

IVAN CICHA\*

## EINIGE ALLGEMEINE PROBLEME DER PHYLOGENESSE DER FORAMINIFEREN IM MIOZÄN DER WESTKARPATEN

(Abb. 1—8 im Texte)

**Zusammenfassung:** Es werden die phylogenetischen Schlüsse vorgelegt, zu denen Verfasser beim Studium einiger Arten der Gattung *Bolivina* und *Cyclamina* usw. im Miozän der Westkarpaten gelangte. Die detaillierte Untersuchung des Innenbaues dieser Foraminiferen ermöglicht — ungeachtet der bemerkenswerten theoretischen Bedeutung — eine Anwendung dieser Formen auch für die sehr feine stratigraphische Gliederung der Miozänschichten.

Detailliertere Untersuchungen der Foraminiferenfamilien Textularidae und Lituolidae, ferner der Vertreter der Gattungen *Bolivina*, *Cibicides* usw. brachten eine Reihe von Ergebnissen allgemeinerer Gültigkeit (I. Cicha et I. Zapletalová 1960, 1963a, b, 1965).

Die Foraminiferen stellen jene glückliche Gruppe dar, die sich im Verlaufe des Entwicklungsprozesses verhältnismäßig gut studieren lässt, unter Weglassung gewisser Zeitspannen, welche die erreichten Ergebnisse wesentlich vermindern könnten.

Es ergibt sich aus dem allgemeinen Studium der Ablagerungsverhältnisse des Jungtertiärs (einschließlich des Oligozän) der Karpatenbecken, daß hier vorwiegend eine Sedimentation ohne größere, bedeutendere Lücken vorliegt. Eine Sedimentationsunterbrechung wurde bisher in der ganzen Region nur zwischen den Schichten nachgewiesen, die zum Aquitan (Melker Serie) und unteren Burdigal (Eggenburger Serie) gestellt werden. Zwischen den Schichten der übrigen Stufen wird lokal eine ununterbrochene Sedimentation vorausgesetzt. Zwischen Oligozän und Untermiozän besteht offensichtlich eine lückenlose Ablagerung in der intrakarpatischen Senkung und in der Pouzdřany-Einheit, zwischen dem unteren Burdigal und den Luschitzer Schichten und deren Äquivalenten in der österreichischen Molasse — und vielleicht auch in der Vortiefe. Zwischen Helvet s. s. und Karpat gilt das selbe für die Vortiefe in Mähren, dann für den Sedimentationsraum zwischen Karpat und Lanzendorfer Serie im österreichischen Teil der Vortiefe und im Steirischen Becken, ferner zwischen der Lanzendorfer Serie und Torton, ebenso wie zwischen Torton und Sarmat in den zentralen Teilen des Wiener Beckens (T. Buday, I. Cicha et J. Senes 1965).

Die Entwicklung dieser Schichten ist vorwiegend marin. Nur im höheren Teil des Helyet s. s., bzw. der Luschitzer Schichten kommt es zu einer ausgebreiteren Aussübung (*Rzezhakia-Saude* und deren Äquivalente).

Diese Tatsache bewirkt eine gewisse Mangelhaftigkeit bei der Verfolgung der Phylogenie der untersuchten Foraminiferengruppen. Wie jedoch die bisherigen Ergebnisse zeigen, hat eine Unterbrechung der zusammenhängenden Sedimentation für die Klärung einiger Gesetzmäßigkeiten der Entwicklung keine entscheidende Bedeutung.

Eine gewisse Rolle spielt die extreme Position der Paratethys, ihre begrenzte Verbindung mit der Tethys, was manchmal auch die spätere Immigration einiger, vor allem benthonischer Arten, in diese Region zur Folge hat, während in der Tethys die stratigraphische Wertigkeit bedeutend größer ist und die angeführten Spezies, bzw. Artgruppen, offensichtlich erst in fortgeschrittenem Stadium der Phylogenie in die

\* Doz. I. Cicha CSc., Geol. Zentralanstalt, Praha, Hradební 9.

Paratethys aus der Region der Tethys vordrangen. Dieser Umstand wird nicht nur durch die veränderliche Verbindungsweise beider Regionen beeinflußt, sondern hier spielt auch die Abhängigkeit von den ökologischen Bedingungen eine bedeutende Rolle, nach Verfassers Meinung vor allem von den Temperaturfaktoren, Strömungen usw., die in der Region der Paratethys beträchtlich schwankend sind.

Auch trotz den angeführten, gewissermaßen ungrüngestigen Einflüssen zeigten die Untersuchungen ganz deutlich, daß die Arten eine Reihe Veränderungen in der Zeit durchmachen und daß im Rahmen der Einheitlichkeit der Arten auch Formen mit einer gewissen Menge mutativer Veränderungen entstehen, die zwar zur Definition eines neuen Taxons nicht hinreichen, aber später die Grundlage zur Entstehung einer neuen Unterart, event. Art, werden können.

Der Evolutionsprozess im Rahmen einer phylogenetischen Linie, ferner die Entstehung neuer Spezies und Subspezies, kann im Verlaufe der Phylogene se der Gruppen, resp. Arten im Tertiär ganz markant nachgewiesen werden.

Bei dieser Gelegenheit muß auf den bedeutenden Nachteil der paläontologischen Methoden bei der Artenbestimmung hingewiesen werden. Wenn man von der Definition Mayr's (1948) ausgeht, wonach die Art eine Gruppe von potentiell oder wirklich sich untereinander kreuzenden Populationen ist, die von anderen solchen Gruppen reproduktiv isoliert ist — und bei Unterscheidung zweier Kategorien von Merkmalen, welche die Entwicklung der Arten bedingen (die wesentlichen Merkmale tragen zur Entstehung und Erhaltung der produktiven Isolation bei, die indifferenzen sind vor allem morphologische Merkmale), ergibt es sich, daß die Paläontologie in der Hauptsache vom Studium der morphologischen Merkmale (besonders der Hartteile) abhängig ist, die vom Gesichtspunkt der Taxonbestimmung indifferent, oft auch ganz untergeordneten Charakters sind.

Wenn die Art durch Merkmale gekennzeichnet sein soll, die ihre reproduktive Isolation bestimmen, ferner durch ökologische und morphologische Merkmale, dann ist es offensichtlich, daß bei den meisten paläontologischen Arten die organische Einheitlichkeit in der Definition aller drei Grundmerkmale der Art fehlt. Durchaus vorherrschend ist der morphologische Standpunkt, manchmal kann auch der ökologische ausgiebiger geltend gemacht werden, während jedoch die Angaben über die Artenreproduktion vollkommen unzureichend sind.

Dieser Mangel bei der Untersuchung der fossilen Foraminiferen kann allerdings nur teilweise durch die Untersuchung des Innenbaus entfernt werden, vor allem mit Einstellung auf die Veränderungen in der Größe des Prolokulus, des Verhältnisses zwischen den mikrosphaerischen und megalosphaerischen Individuen, des Innenbaus, des Charakters und der Zusammensetzung der Schalenwand usw.

Aus der Untersuchung des Prolokulus im Miozän, bei der Gruppe *Textularia gramen* (I. Cicha et I. Zapletalová 1965) geht ganz klar hervor, daß sich diese Gruppe im Verlaufe der Entwicklung allmählich differenziert und die bei Entwicklungsbeginn dimorphen (vielleicht auch apogamen) Individuen im weiteren Entwicklungsstadium trimorph werden und es endlich im fortgeschrittenen Stadium der Phylogene se zur Abspaltung der neuen Unterart *Textularia gramen maxima* Cicha et Zapl. kommt.

Bei der Gruppe *Textularia gramen* sind jedoch die erhaltenen Angaben nicht ganz überzeugend. Das schlecht erhaltene Material erlaubte keine eindeutige Entscheidung, ob die Unterarten *Textularia gramen deltoidea* Rss., *Textularia gramen abbreviata* d'Orb., *Textularia gramen gramen* d'Orb., *Textularia gramen haueri* d'Orb., *Textularia gramen subangulata* d'Orb. — nicht nur Ökoformen, bzw. Repräsentanten der einzelnen Generationen sind. Die letztgenannte Voraussetzung erscheint sehr wahrscheinlich.

Bedeutend genauer konnte der Vorgang des „Zerfalls der Ausgangsart“ bei der Gruppe *Bolivina dilatata* R. s. (I. Cicha et I. Zapletalová 1963a) verfolgt werden.

Am Anfang steht hier die apogame (apogametische) event. dimorphe, später trimorphe *Bolivina dilatata dilatata* (Aquitán—Burdigál), von der sich *Bolivina dilatata brevis* Cicha und später *Bolivina dilatata maxima* Cicha et Zapl. und *Bolivina papulata* Cushman (bei diesen Unterarten wurde in den Karpatenbecken nur Dimorphismus festgestellt) abspalten.

Bei *Bolivina dilatata dilatata* kann folgende Entwicklungslinie bestimmt werden (Abb. 1):

Untermiozän	Gen. B — häufiger	$A_1$ — selten
Karpat	Gen. B	$A_1$
Lanzendorfer Serie	Gen. B — $A_1$ — $A_2$ — häufig	.
Torton	Gen. B — $A_1$ — oft — $A_2$ sehr selten	

Zu einer unwesentlichen Spaltung dieser Gruppe kommt es erstmalig im Karpat, d. i. in der Zeit eines gewissen Ausgleichsverhältnisses zwischen der Zahl der Individuen von Gen. A und B bei *Bolivina dilatata*, als selten die Unterart *Bolivina dilatata brevis* erscheint, bei der nur Vertreter der Gen. A und B von Karpat bis Torton festgestellt wurden. Bei dieser Subspezies ist jedoch wegen ihres seltenen Vorkommens zu einer weiteren Untersuchung kein hinreichendes Material vorhanden. In der Lanzendorfer

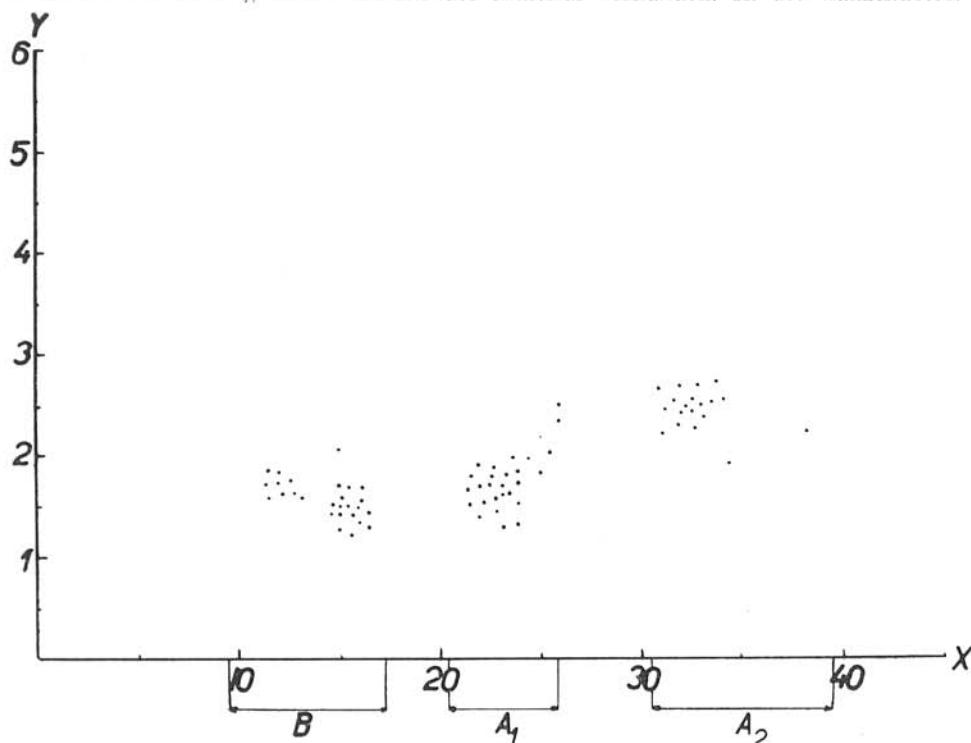


Abb. 1. Die Tafel veranschaulicht den Trimorphismus der Art *Bolivina dilatata dilatata* (werk 5, obere Lagidenzone — Lanz. Serie) Gen.  $A_2$ , B, die Exempl. d. Gen.  $A_1$  sind

$$Y = \frac{\text{Gehäuselänge} \times 100}{\text{Kammerzahl}} ; X = \text{Größe des Prolokalus} ; \cdot - \text{Bolivina dilatata dilatata}.$$

Serie zeigt sich ganz deutlich ein massenhaftes Auftreten von Gen. A<sub>2</sub> der Art *Bolivina dilatata dilatata* und im hangenden Torton beobachtet man schon eine deutliche Spaltung der ganzen Gruppe in die weiteren Subspezies *Bolivina dilatata maxima* und *Bolivina papulata*. *Bolivina dilatata maxima* unterscheidet sich vom Unterart-Typus durch den Randkiel und vor allem durch die Größe des Prolokulus der Gen. B und auch A; *Bolivina papulata* unterscheidet sich durch die Oberflächenskulptur der Schale. Die angeführten Subspezies sind praktisch an die gleichen Bedingungen in bezug auf die Salinität gebunden, doch tritt *Bolivina dilatata maxima* in Sedimenten auf, die nur sehr schwach sandig, vorwiegend nur pelitisch sind.

In der Zone, wo die neuen Unterarten erscheinen, ist wieder die Gen. A<sub>2</sub> der Art *Bolivina dilatata dilatata* selten. Hier liegt also ein ähnlicher Fall vor, wie der, den J. Hofker z. B. (1962) bei den Arten *Bolivina incrassata* oder *Daviesina fleuriasi* anführt.

Im fortgeschrittenen Entwicklungsstadium, d. i. in den jüngeren Schichten, hat *Bolivina dilatata dilatata* Gen. A<sub>1</sub> etwas abweichende morphologische Merkmale, sie ist größer, robuster, als die Form, welche am Beginn der Entwicklung der ganzen Gruppe steht.

Ob es bei den neuen Unterarten später zu einer weiteren Differentiation kommt, kann in den Karpatenbecken nicht festgestellt werden (Abb. 2).

Es wäre allerdings einzuwenden, daß die hier als Unterarten bezeichneten Formen nicht näher verwandt sind, daß es sich um selbständige Spezies handelt. Wieder stoßen wir hier auf einen gewissen Widerspruch zwischen der Auffassung des Begriffs Unterart und seiner Anwendung auf das paläontologische Material. Für die Aufstellung einer Subspezies wird eine Differenz erforderlich, die potentiell fähig ist einen Isolationsmechanismus zu bilden, der nach einer gewissen Zeit eine reproduktive Isolation, die Unfähigkeit einer Kreuzung der Unterarten untereinander, bewirkt. Damit hat allerdings bereits der Entstehungsprozess einer Art begonnen.

Als die richtigsten sind solche Unterarten zu betrachten, die durch geographische Isolation gegeben sind (K. Hrubý 1961).

Die Paläontologie kann jedoch die Fähigkeit einen Isolationsmechanismus zu bilden nicht praktisch überprüfen und allen Endes ist auch der Nachweis einer geographischen Isolation manchmal recht problematisch. Obwohl die Mikropaläontologie über sehr ausführliche Untersuchungsmethoden verfügt, sind ihre Methoden doch von der Entnahme einer bestimmten Sedimentmenge abhängig, dessen Ablagerung eine recht lange Zeit dauerte und es ist praktisch ausgeschlossen die ursprünglichen Populationen zu erhalten.

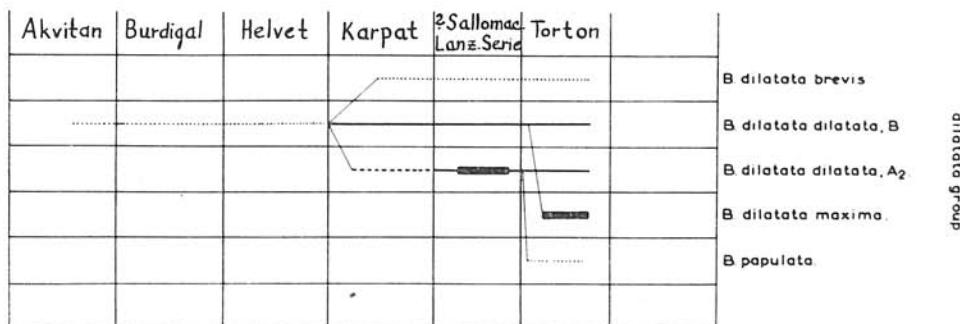


Abb. 2. Die stratigraphische Verbreitung der Gruppe *Bolivina dilatata*

Die Angaben über die Ökologie der Umwelt und die Zusammensetzung der Assoziationen sind also nur annähernd und vom Standpunkt der biologischen Aspekte nur mit Schwierigkeiten verwendbar. Oft läßt sich nicht genau feststellen, ob die in der Gemeinschaft einer Probe festgestellten Arten sympatrisch oder alopatrisch sind, ob es sich um ursprünglich geographisch abweichende Arten handelt, deren Erscheinen an einem Ort durch die allmähliche, allgemeine Entwicklung des Sedimentationsraumes, durch dessen Veränderungen, gegeben ist. Für die Zuordnung zu paläontologischen Unterarten ist vor allem die grundsätzliche morphologische Annäherung von Bedeutung. Hierzu wurden bei den vorliegenden Arten folgende Anhaltspunkte herangezogen: Charakter der Schale, Verteilung der Poren, Form der Mündung, die morphologischen Grundmerkmale und endlich auch eine annähernd gleiche Abhängigkeit des Vorkommens von den ökologischen Bedingungen — allerdings in Anbetracht dessen, daß es sich um eine sehr grobe Schätzung handelt, bei der Gruppe *Bolivina dilatata* im Rahmen des Euhalinikum.

Diese Unterarten wurden auch von einer Reihe von Autoren, die in der Karpatogeologie mitarbeiteten, nicht unterschieden und zur Art *Bolivina dilatata* gestellt.

Verfasser geht also von der Voraussetzung aus, daß in der Lanzendorfer Serie die selbständige Entwicklung der Art *Bolivina dilatata dilatata* gewissermaßen einen Gipelpunkt erreicht und die Massenentfaltung der Gen. A<sub>2</sub> gewissen „auflösenden“ Entwicklungstendenzen vorangeht.

Die Untersuchungsergebnisse z. B. J. Hoffker's (1957) und ferner die Beobachtungen des Verfassers an einigen Arten zeigen, daß der Trimorphismus der Art ein Merkmal ist, welches offensichtlich erst während einer bestimmten, längeren Entwicklungsperiode der Art, resp. Unterart, keineswegs aber in den Anfängen ihrer Phylogenetese, entsteht. Vielleicht ist diese Tatsache für jede einzelne Art auch durch eine gewisse längere Auswahl der ökologischen Bedingungen in der Zeit bedingt, d. i. durch Suchen und Erreichen der Zone des Adaptationsmaximums (L. Simpson 1951), welches jedoch nach der Populationsexpansion (die in der Regel nachfolgt), eine weitere Spaltung der bisher einheitlichen Art zur Folge haben kann. Für die Spaltung müssen jedoch wiederum solche Bedingungen vorausgesetzt werden, die der Zone des adaptiven Maximums sichtlich nicht mehr entsprechen, d. h. die Entstehung eines gewissen Zwiespaltes zwischen der Art und dem Lebensmilieu. Man kann also vermuten, daß der Trimorphismus der Art, dessen Entstehung, eine enge Abhängigkeit von der allgemeinen Evolutionslinie aufweist.

Theoretisch bedeutet diese Anschauung sozusagen eine zyklische Evolution des Vermehrungsprozesses innerhalb der phylogenetischen Zweige. Wir wollen nun die Einwendungen zusammenfassen, die man gegen diese Anschauung aussprechen könnte. Die cytologischen Beobachtungen zeigen, daß A<sub>2</sub> bei vielen dimorphen Formen als bloße Wirkung der Tatsache erscheint, daß es bei einigen Schizonten zu keiner Reduktionsteilung kommt und so eine makrosphaerische Form entsteht, die sich als Schizont weitervermehrt. Wir wissen ferner auch von manchen anderen Tiergruppen, daß die Zellkernteilung (die unter anderem auch die Geschlechtsbestimmung beeinflußt), sehr oft eine beträchtliche Abhängigkeit von Temperatur, Salinität und anderen Faktoren an den Tag legt. Es scheint, daß dies auch bei den Foraminiferen zutrifft (vergl. z. B. Hoffker's Beschreibung des Jahreszyklus von *Ammonia flevensis*) und daß also das Vorherrschen eines gewissen Vermehrungstypus in einer bestimmten geologischen Zeit eher die Auswirkung der paläökologischen Verhältnisse, als die Folge eines „phylogenetischen Alterns“ der Art ist.

Wir wollen jedoch versuchen diesen Einsprüchen vor allem vom genetischen

Gesichtspunkt aus zu widersprechen. Wie bereits hervorgehoben wurde, ist die Entstehung einer Unterart und Art an den allmählichen Prozess gebunden, der zur reproduktiven Isolation führt. Es handelt sich also um einen Vorgang, der sich in einer recht langen Zeit abspielt, wobei Mutation, Selektion und Hybridisation sich merklich geltend machen. Die wesentliche Rolle spielt in diesem Prozess die Ansammlung mutativer Veränderungen während einer verhältnismäßig sehr langen Zeit. Man kann jedoch nicht voraussetzen, daß dieser Prozess nach der Entstehung einer neuen Art stehen blieb und es versteht sich von selbst, daß die selben Einflüsse weiterdauerten auf neue Spezies einwirkend. Der gleiche Prozess spielt zweifellos auch bei der weiteren Reproduktion eine bedeutende Rolle. Bei einigen Arten, deren Entwicklung im Miozän und auch in der Kreide verfolgt werden konnte, ist es augenscheinlich, daß in den Anfängen der Phylogenetese die Apogamie überwiegt und erst später die sexuelle Vermehrung auftritt, eine Genenrekombination ermöglichend.

Nach einer Gesamtanalyse der festgestellten Tatsachen über die Entstehung von Dimorphismus und Trimorphismus bei den Foraminiferen muß hervorgehoben werden, daß der Trimorphismus an ein bestimmtes, manchmal recht fortgeschrittenes Stadium der Phylogenetese gebunden ist, welches in der Regel mit der Ansammlung einer größeren Menge mutativer Veränderungen zusammenhängt und manchmal der Bildung weiterer Populationen vorausgeht, die später fähig sind einen Isolationsmechanismus und eine reproduktive Isolation hervorzurufen. Wiederholt sei hervorgehoben, daß die ökologische Bedingungen, die Anpassung, hier eine bedeutende Rolle spielen, doch kann auf Grund des bisher studierten Materials die Entstehung des Trimorphismus nicht nur mit Temperatur, Salinität usw. verknüpft werden, vielmehr ist dieser Prozess auch in Zusammenhang mit der Evolution zu verstehen. Hier liegt nach Vf. Meinung einer der wenigen Vorteile der Paläontologie gegenüber der Biologie, indem die Paläontologie oft die Möglichkeit hat die Art auch in der Zeitspanne einiger Millionen Jahre zu verfolgen. Ein Trimorphismus wurde jedoch nicht bei allen untersuchten Arten festgestellt.

Ausführlicher konnte das Problem des Dimorphismus und der weiteren Spaltung bei der Gruppe *Bolivina fastigia* Cushman (I. Cicha et I. Zapletalová 1963a) verfolgt werden. Hier sind alle bemerkenswerteren Unterarten dimorph und bei keiner von ihnen gelang es Trimorphismus nachzuweisen. Die Größe des Prolokulus der Gen. B und A ist bei der ganzen Gruppe sehr beständig und die Differenzierung in neue

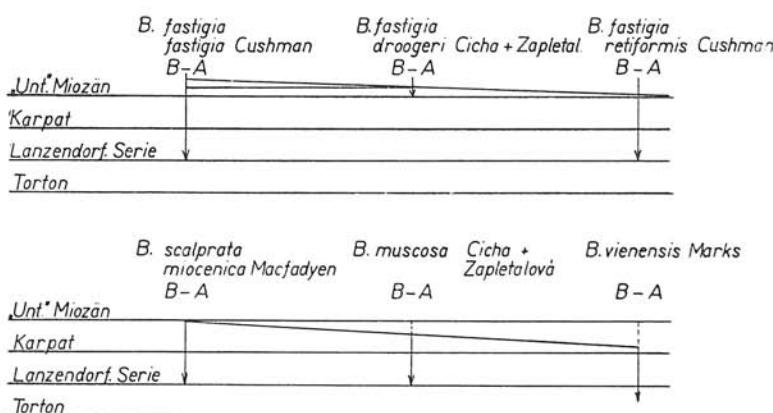


Abb. 3.

Unterarten gründet sich auf Veränderungen in der Verteilung der Poren und vor allem in der abweichenden Retikulation, Ornamentation usw., der Schalenoberfläche (Abb. 3).

Aus der Phylogenetese dieser Gruppe und ihrer allmählichen Differenzierung in neue Unterarten geht hervor, daß dieselbe nicht in Größenveränderungen des Prolokulus, sondern in den Merkmalen (Porenverteilung und Ornamentation) besteht, die bei der Gruppe *Bolivina dilatata* praktisch konstant sind.

Einer weiteren zahlreichen Foraminiferengruppe gehören im Miozän die Arten an, bei denen der Prolokulus allmählich an Größe zunimmt und die phylogenetische Entwicklung im Sinne der vorangehend erwähnten Veränderungen sehr langsam ist.

Die Größenveränderungen des Prolokulus wurden vom Vf. und seinen Mitarbeitern im Miozän und Oligozän vor allem bei der Art *Spiroplectammina carinata* (d'Orb.) (unteres Oligozän—Torton) (I. Cicha et I. Zapletalová 1965) verfolgt.

Bei den oligozänen Exemplaren (Kleizeller Ton — Umgebung von Budapest, „braune“ Mergel von Pouzdřany — Mähren) bewegt sich die Größe des Prolokulus der Formen Gen. B innerhalb des Bereichs von 20—27  $\mu$ , bei den Formen d. Gen. A zwischen 38—42  $\mu$ . In Aquitan und Burdigal dauern bei beiden Generationen annähernd die gleichen Maße fort. Die maximale Schalenlänge beträgt bis 1,6 mm bei einer Breite bis 0,76 mm und einer Dicke von 0,45 mm. Im ganzen überwiegen jedoch die Exemplare zwischen 0,75 und 1,3 mm Größe. Im Karpat ist das Vorkommen der Art *Spiroplectammina carinata* verhältnismäßig seltener, die Größe des Prolokulus bewegt sich bei der Gen. B der gemessenen Individuen zwischen 20—25  $\mu$ , bei den Formen der Gen. A erreicht sie bis 50  $\mu$ . Die Größe der Exemplare ist jedoch im ganzen den Formen des Untermiozäns gegenüber geringer, in dem am häufigsten Individuen zwischen 0,50—0,70 mm Länge und bis 0,35 mm Breite vorkommen. Im „Untertorton“ (Lanzendorfer Serie) behält der Prolokulus der mikrosphaerischen Individuen annähernd die gleiche Größe bei wie im Untermiozän, aber bei den megalosphaerischen Individuen wird eine allmähliche Zunahme an dessen Größe beobachtet, welche zwischen 50—60  $\mu$  schwankt. Die Exemplare erreichen bis 1,4 mm Länge bei 0,7 mm Breite. Im Torton, in der Zone der *Spiroplectammina carinata*, erreicht der Prolokulus bei den meisten Exemplaren der megalosphaerischen Individuen 60—65  $\mu$ , der Prolokulus der Gen. B ist gleichbleibend wie bei den oligozän—untermiozänen Formen. Im Torton wurden in der Zone der *Spiroplectammina carinata* Exemplare folgender Maße festgestellt: Länge bis 2,25 mm, Breite 1,12 mm und Dicke 0,70 mm (Abb. 4).

Über die allgemeine Entwicklung der wachsenden Tendenz des Prolokulus kann gesagt werden, daß seine Größe bei den Formen der Gen. B unverändert bleibt, während bei Gen. A seine Vergrößerung im Verlaufe der Phylogenetese ganz offensichtlich ist.

Die Ergebnisse ausführlicher Messungen der Individuen zeigen, daß zwischen Größenzunahme des Prolokulus und Schalenvergrößerung keine direkte Abhängigkeit besteht, im Gegenteil, die Individuen aus der Lanzendorfer Serie haben durchschnittlich kleinere Schalen als die oligozänen, resp. untermiozänen Exemplare.

Auch bei der Gattung *Bolivina* wurde z. B. bei der Art *Bolivina antiqua* d'Orb. (I. Cicha et I. Zapletalová 1963) eine allmäßliche Vergrößerung des Prolokulus beobachtet. Im Aquitan schwankt die Größe des Prolokulus d. Gen. B zwischen 12 und 15  $\mu$ , bei Gen. A zwischen 22—26  $\mu$ , im Burdigal zw. 32—37  $\mu$ , in der Lanzendorfer Serie zw. 42—45  $\mu$  Gen. A, während bei der Gen. B die Größe des Prolokulus sich nicht wesentlich von derjenigen der aquitanischen Individuen unterscheidet. Die Vertreter der Gen. A sind in den jungtertiären Schichten durchaus vorherrschend.

Im ganzen lassen sich also bei den untersuchten Gruppen 3 Grundtendenzen beobachten (Abb. 5).

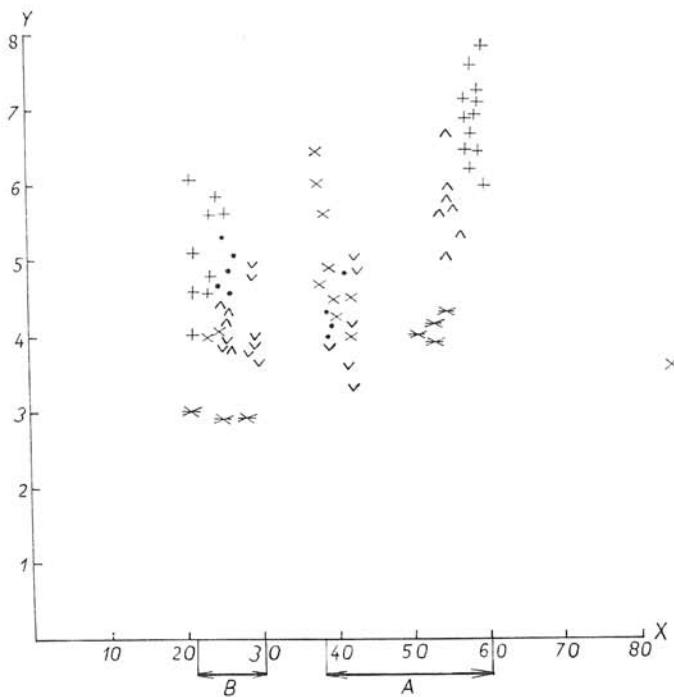
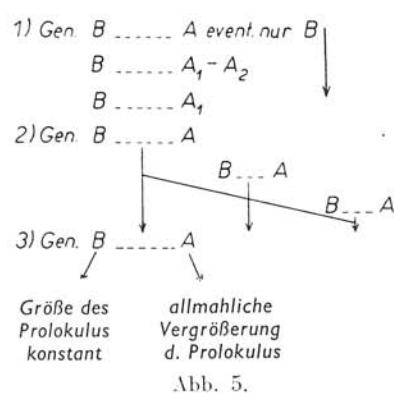


Abb. 4. Y — Gehäuselänge  $\times 100$   
Kammernzahl — X — Größe des Prolokulus in  $\mu$ ;  $\vee$  — *Spiroplectammina carinata* — Formen aus dem Oligozän (Rupel—Chatt), Kleinzeller Ton, Ungarn, Pouzdrany-Schichten, Mähren; X — *Spiroplectammina carinata* — Formen aus dem Aquitan des südslowakischen Neogenbeckens und den Pouzdrany-Schichten, Mähren; . — *Spiroplectammina carinata* — Untermiozän, Waag-Tal, Ostslowakisches Neogenbecken Burdigal; \* — *Spiroplectammina carinata* — Karpat, Wiener Becken, Závody-Schichtenfolge; ^ — *Spiroplectammina carinata* — Untertorton, Korytnice-Tone aus der Karpatenvorliefere Untertorton des Opava Gebiets; + — *Spiroplectammina carinata* — Oberizont des Wiener Beckens, Zone mit *Spiroplectammina carinata*; A — makrosphaerische Generation; B — mikrosphaerische Generation.



Im Jungtertiär der Westkarpaten konnte wegen der ausgebreiteten Aussübung der höheren Schichten des Torton und Sarmat keine weitere Entwicklung der eingehender untersuchten Spezien festgestellt werden und es läßt sich nicht feststellen, ob eine Wiederholung des in Punkt 1 beschriebenen Falles während der weiteren Entwicklung der Art möglich ist, oder ob es sich um einen abgeschlossenen, mit dem Untergang der Art beendeten Zyklus handelt.

Fälle, wie Punkt 2 anführt, schließen die Möglichkeit nicht aus, daß bei einem Teil der neuentstehenden Individuen während

der weiteren Entwicklung der Trimorphismus in Erscheinung treten könnte. Diese Möglichkeit ist auch bei den Individuen der in Punkt 3 angedeuteten Entwicklung nicht ausgeschlossen.

Wesentlich handelt es sich jedoch um Gruppen, deren Entwicklungslinien sich zeitlich unterscheiden.

Am Entwicklungsprozess der untersuchten Foraminiferengruppen beteiligt sich nicht nur die Größenveränderung des Prolokulus, sondern auch die Entwicklung der Schalenwand, d. i. vor allem der Charakter der Verteilung der Poren und ihre Größe bei den perforaten kalkigen Foraminiferen, dann das Alveolarsystem bei den Vertretern der Familie *Lituolidae* und zwar sowohl in der ontogenetischen als auch phylogenetischen Entwicklung (I. Cicha et I. Zapletalová 1963a, b).

Bei der Erkundung des Charakters der Porenverteilung in der Schalenwand ist für einige Gruppen (z. B. Gruppe *Bolivina fastigia*) die Verteilung der Poren während der phylogenetischen Entwicklung charakteristisch.

Im Miozän der Karpatenbecken ist hier die phylogenetisch älteste Art *Bolivina fastigia*, die durch spärliche Verteilung der Poren über die ganze Schalenoberfläche charakterisiert ist. Die älteste Form dieser Gruppe, ohne Kiel in der Achsenlinie, *Bolivina fastigia droegeri*, hat die ganze Oberfläche der Kammern ziemlich dicht mit Poren übersät. Bei allen übrigen, phylogenetisch jüngeren Vertretern, ist jedoch der Charakter der Poren im allgemeinen konstant, wobei sie spärlich und gegen den Rand der Kammern konzentriert sind. Im fortgeschrittenen Stadium dieser Gruppe ist also ab mittleres Miozän eine Reduktion der Poren deutlich erkennbar. Detaillierte Feststellungen, wenn auch in geringerem Maße, wurden auch bei den Arten *Bolivina plicatella* (Cushman) und *Bolivina antiquaeformis* (Cicha et Zapl.) gemacht.

Wie die bisherigen Untersuchungen zeigen, darf diese Erscheinung nicht nur den veränderten Bedingungen zugeschrieben werden, vielmehr handelt es sich um einen allmählichen Entwicklungsprozess auch bei den Arten, die im allgemeinen stets unter konstanten Bedingungen leben (z. B. Vertreter der Gruppe *Bolivina fastigia*) (Abb. 6).

Andererseits ist die Porenverteilung z. B. bei der Gruppe *Bolivina dilatata*, *Bolivina pokornyi* (Cicha et Zapl.) im ganzen Entwicklungsprozess konstant, ebenso wie ihre Größe.

Während der Ontogenese der Art beobachtet man oft an den jüngsten Kammern, in

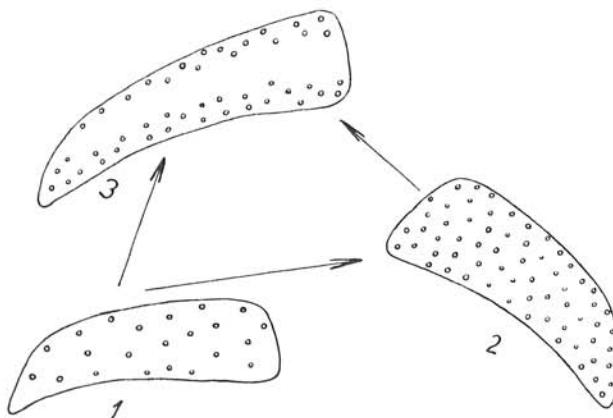


Abb. 6. Dieses Bild veranschaulicht die Entwicklung der Porenverteilung bei der Gruppe *Bolivina fastigia*. 1 — Poren bei *Bolivina fastigia* (oberes Oligozän—Aquitän); 2 — Poren bei *Bolivina fastigia droegeri* (Burdigal); 3 — Charakter der Porenverteilung bei den „tortonischen“ Vertretern der Gruppe *Bolivina fastigia*.

ihrem höchsten Teil, eine starke Verringerung der Porengröße, bis auf  $\frac{1}{3}$  des ursprünglichen Maßes. Ähnlich ist die Wand bei einigen im älteren Stadium der Ontogenese perforierten Exemplaren — im jüngsten Teil in der Gegend der Mündung unperforiert. Selten konnte man bei einigen Arten eine geringe Porengröße im ältesten Teil und weiter ihre allmähliche Vergrößerung bis zur  $\frac{1}{2}$  Länge beobachten, von wo an sich dann ihr Charakter nicht mehr verändert. Erst weitere Erkundungen auf dem Gebiete der Foraminiferenforschung im Miozän der Westkarpaten können jedoch zeigen, ob es sich um eine gesetzmäßige Entwicklung, oder nur um die Verteilung und Größe der Poren bei den einzelnen Arten handelt, was vor allem unter dem Einfluß ökologischer Faktoren steht, wie z. B. G. Lutz (1962) an rezentem Material feststellte.

Das Alveolarsystem der Cyclamminen hat im Miozän eine starke Tendenz zur allmählichen Bildung eines stets komplizierteren Baues (I. Cicha et I. Zapletalová 1963b). Es zeigt sich, wiewohl die Schlüsse recht vorläufig sind, daß das Alveolar-system auch bei den neu erscheinenden „Arten“ gegenüber den phylogenetisch älteren komplizierter ist. Es kann also nicht bestätigt werden, daß die einzelnen Gruppen verwandter Arten eine Entwicklung durchmachen, die in den Anfängen der Phylogene se immer durch einen primitiven Alveolarbau gekennzeichnet ist.

Vertreter der angeführten Gattung *Cyclammina* sind im Miozän der Westkarpaten bedeutend verbreitet. Zu den ältesten Vertretern aus dem Oligozän, Untermiozän, gehören *Cyclammina acutidorsata* (Hantken) und *C. rotundidorsata* (Hantken). Zu ihnen gesellt sich die nur im unteren Burdigal häufige *C. praecancellata* Volochinova (vereinzelt Aquitan) und endlich *C. aff. bradyi* Cushman, deren Vorkommen nur auf den untersten Teil der Luschitzer Serie (oberes Burdigal) begrenzt ist.

Im Karpat erscheinen die oben angeführten Arten nicht mehr und von den Cyclamminen wurde hier nur *C. carpatica* Cicha et Zapl. festgestellt, deren Vorkommen mit der Lanzendorfer Serie endet.

Ferner wurden in der Lanzendorfer Serie vereinzelte Exemplare der Art *Cyclammina pleschakovi* Pischanova festgestellt, die ins Torton übergeht, wo sie häufig ist. Nur allein im Torton wurden *C. vulchoviensis* Vengl., *C. complanata* Chapman und *C. zemlinica* Cicha et Zapl. festgestellt.

Die angeführten Arten wurden in optischen Schnitten studiert und ihre Untersuchung brachte eine Reihe neuer Erkenntnisse.

Eine allgemein abweichende Entwicklung des Alveolarsystems der mikro- und makrosphaerischen Formen weisen z. B. die Arten *C. praecancellata* auf, wo die Wand der ältesten Kammern bei Gen. B einfach ist und kein Alveolarsystem vorliegt. Die Alveolen sind also bei diesen Formen ein Merkmal einer fortgeschrittenen ontogenetischen Entwicklung, sowohl bei den Formen der Gen. B als auch Gen. A und die Alveolen der älteren Kammern haben auch bei den übrigen Arten sehr oft einen auffallend einfachen Bau. Erst in einer fortgeschrittenen Phase der ontogenetischen Entwicklung des Individuums kommt es zu einer definitiven Herausbildung des Alveolarsystems (vergl. N. A. Voloshinova et A. I. Budasova 1961).

In den Karpatenbecken haben die phylogenetisch ältesten Cyclamminenarten ein verhältnismäßig sehr einfaches Alveolarsystem. Die regelmäßig beobachteten Alveolen von der Grösse 3 Ordnungen sind verhältnismäßig wenig in die Seiten zu den septalen Scheidewänden hin verzweigt, ziemlich breit, kurz, beim Außenrand immer kurz verzweigt. Es ist ganz deutlich erkennbar, daß die bei den phylogenetisch älteren Formen übliche, große, 2—3 Ordnungen umfassende Fläche der Alveolen später durch ein stark verzweigtes, ungewöhnlich kompliziertes, oft his haarfeines System ersetzt wird, das den innenren Teil der Wand sehr fein durchsetzt.

Gegenüber der *C. acutidorsata* und *C. rotundidorsata* ist das Alveolarsystem der *C. prae cancellata* und *C. aff. bradyi* viel komplizierter und am vollkommensten ist seine Entwicklung bei den tortonischen Arten, wie *C. pleschakovi*, *C. vulchoviensis*.

Weiteren Forschungen sei es anheimgestellt festzustellen, ob die Phylogenetese der einzelnen Zweige der Gattung *Cyclammina* auch in der weiteren Entwicklung (Miozän—Rezent) die Tendenz zu einer weiteren Komplizierung des Alveolarsystems beibehält. Eine allgemeine Bestätigung dieses Merkmals könnte beträchtlich zur Klärung der interregionalen Korrelationen beitragen. Die Vertreter der Cyclamminen sind weitaus häufiger als z. B. die „Großforaminiferen“ und ihre Bearbeitung würde der Korrelation der Regionen mit mariner Sedimentation reelle Voraussetzungen schaffen. Es zeigt sich also die Notwendigkeit dieser Gattung erhöhte Aufmerksamkeit zu schenken — bei eingehender Ausarbeitung der zugehörigen Untersuchungsmethodik.

Allerdings ist zu erwägen, daß das Material aus nur einer Region, d. i. dem Miozän der Westkarpaten, für diese Aufgabe nicht hinreichend ist. Die Forschungsergebnisse der Autorinen N. A. Volosinova und A. I. Budasheva (1961) aus dem Tertiär Ostsibiriens, ferner die Untersuchungen J. Muylaeert (1964) aus Maroko zeigen jedoch, daß auch in diesen Regionen im Tertiär die Tendenz zu einem immer komplizierteren Ausbau des Alveolarsystems herrschte. Man kann mit Recht einwenden, daß die im Laufe der Phylogenetese neu erscheinenden Arten Immigranten sind, deren Wurzeln wir nicht kennen.

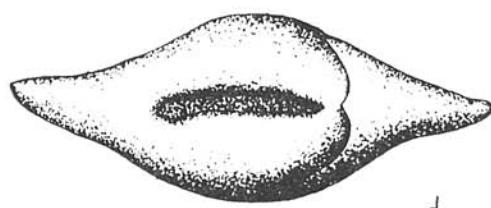
Andererseits aber möge man erwägen, daß im Falle einer Immigration auf jede neue Transgression gesetzmäßig Formen mit immer fortgeschrittenem Alveolarsystems folgen müssten und ihre Entwicklung würde immer in anderen Regionen verlaufen. Diese Voraussetzung ist wohl recht unwahrscheinlich.

Bei den Vertretern der Gattung *Cyclammina* begegnet man jedoch den größten taxonomischen Schwierigkeiten und die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten sind vor allem auf das Stadium des Alveolarsystems zurückzuführen, während die äußere Morphologie nur wenig differiert. Es handelt sich also in diesem Falle offensichtlich um paläontologische, in der Stratigraphie gut verwendbare Arten, während ihre Stellung als biologische Arten ziemlich zweifelhaft ist. Auf Grund der Untersuchung des bestehenden Materials ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich um eine, eventuell zweifyletische Linien handelt, die den Rahmen maximal zweier Arten nicht überschreiten.

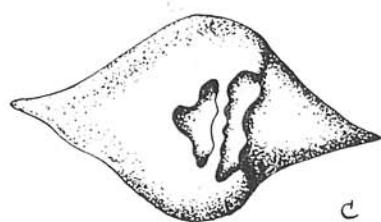
Ein weiteres interessantes Problem konnte bei der Untersuchung der Vertreter der Gattung *Semivulvulina* verfolgt werden. Gen. A hat der Gattung *Spiroplectammina* vollentsprechende Merkmale, während Gen. B im erwachsenen Stadium eine dem Typus *Vulvulina* nahestehende Mündung aufweist und eine Reduktion des Spirum eintritt.

Desgleichen ist auch beachtenswert, daß bei den Vertretern der Art *Spiroplectammina carinata* im Jungtertiär eine mäßige Tendenz zur Bildung einer Mündung vom Typus *Vulvulina*, aber immer deutlich mit der Basis durchgriffen, beobachtet wurde. Es ist kein Grund zur Voraussetzung (I. Cicha et I. Zapletalová 1965), daß die Gattung *Semivulvulina* einen Überganstypus zwischen den Gattungen *Spiroplectammina* und *Vulvulina* darstellt, vielmehr handelt es sich um einen selbständigen Entwicklungszweig, dessen weitere phylogenetische Richtung, jedoch nicht weiter über den Rahmen des Karpatenmiozän hinaus verfolgt werden konnte.

Endlich ist auch als wichtige Feststellung anzusehen, daß die neuen, für die Diagnose der Gattung entscheidenden Merkmale bei der Form von Gen. B auftreten, die z. B. im ganzen bei allen untersuchten Gruppen sehr wenig variabil ist und — zum Unterschied von Gen. A — eine konstante Größe des Prolokulus aufweist.



d



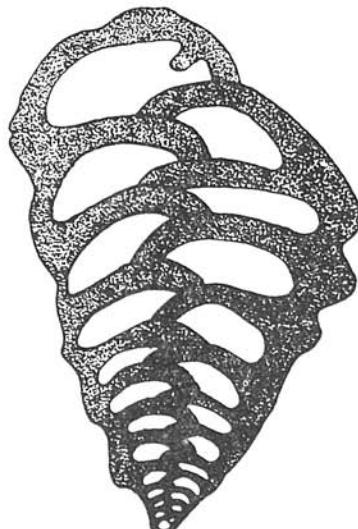
c



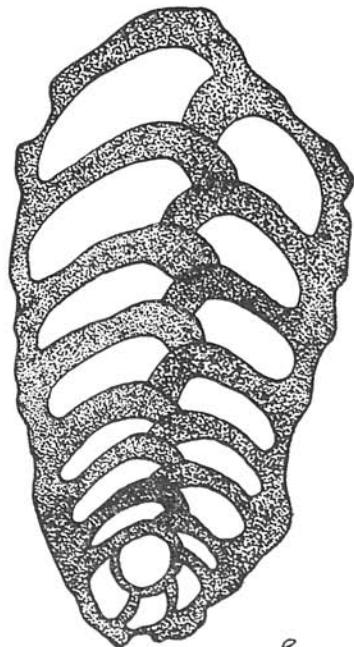
b



f



a



e

Abb. 7. a — Schema des Innenbaues der Generation B, der Unterart *Semivulvulina pectinata pectinata* (R s s.), vergröß. 40 X; b, c, d Entwicklung der Mündung bei Vertretern der Generation B der Gattung *Semivulvulina* (Abb. d stellt die Endphase dar); e — Schema des Innenbaues der Generation A der Unterart *Semivulvina pectinata kolmanni* C i c h a et Z a p l., vergr. 50 X: f — Mündung der Vertreter der Generation A der Gattung *Semivulvina*, vergr. 40 X.

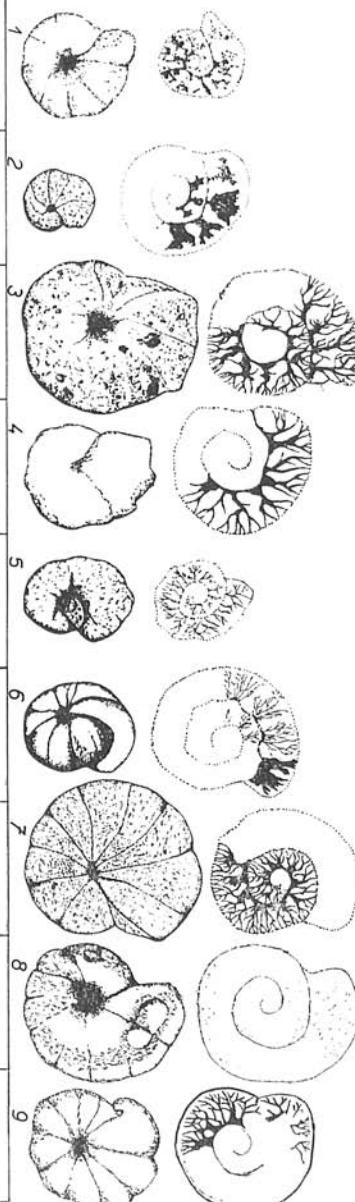


Abb. 8. 1 — *Cyclammina acutidorsata* (Hantken); 2 — *Cyclammina rotundidorsata* (Hantken); 3 — *Cyclammina praecancellata* Voloschinova; 4 — *Cyclammina* aff. *bradyi* (Cushman); 5 — *Cyclammina carpatica* Cicha et Zapł.; 6 — *Cyclammina pleschakovi* Piščanova; 7 — *Cyclammina vulchoviensis* Vengliniskij; 8 — *Cyclammina* aff. *complanata* Chapman; 9 — *Cyclammina zemplinica* Cicha et Zapł.

Die bei *Semivulvulina* festgestellten Erkenntnisse können zum Teil auf Möglichkeiten zur Bildung neuer Gattungen hinweisen, die theoretisch innerhalb einer Art entstehen, eventuell in einer Generation an den Tag treten, während bei der zweiten Generation wenigstens während einer gewissen Zeit, die morphologische Linie ihres Vorfahren beibehalten wird (Abb. 7).

Diese Schlüsse müssen jedoch noch durch weitere, eingehende Untersuchungen bestätigt werden.

Die allgemeine Erkundung des Innenbaues brachte bei einigen Foraminiferengruppen Erkenntnisse, die weitere Wege der Forschung andeuten und für die feinere stratigraphische Gliederung der Westkarpaten von praktischer Bedeutung sind. Es läßt sich annehmen, daß eine eingehende Untersuchung der Foraminiferen in anderen Regionen Möglichkeiten für eine Korrelation zwischen den einzelnen Becken, event. Regionen auf breiterer Grundlage schaffen wird (Abb. 8).

Abschließend sei es mir gestattet Herrn Prof. Dr. Vl. Pokorný für zahlreiche kritische Bemerkungen meinen aufrichtigsten Dank auszusperchen.

Übersetzt von V. Dlabačová.

#### SCHRIFTTUM

Buday T., Cicha I., Senes J., 1965: Miozän der Westkarpaten. Geol. Karp., in Druck.  
 — Calvez J. Le., 1950: Recherches sur les Foraminifères. II. Place de la meiose et la sexualité. Arch. Zool. Exp. Gén., 87, Paris. — Cicha I., Zapletalová I., 1960: Stratigraphisch-paläontologische Erkenntnisse über einige Vertreter der Gattung *Cibicides* aus dem Neogen des Wiener Beckens, der Karp. Vortiefe und des Waagtales. Sborn. Ústř. úst. geol., odd. pal. 25. Praha. — Cicha I., Zapletalová I., 1963a: Die Vertreter der Gattung *Bolivina* (Foraminifera — Protozoa) im Miozän der Westkarpaten. Sborn. Ústř. úst. geol., odd. pal. 28, Praha. — Cicha I., Zapletalová I., 1963b: Wichtige Vertreter der Familie Lituolidae Reuss, 1861 (Foraminifera) aus dem Miozän der Westkarpaten. Sborn. geol. věd, řada P, 1, Praha. — Cicha I., Zapletalová I., 1965: Die Vertreter der Familie Textulariidae (Foraminifera — Protozoa) im Miozän der Westkarpaten. Sborn. geol. věd, řada P, 6, Praha. — Goldschmidt R., 1955: Theoretical genetics. California Univ. Press, Berkeley. — Hiltermann H., Koch W., 1950: Taxonomie und Vertikalverbreitung von Bolivinoidea-Arten im Senon Nordwestdeutschlands. Geol. Jb. 64, Hannover. — Hofker J., 1954: Foraminifera. Veränderungen in de Flora en Fauna der Zuiderzee na de afsluiting in 1932. Verslag 1954, Den Helder. — Hofker J., 1957: Foraminiferen der Oberkreide von Nordwestdeutschland und Holland. Geol. Jb. 27, Hannover. — Hofker J., 1962: Änderung des Generationswechsels der Foraminiferen-Arten während der Periode ihres Daseins. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 6, Stuttgart. — Hrubý K., 1961: Genetika. ČSAV Praha.

Lutze G., 1962: Variationstatistik und ökologie bei rezenten Foraminiferen. Paleont. Zeitschrift 36, Stuttgart. — Mayne W., 1959: The foraminiferal genera *Spirocyclina* and *Iberina*. Micropaleont. 5, New York. — Mayer E., 1948: The bearing of the new systematics on genetical problems. The nature of species. (Adv. Gen. 2). — Muylaert J., 1964: Le genre *Cyclammina* ou Maroc septentrional. III. Congrès du néogène Méditerranéen. Bern. — Sigal J., 1959: Trimorphisme morphologique et trimorphisme structural und exemple: *Choffatella decipiens* Schlumberger. Bull. Soc. géol. France 7, Paris. — Simpson G. G., 1944: Tempo and Mode in Evolution. Gol. Biol. Ser. New York. — Volosinova N. A., Budáševa A. I., 1961: Lituolidy i trochamminidy iz tertiých otloženij ostrova Sachalina i poluostrova Kamčatky. Mikrofauna SSSR 12, Leningrad. — Waddington C. H., 1957: The strategy of the genes. London.

Zur Veröffentlichung empfohlen von J. Senes.