

fällt, und daß wir im obigen gesehen haben, wie die betr. Schichten über das Dep. Minas bis zum La Plata übergreifen . . . dann erscheint es mir sehr naheliegend, daß São Bento- und Passa Dois-Schichten in der Tat, wie ich schon l. c. pag. 591 als möglich hinstellte, durch eine Diskordanz geschieden werden, so daß also der hangende Schichtkomplex der Santa Catharina-Formation ein posttriadisches Alter besitzen würde¹.

Ueber die Giltigkeit des biogenetischen Grundgesetzes bei den Foraminiferen.

Von **Richard Schubert**, Wien.

Im Jahre 1895 veröffentlichte L. RHUMBLER in den Nachrichten der Kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen den „Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren“. In den allgemeinen Vorbemerkungen zu diesem bzw. bei Erörterung der Kriterien stellt er als eine der wesentlichsten Gründe der Fortentwicklung bei den Foraminiferen (Thalamophoren) das Streben nach höherer Festigkeit hin. Da nun die Mischformen (d. i. diejenigen, bei denen die Endkammern anders angeordnet sind als die Anfangskammern) bei gewissen Gruppen anscheinend weniger fest angeordnete Endkammern besitzen, kam RHUMBLER zu dem Schlusse, eine auf die Ausbildung weniger fester Gehäuse gerichtete Entwicklung sei nicht denkbar, das biogenetische Grundgesetz müsse daher bei den Foraminiferen umgekehrt gelten. Mischformen seien also Übergangsformen zwischen verschiedenen Gattungen, aber die Ausgangsform sei nicht an den Anfangskammern zu erkennen, wie das nach dem biogenetischen Gesetze geschlossen werden müßte, sondern an den Endkammern; die Veränderungen sollen sich im Laufe der Entwicklung zuerst nicht an den End-, sondern an den Anfangskammern einstellen.

Diese Ansicht RHUMBLER'S fand begrifflicherweise wenig Anklang. Da erschien 16 Jahre nach Veröffentlichung dieses Entwurfes von ebendiesem Autor vor kurzem (1911) in Kiel der erste Teil einer umfassenden Arbeit über die Foraminiferen der Plankton-Expedition, in welcher „der bereits 1895 veröffentlichte Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren zur näheren Ausarbeitung gelangt ist“. Schon in diesem ersten allgemeinen Teile

¹ Es wäre also vorsichtiger gewesen, wenn ich in meiner Publikation von permo-mesozoischen Sandsteinen gesprochen hätte. Ob, wie GUILLEMAIN l. c. p. 220 sagt, es „festzustehen schein, daß sie (die Gondwana-Schichten) vom Carbon aus sich im allgemeinen ungestört bis in die Gegenwart fortsetzen, vielleicht nur unterbrochen durch eine längere Periode der Abrasion“, ist noch unbewiesen.

ist eine sehr große Anzahl wertvoller Beobachtungen über Bau und Leben der Foraminiferen niedergelegt, welche diese Arbeit besonders auch für den Paläontologen wertvoll erscheinen lassen, dem nicht so reiches rezentes Vergleichs- und Beobachtungsmaterial zu Gebote steht. Um so mehr ist es aber zu bedauern, daß RHUMBLER auch in dieser Arbeit sich entschieden gegen die allgemeine Giltigkeit des biogenetischen Grundgesetzes bei den Foraminiferen ausspricht. Freilich hat er seine Ansicht nun dahin modifiziert, daß „das Primordialende biformer Schalen nur in Sachen ‚Festigkeit‘ dem Wachstumsende in seiner Entwicklungshöhe vorauf ist, in anderen Beziehungen aber nicht. Die phylogenetisch abfallende Schalenontogenie dokumentiert sich mit anderen Worten nur in Festigkeitsfaktoren“ (p. 42). Er erkennt nun nicht nur wie früher die Entwicklung von *Orbulina* aus Globigerinen an, sondern sieht auch in den *Pulvinulina*-artigen Anfangskammern mancher Globigerinen, z. B. *Gl. triloba* einen Hinweis auf die Abstammung derselben von rotalidenartigen Formen, faßt auch die aus einer *Psammosphaera* sich entwickelnde *Saccamina* als spätere und *Psammosphaera* als primitivere Form auf. Ebenso erkennt er in *Reophax*-Formen mit ungekammertem röhrenförmigem Primordialende und einem perlschnurartig abgekammerten Wachstumsende die Giltigkeit des biogenetischen Grundgesetzes in normaler Reihenfolge an, weil, wie auch er zugestehen muß, die Kammerung sich phylogenetisch ganz zweifellos aus ungekammerten Röhren entwickelte. Wie sehr er aber von seiner unglücklichen Festigkeitshypothese befangen ist, beweist er gleich wieder bei Erklärung dieser Erscheinung (p. 40), wenn er sagt: „Da der Röhrenaufbau fester ist als die (durch Einführung eines periodischen Wachstums entstandene) perlschnurartige Kammerung mit ihren Zerbrechungsgefahr bedingenden Einschnürungen, hat er sich am festigkeitsbedürftigeren Primordialende erhalten.“

Herr RHUMBLER scheint hier ganz den Widerspruch zu übersehen: alle Formen streben seiner Ansicht nach zu festeren Anordnungen und die Festigkeitsbestrebungen bilden nach ihm die hauptsächlichsten Antriebe der Formenentwicklung. Und doch sehen wir bei allen sowohl geraden wie plano- und trochospiralen Formen schon seit geologisch sehr alten bekannten Zeiten ein Streben nach Entwicklung der röhrenförmigen zu gekammerten Schalen und bei allen diesen Typen auch in der Jetztzeit noch perlschnurartig gekammerte Formen erhalten. Ja gerade bei den völlig oder fast ganz gestreckten *Reophax* verschwinden die mit angeblich festerem, weil ungegliederten Anfangsende versehenen Gehäuse gegenüber den ganz perlschnurartigen. Dies läßt schon erkennen, daß der Festigkeitsauslese im RHUMBLER'schen Sinne ganz und gar nicht die Bedeutung zukommt, wie er meint.

Eigenartig sind die Tatsachen, die RHUMBLER 1911 zur Stütze seiner Ansichten heranzieht. Es sind nach ihm p. 33 und 34 folgende vier:

1. Daß die in der Trias vorkommende *Nodobacularia* (*Nubecularia*) *tibia* nodosarienartig sei, die im Lias vorkommenden verwandten Formen dagegen Ophthalmidien, die am Primordialende spiral, am Wachstumsende nodosaroid seien, „lasse keinen Zweifel aufkommen, daß beim Übergang von *Nubecularia* zu *Spiroloculina* zuerst nur das Primordialende aufgewunden wurde“. Die Beweiskraft dieser ersten „Tatsache“ wird hinfällig, wenn man bedenkt, daß die erwähnte *Nodobacularia tibia* (wie Verf. schon aus CHAPMAN's „Foraminifera“ 1902 hätte ersehen können) irrtümlich als aus triadischen Schichten beschrieben wurde, in Wirklichkeit auch aus dem Lias stammt. Und wenn man die Originalabbildung von JONES und PARKER von 1860 betrachtet, kann kein Zweifel daran bestehen, daß diese liassische *Nodobacularia tibia* auf zwei nodosarienartige Bruchstücke von Endkammern gegründet ist.

2. Es gebe biforme Foraminiferen, die an ihrem Primordialende eine Ausgestaltung besitzen, welche in uniformer Durchführung sonst überhaupt nicht wieder angetroffen werde, während ihr Wachstumsende sich leicht an die Gestaltungsform benachbarter Arten anschließen lasse, z. B. *Ehrenbergina* und *Psammonyx*. Erstere wird als zweireihige *Textularia* gedeutet, die von der Breitseite aus am Primordialende spiral eingerollt sei. Weil nun ganz eingerollte Textularien nicht bekannt sind, so wird hier der Beginn einer neuen Schalenkonstruktion an den Anfangskammern angenommen. Nun gehört aber *Ehrenbergina* nach der Schalenbeschaffenheit und vor allem nach der Ausbildung der Mündung vielmehr in die Verwandtschaft der Buliminiden und Cassidulinen, wo kompliziert eingerollte Formen nicht selten sind, als zu den Textularien, und werden bei dieser Gattung wie bei dem noch wenig bekannten *Psammonyx* neue Funde wohl sicher mancherlei Aufklärung bringen.

3. Es gebe unter den Foraminiferen keinen komplizierten Aufwindungs- oder Anordnungsmodus der Kammern, der nicht durch biforme Arten mit einer weniger komplizierten Reihe in Zusammenhang gebracht werden könnte. Es gebe aber keine Formen, welche zwei Aufwindungsweisen in sich vereinigen und welche somit Übergänge darstellen, die nicht den höheren Aufwindungsmodus am Primordialende, den niederen am Wachstumsende trügen. Hierbei ist unter „höher“ nach RHUMBLER (p. 32) stets „fester“ zu verstehen.

Diese als Stütze herbeigezogene Behauptung ist gleichfalls unrichtig, denn ohne auf die zahlreichen Fälle einzugehen, wo die Anfangskammer mir entschieden weniger „fest“ angeordnet scheinen, will ich nur zwei Fälle erwähnen, wo wir zwei An-

ordnungsarten der Kammern bald am Anfang, bald am Ende des Gehäuses beobachten können, nämlich bei *Amphimorphina* (= anfangs *Fron dicularia*-, dann *Nodosaria*-artig) und *Staffia* (= anfangs *Nodosaria*-, dann *Fron dicularia*-artig), sowie bei *Flabellinella* (= anfangs *Vaginulina*-, dann *Fron dicularia*-artig) und *Fron doraginulina* (= anfangs *Fron dicularia*-, dann *Vaginulina*-artig). Diese lassen so deutlich, als es wünschenswert scheint, erkennen, daß die Fortbildung der Foraminiferen auch bei den in der Tiefe lebenden verschiedenen Gefahren ausgesetzten Formen ganz und gar nicht nur auf Grund von Festigkeitsbestrebungen erfolgt sein kann.

4. Die höchstentwickelten Foraminiferen, die ganze Familie der Rotaliden nämlich, aber auch die höchststehenden Spitzen anderer Familien, der Milioliden z. B., sollen keine biformen Arten mehr zur Ausbildung bringen. Auch dies ist nicht wahr, denn unter RHUMBLER'S Rotaliden erinnere ich nur an *Planorbulina* und *Gypsina*, deren Anfangskammern im Gegensatz zu den überwiegend scheibenförmig oder kugelig zyklisch angeordneten Kämmerchen deutlich noch spiral angeordnet sind und so auf völlig spirale Ahnen hindeuten: abgesehen von den schon erwähnten Globigeriniden lassen auch manche Polystomellen einreihige, gerade abstehende Endkammern erkennen, manche Polystomellen besitzen auch noch primitiv ausgebildete Anfangskammern, bei *Heterostegina* ist die noch nicht sekundär erfolgte Unterteilung also *Operculina*-artige Ausbildung der Anfangskammern häufig, die Anfangskammern der *Operculinen* umfassen einander noch häufig nummulitenartig, die *Heterostegina*-Ausbildung mancher *Cycloclypeus*-Formen (*Heteroclypeus*) ist geradezu auffällig. Auch bei den höchstentwickelten Milioliden, z. B. den trematophoren Formen, lassen die Anfangskammern noch häufig primitivere Merkmale erkennen und die Unrichtigkeit auch dieser letzten Behauptung ließe sich noch an einer weit größeren Anzahl von Fällen nachweisen.

Und gleichwohl glaubt RHUMBLER nach Diskussion dieser vier Punkte, man sei „hiernach zu dem Schlusse geradezu gezwungen, daß die Weiterbildung der Schalenkonstruktion, bei den Foraminiferen im geraden Gegensatz zu dem biogenetischen Grundgesetz, in dem frühesten Jugendstadium anhebt und sich erst von diesem aus auf die späteren Altersstadien ausbreitet!“ (p. 35).

Weiterhin wendet sich dann RHUMBLER u. a. gegen einige der bisherigen Versuche, die Verwandtschaftsverhältnisse auf Grund des biogenetischen Gesetzes zu klären, nämlich gegen die von CARPENTER, GUPPY und mir und die gegen mich gerichteten Ausführungen möchte ich hier etwas ausführlicher besprechen.

Zunächst spricht er die Vermutung aus, ich habe meine von seinem Entwürfe abweichenden Stammreihen nur in Unkenntnis dieses seines Entwurfes aufgestellt; daß dies nicht der Fall ist, kann er aus meiner schon in den Sitzungsberichten des „Lotos“

in Prag von 1900 veröffentlichten Studie über die Foraminiferenfauna des nordmährischen Miocäntegels ersehen, wo ich schon gegen seine Prinzipien (p. 40) mich aussprach. Doch Herr RHUMBLER kamit weder diese Arbeit noch anscheinend außer der 1902 veröffentlichten Textularienstudie überhaupt eine andere meiner Arbeiten.

Er meint dann, man könne mir darin vielleicht zustimmen, daß der Name *Textularia* im heutigen Sinne keine einheitliche Gattung bedeutet, sondern eine rein morphologische Bezeichnung für äußerlich gleichartige Stadien mehrerer Entwicklungsrichtungen, aber man werde doch davor zurückscheuen, wenn ich der Ausbildung der ersten Kammern zuliebe, die ich als „Ahnenrest“ bezeichne, weil sie dem biogenetischen Grundgesetz entsprechend frühere Ahnenstufen vorführen, *Spiroplecta* (*Pseudotextularia*) *americana* mit pelagisch lebenden Formen, wie Globigerinen in Verwandtschaftsbeziehungen setze und *Spiroplecta* dann zu *Textularia* werden lasse; wenn ein anderer Zweig der Spiroplecten sich zu Lingulinen entwickelt haben soll und auch *Fronicularia* mit Spiroplecten in phylogenetische Beziehung gebracht wird.

Als Gründe für ein solches „Zurückscheuen“ werden paläontologische Dissonanzen mit dem geologischen Alter der aneinander gereihten Genera angegeben und die Unwahrscheinlichkeit, daß es Entwicklungsrichtungen geben sollte, die wie die vorgenannten in unverkennbarer Weise von einem festeren zu einem weniger festen Bauplan führen, wodurch die Leistungsfähigkeit der Schale als Schutzorgan herabsinken würde. Meine, sowie GUPPY'S Anschauungen zeigen nach H. RHUMBLER'S Meinung nur in sehr lehrreicher Weise, daß man zu unwahrscheinlichen oder unmöglichen Stammreihen gelange, wenn man das biogenetische Grundgesetz in seiner sonst geltenden Form auch für den Konstruktionsplan der Foraminiferen in Geltung setze; man gelange dann allwärts zu Widersprüchen mit den fossilen Befunden.

Solche Widersprüche bestehen nun allerdings, wenn man annimmt, jede Anordnungsform der Foraminiferen („Gattung“) sei nur einmal entstanden. Daß dies aber unmöglich ist, erhellt aus folgender Übersicht, denn wir kennen Mischformen

mit nodosarienartigen Endkammern und	
<i>Bolivina</i> -Anfangskammern = <i>Bifarina</i> ,	
<i>Uvigerina</i> - „ = <i>Sagrina</i> ,	
<i>Polymorphina</i> - „ = <i>Dimorphina</i> ,	
<i>Fronicularia</i> - „ = <i>Amphimorphina</i> und	
<i>Cristellaria</i> - „ = <i>Amphicoryue</i> ,	
mit <i>Lingulina</i> -artigen Endkammern und	
<i>Cristellaria</i> -Anfangskammern = <i>Lingulinopsis</i> ,	
<i>Spiroplecta</i> - „ = <i>Trigenerina</i> und	
<i>Textularia</i> - „ = <i>Schizophora</i> ,	

mit <i>Fronicularia</i> -artigen Endkammern und	
<i>Cristellaria</i> -Anfangskammern = <i>Flabellina</i> ,	
<i>Vaginulina</i> - „ = <i>Flabellinella</i> ,	
<i>Nodosaria</i> - „ = <i>Staffia</i> und	
Biserialen „ = <i>Plectofronicularia</i> .	

Da auch Herr RHUMBLER die Mischformen als Übergangsformen deutet, ist klar, daß zumindest einige Foraminiferengattungen ganz heterogener Entstehung sind. Allerdings dreht Herr RHUMBLER die Entwicklungsrichtungen gerade um, und zwar auf Grund der oben erwähnten vier „Tatsachen“, deren mangelnde Beweiskraft ich im vorstehenden dargelegt habe.

Daß meine Auffassung nicht die geringsten „paläontologischen Dissonanzen“ aufweist, ergibt eine genaue Betrachtung der geologischen Vorkommen der einzelnen Typen. Foraminiferen mit Fronicularienbau finden wir schon im Perm (nicht erst in der Trias, wie RHUMBLER meint), aus Cristellarien entwickelten sich solche im Jura, aus Vaginulinen in der Kreide, aus Nodosarien und flachen Polymorphinen? im Tertiär. Lingulinenartig gebaute Foraminiferen sind schon aus dem Perm bekannt (nicht erst vom Lias an, wie RHUMBLER meint), solche entwickelten sich aber auch später noch in der Kreide, vielleicht auch im Tertiär aus Cristellarien, im Tertiär auch aus Textularien und Spiroplecten. Ebenso treffen wir nodosariartige Formen nicht nur im Paläozoicum, sondern sehen solche im Meso- und Känozoicum sich aus verschiedenen gebauten Schalen entwickeln, wobei bemerkt sein mag, daß Uvigerinen und Sagrinen schon aus der Kreide bekannt sind und nicht erst aus dem Tertiär, wie RHUMBLER angibt, der seine paläontologischen Daten vornehmlich aus dem ja in vieler Beziehung großartigen, aber gerade bezüglich pläontologischer Nachweise in den 28 Jahren begrifflicherweise veralteten Challengerbericht von H. B. BRADY geschöpft zu haben scheint.

Meine bereits früher dargelegten Verwandtschaftsverhältnisse von *Textularia*, der Clavulinen, Imperforaten etc. habe ich hier nicht weiter erörtert, da ich ja die so komplizierten stammesgeschichtlichen Verhältnisse der Foraminiferen, soweit sie derzeit bekannt sind, in kurzer Zeit eingehend darlegen zu können hoffe. Ich möchte hier nur noch betonen, daß ich auch bezüglich der Textulariden keinerlei „paläontologische Dissonanzen“ sehe: wohl kennen wir schon aus dem Carbon Foraminiferen mit Textularienbau und einfacher oder cribrostomer Mündung, sehen aber auch die Entwicklung analog „biserial“ gebauter Formen aus triserialen (*Gaudrygina*), planospiralen (*Spiroplecta*) und rotaloiden (*Pseudotextularia*) Foraminiferen während des jüngeren Mesozoicums. Da nun auch RHUMBLER, wie oben erwähnt wurde, manche Globigerinen infolge des *Pulvinulina*-artigen Ahnenrestes als von Rotaliden stammend ansieht, kann ich nicht verstehen, weshalb meine 1902 (p. 82) gemachte Äußerung, die pelagischen Pseudotextularien seien

„mit *Globigerina* näher verwandt als mit *Spiroplecta*“, d. i. mit jener textularienartig gebauten Foraminifere, die sich aus Haplophragmien entwickelte, unrichtig sein soll.

Daß sich die „Entwicklungsrichtungen“ der Foraminiferen ungezwungener als durch die Festigkeitsauslese großenteils lediglich durch Änderungen in der Plasmabeschaffenheit und Plasmazunahme erklären lassen, habe ich schon in meiner Arbeit über die „fossilen Foraminiferen des Bismarckarchipels“ (Abh. k. k. geol. Reichsanst. 1911) ausführlich dargelegt, worauf ich hier verweisen muß. Wohl sind manche Änderungen im Schalenbaue nur vorübergehend gewesen, zahlreiche andere aber wurden durch Vererbung gefestigt, wie die so reichhaltige fossile Formenwelt zeigt. Daß manche der so gebildeten Formen weniger fest scheinen, gebe ich gern zu, aber andererseits wurde in vielen Fällen durch verschiedentliche Versteifungen, auch durch Vielkernigkeit die so verringerte Festigkeit wieder verstärkt oder kompensiert. Wie geringen Einblick wir trotz aller bisherigen mechanistischen Versuche in die Festigkeitsverhältnisse der Foraminiferen oder über das Wirken einer Festigkeitsauslese besitzen, scheint mir klar aus der Betrachtung des geologischen Vorkommens mancher Gruppen hervorzugehen. Der angeblich und auch anscheinend zerbrechlichste Typus, z. B. *Nodosaria*, der sich nach RUMBLER, um dieser Zerbrechlichkeit zu entgehen, zu den verschiedensten geologischen Zeiten in verschiedentlich spirale und geknäuelte Formen umwandelte — in Wirklichkeit sich aus diesen entwickelte —, hat sich trotzdem seit den ältesten, paläontologisch bekannten Zeiten bis in die Gegenwart erhalten, ja zeigt gerade in den jüngsten Zeiten eine besonders reichliche Entfaltung.

Die Wirksamkeit einer solchen „Festigkeitsauslese“ ist doch so zweifelhaft, daß es unverständlich scheint, wie der Verfasser der so genauen Studien an Planktonforaminiferen dies noch nicht zu erkennen vermochte und wie er auf Grund einer solchen Hypothese die umgekehrte Giltigkeit des biogenetischen Grundgesetzes behaupten kann.

Nachschrift zur Erwiderung an Herrn W. Branca.

Von Hauptmann **W. Kranz** in Swinemünde.

Ich bedaure lebhaft, daß meine Erwiderung an Herrn BRANCA in der vorliegenden Form (dies. Centralbl. 1912. p. 85 f.) gedruckt wurde, mit mehreren Irrtümern und Druckfehlern. Eine letzte Korrektur hatte ich gewünscht, der Verlag hielt sie aber nicht mehr für möglich¹.

¹ Herr Hauptmann KRANZ erhielt wie üblich eine Korrektur seiner Erwiderung. Der Wunsch nach einer 2. Korrektur wurde erst ausgesprochen, als die betreff. Nummer des Centralbl. schon im Druck war.
Der Verlag.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [1912](#)

Autor(en)/Author(s): Schubert Richard Johann Josef

Artikel/Article: [Ueber die Giltigkeit des biogenetischen Grundgesetzes bei den Foraminiferen. 405-411](#)