

Paläontologische Betrachtungen.

IV. Über Fische.

Von

W. Deecke.

Gelegentlich einer Vorlesung über die fossilen Stämme des Tierreiches sind mir einige Lücken in den bekannten Lehrbüchern der Paläontologie aufgefallen. In drei Aufsätzen über Cephalopoden, Pelecypoden und Echinoiden habe ich unter Darlegung meiner Ansichten diese Lücken auszufüllen versucht und will nun in diesem vierten Aufsätze über Fische einige allgemeine Betrachtungen folgen lassen, die, ebenso wie die ersten Artikel, sich vorzugsweise mit der Lebensart der Tiere und der Fazies beschäftigen sollen.

In seinem Handbuch gibt ZITTEL die Zahl der bekannten fossilen Fischarten auf ca. 2500 an, die der rezenten auf 10 000. Beide Zahlen sind sicher zu klein; denn sogar die rezenten Fische dürften keineswegs alle beschrieben sein. Bei den fossilen hängt ja alles von den lokalen Bedingungen des Erhaltungszustandes ab, so daß noch mancher reiche Fund zu erwarten sein wird. Aber andererseits sind in manchen Gruppen, z. B. unter Haien und Rochen, so dürftige Reste als besondere Spezies beschrieben, daß viele davon einzuziehen sein werden. Die verschiedenen Zähne von *Notidanus* und *Lamna* hielt AGASSIZ für getrennte Arten, ähnlich wie HEER bei den Laubbäumen (*Platanus*, *Acer*, *Quercus*) Variationen der Blätter als eigene Pflanzen deutete.

In den fossilen Fischfaunen fehlen uns sämtliche Fische der Tiefsee. Ungemein dürftig sind auch die Formen der Hochsee. Eigentlich haben wir in den marinen Se-

dimenten häufiger nur die an Flachwasser und Küste gebundenen Arten, sowie die Fische der Binnenseen. Es ist dies ganz auffallend, sobald man einmal die gesamten Faunen einzeln durchgeht.

Tiefseesedimente haben wir überhaupt herzlich wenig. Mächtige Sandsteine und Konglomerate füllten zwar bedeutende Depressionen aus, aber nur in der Nähe der Festländer. Die mehrere hundert Meter messenden Algen- und Korallenriffe sind auf langsam sinkendem Boden entstanden, wuchsen also auch niemals in tiefem Wasser. Globigerinen und Radiolarien beweisen allein auch nichts. Denn den fischreichen sizilianischen Tripel, die Basis der gips- und schwefelführenden Formation, für Tiefseebildung zu erklären, scheint mir einfach unmöglich. Die weiße foraminiferenreiche Kreide von Meudon bei Paris birgt zwar auch Fische, schneidet indessen oben mit einer deutlichen Diskordanz ab und hat in dem dürftig entwickelten Calcaire pisolithique und den Marnes strontianifères unzweifelhafte Zeichen von Uferbildung und Trockenlegung. Diese können nicht unmittelbar auf sehr tiefes Wasser folgen. Genau das gleiche gilt von der Rügener Schreibkreide oder von der dänischen, auf denen die Küstensedimente des Faxe- und Salholmalkes ruhen, sowie die alttertiären Erosionsprodukte. Zu bedenken ist ferner, daß die mächtigen Ammonitenkalke der alpinen Region aus Trias, Jura und Kreide uns nur ungemein kümmerliche Fischreste geliefert haben. Einzelne Zähne und Flossenstacheln von Haien, Schuppen von Ganoiden sind bekannt, weiter nichts.

Die Fischkadaver, welche in tieferem Wasser entstanden oder in solches hinabsanken, sind wahrscheinlich alle zerstört, verfault, gefressen von anderen Fischen, von Krebsen, Würmern etc. Wir müssen bedenken, was CHUN gelegentlich der Valdivia-Expedition so scharf betonte: „Für alle Formen der Tiefsee liegt das Gebiet der Nahrungsversorgung an und nahe der Oberfläche des Meeres.“ Dort erzeugen die Pflanzen die Nährstoffe, von denen alle planktonischen Tiere leben. Was an abgestorbenen Tieren und Pflanzen untersinkt, ist die einzige Nahrungsquelle der Bodenbewohner, wodurch leicht verständlich wird, daß diese mit dem verfügbaren Material gründlich aufräumen. Dies können sie um so besser besorgen, als die Sedimentation im Bereiche der Hochsee langsam erfolgt, also ein Einbetten in rasch anwachsende Schlamm- und Schuttmassen nicht stattfindet.

Die reichste Fischfauna ist in den oberen Teilen des Meeres und besonders an den Küsten entwickelt. Das wird früher ebenso gewesen sein wie jetzt. In stillen Buchten wird es von diesen Tieren, die ja oft in Zügen erscheinen, gewimmelt haben, und ihnen sind dann die fleischfressenden Haie und Saurier gefolgt.

Eine Eigentümlichkeit sehr vieler Fischschiefer vergangener Zeiten besteht in dem Vorkommen wohlhaltener Landpflanzen, selbst in marinen Sedimenten. Es sei hier erinnert an die *Ulmannia*-Zweige im Mansfelder Kupferschiefer, an *Voltzia recubariensis* in dem lombardischen Muschelkalk, *Pterophyllum* bei Lunz und Raibl, an *Ptychophyllum* in den Posidonienschiefern des oberen Lias, an die Cycadeen von Solnhofen, an die Palmen des Monte Bolca und *Cinnamomum*-Blätter im Septarienton Oberbadens. Land in irgendwelcher Form war jedesmal in nächster Nähe, seien es Inseln, seien es Riffe oder gar Mündungsgebiete von Strömen gewesen, welche die Blätter herbeischleppten.

Die uns überlieferten Fischfaunen möchte ich in einige Gruppen teilen, natürlich zuerst in Süßwasser- und Meeresfaunen. Wie die Störe und Lachse noch heute beweisen, ist selbst dieser große Unterschied nicht durchgreifend. Von vielen ausgestorbenen Ganoiden und Haien wissen wir gar nicht, in welchem Medium sie lebten. Deshalb ist auf die begleitende übrige Tierwelt Rücksicht zu nehmen, was aber immer schwieriger wird, je weiter wir in der Formationsreihe von der Gegenwart zurückgehen. Außerdem haben viele Fische sicher ihre Lebensweise geändert. Die den Lachsen so nah verwandten *Coregonus*-Arten sind auf zahlreiche tiefe Süßwasserseen mit vielen Spielarten verteilt, da es anscheinend ihnen mehr auf die niedere Temperatur, als auf den Salzgehalt des Wassers ankommt. Wer kann so etwas aus Jura oder Kreide feststellen? *Lepidosteus*, *Polypterus*, *Amia* sind auf große Flüsse beschränkt, ihre nächsten fossilen Verwandten gedeihen im Meere. Große abgesperrte Becken wie Kaspische und Aralsee haben salziges Wasser, und deshalb könnte sich in ihnen eine marine Fauna halten, die aber in Wirklichkeit mit der offenen See nichts mehr zu tun hat. Wir werden all diese Unsicherheiten auf Schritt und Tritt im folgenden spüren.

Reine Süßwasserfaunen haben wir im Tertiär mit voller Bestimmtheit: Obermiocän von Öningen, Oligocän bei Rott unweit Bonn, untermiocäne Bildungen Nordböhmens und die obersten

Schichten des Mainzer Beckens. Dazu kommen Diluvialschichten wie die interglazialen Torfe und die Diatomeenmergel der Lüneburger Heide. In diesen känozoischen Schichten kommen *Leuciscus*, *Perca*, *Cyprinus*, typische Süßwasserfische, vor, daneben viele Pflanzen, Insekten, Salamander und Vogel-, ja Säugetierreste. Analoge Schichten aus älterer Zeit sind meiner Ansicht nach die Lebacher Schichten des Rotliegenden, freilich mit einer ganz anderen Zusammensetzung der Fischfauna, aber mit demselben Gehalt an Landpflanzen, Insekten und Stegocephalen. Man wird diese und die nahverwandten gleichalterigen Sedimente von Autun nur als limnisch auffassen können und würde damit für die Gattungen *Amblypterus* und *Rhabdolepis* eine Lebensweise im Süßwasser vermuten dürfen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse im Carbon von Schottland, dem deutliche Beeinflussungen durch marine Elemente fehlen, und deshalb würde von einer Anzahl durch TRAQUAIR beschriebenen Arten dasselbe gelten. Es sind gleichfalls fast ausschließlich Angehörige von *Amblypterus* und *Elonichthys*, zu denen *Cosmoptychius* sich gesellt. Da es sich z. T. um tieferes, mit dem Oldred-Sandstone innig verbundenes Carbon handelt, liegt in diesen schottischen Vorkommen sicher eine ältere gleiche Fauna und damit der Ursprung der mitteleuropäischen obercarbonisch-permischen Süßwasserganoiden vor. Interessant ist, daß *Elonichthys* in den nur Pflanzen, keine marinen Reste führenden Schichten des Culm bei Lenzkirch im Schwarzwald gefunden wurde, und zwar in einem Schichtkomplexe, der bei Schönau Goniatiten und in den Vogesen eine ganze Meeresfauna birgt. Man könnte beinahe in solchen Fällen an den Übergang in das andere Medium denken. Es sind im Carbon durchweg Paläonisciden, aber ohne die anscheinend nur marine Gattung *Palaeoniscus*.

Rein limnischen Charakter hat ferner die obercarbonische Ablagerung von Commentry mit den von SAUVAGE und BRONGNIART monographisch behandelten Fischen, Krebsen und Insekten. Abermals herrschen *Amblypterus*-Arten vor, zu denen sich *Commentrya* und *Cosmopoma* als Lokalformen gesellen und, was besonders merkwürdig ist, *Pleuracanthus* und *Acanthodes*. Die beiden letzten finden sich ebenfalls im Saarbrückener Revier, und es bleibt nach diesen Funden bei Commentry und Lebach kaum eine andere Deutung beider als Süßwasserfische übrig.

wenigstens in den dort beobachteten Spezies. Das ist sehr interessant, da *Acanthodes* im Oldred eine weitere Verbreitung besitzt und *Pleuracanthus* einen in das süße Wasser übergegangenen Hai darstellen würde, der vielleicht eine störähnliche Lebensweise hatte. Ferner ist diese Gattung in manchen Dingen, z. B. im Flossenbau, recht primitiv und könnte sich damals als Relikt in die Flüsse und Landseen vor den spezieller ausgebildeten Ganoiden und Haien geflüchtet haben, wie heute die Reste der Ganoiden *Polypterus*, *Lepidosteus* und *Amia* vor den Teleostiern. Die gleichen Gattungen *Amblypterus*, *Pleuracanthus*, *Xenacanthus*, *Acanthodes* nebst einigen nur dort entdeckten Formen charakterisieren die permische Gaskohle von Braunau und Nyran, ebenfalls reich an Salamandern, Krebsen und Pflanzen. FRITSCH meint wohl mit Rücksicht auf *Pleuracanthus* und Verwandte, daß die Ablagerungen brackisch gewesen seien, also Flußmündungssedimente, in welche Landformen, z. B. Insekten und Krebse, eingeschwemmt wurden. Ich sehe dafür keinen Grund ein, da man dieses gar nicht für Lebach und Commentry behaupten kann. Die Paläonisciden würden sich also im Perm und Carbon etwa so verhalten, wie heute die Perciden, deren nahverwandte Formen (Fluß- und Seebarsch) in verschiedenen Medien existieren und sich nur durch die Form der Schlundzähne unterscheiden, die man fossil kaum würde nachweisen können. Um so mehr darf ich nochmals betonen, daß der echte *Palaeoniscus* allen diesen limnischen Schichten fremd ist, obwohl *Ptycholepis* und *Cosmoptychius* mit einigen Arten süßes Wasser bewohnten. Diese permocarbonische Gruppe hat weiterhin dadurch Interesse, daß *Ctenodus* sowohl bei Commentry als auch in Böhmen mit dieser Binnenfauna auftritt. Ich begreife nicht recht, warum *Ctenodus* und *Ceratodus* voneinander gerissen werden. Wie SAUVAGE und FRITSCH meine ich, daß beide in die Nähe der Lurchfische gehören. In diesem Vorkommen des Obercarbon und Perm haben wir vielleicht den Übergang dieser Gruppe aus brackischen Strandsümpfen in das süße Wasser und damit die Herausbildung der Doppelatmung, welche bei den *Ceratodus*-Arten der Lettenkohle fertig gewesen sein mag. Die zahlreichen Vorfahren dieses Stammes im Bergkalke Irlands und Belgiens müssen wir als normale, marine Fische auffassen, wenn wir nicht Wanderungen nach Art der Aale für sie voraussetzen wollen. Nur die eigentümlichen Verhältnisse

des deutschen Keupers berechtigen uns überhaupt dazu, in den *Ceratodus*-Zähnen Reste von Lungenfischen zu sehen. Schon bei der Form von Lunz ist das durchaus unsicher und ebenso bei *C. Philippi* aus dem Dogger von Stonesfield. Jedenfalls ist diesen Tieren Verbindung mit dem Meere möglich gewesen, was dem *Barramundi* fehlt. Die australische Art kann auf besondere Lebensverhältnisse angepaßt sein. Das sehen wir auch an anderen Ganoiden, wie *Lepidosteus*, der in Nordamerika anscheinend nur Süßwasserfisch ist, bei uns in Europa aber außer in der alttertiären Kohle von Messel in Hessen und im plastischen Tone von Reims sogar im Grobkalk des Pariser Beckens auftritt. Diese Gattung hat anscheinend im Alttertiär den Übergang in die kontinentalen Gewässer vollzogen. In der oberen Kreide oder im alten Tertiär tun das gleiche wahrscheinlich die Amiaden; denn im oberen Jura sind sie nach unseren bisherigen Kenntnissen noch Meeresfische (*Megalurus*, *Lophiurus*), während wir *Amia* im Eocän Nordamerikas bereits in Süßwasserschichten treffen und ebenso in europäischen Miocän- und Oligocänablagerungen, rezent nur in den Flüssen Nordamerikas. *Amia longicauda* AG. aus dem Gips vom Montmartre wird ein Zwischenstadium bezeichnen, desgleichen *A. Munieri* PRIEM aus dem Mergel mit *Limnaea strigosa*. Begleitet werden diese eocänen Arten von Formen der nordamerikanischen Gattung *Notogoneus*.

Dem Süßwasser gehören ferner sicher an die nordamerikanischen Triasssandsteine mit ihren Kohlenflözen und einer reichen Landflora. Die darin enthaltenen Fische sind Arten der Gattungen *Catopterus*, *Dictyopyge*, *Ischypterus* von karpfen- oder weißfischartigem Aussehen. Einige Genera wie *Dictyopyge* haben auch im europäischen Sandstein Vertreter, sind aber hier eher Bewohner des brackischen Wassers gewesen, da sie in den obersten, dem salzföhrnden Röt entsprechenden Lagen erscheinen. Dagegen halte ich wieder die durch *Semionotus capensis* bezeichnete Fischgruppe der südafrikanischen Karooformation für Süßwassertiere; denn irgendwelche marine Reste fehlen ganz, und wie bei den Ablagerungen der New Jersey und Connecticut Valley sind limnische Kohlen und viele Pflanzen mit ihnen vergesellschaftet. Interessant ist, daß auch echte Palaeonisciden wie *Ptycholepis* und Coelacanthinen wie *Diplurus* in Nordamerika in diesen Schichten beobachtet wurden.

Zweifelhafter erscheint mir schon die von ROHON und BECKER behandelte mitteljurassische Fauna vom Baikalsee. Zwar haben wir in den Schichten viele dem englischen Oolith angehörige Landpflanzentypen und daneben Insekten; aber die Fische selbst geben keinen rechten Ausweis. Es kommen dort vor: *Polyodon*-Arten, die wir nur aus Flüssen kennen, und Pholidophoriden (*Isopholis*), die nur im Jurameere auftreten. Man könnte also wohl bei den letzten an einen Versuch dieser Gruppe, im Süßwasser heimisch zu werden, denken, d. h. einen Vorgang sehen, wie bei *Amia* und *Lepidosteus*, nur mit dem Unterschiede, daß er nicht auf die Dauer glückte. Mit dem gleichen Rechte darf man auch, wenn man *Isopholis* als marin stempelt, *Polyodon* im Mitteljura noch als Meeresstör auffassen, und zwar um so eher, als die verwandte Gattung *Chondrosteus* im unteren Lias Englands erscheint. In dem Falle müssen die begleitenden Insekten und Pflanzen ins Meer geschwemmt worden sein, was ja unbedingt vorkommen kann. Zahlreiche Fliegen, Mücken, Bienen und Wasserjungfern werden durch Winde vom Lande auf die See getrieben und gehen in dieser zugrunde. Der flache Sandstrand von Binz auf Rügen ist am Wassersaum oft dicht mit solchen Tieren bedeckt, die von den Strandvögeln in Menge vertilgt werden. Aber in derartigen Sedimenten würden immer irgendwelche, wenn auch noch so kümmerliche Meeresmuscheln eingebettet sein, die bei Ust-Balei am Baikal ganz fehlen, so daß ich vorläufig diese Fischfauna für eine des süßen Wassers erklären möchte. — Zu ähnlichen Resultaten ist O. REIS bei Beschreibung der Fisch- und Insektenfauna von Turga in Transbaikalien gelangt. Diese oberjurassische oder untercretacische durch *Lycoptera Middendorffii* JOH. charakterisierte Ablagerung enthält ähnliche Elemente wie die Ust-Balei-Schiefer. Interessant ist das Wiederauftreten eines *Chondrosteus*-artigen Fisches und die reiche Insektenfauna. Wie bei Lebach kommen als Begleiter Phyllopoden (*Estheria*) mit vor. — Marine Strandbildungen der erwähnten Art mit Landpflanzen und Insekten sind die Stonesfield Slates, in denen eben *Ostrea acuminata* und *Clypeus sinuatus* deutlich die Einwirkung des Salzwassers kundtun. Wenn wir von wenig bekannten indischen und nordamerikanischen Vorkommen absehen, die zu diskutieren sich nicht lohnt, ist hiermit eigentlich schon erschöpft, was wir außerhalb des Tertiärs an Fischen ausgesprochen süßen Wassers haben. Auf die Oldred-

fauna ist später besonders einzugehen. Dagegen ist zu betonen, daß die meisten nordamerikanischen tertiären Fische zahlreichen, jetzt verschwundenen Vorläufern der großen Seen angehörten. Mit Ausnahme der Transgression in der oberen Kreide und längs der atlantischen Küsten im jüngeren Tertiär fehlen ja in dem Hauptteile des Kontingents alle marinen Schichten vom unteren Carbon an. Die meisten von COPE, LEIDY u. a. beschriebenen Fischreste entstammen daher älteren und jüngeren Süßwasserseen und stellen daher auch meistens Lokalfaunen dar. Ausnahmen sind die mit den Mosasauriern vergesellschafteten Formen, z. B. der riesenhafte *Portheus*.

Zweitens behandeln wir die marine Uferzone und können dort zwischen Eintrocknungspfannen, brackischen und echt marinen Schichten unterscheiden. Alle drei sind durch mehr oder minder reiche Reste von Landtieren und Landpflanzen charakterisiert. Sollen wir in diesen Sedimenten Fische in größerer Menge finden, so ist feines Korn nötig, also schlammige, tonig mergelige oder feine kieselige Absätze. Sand und Sandsteine der terrigenen Uferzone überliefern uns meistens nur die Knochen größerer Formen, vor allem Wirbel und Zähne.

Aus den Salz- und Gipsformationen des Tertiärs liegen uns mehrere Fischfaunen vor, z. B. im oligocänen Gips des Montmartre, in den gipsführenden Mergeln von Apt und Aix im südlichen Frankreich und in den obermiocänen Schichten von Licata, Girenti und Sinigaglia. Wie Fische in salzige Sedimente geraten, schildert ANDRUSSOW vom Karabugasee am Kaspi. Durch die Verdunstung ist der Einstrom in der engen Pforte so kräftig, daß kleine Fische mitgerissen werden und nun rasch in dem übermäßig konzentrierten Wasser zugrunde gehen. Auch vom Lande her können bei Anschwellen der Flüsse tote und lebende Tiere in solche Pfannen hinabgeführt werden. In diesen sind sie dann durch die Salzlake vor rascher Verwesung geschützt, gewissermaßen eingepökelt und werden auch wegen Fehlen von anderen Tieren nicht gefressen. So kommen auch die Kadaver größerer Landsäuger in die Gipse. Die Fische dieser Schichten sind oft ein Gemenge von marinen und Süßwasserformen, was z. B. ZITTEL schon von Licata betont, aber die Hauptmasse gehört dem Meere an. Bei Aix und St. Cereste kommen *Anguilla* und mehrere Perciden vor, die in beiden Medien gelebt haben können, desgleichen

die ausgestorbenen Gattungen *Cobitopsis* und *Lepidocottus*, die ja nach *Cobitis* und *Cottus* die Namen erhalten haben. Diese sind ebenso wie *Lebias* und *Paralates* in süßen, brackischen und salzigen Wässern heimisch. In besonders zusammengesetztem Wasser sind meistens diesem angepaßte und daher recht massenhaft vorkommende Arten vorhanden. Man denke zum Vergleich an den fischreichen Aralsee mit seinen Spezialformen. Damit möchte ich die Licatafauna vergleichen. Eine dazu im Gegensatz stehende Verarmung solcher Salztümpel und Wannan deuten die *Lebias* und *Paralates* an, die beide klein sind und fast allein, aber in Massen gelebt haben müssen, z. B. in den oberrheinischen unteroligocänen Plattenkalken, den *Lebias*-Schiefern von Aix en Provence und dem obermiocänen Gips von Gesso bei Sinigaglia.

Von ähnlichen vortertiären Fischfaunen in Gipsen wissen wir so gut wie nichts. Trias und Dyas, die in Europa in erster Linie in Betracht kämen, haben Fischreste aus gleichpetrographischen Absätzen nicht geliefert. Dürftige Knochen- und sonstige Reste sind aus dem Gipskeuper in einzelnen Bänken bekannt, einzelne Pholidophoriden und Palaeonisciden aus der Anhydritgruppe, freilich meistens nur in Schuppen. Dagegen haben wir am Rande solcher eindampfenden Becken, wo wahrscheinlich Süßwasser zufließ, also das Medium Leben duldet, z. T. reiche Funde. Ich meine damit nicht die Muschelkalkarten, sondern die Formen des oberen Buntsandsteins und des mittleren Keupers. Aus dem oberen Sandstein kennt man einzelne ganze Tiere, die wohl von den in den gleichen Lagen reichlich vorhandenen Estherien gelebt haben. Diese *Pygopterus*- und *Dictyopyge*-Arten sind Lagunenfische, die in seichten, wahrscheinlich salzigen Wassern existierten. Anders die *Semionotus* des Keupersandsteins. Diese Tiere sind am zahlreichsten im Koburgschen, d. h. am Rande des salzigen Keupersees, wo von den Inseln und Festländern süßes Wasser zuströmte und sich infolgedessen eine reichere Flora und ein mannigfaltigeres Tierleben entfalten konnte. Die *Semionotus* Frankens und Schwabens sind eine Lokalfauna, deren Arten in den mannigfachen anderen triadischen Fischschiefern fehlen; daraus erklärt sich auch die starke Variabilität, die in solchem abgeschlossenen Formenkreis einzutreten pflegt und die Abgrenzung der einzelnen Arten sehr erschwert. Große Platten liegen oft voll von diesen Tieren. Bei fallendem Wasser, beim Austrocknen von Tümpeln werden

die Fische auf den letzten Rest des Wassers zusammengedrängt und graben sich schließlich, um dem Ersticken zu entgehen, in den letzten feuchten Schlamm ein. Im Herbst 1912 beobachtete ich nach einem Hochwasser der Murg, daß sich viele größere und kleinere Forellen, die sich vor dem reißenden Strome an das Ufer geflüchtet hatten, den richtigen Moment bei dem Rücktreten des Flusses versäumt hatten und in dem nassen Schlamm ganz flacher Dellen teils tot, teils noch lebend eingewühlt lagen. Eine erneute Bedeckung mit feinem Schlamm hätte hier Vorkommen wie im Keuper oder im brackischen Tertiär geschaffen. Daß alle diese Triasfische bei der Rhät-Lias-Transgression zugrunde gingen, ist selbstverständlich.

Die zweite Gruppe von Fischfaunen ist brackischer Natur. Als Typus möchte ich das miocäne Vorkommen von Unterkirchberg bei Ulm in Schwaben anführen. In Mündungen und Strandlagunen, die noch schwach salziges Wasser enthielten, so daß *Cardium* weiterleben konnte, sind diese Schichten entstanden und haben über das ganze bayrische, österreichische und ungarische Becken bis weit in den Osten Europas Bedeutung gewonnen. In den sarmatischen, wohl etwas weniger rasch ausgesüßten Seen von Kroatien wiegen noch marine Gattungen vor (*Labrax*, *Scorpaena*, *Mugil*, *Somber*, *Caranx*, *Morrhua*, *Rhombus* etc.) neben wenigen Süßwassergattungen. Bei Unterkirchberg ist augenscheinlich rascher Salzarmut eingetreten, was die Unioniden, Planorben und Limnaeen beweisen. Auch die Fische zeigen diese Mischung in der Vergesellschaftung von Clupeiden mit Cypriniden. Um einen Grad weiter gegen das süße Wasser, aber sonst mit ähnlichem Charakter stellen sich die Fische des Hydrobienmergels und der zugehörigen Schichten im Mainzer Becken dar, wo wir ja Schritt für Schritt die Umwandlung eines Reliktensees in ein süßes Binnengewässer verfolgen können. — Aus älteren Formationen möchte ich hierher die Fische des belgischen und hannöverschen Wealden rechnen. Die Pholidophoriden, vor allem der wiederholt in großen Exemplaren gefundene *Lepidotus* paßt nur so gut zu den *Mytilus*-, *Cyrena*- und *Potamides-Melania*-Arten neben *Unio*, *Paludina*, Pflanzen und Krokodilen. Es ist dieselbe Gruppierung der Typen wie im Mainzer Becken, freilich mit dem Unterschiede, daß es nicht zu endgültiger Absperrung vom Meere kam. Ältere entsprechend jurassische Sedimente haben

wir nicht; dagegen könnte man das Rhät von Schonen mit seinen wenigen Pholidophoriden als gleichartig betrachten, sowie manche Ablagerungen des unteren Carbons von England und schließlich das Old red.

Die Fischfaunen flacher, schlammiger, geschützter Meeresbuchten kennen wir aus sehr vielen geologischen Horizonten. Ich rechne hierher die Mansfelder Kupferschiefer, die triadischen Asphalt-schichten von Besano, Lumezzane in der Lombardei, von Giffoni im Neapolitaner Apennin, die Perledokalke am Comersee, die Asphalt-schiefer von Seefeld in Tirol, die Vorkommen von Raibl und Lunz, die Schiefer des unteren Lias von Whitby in Südengland, den Posidonien-schiefer Süddeutschlands, die Solnhofener und Nusplinger Kalk-schiefer, die Plattenkalke von Cerin, die bituminösen Fisch-schiefer aus der unteren Kreide von Castellammare di Stabia, von Comen in Istrien, von Lesina, ferner die Plattenkalke Syriens und des Libanons, endlich die bekannten Schichten des Monte Bolca. In allen Fällen ist durch die Begleiter, z. B. Productiden, Ammoniten, Seeigel, außerdem durch ganz bezeichnende marine Fischgattungen (Rochen) der Charakter der Bildung eindeutig bestimmt. Häufig sind auch Krebse z. B. Eryoniden und Glyphaeiden, also Decapoden. Zahlreiche Pflanzen verraten die Nähe des Landes. Das Sediment selbst ist ein feiner Kalkschlick, wahrscheinlich mit reichem Leben an niederen Tieren, eine Art Marsch- oder Wattenboden, in den die Kadaver rascheingebettet wurden. Allen diesen Schichten ist gemeinsam baldiger Wechsel in der Fazies, also eine rasch nach ihrer Entstehung erfolgte tektonische Bewegung. Auf den Mansfelder Kupferschiefer legen sich die ganz anders gearteten mannigfaltigen Zechstein-gebilde; Besano- und Perledoschiefer sind von Esinokalkriffen bedeckt, die Schichten von Lumezzane, Lunz, Raibl sind den wechselnden Komplexen der oberen Trias eingeschaltet; auf die Posidonien-schiefer folgen die erhebliche durch die mächtigen *Opalinus*-Tone angedeutete Senkung und die Hebung, welche den Eisensandstein der *Murchisonae*-Schichten schuf, auf die Solnhofer Schichten die oberjurassische Hebung, auf die bituminösen Schiefer der Sorentiner Halbinsel der mächtige Urgonkalk und auf die von Comen Rudistenfazies, auf die Bolca-Plattenkalke der Vulkanismus Oberitaliens und der Beginn der Alpenfaltung. Es sind also alles unter annähernd gleichartigen allgemeinen Verhältnissen entstandene Ab-

sätze und daher besonders geeignet, den Wechsel in den Fischfaunen zu ermitteln. Bemerkenswert ist das Auftreten von Reptilien in diesen Komplexen, also, um nur einige zu nennen, von *Protorosaurus*, *Lariosaurus*, *Mixosaurus*, *Ichthyosaurus*, *Hommaosaurus* und Krokodiliern, was wohl mit dem Fischreichtum der Uferstellen zusammenhängt. Fast alle uns bekannt gewordenen Rochen und Chimäriden stammen mit ihren guten Stücken aus dieser Sedimentgruppe. Man denke nur an *Menaspis* und *Janassa* im Kupferschiefer, an die schönen bayrischen, schwäbischen und burgundischen Exemplare aus dem oberen Malm, an die vom Libanon beschriebenen Meerengel und die prachtvollen Platten des Monte Bolca. Das gleiche gilt von den mesozoischen Cestracionten und Hybodontiden. Unter den übrigen Fischen ist klar das Verdrängen der Ganoiden durch die Teleostier zu erkennen. Im Kupferschiefer herrscht *Palaeoniscus*, daneben kommen einige andere Gattungen vor, wie *Platysomus*, *Coelacanthus*. Von allen hat der letzte Stamm die längste Lebensdauer, er fehlt keiner der triadischen Faunen (Perledo, Besano, Giffoni, Raibl), ist im Lias und Malm (*Undina*) vertreten und reicht bis in die Kreide. Ich halte diesen Fisch für eine der interessantesten Typen, weil er in der Beschuppung, der Schwimmblase den Teleostiern sich nähert und in der ungewöhnlichen Vermehrung der Flossen mit Crossopterygier-Charakter den Versuch darstellt, rasches und sicheres Schwimmen auf einem ganz besonderen Wege zu erreichen. Geglückt ist es nicht; die Formen sind ausgestorben und haben den rechtzeitigen Übergang in das Süßwasser nicht vollziehen können, oder sind, wenn der amerikanische *Diplurus*, wie ich oben vermutete, ein Binnenfisch war, dort erst recht nicht fortgekommen. — In den Triasfaunen dieser Art treten die Palaeonisciden merkwürdig rasch zurück und bilden in den liassischen nur noch einen kleinen Bruchteil. Schon in dem Muschelkalk von Perledo walten die Sippen der *Semionotus*, *Pholidophorus* und *Lepidotus* vor, um schließlich im Jura die herrschenden zu werden. Die Palaeonisciden der germanischen Trias scheiden hier vorläufig aus. Diesen triadischen Schieferrn eigen ist *Belonorhynchus*, der vielleicht bis auf den Kopf eingegraben im Schlamm lebte und daher die stärkere Beschuppung entbehren konnte. Als ein neues, hier einzureihendes Vorkommen mag das von G. BOEHM in der Barabai von Buru (Molukken) entdeckte Vorkommen bituminöser schwarzer Schiefer mit platt-

gedrückten *Paratibetites*-Arten gelten, weil Fischschuppen und größere Reste in diesen ungemein an Raibl erinnernden Platten recht häufig sind. Leider haben auch die letzten Reisen von DENINGER den Inhalt dieser Asphalt-schiefer nicht wesentlich besser kennen gelehrt, da sie an abgelegener Stelle anstehen. Wie zu erwarten haben sich auch die *Mixosaurus*-Beds in Spitzbergen als fischführend erwiesen und zwar mit Formen, die den südalpinen und süditalischen recht ähnlich sind.

Lepidotus, *Dapedius*, *Pholidophorus* sind die Charaktertypen des Lias, alle mit nur noch geringer Heterocerkie. Zu ihnen gesellen sich *Belonostomus*, der an Stelle von *Belonorhynchus* tritt, und vor allem *Leptolepis*. Im Malm sind *Lepidotus* und *Pholidophorus* noch zahlreich vertreten, aber die Leptolepiden blühen lebhaft auf und die Amioidei (*Caturus*, *Megalurus*, *Ophidiopsis*), die im Lias einsetzen, erreichen ihre mannigfaltigste Entwicklung. Eine für den oberen Jura und die untere Kreide bezeichnende Familie sind die Pycnodonten. Ebenfalls schon im Lias beginnend, erreichen sie hier ihre maximale Entfaltung. Die Faunen von Solnhofen, Cerin, Castellammare, Pietraraja, Comen geben etwa in dieser Altersfolge die Blüte dieses Zweiges in Europa an. Nehmen wir diese Pycnodontiden zu den früher genannten Gruppen hinzu, so ist der obere Malm in dieser Fazies einer der Höhepunkte der Fischklasse. Alte Stämme sind noch vollzählig vorhanden, die neuen bereits reichlich vertreten, so daß uns zwar nicht so viel Gattungen oder Arten aus diesem Abschnitte vorliegen, wohl aber eine ungewohnte Zahl gleichzeitiger lebender Familien. Das ändert sich ganz in der unteren Kreide, so daß die Faunen vom Libanon und nun gar vom Monte Bolca eine andere, durch das Vorwiegen der Teleostier bestimmte Zusammensetzung haben. Wir finden ähnliche Mannigfaltigkeit bei keiner anderen Tierklasse wieder. Die Reptilien des Malm verarmen, nur die Schlangen kommen noch hinzu, die Säugerstämme des Tertiärs gehen auch durch. Die Grenze, wo Stegocephalen und Reptilien mit den Resten gemeinsamer Vorfahren noch zusammen existierten, müßte dieser Periode des Fischstammes entsprechen. Leider haben wir darüber erst recht dürftige Anhaltspunkte.

In dieser eben besprochenen Sedimentgruppe stellt sich eigentlich ganz klar eine Lebensgesellschaft heraus, wie wir sie bei den Mollusken ja schon wiederholt konstatiert haben. Man könnte

dies als paläontologische Fazies bezeichnen. Gerade die „Fischschiefer“ sind dafür eines der besten Beispiele.

Eine dritte Art von Küstensediment mit zahlreichen Fischresten stellt z. B. die oberschwäbische Molasse dar. Diese Art von Sedimenten ist sandig oder kalksandig, meist Glaukonit führend oder durch Zersetzung dieses Minerals braun eisenschüssig. Haifischzähne verschiedenster Art, Wirbel von Fischen, Platten von Rochen, Otolithe und einzelne zerfallene Knochen des Schädels, des Kiemendeckels sind die gewöhnlichen Fundstücke, oft massenhaft zusammengeschwemmt, hin und her gerollt und daher vielfach abgerieben und zerbrochen. Außer dem Meeressande der schwäbisch-schweizerischen Molasse rechne ich hierher die Schichten vom Doberg bei Bünde, die Stettiner Sande, Sternberger Kuchen, den Meeressand von Weinheim bei Alzey, die Kressenbergeisenerze, den samländischen Bernstein sand, die Grobkalke von Vaugirard bei Paris. Meeresmuscheln und Schnecken sind häufig, oft als Steinkerne erhalten, während der Kalk ihrer Schalen als Zement der ursprünglichen Sande diente und dabei auch große Konkretionen schuf. Bryozoen bilden Rasen und Seeigel fehlen eigentlich nie. Treibhölzer sind nicht selten, aber Säugetierreste, außer den Meeresformen, spärlich und meist stark gerollt. In derartigen Sanden vergehen Fischleichen rasch, werden bei Sturm und Flut leicht wieder ausgespült und zerfallen, so daß nur isolierte Hartteile wirklich abgelagert werden. Es ist auffallend, daß Haifischreste, vor allem Zähne, so sehr vorherrschen. Es müssen daher Haie und Rochen zwar wirklich sehr häufig gewesen sein, aber durch die schwerere Angreifbarkeit der an Schmelz reichen Skeletteile sekundär an die erste Stelle hinaufgerückt sein. Daß dem so ist, beweisen an vielen Punkten die mit den Haien vergesellschafteten derben Zahn- und Kieferplatten von Labriden und Spariden (*Chrysophrys*), die ja ebenfalls leichter erhaltbar sind, außerdem die zahlreichen Otolithe, von denen es z. B. im Stettiner Sand geradezu wimmelt. Sie gehören teilweise zu Gadiden. Interessant ist, daß auch die mittelliasischen Strandbildungen Bornholms viele Otolithe unbekannter Herkunft führen.

Bergensolche Strandsedimente einmal eingeschaltete feinere Tonlagen, so haben wir ausnahmsweise ganze Fische und zwar solche, die sonst uns entgehen. Das ist z. B. der Fall bei den Leithakalken des Wiener Beckens, wo in den Bausteinbrüchen von St. Mar-

garethen in grauen Zwischenlagen wiederholt schöne Teleostier entdeckt wurden, oder bei Vaugirard unweit Paris im Grobkalk.

Aus dem Mesozoicum kenne ich ähnliches aus der dänischen Kreide, nämlich von dem Grünsande über dem Arnagerkalk von Limhamn bei Malmö, der voll von Haifischzähnen steckt, und von dem unteren Arnager Grünsand auf Bornholm. Ebenso haben cenomane Kreidesande *Lamna*-, *Otodus*- und *Notidanus*-Zähne geliefert (*Tourtia*). Wahrscheinlich ist der glaukonitische Strehlener Mergel mit seinen vielen isolierten Zähnen und Schuppen eine ähnliche, nur sandärmere Bildung. In diesem Zusammenhang wäre auch das bekannte Bonebed des schwäbischen Rhät zu nennen, das ja unzweifelhaft zusammengeschwemmte Fisch- und sonstige Wirbeltierreste darstellt; ja man darf sogar die englischen obersilurischen Bonebeds hier erwähnen. Auffallenderweise sind in den eisenschüssigen Sandsteinen der Juraformation Fischzähne und Schuppen nicht besonders häufig, zum mindesten nicht so häufig, wie in den genannten tertiären Schichten. Dagegen kennt man ähnliche Anhäufungen von Knochen und Panzerplatten aus den Phosphaten Podoliens, die dem Oldred angehören.

Ich muß hier bemerken, daß alle genannten Vorkommen Strand- und Flachwasserbildungen sind, also nichts zu tun haben mit der Anhäufung von Haifischzähnen oder sonstiger Knochen mit Mangan- und Phosphatkonkretionen auf dem Grunde tiefer Meeresräume. Das letzte ist etwas ganz anderes und ist uns fossil wohl gar nicht erhalten.

Dagegen dürfen wir in diese Kategorie küstennaher Sedimente die an Haifischzähnen (*Carcharodon*) und *Myliobates*-Platten so reichen Florida-Phosphate rechnen, die freilich z. T. in dem Schlick von Flußmündungen liegen, also von dem Haupttypus etwas abweichen.

Ebenso sind als Spezialfälle von Flachwasser- und Küstenbildungen die Riffe verschiedener Art aufzufassen. In den oberjurassischen Korallenkalken sind *Lepidotus*-Gebisse und -Schuppen, sowie solche von Pycnodonten stellenweise sehr häufig; denn Zahnplatten von *Gyrodon*, *Mesodon*, *Microdon* kennen wir in sehr schönen Exemplaren aus dieser Stufe Hannovers, von Kelheim, der Normandie, dem Neuenburger Jura und von Stramberg. Dünnschalige Muscheln und vor allem Brachiopoden werden die Nahrung dieser Tiere gewesen sein. Desgleichen meine ich von den *Stro-*

phodus, die im Oolith des Doggers wie in allen Kalkriffen des Malm mit isolierten Zähnen vorkommen, daß sie sich ähnlich ernährten.

Schließlich gelangen wir zu den Faunen weiter er Meeresbecken, müssen aber nach allem, was ich im Anfang sagte, dabei bleiben, nicht allzu tiefe Wasser anzunehmen. Das läßt sich beweisen z. B. bei den Sedimenten der postdiluvialen Yoldiasee. Die in den Knollen enthaltenen Schollen und Häringe (*Hippoglossoides platessoides* L. und *Mallotus villosus* L.) leben auch heute in seichterem Wasser auf dem Boden, und zwar in Scharen; außerdem kennen wir in Schweden die Strandmarken dieser arktischen See und sehen, daß sie zwar tiefer, aber noch ein Schelfmeer war. Als analoges Sediment toniger Natur, das in offener See oder in langen Meeresstraßen entstand, nenne ich den Septarienton und seine reiche, besonders durch Clupeiden (*Meletta*) und *Amphisyle* charakterisierte Fischwelt. Die Fischeiefer des Mainzer Beckens, des Oberrheins und der Belforter Gegend gehören zusammen mit den *Sotzka*-Schichten und dem *Meletta*-schiefer Österreich-Ungarns, sowie mit den grauen Mergeln von Chiavon in Oberitalien. Gleichaltrig und gleichartig sind die Glarner Schiefer, die nach meiner Ansicht eine zwischen den im Oligocän auftauchenden Inselketten der Alpen lebende Fauna bergen, sich durch die *Lepidopus*-Arten ebenfalls den karpathischen Vorkommen anschließen und ebenso Beziehungen zu Chiavon besitzen. Die Fische dieses mitteleuropäischen tonigen Mitteloligocäns müssen sehr mannigfaltig gewesen sein, was sich aus den zahlreichen verschiedenen Otolithen ergibt. Diesen Gehörsteinchen hat man seit KOKEN'S Arbeiten Ende der 80er Jahre wiederholt eingehendes Studium geschenkt. Sie sind für viele tertiäre und einzelne mesozoische Ablagerungen häufig das einzige Mittel, manche Fischfamilien nachzuweisen. Brauchbar erscheint diese Methode aber eigentlich nur für die känozoischen Abteilungen; mit höherem Alter gestatten die Otolithen keine sichere Bestimmung mehr, weil wir nämlich diese Organe der mesozoischen Ganoiden etc. zurzeit noch gar nicht recht kennen. Das Meer des Septarientones war wohl ungleich tief, hatte neben durchschnittlich 150—200 m Tiefe sicher Stellen, die becken- oder muldenartig stärker eingesenkt waren. — Drittens ist hier der London clay zu nennen, dessen Einschlüsse an Fischen sehr reichhaltig sind, aber noch keine ab-

schließende Bearbeitung erfuhren. Als ein viertes und zwar mesozoisches Beispiel sei die untercretacische Serie tonig-mergeliger Sedimente Norddeutschlands erwähnt, in der lokal Fische in der Erhaltung des Septarientons auftreten. Aus der Jurazeit fehlen uns *Analoga*, dagegen lassen sich als Spezialfaunen die Fische des deutschen Muschelkalkes hier anschließen.

Die zahlreichsten Typen birgt der untere Muschelkalk Oberschlesiens, also die Pforte des germanischen Triassees. Paläonisciden (*Gyrolepis*, *Urolepis*, *Crenilepis*, *Serrilepis*), *Saurichthys*, Hybodontiden, *Semionotus*-Arten kommen dort vor und haben von dieser Stelle aus die übrigen Triasgebiete Mittel- und Süddeutschlands wiederholt bevölkert und wahrscheinlich auch die Lettenkohlenfische Schwabens und der Würzburger Gegend direkt oder indirekt geliefert. Es ist ja nicht selten so, daß verschiedene Meeresströmungen an ihren Grenzen ganz auffallenden Reichtum an Fischen besitzen, und daß zwischen sonst getrennten Meeressräumen oft gewaltige Züge von Fischen in der Nähe der Tore sich zeigen (Häringe im Kaiser Wilhelmskanal und im Kattegat, Dorschfang bei Island und auf der Neufundlandbank). Aus der alpinen Trias drangen wohl auf diesem Wege *Aerodus* und *Colobodus* vor und, wenn *Saurichthys* mit *Belonorhynchus* identisch ist, als drittes auch dieses Genus. Sie haben sich dann sogar noch in den Reliktenseen des deutschen Keupers zusammen mit einigen Paläonisciden gehalten und die immer wiederkehrenden kleinen Bonebedlagen geliefert. Bei *Colobodus* können wir die Etappen seines Eindringens fast direkt bestimmen; er kommt im unteren Muschelkalk Schlesiens, in Rüdersdorf, dann im oberen Muschelkalk von Jena und in der Lettenkohle von Würzburg und Luneville vor. Außerhalb Deutschlands ist er gemein in Besano (untere) und Giffoni (obere alpine Trias). Ferner macht es fast den Eindruck, als ob die sonst in der Trias seltener werdenden Paläonisciden sich in den germanischen See gleichsam gerettet hätten und mit dessen Vernichtung ebenfalls rasch verschwanden.

Etwas tieferem Wasser gehören ferner die Fische der Schreibkreide an, was man schon aus der Mächtigkeit der Schichten und deren Spongien erschließen darf. Ich betone nochmals, daß auch die weiße Globigerinenkreide keine eigentliche Tiefseebildung ist. Die jedenfalls recht mannigfaltige Fischfauna, die z. T. sehr gut erhalten ist, kennen wir deswegen so wenig, weil das Gestein so

leicht zerfällt und meistens vertikal, nicht schichtenweise abgebaut und beim Schlämmprozeß völlig zerrieben wird. V. HAGENOW hat persönlich auf Rügen die Kreide lagenweise gespalten und dabei reichlicher Fische entdeckt, die jetzt gar nicht mehr beobachtet werden. Ebenso ist es in England und Nordfrankreich. Somit ist die Zahl der Familien beschränkt und zwar auf Squaliden (Zähne), auf *Ptychodus*, der gelegentlich in guten Zahnplastern vorkommt, und auf Teleostier, wie *Osmeroides*, *Beryx*, meistens durch Schuppen oder Kiefer und Kopfknochen vertreten.

Vollständiger ist uns diese Oberkreidefauna erst dort überliefert, wo das Wasser etwas weniger tief war und die eigentliche Schreibkreide tonigeren oder feinsandigen Sedimenten Platz macht; das ist in dem Pläner von Sachsen und Böhmen und in den senonen Kalksandsteinen von Sendenhorst in Westfalen der Fall. Dort haben wir *Beryx*, *Platycormus*, *Rhinellus*, *Istieus*, *Sardinius*, *Sardinoides*, *Ischyrocephalus*, *Sphenocephalus*, *Elopopsis*, *Hoplopteryx* etc., also eine typische Teleostiergesellschaft mit sehr großer Verbreitung einzelner Gattungen (*Rhinellus* bis zum Libanon). Diese böhmischen und westfälischen Vorkommen mit den eingeschwemmten Pflanzen bilden einen Übergang zu den reinen Küsten- und Buchtensedimenten, die ich vorher besprach; sie weichen aber doch von ihnen ab.

Nun bleibt uns noch ein ganz schwieriges Kapitel übrig, das ich wegen der Unsicherheit nach vielen Richtungen gesondert besprechen möchte, nämlich die altpaläozoische Fischfauna vom Obersilur bis Mittelcarbon. Alle Gruppen sind ausgestorben; viele muten uns so fremd an, daß wir sie kaum in das System einzupassen in der Lage sind. Von Analogie mit lebenden Formen kann kaum die Rede sein; selbst die Bildungsweise der Sedimente ist strittig (Old red). Da kann man nur Vermutungen aussprechen und muß gewiß sein, daß je nach dem Standpunkte andere Anschauungen mit gleichem Rechte vertreten werden können.

Einige Punkte sind freilich klar: 1. Marine Fische waren die Formen des englischen und skandinavischen Obersilurs in den Wenlock—Ludlow Shales und in den Beyrichienkalken. Freilich haben wir von diesen Tieren nur Hautschuppen, Zähnen und Flossenstacheln; es können *Acanthodes-Hybodius* und Haie verschiedener Art gewesen sein, sowie *Thelodus*-Spezies. Dem Meere gehören ferner an die Psammodonten und Petalodonten des

irischen, belgischen und russischen Kohlenkalks, von denen wir eben auch nur Zähne haben.

Tief sind weder diese silurischen, noch die carbonischen Meeresteile gewesen. Der Beyrichienkalk ist ein Sediment eines sich hebenden Gebietes, wohl z. T. zwischen Korallenriffen abgelagert in ruhigem Wasser, da die vielen dickschaligen Ostracoden schwerlich eine Lebensweise in offenem, durch Strömungen bewegtem Wasser geliebt haben werden. Überall, wo Ostracoden üppig sich vermehrt haben, müssen wir Lagunen oder geschlossene Becken annehmen. Das möchte ich auch für den Beyrichienkalk tun, dessen übrige, meist aus kleinen Brachiopoden, Schnecken und Zweischalern bestehende Fauna zu dem gleichen Schlusse führt. — Die Kohlenkalkmassen dürfen wir z. T. jedenfalls mit den Riffkalken des oberen Jura vergleichen, sowohl wegen der darin herrschenden Korallen, Echinodermen und Brachiopoden, als auch wegen Habitus und Struktur. Dann entsprechen die genannten Fische mit den kräftigen Pflasterzähnen in ihrer Lebensweise vielleicht den Pycnodonten und Strophodonten und haben Mollusken und Crinoiden, resp. Fusulinensand gefressen. Dasselbe mag von der *Ctenodus*-Sippe gelten, bei welcher die Zähne auf den kräftigen Kämmeu sogar noch eine stärkere Zackung tragen, also Reiborgane ersten Ranges darstellen. Diese carbonischen *Ctenodus*-Formen waren bestimmt keine Lungenfische, die, wie oben gesagt, z. T. aus ihnen später in der Dyas oder schon im Old red hervorgegangen sein können.

In den sicher noch marinen Beyrichienkalken trifft man hier und da schon auf Pteraspiden, die den Übergang zu der eigentümlichen Old red-Fauna vermitteln. Man redet immer von dieser Fazies des Devons als einer lagunären, ja sogar von Binnenseen- und Wüstenbildung. Ich konnte mich, offen gestanden, von dem Wüstencharakter des Old red nicht überzeugen; auch von großen Wasserbecken nach Art der nordamerikanischen Seen und von einem damit in Verbindung gebrachten Flußsystem ist vielleicht keine Rede. Strandlagunen in einem ganz flachen Gebiete sind am wahrscheinlichsten, und die Fische lebten in einem von Flut und Ebbe erreichten, daher wohl noch ziemlich salzigen Wasser.

Wir sehen, wie weite Strecken Nordeuropas am Ende des Obersilurs nahe an den Spiegel der See heranreichen und dann im Devon soweit auftauchen, daß aus Nordrußland, aus den bal-

tischen Provinzen, aus Schweden, Norwegen und Schottland die offene See verschwindet. Marines Unterdevon in der Ausbildung von Korallen-, Brachiopoden- oder Crinoidenschichten fehlt auf weite Strecken. Aber von ausgesprochener Gebirgsbildung, von Faltenwurf, von bedeutenden Spalten mit Horst- und Grabenbildungen ist auch keine Rede. Das kaledonische Gebirge bleibt weiter im Norden, hat aber wohl durch seinen Druck auf der anderen Seite des skandinavischen Schildes eine schwache Aufwölbung erzeugt und somit die niedrige, von Wasseransammlungen durchzogene, mit Pflanzen bestandene Küstenlandschaft gebildet. Ich stelle mir dieses Gebiet so vor wie das Areal des Zuidersees, der Scheldemündungen, aber in den Dimensionen der jungen atlantischen Küstenzone Südamerikas. Dünen haben natürlich solches Land durchzogen, Tümpel versanden lassen und hinter sich wieder Sümpfe erzeugt, die langsam verschlickten. In diesen Wassern gediehen die *Pterichthys*-, *Coccosteus*-, *Cephalaspis*-, *Holoptychius*-, *Dipterus*- und *Acanthodes*-Arten zusammen mit den Eurypteriden und Pterygoten. Eine solche weite Küstenlandschaft von ganz geringer Erhebung nehme ich deshalb an, weil im Mitteldevon sich wieder ohne bedeutendere Tektonik ein Teil des skandinavischen Schildrandes unter den Spiegel der See hinabsenkt und marine Schichten mit *Spirifer*, *Rhynchonella* weit nach Norden und Südosten gegen Podolien vorgreifen. Darauf erst kommt es zur Entstehung wirklicher Lagunen. In Kurland entwickeln sich Salz- und Gipspfannen, und das obere Devon, die Wiederkehr des Old red, mag nun echte Süßwasserseen und Stromsysteme umfaßt haben und somit die permocarbonischen Fischfaunen erzeugt haben, die ja z. T. Süßwasserformen umfassen. Zu diesem geologischen Bilde paßt die Verbreitung und das Auftreten der Old red-Fische ganz gut. Ein Teil derselben ist sicher marin, vor allem der *Dipterus Valenciennesi*, der im südlichen Schottland in der mittleren Partie des Devons und in der Eifel auftritt. Somit müssen wir, falls nicht besondere, zurzeit nicht zu beurteilende Wanderungen des *Dipterus* in Süßwasser vorliegen, auch die ihn begleitenden Genera für marin halten. Das ist *Coccosteus*, woran ja nach den rheinischen und Wildunger Funden niemand zweifeln wird, nebst seinen Verwandten, die JÄKEL jüngst beschrieb. Begleitet wird *Dipterus* im Orkadian außerdem von *Osteolepis*, *Glyptolepis*, *Pterichthys*, von denen der letzte schon mit anderen Meereskonchylien im Obersilur angetroffen wurde.

Marin sind ferner, was wir an Selachiern und Holocephalen haben, dann die Gruppe um *Dinichthys* und *Macropetalichthys*. Eine übersichtliche Zusammenstellung über die rein marinen Genera, über die nur in dem Old red-Sandstein vorkommenden und die den beiden Fazies gemeinsamen Formen gibt FRECH in der *Lethaea palaeozoica* (2. Lief. 1. p. 228). Er betont ferner, daß im Old red mit großer Verbreitung Salzwasser auftritt. In Nordamerika haben wir dies vor allem im oberen Devon. Das läßt dort entweder noch marine Bildungen oder Lagunen nach Art des Kaspisees vermuten, und in beiden Fällen ist die Persistenz mariner Gattungen möglich. In der Tat haben wir darin *Bothriolepis*, *Pterichthys*, *Holoptychius*, *Asterolepis* und *Coccosteus*. Etwas anders liegen anscheinend die Verhältnisse in Nordschottland, wo wir eine Menge von Spezialgattungen finden, die bisher nicht anderswo beobachtet sind, und wo energische Bodenbewegungen schon im Devon selbst einsetzten und vielleicht schon im unteren Old red Becken mit süßem Wasser existierten. Ich muß aber sagen, daß ich mich nach der Literatur nicht zu einem klaren Bilde dieser Schichten habe durchringen können. FRECH nennt als bezeichnende Familien des roten Sandsteins die Cyclodipterinen, Phaneropleuriden, Palaeonisciden und Acanthodier, und ich glaube wohl, daß wir in diesen z. T. Süßwasserfische zu erblicken haben, vor allem in den Acanthodiern und den Phaneropleuriden.

Wie dem auch sein mag, wir sehen, daß auch diese Fischfauna vergesellschaftet ist wie die meisten der früher besprochenen mit Landpflanzen, z. B. allgemein bekannt in Schottland, Irland, Kanada. Auch aus dem Psammite de Condroz kennt man *Holoptychius* und Pflanzen. Außerdem sind die reichsten Vorkommen wieder mit Verschiebungen der Küste oder Fazieswechsel verknüpft. Aber so wie die Landpflanzen nicht mehr als Küstennähe bezeichnen, ebensowenig lassen sich die *Anodonta*-artigen Muscheln (*Amnigena rhenana* in den Lenneschiefern und *Anodonta Jukesii* in Irland) oder die Gigantostraken benutzen, um die Fazies ganz sicher zu bestimmen. NATHORST meint, die *Eurypterus*-Arten des Old red seien Süßwassertiere gewesen. Da wir Limuliden außerhalb des Meeres nirgends beobachtet haben, bleibt dies durchaus unsicher.

Dagegen möchte ich nochmals, was ich früher für die Unio-niden behauptet habe, hervorheben, woran ja kaum zu zweifeln

ist, daß unsere limnische Carbonfauna und wohl auch der größte Teil der Flora von Norden, also aus dem Old red-Gebiet her stammt und mit Zunahme der Landbildung im Untercarbon von den neuen Gebieten Besitz ergriff. Die Wardie-Series mit ihren Pflanzen, den fischführenden Toneisensteinknollen erinnern un- gemein an die Lebacher Schiefer oder die Ausbildung des oberen Carbons bei Commentry.

Zum Schlusse will ich einige Worte über die Verteilung der Fischreste in den verschiedenen Schichten sagen. CHAMBERLAIN und SALISBURY heben in ihrer Geologie hervor, daß z. B. in den Helderberg- und Oriskany-Schichten gar keine Fischreste auf- treten, obwohl es marine Sedimente sind. Wir haben ähnliches in der Juraformation in den *Opalinus*- und *Renggeri*-Tonen, die trefflich zur Erhaltung solcher Tiere geeignet wären. In sehr vielen mesozoischen Mergellagern ist man erstaunt, wenn man einmal als Seltenheit einen Haifischstachel oder einen Zahn findet. Die wohlerhaltbaren dicken Ganoidschuppen fehlen oft gänzlich und kommen auch beim Auswaschen von größeren Partien der Gesteine, das ich seinerzeit bei meinen Foraminiferenstudien vorgenommen habe, nicht zum Vorschein. Deshalb möchte ich diese Sedimente als wirklich arm an dieser Tiergruppe ansehen und nicht nur der ungünstigen vertikalen Abbaumethode, statt der horizontalen die Schuld beimessen. Es sind die Fische noch mehr als andere Meeres- tiere abhängig von der Fazies; mit deren Wiederkehr erscheinen auch sie abermals auf der Bildfläche. Haben wir gleichalterige isopische Sedimente, so beobachten wir vielleicht gleiche Genera, aber wenn die Orte weiter voneinander entfernt liegen, verschiedene Spezies. Instrukтив sind dafür z. B. die lithographischen Kalke von Solnhofen und Cerin, die Schiefer von Castellammare, Comen und Lesina. Man darf direkt von einem Vikariieren der Arten reden. Kommt Altersunterschied hinzu, so ist trotz gleicher Fazies der Unterschied recht groß, sogar in der Gattung, z. B. im Schiefer des unteren Lias von Whitby und des Posidonienschiefers in Schwaben. ZITTEL hebt in seinem Handbuch hervor, daß die Zusammensetzung der europäischen und nordamerikanischen Old red-Faunen recht erheblich verschieden sei, indem z. B. in Nord- amerika die Pteraspiden ganz fehlen und auch die Cephalaspiden auf Europa beschränkt sind mit Ausnahme von Ostkanada. Ähnlich ist es im Carbon und Perm der einzelnen europäischen Becken,

da Commentry und Lebach ähnliche, aber verschiedene Gattungen und Arten aufweisen.

Bei dieser noch ganz unerklärlichen Verteilung der Formen und vor allem der erhaltenen Reste ist meiner Meinung nach Vorsicht geboten bei weitergehenden Schlüssen. So kann ich der explosiven Entwicklung JÄKEL's für die Wildunger Coccosteiden nicht recht beistimmen. Daß die fossilreiche Schicht nur $1\frac{1}{2}$ m mißt, ist nichts Besonderes; denn die sieben dünnen Asphalt-schieferbänder bei Besano mit ihrer Formenfülle an Heterocerken und anderen Gruppen messen zusammengenommen noch nicht einen Meter. Wie weit die im Mitteldevon beobachteten, häufig isolierten Teile den neuen Gattungen von Wildungen bereits angehören, wäre wohl noch erst festzustellen, ehe die explosive Entwicklung als bewiesen anzusehen ist.

Aus allen den oben genannten Gründen: der Seltenheit gut erhaltener Reste, der Gebundenheit guter Exemplare an bestimmte Fazies, dem Vikariieren der Arten sind die Fische eigentlich keine Leitformen. Nur ganz wenige Ausnahmen gibt es, z. B. die *Amphisyle Henrichi*, die vom Rhein bis in die Karpathen reicht, oder einzelne Spezies der unteren Kreide, die von Istrien bis zum Libanon sich verbreiteten. Eine reine Fischfauna, wie z. B. die Glarner, ist ungemein schwierig genau einzuordnen gewesen.

Schließlich dürfen wir unbedingt behaupten, daß viele alte Fischfamilien ausgestorben sind. Nur wenige haben sich erhalten, dadurch, daß sie in das Süßwasser übersiedelten wie die Amiasippe. Gerade bei den Fischen können wir das Verdrängen der einen Gruppe durch die andere trefflich beobachten. Die Placodermen und Coccosteiden machen den Ganoiden Platz, diese Schritt für Schritt den *Seminotus*-, *Lepidotus*-, *Pycnodus*-Formen, also den Heterocerken, diese wieder den Teleostiern. In den letzten stecken sicher einzelne Heterocerken, aber nur einzelne Familien. Der Rest ist von seiner herrschenden Stellung verdrängt und verschwunden, d. h. im wesentlichen ausgestorben. Wenn wir sehen, daß *Amia* und *Lepidosteus* im Eocän auch in Europa verbreitet waren, jetzt aber auf Amerika beschränkt sind, so sind sie bei uns zugrunde gegangen, ebenso wie die Trigoniden. Ereilt sie auch dort noch das Schicksal, so sind sie definitiv ausgestorben. *Coelacanthus* ist weltweit verbreitet im jüngeren Paläozoicum und in der Trias, kommt im

Lias und Malm vor und verschwindet in der Kreide. Wir haben auch nicht den geringsten Anhalt für eine Umwandlung in noch heute lebende Formen. Langsam nehmen die Palaeonisciden ab, wie sie umgekehrt im Carbon allmählich herrschend wurden. Vereinzelt stellen sich im Lias die *Leptolepis* und *Thrissops* ein, vermehren sich im Malm und sind die Vorläufer der Teleostier. Mit den Resten der zurückgedrängten älteren Gruppen räumt dann häufig eine der bedeutenderen Transgressionen auf, die den neuen Typen andere Gebiete erschließt. Die Palaeonisciden reichen nur bis zur Callovientransgression, die Heterocerken bis zu der im Cenoman.

Somit kommen wir am Schlusse dieser Betrachtungen zu dem Resultate, daß alle uns bekannten größeren Fischfaunen entweder Binnen- oder Faunen des flachen Strandmeeres sind. Große weite Meeresgebiete sind mit ihren Lebewesen in diesem fossilen Material nicht vertreten. Daran liegt es auch, daß die Einzelheiten in der Entwicklung der Fische uns zum größten Teil bisher verborgen geblieben sind. Damit hängt vielleicht auch das starke plötzliche Überwiegen der Teleostier zusammen, die von der Oberkreide an die Heterocerken verdrängen, aber ihrerseits bereits in der freieren See eine bedeutende Entfaltung und Spezialisierung vorher erfahren hatten.

Binnenfaunen kennen wir aus Carbon, Dyas, Trias, Jura und Tertiär, von denen Trias und Jura entsprechend der allgemeinen geologischen Entwicklung solche nur außer Europa bergen. Etwas Eigenes ist die Old-red-Stufe, die uns wahrscheinlich den Übergang verschiedener alter Typen in das süße Wasser verständlich macht. Eigenartig ist auch die Fauna der deutschen Trias, im Gegensatz zu der weit verbreiteten Fischgesellschaft der alpinen Triasschiefer. Die weitere Entwicklung dieser altmesozoischen Lebensgemeinschaft bildet im wesentlichen den Inhalt aller wichtigeren jurassischen und untercretacischen Fischschiefer und die Hauptgrundlage für unsere Kenntnis der ganzen Tierklasse bis zur oberen Kreide.

Damit bin ich an das Ende dieser Betrachtungen gelangt und hoffe mit diesen Bemerkungen eine Ergänzung zu den rein systematischen Darstellungen z. B. zu dem Schlußkapitel in ZITTEL's Lehrbuch gegeben zu haben.

Freiburg i. Br., März 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [1913_2](#)

Autor(en)/Author(s): Deecke Wilhelm

Artikel/Article: [Paläontologische Betrachtungen 69-92](#)