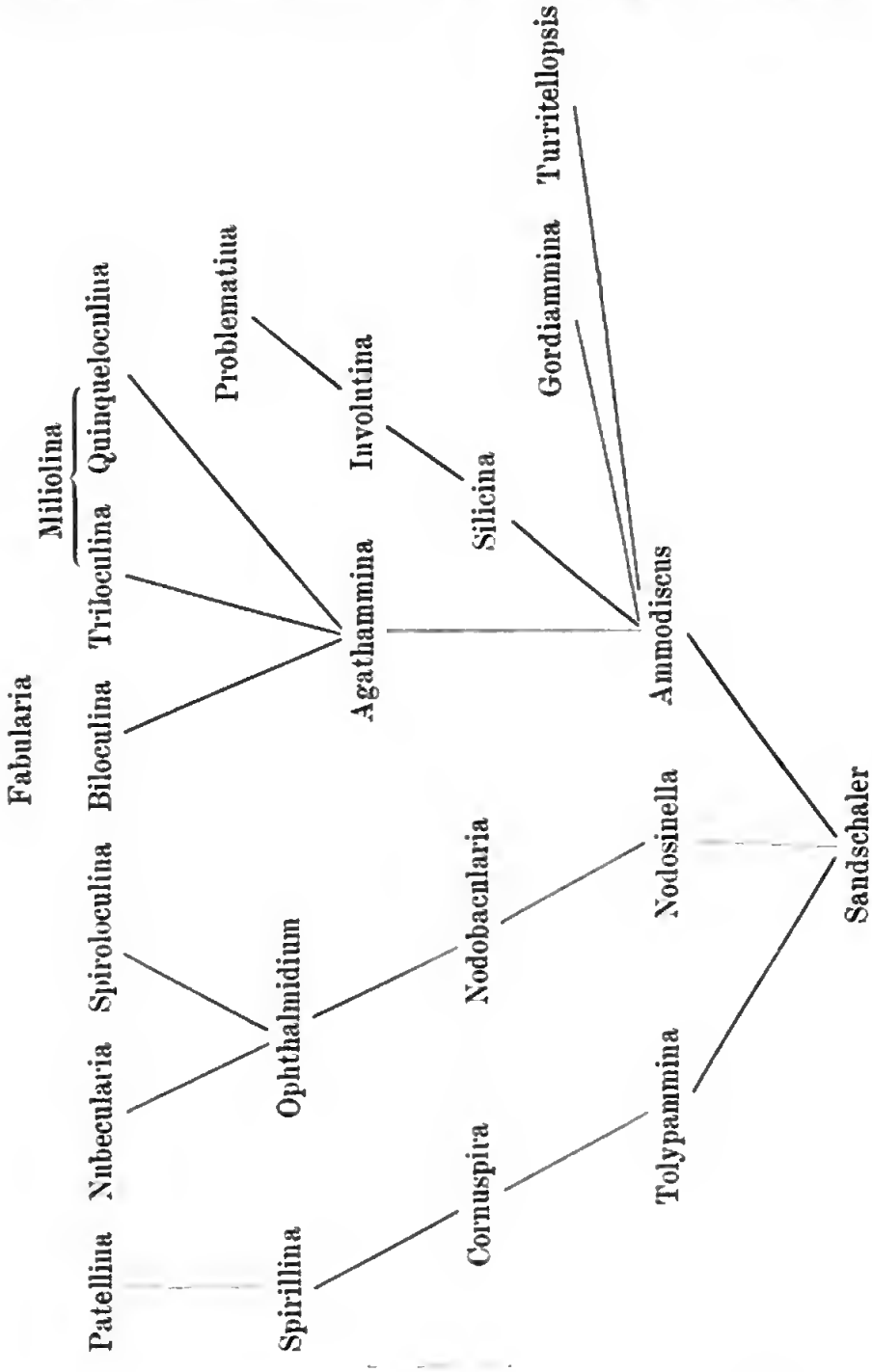
zug, weil es am meisten auf die phylogenetischen Verhältnisse Rücksicht nimmt, ja eigentlich nur auf diesen basiert.

Zunächst muß *Spiroloculina* von den übrigen Milioliniinen getrennt und nebst *Ophthalmidium* zu den Nubecularinen gestellt werden. Ferner wäre es wohl besser, *Cornuspira* unter den Spirilliniden einzureihen, zumal da dies Genus ohnehin schon unter den Ammodisciden ziemlich isoliert steht. Die *Involutina*-Gruppe dagegen, die Rhumbler zu den Spirilliniden zählt, und die sich, wie wir sahen, eng an *Ammodiscus* anschließt, würde unter den Ammodisciden einen geeigneteren Platz finden; doch ist hierauf nicht weiter Gewicht zu legen, da sich *Involutina* nebst Verwandten nur fossil vorfindet. Die Geringfügigkeit dieser vorgeschlagenen systematischen Änderungen spricht für unsere obige Behauptung, daß die von Rhumbler ausgearbeitete Klassifikation der Thalamophoren den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen derselben sehr nahe kommt. Im Gegensatz dazu sei eine Abhandlung von Steinmann (11) erwähnt, in der ein großer Teil der oben behandelten Gattungen zu einer Gruppe der *Agathistega* vereinigt wurde. Der dort konstruierte Stammbaum entspricht jedoch keineswegs den tatsächlichen Verhältnissen und zeigt nur, wie gefährlich es ist, auf Grund theoretischer Spekulationen über die bloße Form und Zusammensetzung des Gehäuses phylogenetische Schlüsse zu ziehen, ohne dieselben durch paläontologische Befunde und Aufsuchen von Übergangsformen zu kontrollieren. Und gerade bei den Thalamophoren liegt es infolge ihrer Formenmannigfaltigkeit und Variabilität besonders nahe, Anklänge in der äußeren Gestalt zu voreiligen Konstruktionen „natürlicher" Gruppen zu benutzen.

Um trotz der vorliegenden verwickelten Verhältnisse dennoch zu richtigen phylogenetischen Resultaten zu gelangen, bedarf es der Anwendung jener Forschungsmethode, die sich zu gleichen Teilen aus Induktion und Deduktion zusammensetzt. Die Induktion geht von den objektiven Befunden aus und läßt sich durch die paläontologischen Tatsachen leiten, die Deduktion stützt sich auf allgemeine Prinzipien, die bei der Entwicklung des ganzen Thalamophorenstammes eine Rolle spielen. Solche Prinzipien sind besonders der Neumayr'sche Gedanke, daß alle Foraminiferenfamilien in letzter Linie auf agglutinierende Vorfahren zurückgehen, und die Rhumbler'sche Entdeckung, daß mechanische Probleme beim Gehäusebau eine hervorragende Rolle spielen. Daß es bei der Größe der zu überwindenden Schwierigkeiten dennoch gelang, wenigstens eine Übersicht, einen Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren aufzustellen — wenn auch im einzelnen noch vieles der Aufklärung

Digitized by Google

bedarf —, das verdankt die Wissenschaft eben den Ideen, welche Neumayr und Rhumbler bei ihren Arbeiten leiteten, und deren Richtigkeit wir in der vorliegenden Arbeit bestätigt zu haben glauben.



Literaturverzeichnis.

(Historisch geordnet.)

1) Terquem, O.: Recherches sur les Foraminifères du Lias et du Système Oolithique de la Moselle. 11 parties. Metz 1858—1882. Avec 65 plchs.

2) Gümbel: Die Streitberger Schwammlager und ihre Foraminifereneinschlüsse. Jahresh. d. Ver. für vaterl. Naturk. in Württemberg, Jahrg. 18, 1862.

3) Schwager: Beitrag zur Kenntnis der mikroskopischen Fauna jurassischer Schichten. Jahresh. d. Ver. für vaterl. Naturk. in Württemberg, Jahrg. 21, 1865.

4) Zwingli u. Kübler: Die Foraminiferen des schweiz. Jura. Winterthur 1870.

5) Bornemann, L. G.: Über die Foraminiferengattung Involutina. Zeitschr. d. d. g. G. Bd. 26. 1874.

6) Terquem u. Berthelin: Étude microscopique des marnes du Lias moyen d'Essey-lès-Nancy. Mém. de la Soc. géol. de France, II. sér. Tome X. 1874—1877.

7) Brady, H. B.: A monograph of carboniferous and permian Foraminifera (the genus Fusulina excepted). London 1876.

8) Möller, V. von: Die Foraminiferen des russischen Kohlenkalkes. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg Sér. VII. vol. 27. 1879.

9) Schwager: Die paläontologische Entwicklung der Foraminiferen. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs I, 1. 1880—1882.

10) Steinmann: Mikroskopische Tierreste aus dem deutschen Kohlenkalke. Zeitschr. d. d. g. G. Bd. 32. 1880.

11) —: Die Foraminiferengattung Nummoloculina n. g. Neues Jahrb. f. Mineralogie usw. Bd. 1. 1881.

12) Brady, H. B.: Report on the Foraminifera, in: Report on the scientific results of the exploring voyage of H. M. S. Challenger. Zoology Vol. IX. London 1884.

13) Burbach: Beiträge zur Kenntnis der Foraminiferen des mittleren Lias vom großen Seeberg bei Gotha. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 59. 1886.

14) Neumayr, M.: Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Foraminiferen. Sitz.-Ber. der k. Ak. d. Wiss. zu Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 95. 1887.

15) Haeusler: Bemerkungen über einige liasische Milioliden. Neues Jahrb. f. Mineralogie usw. Bd. 1. 1887.

16) Rhumbler: Eisenkiesablagerungen im verwesenden Weichkörper von Foraminiferen usw. Nachr. v. d. k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen 1892.

17) Haeckel, E.: Systematische Phylogenie. I. Teil. 1894.

18) Rhumbler: Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren. Nachr. v. d. k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, math.-phys. Kl., 1895.

19) Chapman, Fr.: On Rhaetic Foraminifera from Wedmore, in Somerset. Ann. & Mag. of Nat. Hist. ser. 6. vol. 16. 1895.

20) Schaudinn: Über Plastogamie bei Foraminiferen. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1895.

21) Rhumbler: Über die phylogenetisch abfallende Schalenontogenie der Foraminiferen und deren Erklärung. Verh. d. d. zool. Ges. Bd. 7. 1897.

22) Jickeli, C. F.: Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels im Kampf ums Dasein. Berlin 1902.

Digitized by Google

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 9_1907

Autor(en)/Author(s): Hucke Kurt

Artikel/Article: Ein Beitrag zur Phylogenie der Thalamophoren. 33-

52