

Razvojni nizi in taksonomska problematika numulitin*

Rajko Pavlovec

Katedra za geologijo in paleontologijo, Univerza v Ljubljani, Ljubljana, Aškerčeva 12

Foraminifere so zelo primerne za študij ontogenetskega in filogenetskega razvoja ter so zato uporabne za mikrostratigrafsko korelacijo. Avtor obravnava poddružino numulitin ter prikaže značilnosti različnih rodov in pomen zgradbe njihovih hišic za taksonomijo. Moderna klasifikacija ne temelji samo na morfologiji organizmov, temveč upošteva predvsem njihove sorodstvene zveze. Na ta način pride do razvojnih linij. Za študij razvojnih nizov pa so potrebni kontinuirani profili plasti, odloženih v enakih okoljih. Glede na življenjske možnosti foraminifer avtor prikaže, da paleogeografske razmere v paleogenu na območju jugozahodne Slovenije za razvoj foraminifer niso bile ugodne, bolj ustrezno okolje pa je bilo na območju Istre.

Uvod

Skoraj vse vede posegajo danes čez ozke meje svoje stroke in uporabljajo metodiko ter izsledke več področij. Tako nastajajo prehodna področja. Na enaki poti je mikropaleontologija, ki posega med drugim na področje splošne paleontologije, biologije, geologije, oceanografije, paleoklimatologije in paleoekologije (G. G ö k e , 1963, 5).

Kakor ločijo mikropaleontologijo kot samostojno vedo (O. S c h i n d e w o l f , 1950, 79), tako postaja samostojna stroka tudi mikrostratigrafija. Če uporablja mikropaleontološke podatke, jo imenujemo mikrobiostratigrafijo, ki je za natančne geološke raziskave vedno pomembnejša. Med najbolj uporabnimi mikrofosili, ki dajejo biostratigrafom dobre rezultate, so razne skupine foraminifer. Na eni strani so to drobne mikroforaminifere — omenim naj filogenetsko dobro preučene globotrunkane iz zgornje krede in globorotalije iz paleogena, na drugi strani pa so zlasti za mikrostratigrafijo izredno pomembne razne skupine makroforaminifer kot so fuzulinide, orbitoline, numuliti, asiline, alveoline, heterostegine, diskocikline, operkuline in druge.

* Avtor podaja vsebino svojega nastopnega predavanja na fakulteti za naravoslovje in tehnologijo univerze v Ljubljani.

Metodologija

Moderna paleontologija in z njo mikropaleontologija se počasi otesata povsem opisno orientirane sistematike. Naloga modernih paleontologov torej ni več postavljati in opisovati nove vrste in druge sistematske enote, ampak ugotoviti predvsem njihovo filogenetsko zvezo. To dosega z raziskovanjem po možnosti nepretrganih profilov, iz katerih podrobno preučujejo zaporedno si sledeče foraminifere in druge fosilne ostanke. Primerjava podatkov iz raznih pokrajin omogoča korelacijo neritsko-batialnih sedimentov (predvsem s pomočjo mikroforaminifer) z litoralno-neritskimi (predvsem z makroforaminiferami). Takšna korelacija pa je glavni namen foraminiferne stratigrafije.

Istočasno so prav makroforaminifere posebno primerne za študij ontogenetskih, filogenetskih in mikrostratigrafskih problemov. Od njihovega skeleta se ohrani vsaj toliko, kolikor najdemo trdnih delov pri njihovih recentnih sorodnikih. Na praznih fosilnih hišicah je torej mogoče rekonstruirati celotno morfološko ontogenezo. Poleg tega so se mnoge makroforaminifere hitro razvijale in se marsikje pojavljajo v velikem številu.

Taksonomija numulitinskih skupin

Med paleogenskimi foraminiferami imajo predstavniki poddružine Nummulitinae dominanten položaj. Poleg rodu *Nummulites* so rodovi *Assilina*, *Numulitoides*, *Operculinoides*, *Operculinella*, *Neooperculinoides* in *Operculina*. Hišice vseh teh rodov se spiralno zavijajo tako, da prejšnji zavoj bolj ali manj prekriva mlajšega. Karakteristični potek zavojev najbolj vidimo v aksialnem prerezu, to je v prerezu hišice po krajši osi.

Pričakujemo sicer, da bodo novejšje raziskave prinesle mnogo novega tudi v taksonomijo numulitin in to predvsem glede na mikrostrukturo njihovih hišic. Vemo tudi, da aksialni prerez ni edini taksonomski znak za ločitev raznih numulitin, vendar je praktično zelo uporaben in bo pomemben vse dotlej, dokler ne bomo dobili boljših kriterijev. Na drugi strani se že danes kaže vprašanje, do kakšne mere imajo preiskave fosilnih foraminifer z uporabo modernih odbojno-elektronskih mikroskopov sploh praktičen pomen. Takšne raziskave so uspešne samo na dobro ohranjenih hišicah.

Po doslej veljavnih kriterijih imajo različne numulitine naslednje karakteristike. Za pripadnike rodu *Operculina* imamo tiste hišice, ki imajo evolutne spiralne liste in evolutne vmesne prostore. Zavoji se hitro višajo (H. Schaub, 1961, 568; R. Pavlovec, 1966 a, 273). To pomeni, da se pri operkulinah zavoji ne prekrivajo, marveč se samo dotikajo drug drugega. Pri rodu *Neooperculinoides* so spiralni listi v vseh zavojih involutni. Izjema je samo zadnji zavoj, v katerem so spiralni listi evolutni ali slabo semiinvolutni. Vmesni prostori so semiinvolutni pri vseh zavojih, ki imajo involutne spiralne liste (B. T. Golev, 1961 a, 114; 1961 b, 62; R. Pavlovec, 1966 a, 273—274).

Hišice rodu *Nummulitoides* imajo spiralni list in vmesne prostore involutne. Samo pri zadnjem zavoju je spiralni list semiinvoluten, vmesni prostori pa so nekoliko semiinvolutni ali evolutni (R. Pavlovec, 1966 a, 273). Vendar semiinvolutnost v zadnjem zavoju ni filogenetski znak, ampak je posledica nedokončane rasti do popolne involutnosti. Zato je ta rod najbolj problematičen, saj je

zelo podoben rodu *Nummulites*. Za vse tri omenjene rodove je značilno še, da se njihovi zavoji hitro višajo.

Pri rodu *Nummulites* se spiralni listi povsem prekrivajo, involutni so tudi vmesni prostori. Izjeme so le nekatere primitivnejše oblike numulitov, pri katerih zasledimo v zunanjih zavojih sledove evolutnosti, oziroma prehod k semiinvolutnosti (H. Schaub in J. Schweighauser, 1950, 238). Pri numulitih pa ločimo hišice s hitreje in počasneje naraščajočimi zavoji.

Če upoštevamo dejstvo, da je skrajno evoluten tip hišice (rod *Operculina*) stratigrafsko starejši kot skrajno involuten tip (rod *Nummulites*), je potekal razvoj od evolutnih k involutnim spiralnim listom in vmesnim prostorom (R. Pavlovec, 1966 a, 275). Tako imenovan »operkulinski« tip hišice s hitro naraščajočimi zavoji preide torej v »numulitni« tip hišice z nižjimi zavoji šele pri rodu *Nummulites*. Vendar celo pri starejših oblikah numulitov (npr. vrsta *Nummulites fraasi* De la Harpe) in pozneje pri nekaterih drugih iz posameznih razvojnih nizov (npr. *Nummulites exilis* Douvillé, *N. irregularis* Deshayes) ostaja tudi pri numulitih tip hišice z višjimi zavoji.

Večje nejasnosti povzroča rod *Assilina*, ki ima involutne spiralne liste ter evolutne vmesne prostore. Zdi se mi, da je to posebna veja, katere izhodni tip še ni dokazan (R. Pavlovec, 1966 a, 275).

Ne glede na razlike v ekvatorialnem prerezu ali v morfologiji vmesnega skeleta, zadoščajo po mojem mnenju že prej omenjene morfološke diferenciacije hišic za ločitev skupin *Nummulites*, *Assilina* in *Operculina*. Takšno stališče je odločno zagovarjal že Schaub (1961). Pri tem ni bistveno vprašanje, kakšnim taksonomskim enotam naj bi pripadale omenjene skupine. Lahko bi bili podrodovi nekega rodu s širšimi morfološkimi karakteristikami. Čudno pa je, da kljub Schaubovim odločnim trditvam ameriška mikropaleontologa A. R. Loeblich in H. Tappan v svoji odlični in izredno obsežni mikropaleontologiji iz leta 1964 priznavata samo rod *Nummulites*, medtem ko naj bi bila *Assilina* in *Operculina* sinonima. Bolj upravičeno se mi zdi povsem nasprotno stališče sovjetskega mikropaleontologa G. I. Nemkova (1967), ki je celo rod *Nummulites* razdelil na podrodove *Nummulites*, *Granulites* in *Globulites*.

Paleontologi so že večkrat razpravljali o pomenu posameznih elementov hišice numulitin za njihovo taksonomijo. V novem času je o tem objavil zanimive ugotovitve sovjetski mikropaleontolog B. T. Golev (1961 a, 119). Golev je prepričan, da prva in druga kamrica, ki ju imenujemo nukleokonh, za taksonomijo nista posebno pomembni. V tem se njegovo stališče razločuje od mišljenja poljskega paleontologa F. Biede (1959). Pri istih rodovih numulitin se namreč pojavljajo različni tipi nukleokonha. Tako poznamo pri numulitih skoraj enaki začetni kamrici (izolepidini tip nukleokonha) pa vse prehode do tipa nukleokonha, pri katerem je prva kamrica velika, druga pa majhna (anizolepidini tip). Zato se strinjam z Biedovim stališčem samo v tem, da se obenem z drugimi znaki razvija tudi nukleokonh (R. Pavlovec, 1966 a, 280; cf. H. Schaub, 1963). Ko pa sem preučeval vprašanje, ali obstaja kaka zveza med velikostjo oziroma debelino hišice in med velikostjo prve in druge kamrice, sem prišel do naslednje ugotovitve. Veliki numuliti imajo sicer navadno velik protokonh, vendar opažamo pri tem veliko variiranje. Nikakor pa ni zveze med velikostjo protokonha ali nukleokonha in številom zavojev (R. Pavlovec, 1966 a, 282).

Razvojni nizi

Naslednje vprašanje je združevanje sorodnih foraminifer v razvojne nize. V moderno preučevanje numulitov in asilin ga je vnesel predvsem prof. H. Schaub. To pomeni, da ni ostal samo pri morfološkem opisovanju, ampak je upošteval tudi sorodstvene zveze med posameznimi oblikami. Ob tem se moramo na kratko ustaviti pri razlagah nemškega paleontologa prof. O. Schindewolf (1950). Filogeneza namreč ni sinonim za taksonomijo. Filogenetska preučevanja obravnavajo razvoj posameznih skupin, rodov ali vrst in v končni obliki razvojnega stebila. Taksonomija pa se naslanja na razlike med posameznimi skupinami organizmov in s pomočjo teh razlik uvršča organizme v sistematske enote.

Pogoj za natančna filogenetska preučevanja so raziskave fosilov iz neprekinjenih profilov, v katerih lahko opazujemo po možnosti neprekinjen razvoj te ali one skupine. Žal je v praksi tako, da razen v izjemnih primerih ne dobimo med fosili toliko in tako dobro ohranjenih oblik, da bi lahko preučevali res neprekinjen razvoj. V naših krajih imamo sicer zelo veliko numulitov, asilin (tabla 1, sl. 1 in 2), operkulin (tabla 3, sl. 1 do 4), vendar so se v paleogenu ekološke razmere tako spreminjale, da daljših razvojnih nizov ali daljšega razvoja ene ali druge skupine ne moremo dovolj natančno preučiti. V paleocenski dobi je bil večji del današnje južnozahodne Slovenije prekrit s plitvim morjem s številnimi zalivi. Voda je vsebovala mnogo organskih ostankov in ni bila primerna za večjo razširitev numulitin, od katerih so takrat pri nas živele operkuline. Numulitine so navezane na čisto in precej toplo vodo. Šele v ilerdiju se je v nekaterih delih južnozahodne Slovenije okolje spremenilo in so se pojavile številne numulitine. Vendar se je v najzahodnejših delih Slovenije najbrž že v ilerdiju, drugod v cuisiju, začela sedimentacija flišnih in flišu podobnih sedimentov. V takšnem morju je bilo za numulitine preveč glinaste in peščene snovi. Zato najdemo v južnozahodni Sloveniji kolikor toliko dobre profile za preučevanje razvoja numulitin samo v ilerdiju in delu cuisija. Nekoliko bolje je s tem v Istri, kjer je v nekaterih delih podobna sedimentacija apnenca skozi cuisij in velik del lutecija. V tamkajšnjih plasteh je zato možen nekoliko boljši študij razvoja numulitin.

Podobne težave imajo pri filogenetskih raziskavah numulitin tudi drugod. Zato se morajo nujno opreti na kombinacije podatkov iz raznih profilov, kar pa seveda prinaša s seboj marsikatero pomanjkljivost.

Problematika taksonomskih znakov

Težko najdemo še kako drugo foraminiferno skupino, ki bi ji že v prejšnjem stoletju posvečali takšno pozornost kot numulitom. Pomembne publikacije so izšle pred več kot sto leti (npr. V. D'Archiac in J. Haime, 1853). Numuliti so v raznih delih paleogena zelo pogosti in za stratigrafijo zelo pomembni. Kljub temu pa jih še danes ne poznamo dovolj. Kje so vzroki za to? Predvsem se pri numulitih srečujemo s kompliciranimi morfološkimi znaki, ki so skoraj redno podvrženi veliki variabilnosti in celo anomalijam. Posledica tega so večja odstopanja od morfoloških znakov holotipa. Do danes še ne poznamo objektivne metode, s katero bi pri raziskavah numulitov preprečili izredno močan subjektivni faktor (R. Pavlovec, 1969, 174). Zato se v takšnih primerih opiramo,

podobno kot biologi, na opis več osebkov (O. Schindewolf, 1950, 442). Pri študiju filogeneze pa moramo poleg morfoloških znakov upoštevati še geografsko razširjenost in predvsem stratigrafske oziroma mikrostratigrafske odnose med posameznimi vrstami. Z drugimi besedami pomeni to, primerjati najbližje sorodnike iz enega ali več profilov. Če pa pomislimo na omenjene težave pri preučevanju posameznih elementov numulitnih hišic, je jasno, da so najbolj problematične razlike prav med najnižjimi taksonomskimi enotami, to je med vrstami in podvrstami. Vendar so morfološke značilnosti kljub mnogim pomanjkljivostim za sistematiko najvažnejše (O. Schindewolf, 1950, 442).

Paleontolog se srečuje še z drugimi problemi. Eden teh je dejstvo, da ima najpogostejše opraviti s tanatocenozo fosilne populacije, v kateri so pomešani osebki iz različnega okolja (L. Hottinger, 1963, 300). Nadalje je pomemben faktor hitrosti razvoja. O tem je pisal leta 1932 Tan Sin Hok (cf. V. Pokorný, 1958, 49—51), ki je preučeval makroforaminiferni rod *Cycloclypeus* iz vzhodne Indije. Prišel je do prepričanja, da se progresivne spremembe (imenoval jih je mutacije) pojavijo najprej pri delu populacije. Pri vsaki naslednji populaciji je več teh naprednih oblik in vse manj starih. Ob statističnem študiju začetnih kamric pa je ugotovil, da je razvoj potekal v skokih. Poznejši raziskovalci so Tan Sin Hoka sicer popravili v tem, da so dokazali postopen razvoj, ki pa ni bil v vseh fazah enako hiter. V največji meri naj bi bila hitrost razvoja odvisna od ekoloških razmer. Ob tem je zanimivo H. Schaubovo (1963, 284) mišljenje, da je okolje vsekakor pri razvoju numulitov pomemben faktor. Vendar so po njegovem mnenju ekološke razmere povzročile izbor, ne pa tudi nastanka nekaterih vrst. To podkrepi s primerom. Pri vrsti *Nummulites burdigalensis* De la Harpe se pojavljajo različne debeline sten pri hišicah iz peščeno glinastih kamenin in pri hišicah iz apnenca. Vendar se mi zdi, da sprememba okolja mnogo bolj vpliva na izbor vrst in s tem na potek razvoja, kot navadno mislimo. Poglejmo samo primer gigantskih oblik numulitov in drugih živalskih skupin v luteciju, ko so vladale izredno ugodne življenjske razmere. V tem času so nastali tudi največji numuliti vseh časov (*Nummulites maximus* D'Archiac). Brez dvoma ne sovpadajo slučajno v isto obdobje gigantske živalske oblike in izredno ugodno okolje, pač pa so se prav zaradi izredno ugodnega okolja lahko sploh razvile takšne velike oblike.

Zaradi naštetih problemov je jasno, zakaj je napredek pri raziskavah numulitin in njihovega razvoja sorazmerno počasen (cf. R. Pavlovec, 1969, 175). Prav tako je razumljivo, da nastajajo številne napake bodisi pri sami determinaciji ali še bolj pri filogenetskih preučevanjih. Vse te napake se nekoliko zmanjšajo ob združevanju numulitov v večje ali manjše skupine, ki so bile prvotno nekakšne umetne sistematske enote. V smislu V. D'Archiaca in J. Haimaja (1853, 70—75) so bile skupine postavljene izključno na podlagi morfoloških značilnosti. Pri tem so seveda prišle v isto skupino večkrat numulitne vrste, ki niso v ožji filogenetski zvezi. Danes uporabljajo ime skupina za sorodne vrste numulitov, npr. skupina *Nummulites distans* vključuje numulite od spodnjeeocenskega *Nummulites nemkovi* Schaub do lutecijskega *Nummulites maximus*. Med tema vrstama so še *Nummulites distans* Deshayes, *N. polygyratus* Deshayes in *N. millicaput* Boubée. Vsi ti numuliti imajo podobne morfološke značilnosti (tanke hišice s številnimi zavoji, ozke kamrice, močno nagnjena in upognjena septa), so pa tudi v filogenetski zvezi. Nikakor ne smemo

trditi, da so se neposredno razvili drug iz drugega, saj upravičeno pričakujemo še nove vmesne vrste in podvrste, vendar pripadajo isti razvojni liniji numulitov.

Zato zagovarjam stališče, da so numulitne skupine v modernem pojmovanju pravi razvojni nizi in jih moramo tako tudi imenovati. Ime skupine v taksonomskem smislu ne pove ničesar in ga lahko uporabljamo za sistematske enote različnega velikostnega reda, npr. skupina sesalcev ali skupina makroforamifer.

Leta 1966 sem že opozoril na zelo dober primer razvojnih nizov (R. Pavlovec, 1966 a). To sta tako imenovani »veji« skupine *Nummulites laevigatus*, in sicer »veja z nizkimi zavoji in dolgimi kamricami« ter »veja z visokimi zavoji in kratkimi kamricami«. Pri prvi »veji« omenja H. Schaub (L. Hottinger, R. Lehmann in H. Schaub, 1964, 632—633) tri oblike »*Nummulites laevigatus*« ki pa se v nekaterih znakih med seboj razlikujejo. Za takšno skupino med seboj zelo podobnih, sorodnih in stratigrafsko blizu si stoječih oblik je primerna oznaka oblikovni krog (R. Pavlovec, 1969, 177). Smisel oblikovnega kroga pa se izgubi, če posamezne oblike lahko uvrstimo v določen razvojni niz ali če iz njih sestavimo celo samostojen razvojni niz.

Pri numulitnih nizih opazamo določene zakonitosti, čeprav jih zopet ne smemo posplošiti za vse nize. O tem je leta 1963 razpravljal H. Schaub. V smeri najpreprostejšega, to je najstarejšega numulita določenega razvojnega niza proti bolj razvitim oblikam narašča velikost hišice in s tem število zavojev. Pri megalosferičnih oblikah narašča tudi velikost protokonha ali megalosfere.

Obenem s tem se spreminja oblika kamric, zavojni rob postaja vedno bolj kompliciran. Kot primer naj omenim razvojni niz *Nummulites burdigalensis-perforatus*. Pri mlajših oblikah je vedno boljje vidna delitev hišice na tri odseke. Notranji del ima stari tip kamric in zavojev (kamrice kot pri vrsti *Nummulites burdigalensis*). To so enostavni, enakomerno naraščajoči zavoji, skoraj pravokotne kamrice, ki so približno enako visoke kot dolge. Pri mlajših zavojih v srednjem delu hišice so nepravilnejši, hitreje naraščajoči zavoji, ki so večkrat dvojni, kamrice pa so pogosto nepravilne in v glavnem bolj dolge kot visoke. Tretji, najmlajši odsek hišice ima ozek zavojni rob in dolge nizke kamrice, ki se med seboj bolj razlikujejo kot v srednjem odseku.

Razvojnih nizov s podobnimi značilnostmi imamo več, npr. *Nummulites burdigalensis-perforatus*, *Nummulites meneghinii*, *Nummulites distans-maximus*. Tudi pri asilinah je mogoče preučevati njihove razvojne nize (tabla 2, sl. 1 do 6). Z evolucijo prav tako narašča velikost njihovih hišic in pri obliki A tudi velikost protokonha. Manj pa so preučeni razvojni nizi pri drugih numulitinah, npr. pri operkulinah, neooperkulinah itd., zakaj teh je na splošno manj kot numulitov in asilin ter jih je še težje najti v daljših profilih.

Numulitinske vrste

Končno pogledjmo še problem vrste pri numulitinah. Kje je meja med dvema vrstama? Kdaj je mogoče reči, da imamo opraviti z novo vrsto, ki se dovolj razlikuje od prejšnje? V paleontologiji vsekakor nimamo opraviti s takšnimi vrstami kot v biologiji. Species kot sistematska enota fosilnih organizmov največkrat sestoji iz oblik, ki bi jih biologi ob zadostnem materialu imeli že za dve ali več vrst.

To dejstvo pogledimo na praktičnem primeru. V zgornjem eocenu je živel *Nummulites fabianii* (Prever), v oligocenskih plasteh pa najdemo njegovega sorodnika *Nummulites intermedius* (D'Archiac). Med obema se pojavlja prehodna oblika *Nummulites problematicus* Tellini (R. Pavlovčec, 1966 b), ki ga je včasih zlasti od vrste *Nummulites fabianii* težko ločiti. Vrsta *Nummulites problematicus* ima še sorazmerno visoke zavoje (tip »fabianii«), medtem ko se kamrice zlasti v zunanjih zavojih že močno podaljšajo (tip »intermedius«). Vsekakor pomenijo takšni znaki vrste *Nummulites problematicus* prehodno obliko med starejšimi *N. fabianii* in mlajšimi *N. intermedius*. To potrjuje tudi stratigrafski položaj: *Nummulites problematicus* se pojavlja tako v zgornjem eocenu kot v oligocenu.

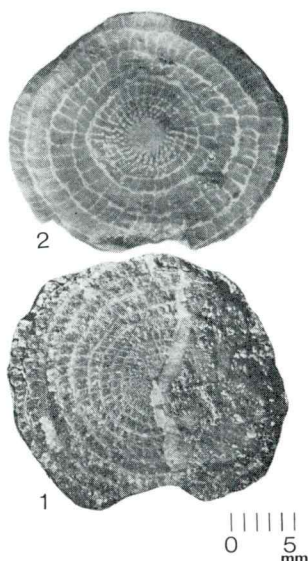
Dokler so poznali samo izolirana nahajališča ene ali druge vrste, niso imeli problemov s temi tremi sorodnimi oblikami. V zadnjih letih pa so intenzivno preučevali razne profile (rezultati še niso objavljeni) z neprekinjeno sedimentacijo iz zgornjega eocena v oligocen. V teh plasteh se pojavlja najprej *Nummulites fabianii*, ki prehaja v ostali obliki. Kje je torej treba potegniti mejo med temi tremi numuliti? Zlasti *Nummulites fabianii* in *N. intermedius* se morfološko tako zelo razločujeta, da ne moremo dvomiti o dveh vrstah. Tu se torej srečujemo s problemom, ki se pojavlja povsod, kjer so profili s favno dovolj kontinuirani. Ker je potekal razvoj postopoma in ne v skokih, je nujno, da v takšnih profilih naletimo na prehode med vrstami.

Kolegi, ki rešujejo problem vrst *Nummulites fabianii* in *N. intermedius*, so me vprašali za mnenje. Moje stališče je takšno. Tipičen *Nummulites fabianii* je živel v zgornjem eocenu, *Nummulites intermedius* pa v oligocenu. Prehodne oblike je treba označiti kot oblikovni krog *Nummulites fabianii-intermedius*. Točne starosti tega oblikovnega kroga ne bomo mogli določiti samo s pomočjo numulitov, pač pa bomo morali poklicati na pomoč še spremljevalno favno in floro.

Sklep

Obravnavali smo nekaj problemov iz taksonomije in filogeneze numulitin. Ta zanimiva skupina je sicer na eni strani izredno hvaležen predmet za natančno preučevanje, zakaj pojavlja se v velikih množinah v raznih delih paleogenskih bazenov. Na drugi strani pa je material dosti problematičen predvsem zaradi subjektivnih napak pri študiju. Numulitine so kljub temu ena tistih mikro-paleontoloških skupin, ki so posebno primerne za preučevanje filogeneze oziroma taksonomije. Prepričan sem, da sta filogeneza in taksonomija tesno povezani, da med njima ni odstopanj, zakaj ena je v pomoč drugi. Moderna paleontologija zato ne more ostati pri goli deskripciji morfoloških značilnosti, marveč se mora poglobljati prav v filogenetske probleme. Takšno delo pa vodi tudi do praktičnih koristi, saj morajo rezultate upoštevati stratigrafija in druge veje geološke znanosti.

Tabla — Plate 1



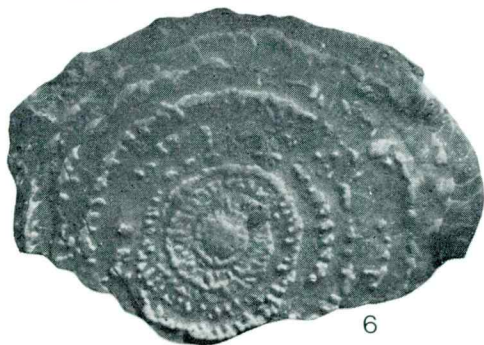
- 1 *Assilina exponens* (Sowerby), No. 3672 fliš, lutecij — Labin v Istri
Flysch, Lutetian — Labin in Istria
- 2 *Assilina exponens* (Sowerby) — površje — surface, No. 3682 fliš, lutecij — Vodice
na Krku
Flysch, Lutetian — Vodice on the Krk

Tabla — Plate 2

- 6 *Assilina spira* (De Roissy), površje — surface, No. 3683 fliš, srednji lutecij— Šilo
na Krku
Flysch, Middle Lutetian — Šilo on the Krk
- 5 *Assilina spira* sp. 1 (in: Pavlovec, 1969), No. 3695/2 prehod med *Assilina major* in
Ass. spira, alveolinsko numulitni apnenec, spodnji lutecij — Rakitovec v Istri
Transitional form between *Assilina major* and *Ass. spira*. Limestone with alveolinas
and nummulites, Lower Lutetian — Rakitovec in Istria
- 4 *Assilina major* Heim, površje — surface, No. 3675 fliš, meja cuisij-lutecij — Vipolže
v Goriških brdih
Flysch, border Cuisian- Lutetian — Vipolže in Goriška Brda, W Yugoslavia
- 3 *Assilina major* Heim, No. 3677 najvišji cuisij — Bergouey, Chalosse, Landes (Francija)
Uppermost Cuisian — Bergouey, Chalosse, Landes (France)
- 2 *Assilina laxispira* (De la Harpe), No. 3688 srednji cuisij — Bos d'Arros, Francija
Middle Cuisian — Bos d'Arros, France
- 1 *Assilina placentula* (Deshayes), No. 3689 spodnji cuisij — Gan, Francija
Lower Cuisian — Gan, France

Tabla — Plate 2

Srednji
lutecij
Middle
Lutetian



6

Spodnji
lutecij
Lower
Lutetian



5

Zgornji
cuisij
Upper
Cuisian

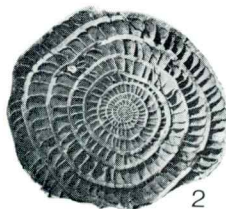


4



3

Srednji
cuisij
Middle
Cuisian



2

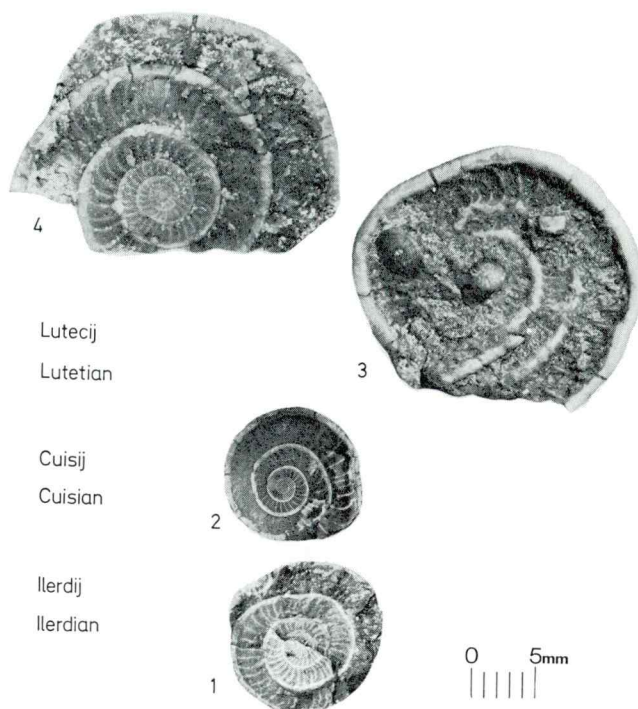
Spodnji
cuisij
Lower
Cuisian



1

0 5mm

Tabla — Plate 3



Lutecij
Lutetian

Cuisij
Cuisian

Ilerdij
Ilerdian

- 4 *Operculina maxima* Pavlovec, No. 3403 Alveolinsko numulitni apnenec, spodnji lutecij — med Rašo in Labinom, Istra
Limestone with alveolinas and nummulites, Lower Lutetian — between Raša and Labin, Istria
- 3 *Operculina praespira* (Douvillé), površje — surface, No. 2864 fliš, spodnji lutecij — Vodice na Krku
Flysch, Lower Lutetian — Vodice on the Krk
- 2 *Operculina marinellii similis* Khan et Pavlovec, No. 3841 fliš, srednji cuisij — Podgrad v Brkinih
Flysch, Middle Cuisian — Podgrad in Brkini
- 1 *Operculina exiliformis* Pavlovec, No. 1222/1 alveolinsko numulitni apnenec, srednji ilerdij — Veliki vrh pri Jelšanah, S Slovenija
Limestone with alveolinas and nummulites, Middle Ilerdian — Veliki vrh near Jelšane (S Slovenia, W Yugoslavia)

Vsi primerki pripadajo mikrosferični generaciji in so iz zbirke Katedre za geologijo in paleontologijo univerze v Ljubljani. Fotografiral Ciril Gantar.

All specimens belong to the microsphaerical forms and come from the collection of the Institute for geology and paleontology of Ljubljana University. Photographed by Ciril Gantar.

Evolutionary Lines and Taxonomic Problems of the Nummulitinae*

Rajko Pavlovec

Katedra za geologijo in paleontologijo, Univerza v Ljubljani, Ljubljana, Aškerčeva 12

Foraminifers appear to be very suitable for the study of the ontogenetic and phylogenetic development, and they are available for microstratigraphic correlation. Author deals with the subfamily Nummulitinae pointing out the characteristics of different genera and the importance of the architecture of their test in taxonomy. The modern classification is based not only on morphological features but also on relationships between individual forms. That amounts to the particular line of descent within the evolution. The study of evolutionary series requires, however, that sequences of fossiliferous beds deposited in similar conditions and extending without interruption should be exposed. Referring to the relations between foraminifers and their environments, the author shows the unsuitable conditions in the region of southwestern Slovenia, and somewhat favorable environment in Istria.

As an instance of the taxonomical problems and the study of evolution in microfauna, macroforaminifers are quite particularly convenient. Many of them have been subject to rapid evolution, in some places appear in great numbers, and their tests are often extremely well preserved. Among the Paleogene macroforaminifers the dominant position belongs to the forms of the subfamily Nummulitinae. Though we are aware that the ways in which the whorls overgrow one another, along with the other characteristics of the equatorial and axial sections, are by no means the only taxonomical features of the Nummulitinae, we still find them the most useful ones in practice, as long as we do not acquire better criteria.

Based on the different test structures, we distinguish today the genera *Nummulites*, *Assilina*, *Nummulitoides*, *Operculinoides*, *Operculinella*, *Neooperculinoides* and *Operculina* (H. Schaub and J. Schweighäuser, 1950; 1961; B. T. Golev, 1961-a, 1961-b; R. Pavlovec, 1966a). In my opinion G. I. Nemkov (1967) is right when he further divides the genus *Nummulites* into the subgenera *Nummulites*, *Globulites* and *Granulites*. In opposition to F. Bieda (1959), B. T. Golev (1961a) is convinced that the nucleoconch is of no particular importance for taxonomy. In my opinion Bieda's point of view is right, inasmuch as the nucleoconch develops along with the other features (R. Pavlovec, 1966a).

Phylogenetic research requires continued profiles, where continuous evolution of any particular group could be repeated. Unfortunately this is usually difficult to achieve in practice. Though great numbers of Nummulitinae (*Nummulites*, *Assilina* and *Operculina*) can be found in our country, the ecological conditions in the Paleogene were so changeable that we cannot study longer evolutionary lines or longer developments of any particular group with sufficient accuracy.

* The article is based on the inaugural lecture the author has had at the Faculty for Natural sciences and Technology at Ljubljana University.

In the Paleocene period most of present-day South-West Slovenia was covered by a shallow sea with numerous gulfs. The water, rather unclear and rich with organic materials, was unfavourable to any larger spread of the Nummulitinae. Only in the Ilerdian the sea became clearer and at the same time the Nummulitinae appeared in greater numbers. But soon the sedimentation of Flysch and Flyschlike strata set in — in the westernmost parts of Slovenia probably in the Ilerdian, elsewhere in the Cuisian — such seas contained too many clay and sand particles for the Nummulitinae. The situation is somewhat better in Istria, where in some places a similar sedimentation of limestone continued throughout the Cuisian and a considerable part of the Lutetian.

Phylogenetic studies in other countries have to face comparable difficulties. They must therefore necessarily rely on combined data from different profiles, which certainly implies considerable deficiencies.

Though the Nummulitinae are one of those foraminifers groups to which great attention was already paid in the last century, and thought they are abundant in some parts of the Paleogene beds we still do not know them sufficiently well. The reason for this is to be found in their complicated morphological features, showing always variability and quite often anomalies. Consequently we often have to face great deviations from the holotypus. So far we do not know any subjective method of eliminating the unusually pronounced subjective factor in the research of the Nummulitinae.

When studying the phylogeny of the foraminifers we must consider besides the morphological features the paleogeographic distribution of various forms and the microstratigraphic relations between them. Usually we have to deal with a tanatocenosis, while a further important condition is the evolutionary speed of the various forms. The evolutionary speed is thought to be to a large extent dependent on the ecological conditions. But the ecological conditions, though involving selection, do not advance the origin of new species (Schaub, 1963).

It is clear that because of all the problems mentioned, advances in the study of the Nummulitines are comparatively slow and numerous mistakes can arise, both in determination and phylogenetic studies (R. Pavlovec, 1969). All these mistakes somewhat limit efforts to set groups of the related Nummulites which could lead to forming of evolutionary lines.

The concept of a "group of similar forms" on the other hand, can be used for any group of similar, related and stratigraphically closely positioned forms (R. Pavlovec, 1969).

Prof. H. Schaub (1963) emphasized some common features from various evolutionary lines of Nummulites and pointed out that the test becomes larger, the number of whorls increases, and the chambers lengthen ranging from older to younger forms.

The problem of species among the Nummulites could be illustrated on the *Nummulites fabianii* from the Upper Eocene and the *Nummulites intermedius* from the Oligocene beds. The transitional form is the *Nummulites problematicus* occurring both in the Upper Eocene and in the Oligocene strata. If in a continuous profile new transitional forms occur which couldn't be differentiated, all these indistinct forms may be designated as "group of similar forms" *Nummu-*

lites fabianii-intermedius. Nevertheless the two basic types, "*fabianii*" and "*intermedius*", are clearly characterized as separate species.

The Nummulitinae present an example what kinds of proposition arise always in the study of foraminifers phylogeny and taxonomy, which are no doubt linked disciplines. A modern paleontologist cannot confine himself to the bare description of morphological features, but must precisely delve into phylogenetic problems. Such research work is also of practical advantage, since stratigraphy and other branches of geological sciences must take into account its results.

Literatura

- D' Archiac, V. in Haime, J. 1853, Description des animaux fossiles du groupe Nummulitique de l'Inde. — 1-377, Pl. 1-36. Paris.
- Bieda, F. 1959, Budowa komór embrionalnych u numulitów jako cecha taksonomiczna. — Zjazd Anatomów Polskich (predavanje). Krakow.
- Göke, G. 1963, Methoden der Mikropaläontologie. — 1-81. Stuttgart.
- Golev, B. T., 1961a, O rode *Operculinoides* Hanzawa. — Voprosi mikropal., 5, 112-120. tab. 1-2. Moskva.
- Golev, B. T., 1961b, Predstaviteli rodov *Operculina* i *Neooperculinoides* iz eocenovih otloženij Bukovinsko-Pokutskih Karpat. — Paleont. sbornik Lvov. geol. obšč., 1, 61-69, tab. 1-2. Lvov.
- Hottinger, L., 1963, Les Alvéolines paléogènes, exemple d'un genre polyphylétique. — Evol. Trends Foram., 298-314. Amsterdam.
- Hottinger, L., Lehmann, R. in Schaub, H. 1964, Données actuelles sur la biostratigraphie du Nummulitique Méditerranée. — Mém. BRGM, 28, 611-652, tab. 2. Paris.
- Loeblich, A. R. in Tappan, H. 1964, Protista 2. V: Moore, Treatise on Invertebrate Paleontology, C. — I-XXXI + 1-900, Kansas.
- Nemkov, G. I. 1967, Nummulitidi Sovetskogo sojuza i ih biostratigrafičeskoe značenie. — Moskov. obšč. ispitat. prir. mat. poznan. geol. str. SSSR, N. s., 16, 1-318, tab. 1-44. Moskva.
- Pavlovec, R. 1966a, K taksonomiji numulitin. *Operculina exiliformis* n. sp. iz paleogena v južni Sloveniji. — Razprave Slov. akad. znan. umet., IV. razr., 9, 253-297. Ljubljana.
- Pavlovec, R. 1966b, Evolution of the species *Nummulites problematicus* Tellini and its vertical extension. — Bull. sci. Yougoslav., Sec. A, 11, 4-5. Zagreb.
- Pavlovec, R. 1969, Istrske numulitine s posebnim ozirom na filogenezo in paleoekologijo. — Slov. akad. znan. umet., IV. razr., 12, 153-206, tab. 1-13. Ljubljana.
- Pokorný, V. 1958, Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. — I: 1-582. Berlin.
- Schaub, H. 1961, Über die Genusnamen der Nummulitidae: *Nummulites*, *Assilina* und *Operculina*. — Eclogae geol. Helv., 54, 566-569. Basel.
- Schaub, H. 1963, Über einige Entwicklungsreihen von *Nummulites* und *Assilina* und ihre stratigraphische Bedeutung. — Evol. Trends Foram., 282-297. Amsterdam.
- Schaub, H. in Schweighäuser, J. 1950, Nummuliten und Discocyclinen aus dem tiefsten Untereocæn von Gan. — Eclogae geol. Helv., 43, 236-242. Basel.
- Schindewolf, O. 1950, Grundfragen der Paläontologie. — 1-506, Taf. 1-32. Stuttgart.