

ÜBER DIE JURA-SEEIGEL.

Von

W. DEECKE

(Freiburg i. Br.).

(Eingelangt am 8. Februar 1928.)

In einer Reihe von Aufsätzen habe ich mich mit teils paläobiologischen, teils paläogeographischen Fragen beschäftigt, indem ich sowohl einzelne Klassen der Tierwelt in den „Paläontologischen Betrachtungen“ als auch kleinere Gruppen, wie die Trigonien oder Triasfische, vornahm. Um erstens die Methoden weiter zu prüfen, und zweitens, um früher als Resultate erhaltene Anschauungen zu ergänzen und zu verbessern, habe ich eine weitere Gruppe von Versteinerungen in ihrer Gesamtheit näher studiert, die Seeigel der Jurazeit, und will im folgenden einen Überblick über diesen Ausschnitt aus der Lebewelt der Vorzeit bringen.

Eine längere historische Einleitung möchte ich sparen. Trotzdem sei darauf hingewiesen, daß die Stacheln der *Cidaris glandaria* aus dem Malm des Berges Karmel mit zu den ältesten bekannten und beschriebenen Fossilien gehören, daß die so häufig vorkommenden Seeigel des Schweizer Jura L. AGASSIZ wesentlich mit veranlaßten, die systematische Bearbeitung dieser Tierklasse vorzunehmen und damit die Grundlage für alle späteren Forschungen zu legen. Dies ist beinahe hundert Jahre her, und solch Zeitraum hat genügt, um für Europa die Seeigelfaunen der mesozoischen und känozoischen Formationen annähernd vollständig aufzufinden und zu beschreiben. Auch in den anderen Kontinenten ist schon sehr viel, besonders in den letzten drei Jahrzehnten, geschehen, aber naturgemäß sind wir dort noch keineswegs ans Ziel gelangt, so daß von dort jahraus jahrein neue Formen beschrieben werden, welche zwar das Gesamtbild der Ordnung bisher nicht wesentlich änderten, wohl aber manche Züge verbesserten und weiterhin vertiefen werden.

Jeder Paläontologe weiß, daß von der mittleren Trias an eine ständige Entwicklung, eine zunehmende Entfaltung und Spezialisierung der Seeigel erfolgte. Demgemäß machen sich die ebenerwähnten Ergänzungen besonders in den jüngeren Teilen des Mesozoikums und im Tertiär geltend, während vorläufig aus der Jurazeit ein mehr ruhiges Beharren in den bislang erworbenen Kenntnissen hervortritt. Die Ordnung ist im Jura als Ganzes in einem sehr deutlichen Aufsteigen, aber es geschieht gleichsam ruhiger als in der Kreide oder im Neogen.

Die regulären Seeigel treten aus der Trias, in der sie sich anscheinend zu festem Typus entwickeln, in den Lias und damit in alle folgenden Zeitaläufe ein, und zwar mit den Typen der Cidariden, Diadematiden und Akro-

salenien. Höchst spärlich ist in der germanischen Trias diese Tiergruppe vorhanden, jedoch schon im Muschelkalk (*Cid. grandaevus*), etwas reicher in der oberen alpinen Trias, in der wir seit den Cassianer Schichten dieselbe in einzelnen Lagen und an wechselnden Orten sich einstellen sehen. Berücksichtigt man die ganz verschiedenen Stacheln bei St. Cassian, so müssen dort etwa ein Dutzend Arten gelebt haben, begünstigt durch die besonderen biologischen Verhältnisse, welche sich ja auch in der anderen Gesamtfauuna jener Gegend und Zeit ausprägen. Vorkommen, wie die von BATHER bearbeitete Echinidenfauna der Trias vom Balatonsee oder der mergeligen bayrisch-tiroler Rhätschichten, sind eben Ausnahmen; denn im großen und ganzen muß man auch in der alpinen Trias die Seeigel noch für selten und nur verstreut in Zeit und Raum erklären. Das Aufblühen des Stammes setzt eigentlich erst in der Juraformation ein, wozu sich im Rhät die ersten Anzeichen finden, und, wie in so vielen anderen Tiergruppen, darf man die Rhätzeit auch in diesem Falle als ein „Infralias“ zur folgenden Formation rechnen. Jene über weite Gebiete sich erstreckende Transgression gab Gelegenheit zu mannigfaltiger Verteilung der Keime und zur Ansiedelung an vielen Stellen. Davon soll in einem späteren Abschnitt ausführlicher die Rede sein.

Vorläufig kennen wir aus Rhät und unterem Lias nur Regularia, erst im oberen Lias (Leda ovum-Beds) erscheint der erste irreguläre Typ mit *Pachygaster* und im oberen Lias des Rhönetales ein Collyritide (*Coll. cf. ovalis*), außerdem wurde aus dem Lias der Lombardei (Domeriano) und von Camerino in Umbrien eine irreguläre Gattung *Loriotelella* abgebildet. Ein angeblicher *Collyrites prior* MOESCH aus dem untersten Aargauer Lias muß als zweifelhaft bezeichnet werden. Aus persischem mittleren Lias hat 1922 HAWKINS einen Vorläufer von *Galeropygus* beschrieben; dieser selbst kommt als *G. priscus* Cott. in Toarcien des Dépt. Var vor. Bestanden haben müssen die *Irregularia* aber schon im Lias, wenn nicht gar in der oberen Trias, weil sie im Dogger plötzlich mit verschiedenen Familien fertig gegeneinander abgegrenzt sich einstellen. Auffallen muß die geringe Zahl der eigentlichen Echiniden, welche mit *Palaeopedina* und *Hemipedina* bis in den mittleren Dogger untergeordnet bleiben. Die im unteren Lias beobachteten regulären Genera zeigen nach den Untersuchungen von DÖDERLEIN noch Gelenkflächen der Platten mit unvollkommenerer Verbindung, und auch TORNQUIST behauptet, daß die Korona erst im Lias volle Festigkeit und Starrheit erlangt habe. Die oben genannten Familien der Cidariden, Diadematiden und Akrosalenien sind seit dem Rhät in Europa vorhanden, wo solche Schichten erhalten blieben. *Hemicidaris*, der in dem Rhät der Freiburger Alpen liegen sollte, fehlt noch, da jene Form nach Überprüfung durch TORNQUIST eine *Cidaris* ist. Wie gesagt, stellen sich im Oberlias (Bifronszone) einzelne Irregularien ein, darauf im unteren Dogger von der Murchisonaezone an *Galeropygus*, *Echinobrissus*, *Clypeus*, *Hyboctypeus*, *Holectypus*, *Pileus*, *Pygurus*. In Mitteleuropa beginnen nach der weitesten Ausbreitung des Schelfmeeres zur Opalinusphase mannigfache Hebungen und Senkungen; ein Teil der alten varistischen Gebirgskerne schwankt auf und ab, die See überflutet den Westrand der russischen Tafel usw., mit anderen Worten, es sind dem Rhät analoge Verhältnisse eingetreten, und diese kamen der Ausbreitung aller vorhandenen oder nach und nach zu-

wandernden Seeigelgattungen fördernd zugute. Mit dem Dogger beginnt die stürmische Entfaltung der *Cidaris*, *Rhabdocidaris*, *Diplocidaris*, *Pseudodiadema*, *Acrosalenia* ebenso wie die der eben genannten Galeritiden, Cassiduliden und Dysasteriden. In abgeschwächtem Maße ruft die Callovien-transgression dieselbe Erscheinung hervor, nach welcher *Cyphosoma*, *Pyrina*, *Metaporhinus* auftauchen, noch durchweg als Seltenheit, bis ihnen die kimmerischen Bodenbewegungen neben den im Neocom zuwandernden Holasteriden und Spatangiden freiere Entwicklung gestatteten. Anhangsweise sei bemerkt, daß die Cenomanzeit es mit den *Ananchyten*, *Micrasteriden* u. a. ebenso machte.

Die jurassische Echinoidenfauna wird durch gewisse Eigentümlichkeiten meist negativer Art charakterisiert. Beweglichkeit der Koronaplatten ist bis auf wenige Arten fast verschwunden. Bei keiner einzigen Form sind die Ambulakren vertieft in der Schale gelegen, bei keiner zeigen sich innere Stützgebilde, bei keiner die Fasziolen, bei keiner Art zerlappt oder durchlöchert sich der Schalenrand. Alle bleiben erwachsen in mittleren Größen, die Hauptmasse schwankt zwischen der Größe einer Walnuß und einer Orange; *Cidaris* von Faustgröße wird schon *gigantea* genannt, ein *Holectypus* von etwa Handtellergröße ebenfalls. Die meisten sind kugelig (*Cidaris*, *Rhabdocidaris* usw.), wirtelförmig, oval (*Collyrites*) oder hut- und kegelartig gestaltet (*Clypeus*, *Pileus*). Es gab damals noch keine ovalen Cidariden, Salenien und Echiniden, wie seit dem Tertiär, oder langgestreckte Formen, wie *Pygaulus* und *Echinolampas*. Haben wir Kegelformen (*Pileus* und *Clypeus altus*), so erreichen sie niemals Dimensionen wie die tertiären *Conoclypeus* und *Clypeaster* und sind nur selten über 7—8 cm hoch. Auch das Gegenteil, die ganz flachen Gehäuse (Scutelliden), fehlen, da selbst die *Clypeus* des Doggers (*Cl. Ploti*) einen deutlichen Kegel darstellen; erst im obersten Malm beobachten wir in *Pygurus Blumenbachi* eine große, besonders niedrige Art. Da solche Tellerformen nicht vorhanden sind, existieren auch bei keiner Spezies die auf der peristomalen Seite zum Munde führenden verzweigten Furchen und Rinnen, und die Floszellen bleiben durchweg wenig ausgeprägt im Vergleich mit Kreide- und Tertiärarten. Dafür biegt sich der Rand und demgemäß die Unterseite bei *Clypeus*, *Clypeopygus*, *Pygurus* und *Clypeobrissus* grobwellenförmig aus, so daß auf etwas festem Boden der Mund mit den Kiemen nicht gänzlich abgesperrt wird durch das Aufliegen. Schließlich ist niemals eine ausgesprochene Lippenform des Mundes zu sehen, welche ja erst von der unteren Kreide an mit den Spatangoiden sich einstellt.

Was sich in der Juraformation an den Seeigeln entwickelt, ist das Stachelkleid, das ja freilich uralt ist, aber, soweit unsere Kenntnisse bisher reichen, erst damals für uns in die volle Erscheinung trat. Ich erinnere an die haarförmigen, langen Stacheln der liasischen Diadematen (*D. criniferus* Qu.), an die keulenförmigen von *Cid. glandaria* und *Cid. glandifera*, *Hemicidaris stramonium*, an die geologisch-stratigraphische Bedeutung der Stacheln von *Cid. florigemma* im Oxfordien und aus Dogger und Malm an die langen, teils dornigen, teils spatelförmigen, teils zepterartigen der *Rhabdocidaris*, welche bis 12 cm Länge erreichen. Diese Mannigfaltigkeit begann in der Trias, ist dort aber noch nicht klar zu überblicken, so daß sie vorläufig erst für die folgende Zeit uns als charakteristisch erscheint.

Auch die hohlen Stacheln der Diadematen sind schon in der Trias infolge von Schwund des axialen Skeletts vorhanden, erreichen aber nie die Dimensionen wie bei *Cid. fistulosus* QU. im oberen Malm von Württemberg. QUENSTEDT vermutete schon, daß die hohlen Stacheln ein Schwebeorgan gewesen seien, und unwahrscheinlich ist dies keineswegs. Gerade in den besonders weichen Modden (Ob.-Lias, Lias $\varepsilon.$, Lithograph. Schiefer) treten stark bestachelte Diadematen auf. Auch bei *Hemicid. scolopendra* aus dem Malm ζ von Schwaben sollen diese Anhänge hohl gewesen sein und sind auffallend lang für den kleinen Körper, was übrigens ebenso bei den liasischen Diademopsiden zutrifft.

Mit dem Stachelkleid hängt bei den jurassischen Cidariden und Verwandten wiederum die Neigung zusammen, die Zahl der kleinen Koronalwarzen zu vermehren zum Schutze der Stachelmuskulatur, die Köpfe der Hauptwarzen zu durchbohren, was wir in zunehmendem Maße von Lias bis Malm vor sich gehen sehen. Daraus wichtige systematische Merkmale zu machen, wurde schon von namhaften Paläontologen zu meinen Studienzeiten abgelehnt. Man darf Speziesmerkmale darin sehen, aber nicht Gattungscharaktere; denn begründet man darauf die letzten, reißt man rettungslos nahe Verwandte auseinander. Desgleichen wächst, worauf DUNCAN, LORIOU, HAWKINS besondere Aufmerksamkeit richteten, die Zahl der Ambulakralporen durch Einschaltung vieler kleiner Täfelchen. Dies hängt sicher mit einer größeren Beweglichkeit, zum Teil mit der Lebensweise auf Riffen zusammen, was TORNUST seinerzeit betonte.

Bei den Irregularia kann man die Verlagerung des Afters aus dem Scheitelschild nach hinten bis zum Rande oder bis auf die Unterseite schrittweise verfolgen, indem die vorhandenen oder nacheinander auftretenden Gattungen die verschiedenen Etappen zur Anschauung bringen. *Pachygaster*, *Hyboclypeus*, *Echinobrissus*, *Clypeus*, *Pygurus* geben die einzelnen Stadien wieder und verleihen dadurch der Gesamtfauuna ihre Mannigfaltigkeit. Als fester Typus treten die Dysasteriden im Dogger auf, verändern sich aber auch, in dem sie sich lang-oval ausstrecken und dabei das Scheitelschild immer mehr verzerren (*Coll. elliptica* und *granulosa* im Oxford). Mehrfach wurde an den liasischen Cidariden die nicht feste Verbindung der Koronalplatten konstatiert; DÖDERLEIN spricht von imbrikater Lagerung, welche eine gewisse Nachgiebigkeit des Gehäuses ermöglichte. Auch *Heterocidaris* wird als mit beweglichen Platten begabt angesehen, vor allem *Pelanechinus* aus dem englischen Coralrag, so daß die Ordnung der Echinothuriden, obwohl immer nur spärlich, vertreten wäre.

Als Monstrositäten fanden sich bei *Echinobrissus orbicularis* und *Pyrina ovulum* Exemplare mit nur vier Ambulakren; so etwas scheint in der Jurazeit viel seltener gewesen zu sein als in der Oberkreide, in welcher Galeritiden mit vier oder sechs, Ananchyten mit vier Porenstreifen öfters gesammelt werden.

Die Systematik der Jura-Seeigeel wurde gleich von Anfang an durch L. AGASSIZ, DESOR, dann durch WRIGHT, DE LORIOU, COTTEAU richtig und fest gegründet. Daß neue Gattungen im Laufe der Zeiten gefunden werden, ist selbstverständlich, desgleichen, daß wir damit noch nicht am Ende sind. Bisher hat sich jedoch alles gut einfügen lassen. Die Zahl der Formen ist allmählich sehr groß geworden, einzelne Gattungen, wie *Cidaris*, *Pseudo-*

diadema, *Echinobrissus* und *Collyrites*, sind schwer zu überblicken, und in ihnen hat die Fülle der Arten eine Ordnung erfahren müssen. Leider hat dies POMEL 1883 veranlaßt, die alten Genera in zahlreiche neue und in Untergattungen zu zerschlagen, von denen nur wenige gut charakterisiert sind, deren Namen jedoch einen lästigen Ballast in der Systematik darstellen.

Die alte Gattung *Echinobrissus* wurde zerlegt in *Cluniculus*, *Holcoepygus*, *Echinobrissus*, *Notopygus*, *Clitopygus*, *Acromagus*, ebenso *Collyrites* in fünf Untergattungen, während *Pygaster*, *Pileus* und *Holcotypus* gar nicht zerteilt wurden. Von den ersten kennen wir eben viele sogenannte Spezies, die freilich oft schwer zu unterscheiden sind, sicher oft nur zeitliche oder örtliche Varietäten darstellen, von den zweiten aber durchweg wenige Formen, weil sie anscheinend durchweg konstanter sind, wie es der Typus des *Holc. depressus* — *corallinus* dartut. Größerer Formenreichtum und Variabilität sind an sich doch kein Grund, deshalb so viele neue Gattungen zu schaffen. Man weiß wirklich nicht, wo man bei den von POMEL nicht gekannten Formen diese unterbringen soll. DÖDERLEIN hat sich bemüht, unter Anerkennung der POMELSCHEN Einteilung die Cidariden systematisch-genetisch zu ordnen. Er unterscheidet eine Cidaridereihe mit ungejochten Poren und eine Rhabdocidaridereihe mit gejochten Poren als sekundärem Zustand, weil alle triadischen Arten das erste Verhalten zeigen. Beide Reihen haben gekerbte Hauptwarzen, die erst in der Kreide glatt werden, aber auch schon in der Trias glatt sind. Daraus sieht man, daß diese Kerbung ein ganz nebensächliches Merkmal ist. Dasselbe darf von der Warzengröße gesagt werden. Falls sich die Randwarzen der Ambulakralplatten auf Kosten der anderen ausdehnen, nennt POMEL die Stücke *Paracidaris*, was natürlich bei dem schwankenden Verhalten dieser Teile eine schlechte Gruppe wurde. Sogar ein so bestimmter Typus wie *Glypticus* wurde noch zerlegt. Die Krone fand diese Art Systematik darin, daß *Clypeus subulatus* von POMEL als *Crotoclypeus*, *Cl. emarginatus* als *Holcoepygus* abgetrennt wurden, beide aber dasselbe sind.

Ich kann mir nicht helfen, die Unart, immer neue Gattungen aufzustellen, welche in der Konchyliologie und vor allem bei der Ammonitensystematik eingerissen ist, wurde auf diese Weise auf die Seeigel übertragen. Eingebürgert hat sich diese Systematik eigentlich nur bei den französischen und einigen wenigen englischen Forschern, und dabei wird dieselbe Art oft mit dem einen oder anderen Namen bezeichnet (*Plegiocidaris*, *Paracidaris*), wodurch Unordnung statt Übersichtlichkeit entsteht. Arbeitet man einmal das ganze Material durch, erkennt man klar und deutlich, daß Gattungen, wie *Cidaris*, *Echinobrissus*, *Collyrites* in der Jurazeit gleichsam flüssig sind. Es hält oft schwer, die Arten zu unterscheiden (*Echinobr. clunicularis* und *scutatus*, *Holcotypus depressus* und *corallinus*, *Collyrites elliptica* und *granulosa*), welche zwar in typischen Exemplaren trennbar sind, aber durch viele Übergänge in Zwischenschichten miteinander verknüpft werden. Bei vielen Arten dienen die Beschaffenheit des Scheitelschildes, die Lage der Madreporenpalte, Auftreten von Stachelwarzen auf Genitalplatten, Größe der Ozellarplatten als Artmerkmale. Aber wir wissen ja von den *Micraster* der oberen Kreide, daß das Scheitelschild erheblichen Variationen ausgesetzt ist, und auch bei *Collyrites* steht es nicht anders, da mit Verlängerung der Achse sich die Platten verschieben müssen. CLARK sagt in seinem großen Werk „The Cidaridae“, daß *Plegiocidaris*, *Eucidaris*, *Procidaris* und *Paracidaris* „hopelessly

indistinguishable“ sind und hat damit recht. Dies gilt auch vielfach von anderen POMELSCHEN Genera, und deshalb habe ich hier darauf keine Rücksicht genommen.

Die Erhaltungsart der Jura-Seeigel ist überraschend gut. Die Hauptgefahr ist das Abfallen der Stacheln, welche dann isoliert vorkommen und natürlich nur Unsicheres über das Tier aussagen. Demgemäß sind zahlreiche Arten allein auf Stacheln hin begründet, vor allem bei *Cidaris*, *Rhabdocidaris* und *Hemicidaris*. Darin tritt durch vollständige Funde mit der Zeit von selbst Besserung ein. Mustert man die großen Monographien von WRIGHT, COTTEAU und DE LORIO durch, sieht man mit Freude, wie viele Exemplare mit ihren Anhängen vollständig erhalten sind oder wenigstens mit einzelnen Stacheln, so daß man imstande ist, isolierte Funde der letzten im großen und ganzen anherzubringen. Ungemein selten sind aber Stacheln in Verbindung mit Irregularien; ich kann mich z. B. nicht entsinnen, solche bei *Collyrites*, *Echinobrissus* und *Clypeus* je gesehen zu haben, auch bei *Holecypus* trifft man sie kaum. Wahrscheinlich waren sie sehr zart, borstenartig und werden in den meisten Fällen mit dem Gestein sich völlig loslösen. Beachtenswert sind die durch v. AMMON abgebildeten Exemplare der Echiniden aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen, wo das ganze Kleid anzitz, ja so dicht ist, daß es die Bestimmung der Form erschwert. Durch das Ablösen der Stacheln und durch ihre große Zahl an einem einzigen Individuum fallen sie natürlich unter den Versteinerungen sehr in die Augen. Vernachlässigen darf man sie keineswegs, aber sie stellen im ganzen ein unabwendbares Kreuz in der Seeigelpaläontologie dar. Zahlreiche Spezies wurden auf sie begründet, von denen nur wenige wirklichen Wert haben. An dem rezenten Material sehen wir außerdem, daß eine Form sehr verschiedenartige Gestalten trägt, so daß mehrere im gleichen Lager gefundene Typen unzweifelhaft zu vereinigen wären. Wie bei den fossilen Pflanzen, hängt unsere Kenntnis von der Zusammengehörigkeit dieser Dinge ganz von Glücksfunden ab. Am meisten werden wohl Namen im Malm (α , γ und Corallien) verringert werden müssen; man vergleiche die vielen Cidariden (*Rhabdocidaris*)stacheln, welche QUENSTEDT aus dem Weißen Jura Württembergs abbildet und benennt (*triaculeatus*, *tricuspidatus*, *triacutus* usw.).

Wie alle Echinodermen, sind die Jura-Seeigel meistens spatig erhalten und haben die innere Struktur der Hartteile bewahrt. HESSE schliß eine ganze Anzahl von Jura-Seeigelstacheln und konstatierte den Aufbau aus den kleinen Balken, die Lage der Achsen und fand ihn als in Übereinstimmung mit den rezenten Verwandten.

Bekanntlich lockt die fein poröse Struktur der Echinodermen in kiesel-säurereichen Sedimenten die Gallerte an und ruft Verkieselungen hervor. Solche erfolgten im Bathonien des Yonne-Departements, im Terrain à chailles des Schweizer Juras und der Ardennen, im Massenkalk Schwabens und in Malmschichten Englands. Dieser Verkieselung verdanken wir die herrlichen Stücke, die QUENSTEDT abbildete mit Erhaltung aller Apikal- und Peristomplatten, des Gebisses und bisweilen der Stacheln an der Korona. Meistens ist dieser Niederschlag nur eine dünne Haut. Ich habe hier *Echinobrissus*, die aus den Knollen des Terrain à chailles der Pfirt herausgeätzt und so zart sind, daß man sie mit dem Finger nicht anfassen darf. Die Stacheln der *Cid. florigemma* aus dem Oxfordien des Schweizer Juras und

der Ardennen pflegen mit einer dünnen einheitlichen Kieselhaut überzogen zu sein, so daß sie in toto herausätzbar werden. Hohle Stücke derselben sind innen aufgelöst und nicht mit primär hohlen Stacheln anderer Gattungen zu vergleichen. — Eigentümlicherweise gibt es in Juraschichten verhältnismäßig wenig Kieselsteinkerne der Korona, ganz im Gegensatz zur oberen Kreide, in der solche von Galeriten und Ananchyten massenhaft liegen. COTTEAU beschreibt mehrere Nuclei aus dem Bathonien und Corallien des Département Yonne, auch QUENSTEDT erwähnt einzelne aus dem schwäbischen Malm ϵ . Die Ursache ist später zu erwägen. In den meisten Fällen werden die Körper von der kalkig-mergeligen oder oolithischen Gesteinsmasse erfüllt und pflegen unzerdrückt, bei dickerer Schale (*Clypeus*), mit spatigen Platten erhalten zu sein. Im Hauptoolith des Elsaß sammelte ich *Echinobrissus*-Stücke, ganz und gar in gelblichen Kalzit übergegangen, meist Steinkerne mit gut sichtbaren Plattengrenzen. — Hohle Seeigel, wie im Danien von Faxe, habe ich aus der Juraformation nicht gesehen; sie könnten aber in kompakten Kalken vorkommen.

Viel seltener ist Pyritisierung. Sie tritt nur in stark bituminösen Mergelschiefen ein (Ölschiefer des Lias α und Lias ϵ), dann sind die Körper meist konkretionsartig schlecht konserviert, bei Stacheln ist das Schwefeleisen oft nur ein dünner Überzug, ähnlich wie bei *Pentacrinus* im Posidonien-schiefer von Holzmaden. Mit dieser Seltenheit der Pyritisierung hängt unmittelbar die von Brauneisensteinkernen und von Limonitisierung zusammen.

Verdrückt erscheinen die Körper eigentlich nur in den ursprünglich weichen, schlammigen Gesteinen und, da in solche diese Tiere nach dem Tode einsanken, sind sie plattgedrückt in toto, d. h. mit allen Stacheln erhalten. Beispiele bieten die Ölschiefer des unteren und oberen Lias, die oberjurassischen Plattenkalke und Solnhofner Schiefer. Hier und da, nicht gerade häufig, sind im Oxfordmergel die im Schlamm hausenden Collyriten verquetscht, aber niemals so viel und in Bänken durchgehend wie die *Toxaster* in der unteren und mittleren Kreide. Daß die hohlen Stacheln zusammengedrückt werden, ist selbstverständlich, da ihre Wandungen dünn und ihre Gestalten oft flach und breit sind.

Weiter unten werden wir sehen, daß die Jura-Seeigel nur in bestimmten Gesteinsarten zahlreicher auftreten, nämlich in Mergeln, Oolithen und Riffkalken. Dementsprechend kommen sie bei der Verwitterung oder beim Anbrechen der Schichten zum Vorschein. Bei natürlichen Aufschlüssen wird man selten vollständige Exemplare mit ihren Anhängen finden, weil die Stacheln sich eben noch nachträglich ablösen; höchstens trifft man auf wenige durch Verkalkung an der Korona festansitzende Reste derselben. In der überwiegenden Mehrzahl hat man nur den Körper, diesen aber in manchen Mergeln in trefflicher Erhaltung, so daß bei den meisten Irregulären und bei den Echiniden, Hemicidariden und Akrosalenien, also den Formen mit kompaktem Scheitel, dieser für die Systematik wichtige Teil gut zu studieren ist. Selten freilich kann man bei den Gehäusen mit weitem Peristom und Apex den Plattenbelag konstatieren, es sei denn, daß Verkieselung bei Cidariden oder Pseudodiademen uns zu Hilfe kam. Am besten wittern, weil sie verhältnismäßig klein und in sich kompakt sind, die Stacheln heraus, besonders die derben, keulenförmigen. Es ist erstaunlich, welche Menge derselben oft frei auf dem Boden liegt bei den Schichten, welche direkt den

Namen nach diesen Objekten tragen (Florigemma-, Glandarien-, Coronatenkalke oder Mergel). — Bei solcher Masse sollte man erwarten, wenigstens in solchen Bänken mehr kleine und jüngste Seeigel anzutreffen. Daran fehlt es aber noch sehr; es ist besonders deswegen schade, weil die Ontogenese der Arten, ja Gattungen dadurch dunkel bleibt und die Abstammung der Irregulären von den Regulären sich an fossilem Material nicht belegen läßt. Wahrscheinlich ist am Fehlen der Jugendstadien einerseits ihre Zartheit schuld, andererseits die Methode des Sammelns. Wie immer, hat QUENSTEDT an geeigneten Stellen (Malm α und γ Schwabens) auf solches Kleinzeug sein scharfes Auge gerichtet und im „Jura“ einzelnes abgebildet, das aber schwierig mit den erwachsenen Stücken zu verbinden war. SEGUIN hatte Gelegenheit, im obersten Jura von Valfin die Entwicklung von *Peltastes aequituberculatus* mit 4—13 mm messenden Exemplaren in allen Phasen zu belegen. Es ist das einzig mir aus der Jurazeit bekanntgewordene Beispiel und zeigte, daß zuerst die Madreporenplatte angelegt wird, was bei der lebenswichtigen Bedeutung des Steinkanals erklärlich ist, dann Genitaltafeln und Ozellarplatten ohne Durchbohrungen, welche also erst später kommen. Auch bei dem Ätzen der Terrain à chailles-Knollen fallen kleine Schalen heraus, besonders von *Nucleolites*, aber die jüngsten und jüngeren Stadien waren nicht zu beobachten. Jedenfalls verhalten sich die Juraschichten darin anders als viele Tertiärsande, bei denen man oft alle Entwicklungsphasen, wenn man nur genügend Material und Geduld hat, zusammenbringt. Aus den gleichen Gründen mögen kleine und kleinste Arten, wie wir sie bei *Lenita* und *Echinocyamus* aus eozänem und oligozänem Sande auslesen, der Beobachtung entgangen sein und noch entgehen. Denn es ist sonderbar, daß die Kleinformen im Mesozoikum so ganz und gar aussetzen. — Es ist aber noch etwas anderes möglich, nämlich daß im unteren und mittleren Jura die jüngsten Stadien noch gar nicht fest verbundene Platten besaßen und deshalb nach dem Absterben zerfielen. Das würde durchaus zur Phylogenese passen. — Daß alte und junge Formen verschieden sein können, beobachtete SEGUIN, der nachwies, daß die von COTTEAU aus dem Sequan von Bourges beschriebenen 2 mm großen *Hemipygus tuberculosus* junge *Hemicidaris crenularis* darstellen.

Gebisse hat man nach und nach in guten Stücken bei fast allen weiter verbreiteten Arten nachgewiesen, wobei im Malm die Verkieselung abermals förderlich war. Isolierte Teile der Laterne lassen sich bei genügender Sorgfalt in echinoidenreichen, weichen, leicht zerfallenden Mergeln auflesen, worin wieder QUENSTEDT mustergültig voranging.

In seinem Buche „Stämme des Tierreichs“, S. 384, macht NEUMAYR darauf aufmerksam, daß einander sehr nahestehende Typen mit und ohne Gebiß sind, scheint also auf dessen Vorhandensein keinen großen Wert zu legen. In Betracht kämen hier *Pygaster* und *Galeropygus*, aus dem Alttertiär ferner *Conoclypeus* und *Conolampas*. Ich möchte dennoch darin einen erheblichen Unterschied sehen, weil die ganze Nahrungsaufnahme und Lebensweise verschieden gewesen sein muß. Die Kiefertragenden vermochten aktiv durch Zerbeißen an größere Reste, an Muscheln und Brachiopoden heranzukommen, während die anderen nur der Weite ihrer Mundöffnung entsprechende und unzerteilte Nahrung einschaufelten. Möglicherweise ist die gleiche äußere Form erst eine Konvergenz. Beide Gattungen tauchen zusam-

men im Unterdogger auf, waren also damals fertig, hatten zweifellos schon länger zusammengelebt, indessen wegen der verschiedenen Lebensweise nebeneinander existieren können. — NEUMAYR weist zweitens darauf hin, daß sich die flachen *Clypeus* und *Pygurus* nur durch die Lage des Afters auf der Ober- und Unterseite unterscheiden. Da dürfte *Pygurus* der zweckmäßigere Typus sein, der wirklich länger lebte. Um die ausgesogenen Stoffe leichter wegzubringen, haben *Clypeus*, *Echinobrissus*, *Hybochlypeus* die schrägabfallende Afterrinne, *Pygaster* das weite Afterloch; bei den Collyriten steht der After auf der steilen Hinterfläche, von der die Fäces herunterfielen. Immerhin mußte durch die Darmmuskulatur das schon erledigte Material am Schlusse noch einmal etwas gehoben werden. Diese unnütze Leistung fällt weg, sobald das Afterloch am Rande oder auf der Unterseite der Schale mündet wie eben bei *Pygurus*, *Holectypus* und sehr vielen jüngeren Spatangiden.

Die kleinen Knöpfe und Vertiefungen auf der Gehäuse-Innenseite, an welche feine Fäden den Darm befestigten, lassen sich an geeigneten Stücken von *Holectypus depressus* nachweisen; sie liegen wie bei den Kreide-Feuersteinkernen von Galeritiden.

Mit der Lage und Wirkung der Kieformuskulatur bei Diadematen haben sich englische Forscher mehrfach beschäftigt und im besonderen aus der Gestalt der Auriculae Schlüsse gezogen. — Schließlich sei angeführt, daß LAMBERT aus einer Verschiedenheit der Genitalplatten und damit des Scheitelschildbaues bei *Acrosaster Michaleti* aus dem Bathonien des Dépt. Var männliche und weibliche Individuen erschlossen hat.

Ferner stößt man auf Gebißreste beim Abschlämmen von Mergeln und Tonen gelegentlich der Untersuchung auf Foraminiferen. Dabei gelingt es auch, Dinge zu isolieren, welche als kleine, dünne Stacheln der *Echinobrissus*, *Holectypus* oder *Collyrites* anzusprechen wären, außerdem Gebilde vom Habitus der *Pedicillarien*. Schon TERQUEM und BERTHELIN haben Haken, löffelförmige, winzige Gebilde beschrieben, vor allem aus lothringischen Liasmergeln¹⁾. Ich fand solche in Dogger- und Oxfordtonen. Über den Nachweis der Existenz gelangt man vorläufig selten hinaus, solange nicht eine andere Sammelmethode angewandt wird, indem der einzelne Seeigel mit seinem unmittelbar ihn umgebenden Gesteine für sich auf Stacheln und Pedillarien durchmustert wird. HESSE isolierte auf diese Weise aus der Schreiekreide von Hemmoor in Hannover die kurzen, zarten Stacheln von *Ananchytes ovata*, welche man sonst nie zu Gesicht bekommt. *Pedicillarien* konstatierte KEEPING an einem Exemplar des merkwürdigen *Pelanechinus* im englischen Malm, und LAMBERT fand im Hettangien des Dépt. Hérault eine *Miocidaris Lorioli* mit vielen Stacheln und *Pedicillarien*.

Wir wenden uns nun den Gesteinen zu, in denen die Hauptmenge der Jura-Seeigel auftritt. Es sind durchweg kalkige Absätze, also Mergel, Steinmergel, Mergelkalke, Oolithe und reine Kalke. Außerordentlich selten sind die Tiere in reinen Tonen und in quarzitischem Material, also in reinen Sanden, Sandsteinen, Konglomeraten und Quarziten. Begreiflich ist es, da kohlenaurer Kalk für die Gehäusebildung notwendig war. Aber selbst kalkige Sande dienen in dieser Periode den Seeigeln noch nicht als

¹⁾ 1875. Terquem et Berthelin: Étude microsc. d. marnes du Lias Moyen d'Essey-lès-Nancy. Mém. Soc. géol. de France, Sér. 2, vol. 10, No. 3, Tab. 19—20.

Wohnorte. Unzweifelhaft haben sie erst von der Kreide an sich solche Flächen und Gesteine erobert, da ihr Bedürfnis nach Kalk infolge der zunehmenden grabenden Lebensweise der Irregularia und der damit verbundenen Verdünnung der Schalen und Verminderung der Stacheln sehr zurückging. Eigentlich alle Gehäuse dieser Jurazeit erscheinen derb, dick und erinnern selbst bei den Collyriten keineswegs an die papierdünnen Echinocardien der Jetztzeit, welche am Strande des Fusarosees ein mäßiger Wind über die Uferlande fortreibt. In tertiären und weniger häufig in mittel- und oberkretacischen Sandsteinen stecken alle möglichen Irregularia, in den jurassischen nur höchst selten, wobei es sich meist um eingeschwemmte, von den Wellen vertragene Individuen handeln mag. Aus Liassandsteinen Lothringens, Nordfrankreichs, Englands sind diese Tiere gar nicht bekannt; denn irreguläre Formen waren noch nicht eingewandert und reguläre mieden solche Gründe. Wenn heute Echiniden in Löchern kristalliner Steilküsten hausen, ist das ebenfalls eine seither gemachte Eroberung. Ich erinnere daran, daß alle triadischen Seeigel an Kalke oder Kalkmergel ohne irgendeine Ausnahme gebunden sind. Im deutschen Rhätsandstein haben wir ebensowenig diese Tiere wie im sandigen lothringischen und belgischen Lias (Grès d'Hettange, Grès de Virton), obwohl sie in den kalkigen Psilonotenschichten und in den Amaltheenmergeln mit mehreren Gattungen und in vielen Individuen Nordfrankreichs, des Rhönetales und Württembergs existierten. Aus den sandigen Schichten des pommerischen Doggers, in denen Gervillien, Aviculiden, Mytiliden, Arciden, Parkinsonier und *Bel. giganteus* deutlichen marinen Einschlag beweisen, ist nie ein Seeigel gefunden, ebenso nicht in Schlesien und in dem Doggersandsteine Frankens.

Ebenso scharf werden die rein tonigen Sedimente gemieden. Es muß auffallen, wenn wir unmittelbar nach den an solchen Schalen reichen Makrocephalus- und Anzepsoolithen kaum eine Spur davon in den Ornat- und Renggeritonen beobachten. Die russische obere, stark ausgesprochen tonige Wolgastufe lieferte ebensowenig von diesen Organismen wie die petrographisch gleiche dortige untere Kreide. Ganz gefehlt haben diese Tiere darin wohl nicht, weil als Seltenheiten einzelne lange Stacheln vorkommen. QUENSTEDT erwähnt solche aus den Ornatentonem, aber nur diese, und aus Rußland haben TRAUTSCHOLD und ROULLER ebenfalls derartiges abgebildet. Dieselbe Öde herrscht in den Opalinustonem Mitteleuropas und in den Dogger-tonem von Hannover und Westfalen, aus denen BRAUNS u. a. neben der übrigen reichen Fauna nur spärliche Seeigelreste anführen. Ich zweifle nicht daran, daß biologische Ursachen diese Armut der Tone bedingten.

Gleichgültig scheinen damals diese Tiere gegen Eisengehalt gewesen zu sein. Solcher Überschuß daran, wie er sich in den Eisenoolithem des mittleren und oberen Doggers von Frankreich, England, Schweizer Jura und Schwaben ausprägt, hat die Entfaltung nicht gehindert, man möchte beinahe sagen, eher gefördert, da in diesen Lagen die Seeigel geradezu wimmeln. Indessen sind entsprechende eisenarme oder eisenfreie Mergelkalke darin nicht wesentlich unterschieden.

So bleiben als Wohnstätten ersten Ranges eben nur die oben genannten kalkigen Gesteine übrig. Wir können diese in zwei Gruppen teilen, die mergeligen und die reinen Kalke. Aus den Mergeln stammt die weitaus größte Zahl der in den Sammlungen aufbewahrten Stücke. Die Kalke wech-

seln sehr in der Führung dieser Reste. Obenan stehen die Riffkalke, dann folgen die Oolithe (Hauptoolith usw.), aber in der Weise, daß die darin eingeschalteten Mergelbänder die bevorzugten Lagerstätten sind. Dies Verhältnis kehrt wieder in den Quaderkalken (Malm δ Schwabens). Fast steril erscheinen mächtige gleichmäßige Serien wohlgeschichteter Kalke (Malm β Schwabens), die Effinger- und Geisbergsschichten des Aargaus, die Jura-kalke des Diois (französische Voralpen) und die oberjurassischen Plattenkalke usw. ENGEL nennt aus dem Malm β Württembergs keinen einzigen Seeigel, wenn wir die bis soweit hinaufreichende Facies der Lochenschichten ausschalten. Also bleiben im wesentlichen die Mergel und die Riffe oder riffähnlichen Kalke übrig.

In diesen beiden Gesteinsarten stecken dafür Seeigel oft in unglaublicher Menge, besonders vom Dogger an. Der Lias ist in Europa durchweg keine günstige Zeit für sie gewesen. Mit der Murchisonaezone setzt eine explosionsartige Vermehrung ein, welche zwar alle Hauptgruppen, vor allem die Irregulären erfaßt. Es sind die Oolithe, deren Bildung und Absatz damals begann und die Seeigel begünstigten. Der Unteroolith Englands (Peagrit) ist seit hundert Jahren berühmt für seine mannigfaltigen, prächtigen Exemplare, welche schon LISTER und LUIDIUS in ihren Tafelwerken abbildeten. Die gleichaltrigen Lagen der Départements Orne, Sarthe, Calvados in Nordfrankreich, die Umgegend von Boulogne lieferten zahlreiche Originale für D'ORBIGNY, COTTEAU und andere Autoren. Am Rande der Ardennen zieht sich diese Oolithzone gegen Südosten nach Lothringen und schließlich südlich nach Burgund bis an den Nordrand des Zentralplateaus, überall reich an guten Stücken. In Südwestdeutschland haben wir in den eisenschüssigen Murchisonnaeschichten noch nicht viele dieser Tiere, da erst mit den Eisenoolithen der Humphrieszone eine umfangreichere Gesellschaft sich einstellt und sich durch den ganzen Schweizer Jura hindurch nach den französischen Voralpen hinzieht. — Diese Oolithsedimentierung setzt ins Bathonien fort, unterbrochen in verschiedener Höhe und in wechselnder geographischer Verteilung durch eingeschaltete Mergelbänder (Marnes vésuliennes, marnes à *Ostrea acuminata*, Bradford clay usw.). Sowohl in den Oolithenschichten als vor allem in den eingeschobenen krümeligen, oolithischen oder suboolithischen Schichten stecken diese Tiere. Wir kennen die *Clypeus*-Beds in England, die zahllosen *Echinobrissus* in dem Vesulian, die *Hoelectypus*, *Collyrites*, *Hyboctypus* und *Galeropygus* neben ziemlich häufigen *Hemicidaris*- und *Pseudiadema*-Arten. Bemerkenswerterweise erlangt *Clypeus* bald nach ihrem ersten Auftreten die größte Verbreitung und anständige Maße. Die meisten Genera gehen in den Cornbrash, die Variansmergel und in die Knorritone hinauf, obgleich sie in den letztgenannten vereinzelter liegen. In den Eisenoolithen der Makrozephalus- und der Anzeps-Athletazonen sind Collyriten, Hoelectypiden und Echinobrissen geradezu massenhaft vorhanden. Nach Tausenden zählen sie in den Callovienschichten der Normandie, und häufig sind sie überall, wo diese Facies herrscht. Um so schärfer ist der Schnitt der Ornat- und Renggeritone, von dem oben die Rede war. In diesen mergeligen und oolithischen Schichten des Doggers walten der Zahl nach sofort die Irregulären vor. Cidariden und Saleniden, Diadematiden fehlen nirgends, bleiben an Zahl aber zurück. Teils mag dies seinen Grund darin haben, daß die ersten im Boden lebten, also viel leichter eingebettet werden

konnten, teils darin, daß sie wirklich häufiger waren. Daß manche reguläre Formen damals wirklich zahlreich vorhanden waren, zeigen uns die Stacheln z. B. von *Rhabdocidaris horrida*, deren Kronen keineswegs gemein sind.

Aber mit dem Übergang in den Malm vollzieht sich zwischen den beiden großen Gruppen ein Umschwung. Je mehr sich in Europa die Riffacies ausdehnt, um so mehr gewinnen die Regulären an Bedeutung. Aus der Oxfordstufe haben wir die schönen Faunen des Oxfordclay, des Terrain à chailles, der Birmensdorfer und der Lochenschichten. Darin stecken noch zahlreiche *Collyrites*, *Holactypus*, *Pygurus*, *Nucleolites*, aber die Cidariden sind mit vielen weitverbreiteten Arten mehr als früher vertreten (*Cid. florigemma*, *coronata*, *filograna*, *cervicalis*, *Parandieri*), desgleichen Akrosalenien und vor allem Pseudodiademen; eine Hauptleitform wird *Stomechinus perlatus* in ganz Mitteleuropa. In den weicherer Lagen herrschen nach wie vor die Irregulären. Je mehr sich Spongien und Korallen einstellen, um so mannigfaltiger wird die Gesellschaft der Regulären (*Hemicidaris*, *Acrocidaris*, *Diplocidaris*, *Magnosia*, *Polyscyphus*), welche für die Jurazeit im Malm den Höhepunkt erreicht. Die mergeligen Schichten des Oxfordien, vor allem das Terrain à chailles birgt Seeigel in Fülle; darin ist für *Collyrites* (*C. granulosa* und *bicordata*) die Kulmination erlangt. Es wimmeln von allen Sorten die Crenularissschichten dort, wo sie als ursprünglich oolithisch-krümelige Gesteine ausgebildet sind. Genannt seien ferner die Lochenschichten, welche mergelige Schwammstotzen darstellen, und die analogen Sedimente des mittleren Malm (Gammamergel, Tenuilobatenschichten des Schweizer Jura), voll von Seeigelstacheln, reich an Cidaridengehäusen, mit Diadematiden, Holactypiden und Collyriten (*Coll. carinata*). In den Mergeln des Sequan sind *Echinobrissus* bisweilen gerade so massenhaft vorhanden wie später die *Toxaster* in der unteren, die *Micraster* und Galeritiden in der oberen Kreide. Je toniger die Mergel, um so mehr neigen die Gehäuse zum Verdrücktwerden und je krümeliger, oolithischer das Gestein, um so besser sind sie erhalten. Das setzt sich in die Mergel des schwäbischen Weißen Jura-Delta fort, in denen zwischen den kompakten Quaderkalken eine kleinwüchsige Fauna von *Collyrites*, *Polyscyphus*, *Magnosia* vorkommt.

In die Riffe des oberen Malm geht nur hinein, was auf der Oberfläche wandern, an den Wänden und Vorsprüngen mit den Ambulakren klettern kann, d. h. die Cidariden im weitesten Sinne, viele andere Reguläre und Galeritiden. Diese Facies setzt am Nordrande des Plateau central schon im mittleren Dogger ein, kommt im Bajocien und Bathonien der Normandie und Westfrankreichs, in Südwestdeutschland und Südengland gelegentlich vor, bis sie im nördlichen Schweizer Jura als sogenanntes Rauracien zur Zeit des oberen Oxfordien geschlossene Gebiete erfüllt, in Norddeutschland als Korallenkalk, an der Maas als Diceratien und als Corallian in England erscheint. In diesen Riffen bergen nun besonders die oolithischen oder die Trümmerlinsen des Massenkalkes die Seeigel, was durchgeht bis ins Tithon. Zu solchen Lagerstätten gehören die schwäbischen Massenkalk, der Kelheimer Kalk, die St.-Verena-Oolithe der Westschweiz, die Tithonriffe von Valfin (Jura) und Echaillon bei Grenoble, der Korallenoolith von Hannover und der Coralrag des südlichen wie westlichen Englands. Am Rande der Tethys haben wir dann die Stramberger Riffe in Mähren, den Karpathen und Siebenbürgen und in derselben die Vorkommen der Veroneser Alpen, von Süd-

portugal und Nordsizilien. Sobald sich innerhalb der genannten Gebiete ein Wechsel zwischen Massenkalk und Mergel einstellt, bevölkern sich die letzteren sofort wieder mit Irregulären, unter denen die großen *Pygurus* auf fallen.

Im Sequanmergel haben wir weitverbreitet *Hemicidaris stramonium*, im Kimmeridge *Pygurus Blumenbachi*; die Pteroceramergel umschließen noch eine ganz nette Reihe, während in der Virgulastufe die Seeigelzahl merklich zurückgeht und aus jener Zeit fast alle Formen in Riffen der Tethys sitzen. Am Kanal bei Boulogne und im südlichen England, wo das freie Meer länger stand, beobachten wir noch eine gewisse Menge von Arten, unter denen *Hemicidaris intermedia* und *H. purbeckensis* gleichsam Leitformen wurden. Relativ früh reagieren also die Seeigel auf die am Malmende einsetzende Gebirgsbildung, welche das Meer aus Mitteleuropa verdrängte und dem Brackwasser weite Flächen auslieferte.

In der Jurazeit sind in Brack-, geschweige in Süßwasser diese Tiere nicht hineingegangen, sie hatten also immer einen kleineren Wohnraum als die Seesterne, welche in salzärmerem Wasser noch gedeihen. Wohl kann man am Rande jurassischer Inseln und Untiefen Seeigel mit Pflanzenresten und beginnender Kohlenbildung antreffen; z. B. Stonesfield Slates in England, oberer Dogger in Yorkshire, es bleibt jedoch der marine Charakter des Sedimentes immer klar erhalten. Der Mytilusdogger der Freiburger Alpen, den man als eine Flachwasser- oder Buchtenfacies auffaßt, enthält neben den vielen Lamellibranchiaten nur eine einzige Gattung *Hemicidaris* mit einer Art, nichts von den damals schon in Westeuropa eingewanderten vielen anderen Formen. Mariner Natur, indessen wohl noch zu nah am Lande abgesetzt, ist der Insektenmergel im Lias α des Aargaus und seine Äquivalente in dem Klettgau und in der Baar. Er enthält demgemäß keine Seeigel, welche sich dort erst im Arietenkalk zeigen. In den Braunkohlenschichten des schonenschen Rhäts fehlt die Gruppe, ebenso in dem etwas mehr marinen mittleren Lias von Bornholm, später in den Doggerkohlen von Andön in Norwegen. Wahrscheinlich sind dies alles Lagunenbildungen am Meeresrande oder Ästuarien, d. h. Gewässer, in denen auch heute die Tiere nicht gedeihen.

Bei dieser Schilderung der petrographischen Gebundenheit habe ich mich auf Europa beschränkt, einmal deswegen, weil wir darin am besten Bescheid wissen und jeder die Vorkommen kennt, zweitens weil die ausländischen Seeigelfaunen noch nichts Zusammenhängendes darstellen. Wenn ich weiter unten von der zeitlichen und örtlichen Verteilung spreche, sollen diese fremden Funde gebührend berücksichtigt werden.

Eine Gesteinsart fällt vorläufig bei solcher Betrachtung aus, das sind die vulkanischen Tuffe. In Europa haben wir keinen Vulkanismus in der hier besprochenen Formation, in Südamerika und in den Molukken, wo Eruptivmassen damals entstanden, keine Seeigel, so daß wir nicht wissen, ob schon im Jura diese Tiere, wie später im Tertiär, mit vulkanischem Grus bedeckte Meeresböden bevölkerten. Da sie ja etwas körnigen Untergrund liebten, wäre es eigentlich zu erwarten. In der Tat hat HUMMEL aus den kalkigen Oxfordtuffen der Insel Buru in den Molukken einen *Stomechinus* erwähnt.

An die Schilderung des Sediments schließt sich zweckmäßig die ihrer Begleiter an. Es kommen nach dem soeben Gesagten Seeigel nie mit Cyrenen, Unioniden, *Melanopsis* usw. vor. In den genannten Mergeln liegen vor allem immer byssustragende größere Zweischaler, wie *Perna*, *Gervillia*, *Mytilus*, *Modiola*, *Lima*, ferner Austern und Gryphäen, Trigonien, Astarten, Cypricardien und Arciden, sehr oft Serpuliden, Rhynchonellen, Terebrateln, was ja in der Kreide ganz ebenso ist. Dagegen meiden diese Echinodermen die Lagen mit Aucellen, während sie später reichlich, im Jura vereinzelt (Lias ϵ mit *Inoc. dubius*) mit Inoceramen vorkommen. Ammoniten und Belemniten geben nur den allgemeinen marinen Charakter der Schicht an und haben nichts Spezielles mit jenen Tieren zu tun. — Da wir in den Mergeln so viele kieferlose Irregularien finden, muß der Schlamm mit organischen Abfallstoffen durchsetzt gewesen sein, was sich zum Teil durch die ausschlämbbaren Foraminiferen noch jetzt kund tut (Humphriesischichten, Sequanmergel usw.). Die Masse der Nucleoliten, Holoctypiden und Collyriten in den Oolithen läßt vermuten, daß in solchem Kalksand viel Nahrung stak, die im Darm ausgenützt wurde. Dünnschliffe zeigen, daß die Rogensteinkörner in manchen Schichten häufig von aufgewachsenen Foraminiferen (Placopsilinen, Oculinen usw.) bedeckt sind. Der frische unverwitterte Oolith besitzt blaugraue Färbung, durch feinverteilten Eisenkies und Bitumen. Beide beweisen ursprüngliche kräftige Durchsetzung mit organischen Stoffen. Die Möglichkeit, diesen Sand oder Grus zu fressen, läßt ferner auf eine lockere Beschaffenheit desselben während des Lebens der Tiere schließen, also auf eine langsamere Gesteinsverfestigung. Da, wo diese rasch geschah, also am Strande in der Ebbe- und Flutzzone, werden Seeigel im Oolith selten, z. B. in den deutlich kreuzgeschichteten festen Bänken und in der Dalle nacrée. Die Bevorzugung der mergelig-krümeligen oder mergelig-oolithischen Lagen nebst der genannten Zweischalerfauna deutet auf mäßig tiefes Wasser hin und auf einen zwar nachgiebigen, jedoch keineswegs weichen Untergrund. Auf solchem ruhten breit die *Clypeus* und *Pygurus* oft in vielen Hunderten, wie später auf Tertiärsandboden die Scutelliden. Alle Seeigelschichten pflegen reich an Brachiopoden zu sein, also bei der Gattungsarmut dieses Stammes in der Jurazeit im wesentlichen an Terebrateln und Rhynchonellen. Da die Armfüßer kaum beweglich sind, geht daraus ebenfalls reichliche Nahrungszufuhr hervor. Ob die kiefertragenden Regulären und Galeritiden von den Brachiopoden mit lebten, läßt sich vermuten, aber nicht entscheiden. Auf nahrungsbietende Strömungen weisen ferner die Serpeln hin. Sie kommen mit den Seeigeln im Lias auf, entwickeln sich im Dogger, blühen auf den Malmriffen und vergesellschaften sich durchweg mit jenen. Nur wo Brachiopoden und Serpeln absolut herrschen (Hierlatzkalke, Vilser Schichten, Klaus-Schichten und Serpulit) beobachten wir wohl Crinoiden, aber keine Echinoiden. Die Gastropoden verhalten sich eigentlich indifferent, bloß reine Nerineenkalke sind leer.

In den weichen Tonschlammen vermochten sich größere Tiere nicht oben zu halten. Die Lias β -, die Torulosus-, Renggeri-Ornat-Tone und die Impresa- wie Zementmergel des Malm ζ umschließen deshalb nur zarte Muscheln und Schnecken (*Nucula*, *Leda*, *Turbonilla*, *Trochus*) und liefern meistens keine Seeigel oder nur ganz kleine. Finden wir solche aber einmal reichlicher, sind es immer reguläre mit einem dichten Kleide langer, dünner

Stacheln (*Diademopsis criniferus*) wie im Ölschiefer des Lias α und Posidonienschiefer des Lias ϵ , da augenscheinlich die dichte Stachelhaut die Reibung im Wasser und Schlamm vermehrte, wenn nicht gar trug, so daß das Tier nicht in der Modde versank. Nach dem Absterben tauchten sie ein und blieben daher in toto erhalten. Sie müssen auf dem Schlamm gehaust und mit den Stacheln sich vorgeschoben, wenn nicht geschwebt und durch rhythmische Bewegung geschwommen haben, was von verschiedenen Autoren vermutet und für die Holzmadener Diademopsiden auch von HAUFF behauptet wurde. Für die Saugfüße der Ambulakren fehlte in solchem Sedimente jeder feste Ansatzpunkt. Die Irregulären mit ihren kurzen und die Cidariden mit ihren derben Stacheln passen wirklich nicht in solches Milieu hinein; es ist aber sehr bezeichnend, daß QUENSTEDT für die lithographischen Schiefer ebenfalls eine Art als *Diademopsis aff. crinifera* angibt, die sicher einem anderen Genus angehört, aber den physiologisch-biologischen Habitus annimmt. Ferner sind diese Tiere sehr sauerstoffbedürftig. Auf die Umwandlung der Unterseite und der Atemwasserzufuhr hat schon TORNQUIST früher hingewiesen. Ich möchte nun ihr massenhaftes Erscheinen gerade in eisenoolithischen oder eisenschüssigen Gesteinen mit der guten Durchlüftung bei dem Absatz jener Sedimente in Verbindung bringen. Ohne kräftige Sauerstoffzufuhr wäre die Bildung von Brauneisenerz, von Glaukonit, Chamosit usw. nicht eingetreten. Das Gegenteil davon ist die Pyritbildung, von der wir oben sahen, daß sie in Seeigellagen eigentlich kaum erfolgte.

Die Riffe haben neben den Seeigeln entweder Spongien oder Korallen als Hauptbegleiter, und je nach der lokalen Beschaffenheit gesellen sich große Brachiopoden (*Terebr. insignis*, *T. bisuffarcinata*, *Rhynchon. lacunosa*, *Rh. inconstans*), stattliche Schnecken (Nerineen, Chemnitzien, Phasianellen), dicke Zweischaler (*Dicerias*, *Trichites*) und in wechselnder Menge Crinoiden dazu (*Apiocrinus*, *Millericrinus*, *Pentacrinus*). In den echten Riffen treten die kieferlosen Irregulären zurück gegenüber den Regulären (Cidariden aller Art, Diadematen, Echiniden) und einigen wenigen Holoctypiden. Die Irregulären, vor allem *Pygurus*, bleiben auf oolithische oder weichere Einlagerungen beschränkt. Die anderen aber spazierten auf den Riffen umher, kletterten mit den Ambulakralfüßen an den harten Wänden und Vorsprüngen auf und ab, saßen in den Löchern und zerbissen, was ihnen vor den Mund kam. An Durchlüftung sowohl wie an Kalk fehlte es nicht. Hier entwickelten sich die schweren, großen Typen, wie *Diplocidaris gigantea*, *Holoctypus giganteus* und die stattlichen *Rhabdocidaris* mit 10—15 cm langen Stacheln. Daß wir im europäischen Lias so wenig Riffe haben, mag mit an der Einförmigkeit der liasischen Seeigel schuld sein.

In der Gegenwart leben viele Echiniden gern in Vertiefungen des Kalksteins oder gar des Granits, welche sie sich selbst ausgeätzt oder mit den Stacheln ausgedreht haben. Dergleichen wurde aus den Jurariffen nicht eigentlich bekannt. Denn daß die Stücke zwischen den Korallen oder Schwämmen sitzen, ist selbstverständlich, aber das Gebundensein an runde, mit Sand (Oolithgrus) ausgefüllte Näpfe, was im jüngsten Tertiär Kalabriens vorkommt, kenne ich aus dem Mesozoikum nirgends.

Erwähnt sei, daß wirklich dickschalige Gehäuse nur in den Malmriffen konstatiert wurden, was kein Wunder ist und an den Diceraten, Nerineen,

großen Cardien und Pteroceraten biologische Analoga hat. Sind nun die Korallen- oder die Spongienriffe den Tieren zuträglicher gewesen? Diese Frage ist schwer zu entscheiden, weil ja beide ersten Gruppen meist durcheinander wuchsen. Gesondert sind sie eigentlich nur im unteren Malm (Lochenschichten) und im Malm γ , in denen Korallen fast ganz fehlen und Kalkspongien wohl hauptsächlich die klotzige Natur der Gesteine erzeugten. In beiden fehlt es auch an Verkieselungen, dafür tritt gern mergelige Beimengung oder Zwischenlagerung ein. Die Seeigel bleiben häufig, aber durchweg kleiner, weswegen QUENSTEDT z. B. einen *Cid. coronata* α von den höheren unterschied. Auch zeigen sich Collyritiden mehr (*Coll. carinata* als weitverbreitete Art). Der ganzen Fauna, die kleinwüchsig bleibt, schmiegen sich diese Echinodermen ebenfalls an (*Polyscyphus*, *Magnosia*, *Stomechinus*). Sollte dies mit der größeren Tiefe des Meeres zusammengehangen haben? Denn im flachen Wasser wurden diese Schichten nicht abgesetzt; es fehlt an Pflanzenresten, Zerreibungsgrus und anderen Kennzeichen der Oberflächennähe. Die Terrain à chailles-Facies und die Crenularis-Oolithe, welche den beiden oben genannten Horizonten gleichaltrig sind, haben Verkieselung, Korallen, Crinoiden und Spongien. Sie sind in flacherem Wasser abgesetzt und führen eine Menge stattlicher Seeigel (*Cid. florigemma*, viele *Rhabdocidaris*, *Stomechinus perlatus*, fünfmarkstückgroße Diadematischen) und die merkwürdigen *Glypticus*, welche dem Komplex den Namen „Glypticien“ verliehen und darin sowohl an Zahl wie an Größe den Höhepunkt erreichen. Ohne daß ich einen strikten Beweis dafür zu liefern vermöchte, habe ich den Eindruck gewonnen, daß die Kieselspongienriffe für die Seeigel ein bevorzugter Aufenthaltsort waren, eine Erscheinung, die sich in der feuersteinführenden oberen Kreide wiederholt, aber ohne daß sie ausschließlich daran gebunden sind.

Hier drängt sich nun die Frage auf, wie diese Ordnung der Echinodermen sich zu den anderen nachweisbaren nahen Verwandten, zu den Asteroiden, Ophiuriden und Crinoiden stellt. Die Holothurien dürfen wir vernachlässigen. Wo wir Seeigel beobachten, lassen sich Seesterne immer nachweisen, aber nicht umgekehrt. Die letzten haben in der Jurazeit zweifellos ein weiteres Verbreitungsgebiet, gehen ohne Schwierigkeit in Sand- und Strandzonen über (Thalassitensandsteine des Lias α) und in Tone (Jurensis-, Torulosus-, Impressa-Tone usw.), sie gedeihen in den Mergeln ebenso gut wie auf den Riffen. Die Crinoiden gesellen sich in größerer Menge zu den Seeigeln eigentlich nur in den Riffen (Terrain à chailles, Rauracien, Malm α , γ , ϵ). Die Pentacrinusbänke des Lias, die Crinoidenkalle des mittleren Doggers sind in Süddeutschland und Westfrankreich (Calcaires à entroques) eigentlich arm, wenn nicht leer von Echinoiden. Die *Pentacrinus* des Lias ϵ sind wohl eingeschwemmt und liegen in anderen Bänken als die *Diademopsis crinifera*. Nur im Lias α in den Psilonotenschichten pflegen Seeigelstachel und Pentacrinustrümmer zusammenzuliegen, was in der obersten Region, in den Tuberculatustonen, wiederkehrt. Die reinen Apio-crinuskalle von Arzo (Lombardei) aus dem mittleren Lias haben einen einzigen Seeigel geliefert. Deshalb fasse ich das nicht seltene Zusammenkommen im Malm als eine durch die Umstände bedingte topische Symbiose auf, und zwar um so mehr, als im gesamten Paläozoikum sich die

Crinoiden durchaus unabhängig von den Seeigeln entfalteten und auch nur lokal (Mjatschkowo) mit ihnen vergesellschaftet sind.

In den typischen Echinodermenkalken des Doggers stellen sich sehr selten Echinoiden ein. Ich habe von Gesteinen aus den Murchisonaeschichten unserer Gegend mehrfach Schliffe machen lassen und nur untergeordnet Stachelreste darin gesehen. Auch ein anderes, im Schweizer Jura weit verbreitetes Gestein, die Dalle nacrée, ein spatiger Echinodermenplattenkalk, ergab höchst spärlich solche Reste; im unteren, durch *Pentacrinus Nicoletii*, charakterisierten und oft zusammengesetzten Hauptoolith gibt es weder *Echinobrissus* noch *Clypeus*, höchstens vereinzelt *Rhabdocidaris*-Stacheln. Da die Fauna überhaupt in solchen mitteljurassischen Lagen sehr dürftig und oft in zerbrochenen Exemplaren auftritt, sehe ich darin Flachwasser- oder Strandbildungen, wozu die gewöhnlich erscheinende Kreuzschichtung und die Häufigkeit von *Cancellophycus scoparius* gut paßt. Da nach dem Obigen in der Jurazeit die Seeigel noch die Ufersedimente meiden, können wir uns also über ihr Fehlen an solchen Stellen nicht sehr wundern. Übrigens würde ein den Meeresboden dicht überziehender Crinoidenrasen den kriechenden, mit Stacheln bewehrten Tieren kaum eine Bewegung und Entfaltungsmöglichkeit bieten.

Aus diesen Darlegungen folgt, daß die behandelte Tiergruppe an ganz bestimmte Facies in der Juraformation gebunden ist. Dies tritt noch schärfer hervor, wenn wir statt der Schelfmeere Europas die Tethys ins Auge fassen. Aus dem freien Gürtelmeere kennen wir fast gar keine Seeigel, worauf schon M. NEUMAYR bei seiner Arbeit über die Acanthicuszone aufmerksam wurde. Die aus den Schweizer Alpen erwähnten Stücke, welche auch nicht gerade häufig sind, stammen alle aus dem Sedimentmantel der autochthonen Massive.

In den vielen roten, grauen, gefleckten Ammonitenkalken der Alpen, in den Aptychen- und Belemnitenschiefern ist bisher kaum ein Stück gefunden. Crinoidenbänke kommen mehrfach vor (im liasischen Crinoidenmarmor von Saltrio ein einziger *Cidaris*-Körper), Seeigel häufiger, nur im Tithon von Rovereto und den Venetianer Alpen mit einer ganz besonders eigentümlichen Form, dem *Metaporhinus convexus*, der sich an die Collyriten anschließt und der erste zu sein scheint, der in die Tiefe des Meeres hinabstieg. Von dem Tethysschelf in Nordafrika und Portugal soll später die Rede sein; hier sei nur in großen Zügen konstatiert, daß wir aus den Alpen, vom Balkan, von Italien, den Balearen, von Südspanien im ganzen 10 oder 12 Seeigel kennen, immer Einzelexemplare in mäßiger Erhaltung, als große Seltenheiten. Es steht damit genau so, wie ich es in einem früheren Aufsatz von den Trigonen schilderte: „Hier und da einmal ein Stück im schärfsten Gegensatze zu den Tausenden der zirka 150 Arten im mitteleuropäischen Jura“ In der Oberkreide sind Seeigel schon in größere Tiefe hinabgestiegen und in der Tertiärzeit haben sie alle Regionen des Weltmeeres besiedelt, so daß sie heute aus größter Tiefe aller Ozeane heraufgeholt werden. Selbst die gleichmäßigen dichten, bald besser, bald schlechter gebauten, aus Globigerinen, Calpionellen und anderen Foraminiferen aufgebauten Kalke, ferner die hornsteinreichen Radiolarienschichten der triadischen und jurassischen Tethys waren keine Wohnplätze für Echinoiden. Man denke, wie anders das in der oberen Kreide geworden ist, weil ja die aus Foraminiferen bestehende Schreibkreide geradezu mit *Echinoconus* und *Ananchytes* gespickt ist und sogar in der südalpinen

Scaglia diese und verwandte Formen nicht selten sind, ferner in den rezenten Tiefseeschlammern viele Seeigel hausen. Aus dem südalpinen Dogger beschrieb G. BÖHM einige wenige Arten, aber bezeichnenderweise aus den Grauen Kalken Venetiens, die ja sowieso durch ihre merkwürdige *Durga*-Fauna eine durchaus selbständige und abweichende Stellung einnehmen. Im Lias versuchten diese Tiere, in die Tethys einzudringen; denn aus dem mittleren und oberen Lias der Lombardei und des mittelitalischen Appennins sind einzelne Stücke, niemals eigentliche Faunen bekannt geworden. Der alpinmediterrane Dogger ist ganz arm. Um den Gegensatz hervorzuheben, sei angegeben, daß die Juraformation Lothringens nach COTTEAU (1886) 81 Arten, in der Normandie (1877) 92 enthält, welche letzte durch neuere Funde durch LAMBERT auf über 100 gebracht worden ist. Da es modern geworden ist, von „Eroberungszügen“ zu sprechen, dürfen solche auch von den Seeigeln behauptet werden. Crinoiden, Kieselschwämme rückten in die Tiefe ab, und die Seeigel folgen ihnen auf dem Fuße und traten in den Schelfmeeren an ihre Stelle.

Vergleichen wir mit diesen Resultaten, was wir von den paläozoischen Seeigeln wissen, so ergibt sich volle Übereinstimmung. Die silurischen Funde wurden in mergeligen Kalken des Flachwassers gemacht, *Lepidocentrus* der Eifel liegt in Calceolamergeln, die *Archaeocidaris* des Moskauer Unterkarbon stecken in Kalken, die wir mit oolithischen Sedimenten vergleichen dürfen und reich sind an Brachiopoden, Crinoiden und knolligen Chaetetiden. Die prächtigen unterkarbonischen Faunen Nordamerikas gehören Mergelkalken an, welche in mäßiger Tiefe abgesetzt wurden. Den Tentakulitenschiefern, den Goniatitenkalken gehen diese Tiere ebenso ab wie den mesozoischen alpinen Sedimenten; denn auch in der Trias sind die Vorkommen von St. Cassian als an Riffen liegend zu bezeichnen, und die dunklen Rhätmergel tragen jeden anderen Charakter als den von Tiefseebildungen. Sandsteine mit Echinoiden gibt es im ganzen Paläozoikum und in der Trias nicht, weder in der mediterranen noch in der germanischen. Die kimmerische tektonische Phase ist der Markstein in der Entfaltung der Echinoiden.

Auf diese allgemeinen Bemerkungen soll nun eine mehr ins einzelne gehende Besprechung sowohl in chronologischer als auch in geographischer Hinsicht folgen. Solche Übersichten bilden die Schlußkapitel der meisten großen Monographien z. B. von AGASSIZ und DESOR, von WRIGHT und vor allem von COTTEAU in der *Paléontologie française*. Alle betrachten jedoch die Verbreitung fast ausschließlich von dem politisch-geographischen, ich möchte sagen rein statistischen Standpunkte aus und kümmern sich nur gelegentlich um die Nachbargebiete, anstatt paläobiologische Fragen unter den stratigraphischen und paläogeographischen Gesichtspunkt zu bringen. Die Verteilung von Meer und Land, das Vorhandensein oder Verschwinden der älteren Massive, die Eröffnung neuer Meeresverbindungen spielt für die Seeigel eine wichtige Rolle. Daher läßt sich wohl der Versuch machen, in solcher Weise das Material zu ordnen.

Die paläozoischen Seeigel wurden aus Europa und Nordamerika bekannt, triadische nur aus Europa, die jurassischen sind vorzugsweise europäisch, dann nord- und ostafrikanisch. Asien, Südamerika und Australien lieferten bislang sehr wenig Funde. Somit liegen nach allen heute gesammelten Anzeichen die Geburtsstätten dieser Tiergruppe etwa im

Gebiete des mittleren Atlantischen Ozeans. Von dort mögen sie in die mesozoischen Schelfe, auf die Ränder der Halbinseln und Inseln im Tethysmeere eingewandert sein. In einem Aufsätze „Über Meeresströmungen der Vorzeit“ habe ich auf die Kreisbewegung aufmerksam gemacht, welche durch die nordatlantische Landbrücke aus dem Vorläufer des Golfstromes entstehen mußte. Die Strömung in der triadischen und jurassischen Tethys geschah infolge der Achsendrehung der Erde schon durch Ebbe und Flut von Ost nach West. Dadurch entstand im damaligen atlantischen Meere, dessen Schelf Europa war, eine Gegenströmung, die von Westen her in den Schelf eindrang und durch den Archipelagus der alten Massive die Tethys etwa im Kaukasus oder Persien erreichte. Ich habe die Verteilung von Sandstein, Ton, Oolith in Jura- und Kreidezeit damit in Verbindung gebracht und finde nun in dem Einwandern und Fortziehen der Jura-Seeigel dafür neue Beweise.

Die Formen der alpinen Trias erscheinen in jenem Augenblick, als sich im mittleren Keuper die Tethys westwärts über die Westalpen, Balearen, Spanien verlängert, bis in die Region des mittleren Atlantischen Ozeans. Im germanischen Muschelkalk beschränken sich die Funde auf wenige gut erhaltene Stücke; meist handelt es sich um einzelne Asseln und um lange glatte Stacheln mit dem oberen Muschelkalk als Hauptlager. Reichlicher erscheinen sie erst im alpinen Rhät bei jener Transgression, die das Flachwasserareal des Ozeans über weite Strecken rund im Süden der nordatlantisch-skandinavischen Masse ausdehnt. Damals zeigen sich die ersten echten Cidariden reichlicher, *Miocidaris* und die Vorläufer der Diadematen (*Hypodiadema*), die Saleniden und *Palaeopedina*. Irreguläre fehlen zunächst noch. Im Anschluß an die rhätische Fauna entwickeln sich beim Übergreifen des unteren Lias eine Menge von Formen zwischen und am Rande der europäischen Inseln. Meistens sind es Diadematen (*Eodiadema*, *Mesodiadema*, *Heterodiadema*, *Diademopsis* usw.), welche besonders reichlich in Westeuropa gefunden sind. Vereinzelt stellen sich schon Echiniden mit *Palaeopedina*, *Magnosia* im französischen Lias ein; vor allem ist dies im Hettangien der Vendée der Fall, wo an einem Fundort, aber nur dort, vier Gattungen lebten, *Acrosalenia*, *Pseudodiadema*, *Hessotiana* und *Paläopedina*, also am Ufer der bretonischen Masse, geradeso wie in Luxemburg am Rande der Ardennen in der Angulatuszone *Diademopsis* und ? *Cidaris* erscheinen. Am Ufer der englischen Inseln, am Rande von Bretagne und Cotentin, am Zentralplateau, der Masse von La Bresse liegen im unteren Lias die Hauptfundstellen für diese Tiere; so kommt im unteren Lias des Rhönetales und auch in Portugal im Sinémurien schon *Pseudodiadema* vor. Wir werden gerade das südliche Portugal als wichtiges Areal noch mehrfach zu nennen haben. Daran schließen sich westwärts der Meeresrand im Aargau (*Diademopsis Heeri* der Schambelen) und die Psilonotenschichten an den Außenseiten von Schwarzwald-Vogesen an. Was an Stacheln — und solche sind bisher allein im untersten Lias α Süddeutschlands entdeckt — vorkommt, muß ausnahmslos zu Diadematen gestellt werden. Am Ende des Lias α zeigen sich in den Ölschiefen Schwabens nochmals diese mit den vielen langen, dünnen Stacheln bewehrten Gehäuse (*Cid. olifex* Qu.), denen wohl die im gleichaltrigen Schiefer von Lyme-Regis eingebetteten Arten entsprechen.

Der mittlere Lias — in diesem Falle sogar von der Turnerizone an — bis zum Lias ϵ ergab bislang sehr wenige Echinoiden. Darin kommt freilich als Seltenheit *Cidaris* (*C. amalthei* Qu.) vor, welcher auffallenderweise dem unteren Lias abgeht. Nur ganz vereinzelt wurden in Südengland, Mittelfrankreich, Hannover oder Schwaben Gehäuse in diesen Schichten gesammelt, und sehr spärlich stößt man auf Stacheln. Es mag die tonige Beschaffenheit dieses ganzen Sedimentkomplexes daran schuld sein. Um so bemerkenswerter ist die reichere Fauna in den Leptaena-Beds von May in der Normandie, wobei ja gerade das unvermittelte Vorkommen dieser Brachiopode ein Beweis für eine neue Besamung und besondere Lebensverhältnisse für kurze Zeit ist. An den Rändern der damaligen Inseln und Festländer (Ardennen, Harz, Skandinavien) haben wir Sande, in denen es an diesen Tieren völlig gebricht. Auffallend bleibt das Gesamtverhalten um so mehr, als neue Untersuchungen über rhythmische Sedimentbildung gerade von Lias β bis Lias ϵ in Lothringen und Norddeutschland wiederholte Trockenlegung und Überflutung wahrscheinlich machen. Es müßten also Stellen vorhanden gewesen sein, auf denen in nicht zu tiefem Wasser Seeigel zu leben vermochten. Trotzdem hat man von ihnen weithin keine Spuren. Die früher als besonders günstig betonten, mergelig-krümeligen Sedimente kommen freilich in diesem Komplex nirgends zur Ausbildung, augenscheinlich weil der mit niedergeschlagene Kalk verhältnismäßig an Menge gering blieb. Ich habe mir jedoch die Frage vorgelegt, ob die Armut nicht nur eine Folge unzureichenden Sammelns oder des raschen Zerfalles der tonigen Gesteine ist. Das scheint wirklich weniger in Betracht zu kommen; wir haben ja genug große Aufschlüsse im schwäbischen Lias γ , bei denen man Schichtflächen beobachtet und darauf zu sammeln vermag. Es ist trotzdem nichts vorhanden, und ENGEL hebt mit Recht eine einzelne, im Filsbett anstehende, einige Echinoidentrümmer führende festere Bank des Lias γ als eine Merkwürdigkeit hervor. Um so auffallender sind die acht im lombardischen mittleren und oberen Lias (Domeriano) bei Erba, Saltrio und am Monte Domero gefundenen Seeigel, denen sich noch eine angeblich mittelliasische aus Persien (*Pseudopygaster eos* Hawkins) und die von LAMBERT 1924 aus dem Domérien der Bouches du Rhône beschriebenen *Pseudodiadema*-, *Pygaster*- und *Stomechinus*-Arten zugesellen. Dabei handelt es sich um Ammonitenkalke (Medolo), also wohl um einen Versuch der Seeigel, in der Tethys heimisch zu werden.

Diese neuen Funde zeigen übrigens, daß vereinzelt an günstigen Stellen die Irregularien schon im Lias existierten, so sind gerade die Gebiete der Provence reich an den verschiedensten Formen, welche wohl am Rande der Tethys um liasische Inseln herum lebten. Der persische *Pseudopygaster* wird als Vorfahr des *Galeropygus* aufgefaßt.

Als im oberen Lias mit den Posidonien-schiefern sich die bituminöse Schlammfacies wieder einstellt, erscheinen die zarten, langstacheligen *Diodemopsis* wieder (*D. criniferus* Qu. sp.), aber auch nur diese. Wahrscheinlich war es für sie auch das letzte Mal. Sie verschwinden ganz im Dogger, vielleicht weil die Facies ihnen nicht zusagte, können vielleicht, nach den langen dünnen Stacheln zu urteilen, im Ornatenton noch einmal auftauchen, sind aber in Malm und Unterkreide sicher ausgestorben, wahrscheinlich verdrängt von den in solchen Sedimenten sich mehr und mehr ausbreitenden Irregularien.

Im oberen Lias von England und Frankreich rücken mit *Pygaster* und *Galeropygus* (*P. Reynesianus*) die letztgenannten auf den Plan, ausgesprochen von Westen her; denn sie fehlen in Norddeutschland, Süddeutschland und im Schweizer Jura in diesem Niveau noch völlig. *Galeropygus* ist im Toarcien von England, der Dépts. Hte. Saône und Var beobachtet, ebenso dort der erste echte *Rhabdocidaris*. Bei May (Calvados) stellen sich *Salenidae* ein, und besonders wichtig wird wieder das südliche Portugal, wo am Rande des kristallinen Kernes sich zahlreiche Seeigel in allen Schichten vom Toarcien und Aalénien bis ins Lusitanien hinein fanden, darunter wieder *Pygaster* und als Zuwanderer *Stomechinus*. Dort am Westrande Europas erscheinen ebenfalls früh die Irregularia, verbunden mit Echinoiden und Diadematiden, während sich im Torulosustone Mitteleuropas nur kümmerliche Stacheln und im Opalinustone überhaupt meist keine Echinoiden finden.

Mit der Murchisonaezone Englands setzt eine Gattung nach der andern ein, und auch im nördlichen und mittleren Frankreich tauchen dieselben Geschlechter auf: *Acrosalenia*, *Pseudodiadema*, *Hemipedina*, *Collyrites*, *Clypeus*, *Hybochlypeus*, *Galeropygus*, welche alle im Bajocien, zum Teil recht zahlreich vorkommen. Diese Verbreitung reicht bis an die Côte d'Or, aber nicht wesentlich weiter nach Osten. Die Murchisonaesichten von Elsaß-Lothringen und Schwaben sind äußerst arm an Seeigeln, und auch BRAUNS nennt aus dem Dogger Nordwestdeutschlands kein *Diadema*, *Pedina*, *Collyrites* usw., geschweige daß sie noch weiter östlich in Pommern oder Schlesien auftreten. Auffallend ist ebenfalls, daß der fränkische Dogger so wenig Seeigel führt; es kommt eigentlich nur *Rhabdocid. horrida* vor. Bei dem ausgesprochen sandigen Charakter der Murchisonaezone Frankens ließe sich die Armut der tieferen Zone begreifen, aber die kalkig-krümeligen oberen Zonen sind in gleicher Weise steril, so daß wirklich ungünstige Lebensbedingungen für diese Tiere allein in Frage kommen.

Im Schweizer Jura, an den Rändern vom Schwarzwald und Vogesen und in der Schwäbisch-fränkischen Alb gewährt erst der Eisenoolith der Humphriesstufe diesen Tieren Entwicklungsmöglichkeit. In dieser Zone begegnet man *Collyrites ovalis* von England über Frankreich, Juragebirge bis Schwaben; mit ihm erscheinen die ersten *Echinobrissus* in den östlicheren Gebieten, aber noch kein *Clypeus*, kein *Pygurus*, obwohl dieselben im oberen Inferior Oolithe unter der Parkinsonizone bereits im Westen existieren. QUENSTEDT hebt besonders hervor, daß im Braunen-Jura ♂ Württembergs *Collyriten* und *Echinobrissen* immer große Seltenheiten bleiben; sie sind also zwar da, haben indessen das Gebiet noch nicht wirklich erobert, wie es in West- und Nordfrankreich und England damals bereits geschehen war. Will man in *Plegiocidaris* eine eigene Gruppe sehen, ist zu bemerken, daß auch sie erst im Dogger beginnt und dann sofort mit einer Menge von Spezies auf den Plan rückt. Mit dem Bajocien stellen sich die keulen- und birnenförmigen, dicken *Cidaris*- und die langen, dünnen, dornigen *Rhabdocidaris*-Stacheln ein. Im Dogger sind alle *Cidaroiden* mit festen, kaum beweglichen Gehäuseplatten versehen, während nach DÖDERLEIN im Lias aus der imbrikatén Nahtflächenlage immer noch eine gewisse kümmer-

liche Verschiebung und dadurch eine Art von Elastizität der Korona vorhanden war. Vielleicht ist darin eine Erklärung zu finden, daß in der Trias und im Lias viel, viel weniger ganze Gehäuse gesammelt wurden als vom Dogger an. Die Cidariden erfahren im Dogger und Malm eine geradezu explosionsartige Entfaltung. LAMBERT führt 222 Spezies jurassischer Cidaridae auf, nämlich *Plegiocidaris* 95, *Paracidaris* 17, *Polycidaris* 6, *Rhabdocidaris* 44, *Cidaris* 46, *Diplocidaris* 15, *Balanocidaris* 9. Die Mehrzahl gehört der mittleren und oberen Abteilung der Formation an.

Im Gegensatz zu Südportugal, wo CHOFFAT viele Echinoiden vom Dogger an zusammenbrachte, sei erwähnt, daß in Südspanien der Lias bisher gar keine, der Dogger nur Stacheln von *Cidaris* und *Rhabdocidaris* lieferte, ferner daß in Südamerika die Verhältnisse ähnlich liegen. Der südandine Lias, der so viele andere Versteinerungen birgt, ergab einen Seeigel (*Stomechinus*) und im Dogger als Seltenheiten *Rhabdocidaris* nebst *Stomechinus* (*St. andinus*). Nach JAWORSKI treten im Lias von Chile-Argentinien schon Trigonien auf, welche sich bei uns ebenfalls erst an der unteren Grenze des Doggers einstellen und rasch von Westen (England) nach Osten verbreiten. Der Weg der Seeigel scheint umgekehrt vom atlantischen Gebiet nach Südamerika gegangen zu sein, vielleicht gegen jene Strömung, von der ich oben sprach und welche die Aussaat der Trigonien ostwärts in das mitteleuropäische Schelfmeer begünstigen mußte. Wir haben noch eine andere merkwürdige Erscheinung, welche hier hineinpaßt; es fehlen dem andinen Lias nach JAWORSKI die Belemniten (Geol. Rundschau 14, p. 88). Sollten diese Cephalopoden etwa demselben atlantischen Gebiete entstammen wie die Seeigel? In Europa zeigen sie sich in dem oberen Lias α mit den letzteren zusammen (*Bel. acutus* und *Cid. psilonoti, arietis, Diademopsis olifex*); allerdings sind die Seeigel schon früher (*Pylonotus*-, *Angulatus*-, *Arieten-Zone*) da.

In England birgt der Inferior Oolithe mit seinen oolithischen Bänken (Peagrit, Trioniagrit usw.) lagen- und nesterweise zahlreiche Arten, welche FORBES und WRIGHT beschrieben. *Acrosalenia*, *Rhabdocidaris*, *Galeropygus* und *Collyrites* stellen sich schon in ziemlich tiefen Horizonten ein, früher als in Mitteleuropa. Mit England geht konform in dieser Hinsicht das nördliche Frankreich, wo in den Dépts. Sarthe, Orne, Calvados, Pas de Calais mit dem Bajocien inférieur die reiche Echinoidenfauna beginnt. Im Dépt. de la Sarthe kommen neben dem schon liasischen *Stomechinus* die ersten Vertreter von *Holectypus* im Bajocien und *Metaporhinus* im Bathonien vor. Es handelt sich zusammen eben um die Uferzonen der Inseln von Wales, der Bretagne mit Cotentin und der Ardennen, welche eine Meeresfläche umschließen, in der zuerst und mit weiterer Verbreitung die oolithischen und eisenoolithischen Kalksedimente sich absetzten. Mit dieser Facies verbreiten sich auch die Seeigel vom unteren Bathonien an immer weiter nach Osten. In den lothringischen Eisenerzen fehlen diese Tiere noch oder bleiben ganz untergeordnet, in den Humphrieschichten derselben Gegend kommen zugleich mit Korallen *Echinobrissus*, *Diadematiden* und die Cidaroiden vor. Im Bajocien der Côte d'Or existiert eine reichere Fauna, welche von Westen

her mittels des Weges Bretagne—Straße von Poitou—Zentralplateau einwanderte, aber nur spärlich bis in den Schweizer Jura gelangte. Die einzige im mittleren und oberen Unteroolith überall vorhandene Spezies ist *Rhabdocidaris horrida*, deren Stacheln leicht kenntlich sind und vielfach in grauen und braunen Mergeln auftreten. In Schwaben sind *Echinobrissus* und *Collyrites* selbst in der Humphriesizone noch selten, und aus den norddeutschen Doggertonen nennt BRAUNS keine *Pseudodiadema*, *Pedina*, *Collyrites*.

Mit dem unteren Bathonien und der Oolithfacies blüht diese Ordnung gewaltig auf. In Frankreich und England erreichen die Akrosalenien ihren Höhepunkt, *Clypeus* und *Pygurus* erfüllen zu Hunderten einzelne Lagen; *Hyboclypus*, *Echinobrissus*, *Collyrites* durchsetzen Oolithe und Mergel, neu erscheint *Holectypus* und in stärkerer Entfaltung begriffen *Stomechinus* mit *Pedina* und *Hemipedina*. Längs der Ardennen- und der Vogesenuntiefe entstand damals die Hauptoolithschwelle, und auf dieser zogen langsam die *Clypeus Ploti* bis in den Schweizer Jura, so daß sie heute im oberen Oolith des Elsaß, Badens und des Juragebirges nesterweise zu vielen Exemplaren liegen, begleitet von *Echinobrissus* (*Ech. clunicularis*). Als charakteristische Schichten seien die lothringischen Marnes de Gravelotte mit ihren vielen Clypeiden, Nucleoliten und Holectypiden erwähnt. Im Bathonien des Plateau central beobachten wir als neuen Typus die Gattung *Pileus*, welche lokal den *Clypeus* ersetzt. Beide ringen gleichsam mit *Pygurus* um den Platz, ein Streit, in dem *Clypeus* damals Sieger war; denn er hat die bedeutendere Verbreitung und Individuenzahl, erreicht im Bathonien schließlich die Maximalgröße der Individuen. Im äußersten Ende der Oolithbildung gegen Südosten, d. h. im Dept. Ain, bleiben im unteren Bathonien alle Collyriten, *Pygurus* und *Clypeus* noch selten, während im oberen Teil *Hyboclypus gibberulus*, *Collyrites analis* nebst den vorhergenannten häufig sind. *Echinobrissus* erscheint dort ganz zuletzt. Man kann dort nicht nur eine ganz deutliche Entfaltung dieser Tiere, sondern auch ein Zuwandern von Nordwesten und Westen her nachweisen.

Abermals ist zu betonen, daß in die tonigen schwäbischen Parkinsonschichten kein *Clypeus* hineingeht, daß ebenso in den norddeutschen dunklen Tönen diese Gattung fehlt oder mindestens sehr kümmerlich bleibt. Damit war ihre Verbreitung nach Osten abgeschnitten. Das Eldorado dieser Tiere blieb im unteren Bathonien Westeuropas, wo einzelne Formen sehr zahlreich sind, nämlich *Acrosalenia pustulata*, *Clypeus altus* und *Cl. Ploti* (Clypeus-grits and-beds), *Stomechinus bigranularis*, *Polyscyphus normannus*, *Collyrites ringens*, *Hyboclypus gibberulus*, *Echinobrissus clunicularis* usw. Langsam verschiebt sich diese Gesellschaft nach Südosten. Im Oberrheingebiet charakterisiert sie die Ferrugineusschichten, im Schweizer Jura den Calcaire roux sableux und die etwas älteren Acuminatamergel. Man darf mit Recht sagen, daß im Aargauer, Basler und Berner Jura erst im oberen Hauptoolith die Seeigelfauna reicher wird und die Stufe erlangt, welche schon den englischen Unteroolith charakterisiert. *Holectypus depressus* kommt in England früh und in stattlichen Exemplaren vor; im Juragebirge stellt er sich erst im Calcaire roux sableux herdenweise ein,

jedoch durchweg in kleinen Individuen, im Ferrugineusoolith und Cornbrash desgleichen. Dagegen gehört er wieder in Württemberg (Knorritone) zu den Seltenheiten und wird dort häufiger erst in den Makrozephalus-Eisenoolithen.

Mit Beginn der Parkinsonizone dehnt sich das Meer ostwärts über Schlesien, Polen weithin, nämlich bis zum Kaukasus aus. An seinem Südrande lassen sich einige Stationen der mitwandernden Seeigel nachweisen. Bei Hohenstein in Sachsen, in Oberschlesien, bei Krakau und in der Krim kennen wir solche Faunen. In Oberschlesien erscheinen sie erst im Cornbrash, am Kaukasus führt das Bathonien nach ABICH *Echinobrissus clunicularis*, *Collyrites ovalis* und *C. analis*, *Holactypus depressus* und sogar *Clypeus*.

In Westeuropa zeigt sich, daß wohl vom Plateau central aus die Tiere im Bathonien sich an das Ufer südfranzösischer Inselkerne der Provence hielten. MICHALET beschrieb zahlreiche Arten aus dem Dépt. Var bei Toulon, und aus jener Gegend dürften die wenigen Bathonienarten am Rande des kristallinen Kernes von Sardinien abzuleiten sein. Ferner ist reich daran das Bathonien-Callovien Südportugals, aus dem COTTREAU N. von Lissabon eine Menge neuer Spezies bekannt machte. Dadurch gewinnen wir wohl den Anschluß an die algerischen und südtunesischen Vorkommen, welche am Nordrande der afrikanischen Masse reihenweise liegen und uns mit vorläufig noch großen Lücken weiterleiten über die Sinaihalbinsel (*Holactypus*) nach Syrien und über Abessinien ins Somaliland und nach Madagaskar. Es ist sehr interessant, daß die in Europa den Dogger charakterisierenden Gattungen (*Acrosalenia*, *Pygurus*, *Polycyphus*, *Clypeus*) mit nahverwandten Arten auf der Ostseite Afrikas bis weit jenseits des Äquators verbreitet sind. Von Madagaskar (Maevatanana) werden genannt *Acrosalenia hemicydaroides*, *Pygaster umbrella*, *Clypeus Hugii*, *Echinobrissus orbicularis*, also lauter typisch westeuropäische Doggerformen, aus dem Süden der Insel *Stomechinus cf. bigranularis*. Dies steht in schroffem Gegensatze zu der Armut der südamerikanischen gleichaltrigen Schichten und auch zu der nur kümmerlichen Fauna aus dem Dogger (resp. Callovien) von Cutch in Vorderindien.

In Europa selbst kommen wir mit Beginn des Callovien auch an einen Wendepunkt. Die Veränderungen, welche mit der damals einsetzenden Verschiebung von Meer und Land zusammenhängen, haben an der einen Stelle die Fauna verarmt oder gar ausgetilgt, an anderen ihnen weite neue Gebiete erschlossen. Wo im oberen Dogger des Schweizer Jura die Strandfacies der Dalle nacrée einsetzt, verschwinden die Echinoiden; nur vereinzelt treten Exemplare von *Pygurus depressus* und *Echinobrissus scutatus* auf, im ganzen sind nur neun durchweg kosmopolitische Arten, dagegen fast nie Cidaroiden außer in verschwemmten Stacheln bekannt. In den eisenschüssigen Tonen Polens wurden nur Irreguläre gesammelt, während in den unteren Übergangsschichten einige wenige Cidaroiden vorkommen. Die Ornatentone Schwabens, die Renggeritone des Schweizer Juras bergen als Seltenheit kleine, verkümmerte Collyriten und einzelne glatte Diadematidenstacheln;

nur vier Arten werden aufgezählt, davon zwei nur nach losen Stacheln. *Cid. ornati* Qu. gehört wohl wieder zu den schwimmenden *Diademopsis* mit sehr zarten Körpern. Dagegen stecken die Eisenoolithe der Makrozephalus-, Anzeps- und Athletazonen voll von Collyriten, *Echinobrissus*, *Holectypiden* und von *Hemicidaris*, *Acrosalenia* und *Rhabdocidaris*. In England und Nordfrankreich, wo die Meeresverlegungen sich am geringsten äußern, erhält sich die Fülle der Individuen und die Mannigfaltigkeit der Gattungen. BIZET schildert, wie Collyriten und Genossen zu Tausenden in den Callovienuolithen und Anzepsmergeln der Normandie stecken.

Von diesem Meere zweigte sich ostwärts die baltische Straße ab, welche das in das Moskauer Becken eindringende Meer mit dem westlichen Ozean verband. Die südbaltischen Calloviengesteine der Jasonstufe führen in den sandigen Eisenoolithen Echinobrissen und Collyriten; solche wurden demgemäß im Callovien von Popilány in Litauen nachgewiesen und tauchen sogar in den krümeligen untersten Bänken des Moskauer Juras auf (*Echinobr. scutatus*). Mit den von AUERBACH, ROULLER, TRAUTSCHOLD und FAAS beschriebenen einzelnen Stacheln des russischen Juras ist eigentlich gar nichts anzufangen; sie zeigen nur durch ihr sporadisches Auftreten, daß dieser Meeresteil besamt wurde, jedoch mit seinen mächtigen, gleichmäßigen Tonabsätzen den Seeigeln im ganzen nicht zusagte. Die südliche Verbindung über Polen nach dem Kaukasus blieb, so daß wir *Coll. analis* in den entsprechenden Schichten des Kaukasus beobachten, wobei wohl wieder die Krim eine Etappe darstellte. Es ist nicht unmöglich, daß damals diese Verbindung bis Cutch in Vorderindien reichte, weil dort (Charee Group) unter den wenigen Arten mehrere westeuropäische sind, nämlich *Collyrites ringens*, *C. bicordata* und *Stomechinus sarthacensis*. Eine *Holectypus*-Art haben wir aus dem Oxfordien von Buru (Molukken) und eine andere aus dem Malone Sandstone von Texas.

Mit dem Einsetzen des Kelloway geht es mit *Clypeus* zu Ende, obgleich im Corallien noch eine große Art liegt, und es beginnt, *Pygurus* sich zu entfalten; *Collyrites* erreicht im Callovien und Unter-Oxfordien seinen Höhepunkt. Unter den Regulären vermehren sich nach jeder Richtung *Pseudodiadema Hemicidaris* und *Diplocidaris*, vor allem aber *Rhabdocidaris*, welche zu charakteristischen Fossilien des Malms werden. Sie waren ja alle vier schon im Bathonien vorhanden, durchweg in geringer Größe und minderer Artenzahl. Wahrscheinlich ist, daß die im Malm Mitteleuropas einsetzende Riffbildung ihnen besonders günstige Lebensbedingungen schuf. Dasselbe gilt von *Glypticus*, der im oberen Dogger wenig verbreitet ist, nach der Transgression im Oxford über ganz Europa verstreut erscheint und im Westen so massenhaft auftritt, daß man nach ihm die Stufe „Glypticien“ nennen durfte. Da ebenfalls die Cidariden sich vermehren, wäre mit gewissem Rechte von einem zweiten Aufblühen des Seeigelstammes im Oxfordien zu sprechen; das erste lag im Unteroolith. Abermals ist zu bemerken, daß der Westen Europas vorseilt; denn nach LAMBERT enthält das Callovien von Cesareda in Portugal schon große *Rhabdocidaris*, *Diplocidaris* und unter den Saleniden *Acropeltis*, welche weiter östlich erst von Oxfordien und Corallien an vorkommen. Das

Gegenstück zu den portugiesischen frühen Faunen ist in der Dobrudscha zu sehen. Wir haben dort im Korallenkalk des Oxford-Kimmeridge zwischen Harsova und Boasgic zwar einen Teil der westeuropäischen Formen, jedoch stellen sich manche sehr viel später ein, z. B. *Collyrites elliptica* erst im Séquanien, in dem er in Frankreich bereits abzusterben beginnt.

Mit der Oxfordstufe setzt überall, wo Spongien, Korallen und Serpeln gedeihen, ein massenhaftes Auftreten der Echinoiden in Europa ein von Nordengland bis Südportugal, von Westfrankreich bis Mähren und abermals am Nordrande des afrikanischen Festlandes. Die Lochen- und Birmensdorfer Schichten der Baar in Baden, des Randen und Aargauer Jura wimmeln von Cidaridenstacheln, von Collyriten und Pseudodiademen; das Terrain à chailles des Berner und Solothurner Jura umschließt 51 Arten mit 23 Gattungen, das Sequan des Berner Jura hat 40 Spezies; ebenso ist es in den Dépts. Hte. Marne, Yonne, Ardennes und im Oxford Clay (Calcareousgrit) Südenglands. Als Gegensatz dazu sei die Kümmerlichkeit in den Impressamergeln und in den wohlgeschichteten Kalken (Weißer Jura β) Schwabens und den eigentlichen Effinger Schichten des Juragebirges betont. Je mehr nach oben hin die Riffacies an Raum gewinnt (im sogenannten Rauracien, Dicératien, Coralrag), um so mehr walten die regulären Seeigel vor, begleitet von den kieferbesitzenden Galeritiden (*Hoelectypus corallinus*), über die kieferlosen Irregulären. Mit *Collyrites granulosis* hat dies Genus sein Maximum erreicht; denn die später in den mergeligen Gammenschichten verbreiteten *Coll. carinata* zeigen deutlich den Rückgang an; es ist hiermit ein volles Seitenstück zu *Ananchyles ovata* im Obersenon und *An. sulcata* im Danien geliefert.

Alle irregulären Typen im Malm liegen meistens in eingeschalteten Mergeln und in Oolithen, in denen *Pygaster* und *Pygurus* die Hauptvertreter bilden neben einigen *Echinobrissus* und den ersten Arten der neuen Gattung *Pyrina*. Auch die Regulären erhalten Zuzug, weil im Malm sich *Cyphosoma* etwas mehr zeigt, *Acropeltis* und *Peltastes* sich ausbreiten, *Stomechinus*, *Magnosia*, *Polycyphus* ihre volle Entwicklung erfahren. Auf den Riffen herrschen *Cidaris*, *Hemicidaris*, *Acrocidaris*, *Diplocidaris*, vor allem *Rhabdocidaris* und *Pseudodiadema*. Mit den Stacheln müssen Cidariden (*C. Blumenbachi*) bis 12 cm Durchmesser gehabt haben, *Rhabdocidaris maxima* gar über 30 cm, so daß stattliche Seeigel auf dem Riffboden umherstelzten. Diese Zeit bezeichnet auch den Höhepunkt für *Hemicidaris*, *Acrocidaris*, von denen die erste mit *Hemicid. crenularis* und *H. stramonium* wichtige Leitformen lieferte, die zweite mit *Acrocid. nobilis* eine weite Verbreitung von Westeuropa über Nordafrika bis Abessinien erfuhr. Die größte *Hoelectypus*art, einem *Clypeus* vergleichbar, gehört dem Corallien des Schweizer Jura an.

Kehren wir zu der stratigraphisch-paläographischen Verteilung zurück, so ist zunächst wieder der Streifen Hohenstein (Sachsen), Brünn in Mähren, Czenstochau in Polen, Dobrudscha, Krim bis Kaukasus zu fassen, auf dem die Oxfordien-Collyriten, *Echinobrissus scutatus* und *Stomechinus perlatus* sich ostwärts ausdehnten. Dann sind die Crenularisschichten im Juragebirge und im anstoßenden Frankreich als Hauptlagerstätten zu erwähnen, oft

krümelig oolithisch, also geeignete Wohnstätten, vorzugsweise besiedelt von Regulären (*Cidaris*, *Rhabdocidaris*, *Hemicidaris*, *Pseudodiadema*), zu denen sich *Pygurus* gesellt. Die Sequanmergel und Tenuilobatenschichten umschließen eine ähnliche Seeigelgesellschaft, welche in die mergeligen Bänke des Pterocérien einfach übergeht. Reiche Faunen bieten das Séquanien des Dépt. Yonne und die gleichen Schichten bei Boulogne s/mer, in denen weniger Cidariden als *Hemicidaris*, *Pseudodiadema*, *Pygurus* und *Pygaster* erscheinen.

Die eigentlichen Riffe liefern viele prächtige Seeigel vom Rauracien bis ins Obertithon. Im oberen Malm gehören dahin die Massenkalke Schwabens, die Korallenschichten von Valfin im Juragebirge, die Diceraskalke von Echaillon bei Grenoble, die Stramberger Riffe in Mähren und in den Karpathen, ferner das Lusitanien in Südportugal, die Tithonkalke Nordsiziliens und die algerisch-tunesischen Vorkommen. Cidariden mit keulenförmigen Stacheln (*Cid. glandifera*, *C. tithonica*, *Diplo-* und *Rhabdocidaris*-Arten, *Hemipedina*, *Acropeltis tuberculata*, *Peltastes* u. a. charakterisieren diese Gebilde. Als wichtige Leitformen wäre *Metaporhinus convexus*, ein Dysasteride, zu nennen, der im Tithon die weiteste Verbreitung im Mittelmeergebiet erlangt, bei Stramberg, in Südtirol und Veroneser Gebiet, in den Freiburger Alpen, in Savoyen, Südspanien, Portugal, Nordalgie und Sizilien erscheint. Vereinzelt kommt dies Genus schon im französischen Bathonien vor (*M. sarthacensis*), entfaltet sich aber erst kurz vor der Kreidezeit im Tethysgebiet und wird dadurch sehr bemerkenswert. NEUMAYR beschreibt noch eine zweite Art aus den Janitorkalken von Gyilkoskoi in Siebenbürgen (*M. Gumbeli*), eine ganz sonderbare, kurze Form mit hochliegendem After. In dieser Zeit des obersten Jura ist die Seeigelfauna ringsum das Mittelmeer von den Karpathen bis Portugal und über Marokko-Algier bis Südtunis annähernd die gleiche, jedoch eine ausgesprochen Riffe bewohnende, und geht in das Innere der Tethys sonst nicht hinein. Daher kennen wir bisher gar keine Seeigel aus dem oberen Jura des Apennins, der Balkanhalbinsel und nur drei schlechte Stücke aus Transsylvanien.

Das nicht mediterrane Portlandien, wie es in Südengland, Nord- und Ostfrankreich (Boulogne, Hte. Marne) und in Norddeutschland ansteht, zeigt in Zahl der Arten einen deutlichen Rückgang; die meisten Formen besitzen diese Schichten noch bei Boulogne, weil dort mergelig-sandige Facies herrscht. Deshalb wird dort *Pygurus* Leitform und findet sich als *P. jurensis* sowohl in Frankreich wie in Hannover und Pommern. Die allerhöchsten Jurasedimente charakterisiert *Hemicidaris purbeckensis*, aber eigentlich nur noch direkt am englischen Kanal, da sowohl nach Norden als auch nach Süden und Westen Brackwasserabsätze entstanden, welche Cyrenen enthalten, also Seeigel ausschließen. Die kimmerische Hebung Mitteleuropas und die Wealdenbildungen unterbrechen die Entwicklung dieser Tiere, welche erst im Valanginien oder Hauterivien mit der unterkretazischen Transgression wiederkehren.

Ehe wir davon sprechen, möchte ich kurz aufzählen, was wir aus der Juraperiode sonst noch an ausländischen Echinoiden kennen. Von Asien

wurden schon die Formen aus dem Bathonien bis Corallien des Kaukasus angeführt; einige Stücke haben Expeditionen aus dem Lias und Dogger von Persien mitgebracht; zehn Spezies lieferte die Charee Group von Cutch in Vorderindien; ferner haben wir die Glandarienkalke des Kimmeridge in Syrien und Palästina und daran anschließend die von FOURTEAU beschriebenen Faunen aus dem Dogger und Malm der Sinaihalbinsel, nämlich *Pygurus*, *Pyguropsis*, *Stomechinus*, *Pygaster* und allerlei Cidaroiden, unter denen interessant sind *Rhabdocid. caprimontana*, *Rh. copeoides*, *Diplocidaris gigantea* als typisch europäische Spezies. Es ergeben sich ferner einige direkte Beziehungen zu den Glandarienkalken Syriens. Aus Ostasien liegen nur einige wenige Stacheln aus dem Torinosusandstein Japans vor. Bisher wurde kein Echinoidenrest aus den Juraschichten des Himalaya, Hinterindiens, Siams, der Molukken, Neu-Guineas beschrieben, abgesehen von einem Cidarisstachel aus dem Dogger von Jebbie und dem einzigen Stück aus den Tuffiten von Buru. Die Flyschfacies der Spiti Shales, die dunklen Tone der Molukken und Neu-Guineas mit ihrem ammonitenreichen Kalkknollen scheinen sich gerade wie der europäische Lias als seeigelfeindlich zu verhalten.

Australien ergab noch gar nichts. Nordamerika hat bekanntlich im Osten keine, in der Mitte limnische jurassische Ablagerungen, so daß nur der Westen mit Kalifornien und Texas übrig bleiben. Die Fauna ist aber ganz kläglich und besteht nach der Aufzählung durch CLARK and TWITCHELL aus sieben Spezies, davon einige nur Stacheln. Solche werden auch aus dem borealen Jura von Alaska erwähnt. In den Vereinigten Staaten kamen als Lager in Betracht: Mormonsandstone, Hardgrave Sandstone und Malone Sandstone in Texas, California und Yellowstone Park. Vielleicht ist die sandige Facies, welche meist von den Tieren damals noch gemieden wurde, mit ein Grund für die Kümmerlichkeit. Konstatiert sind *Cidaris*, *Hemicidaris*, *Stomechinus*, *Holectypus*, also keine Atelostomen. Grönland hat bisher aus Juraschichten noch keine Seeigel geliefert (1912 und 1917). Aus Mexiko beschrieb FELIX einige Trümmer, welche zu den Tithonarten des Mittelmeeres passen würden. In Südamerika sind drei bis vier Spezies bislang gesammelt (*Stomechinus andinus*, *Rhabdocid. cf. horrida*), eine Liasform, die übrigen Doggerfossilien, während aus dem Malm noch gar nichts derartiges erwähnt wurde. Endlich Afrika, das am Nordrande von Marokko über Algier und Südtunis ganz reiche Seeigelfaunen, bearbeitet von PERON, GAUTHIER und COTTEAU, sich entwickeln ließ. Einige Stücke lieferte Abessinien gelegentlich mehrerer Expeditionen, mehr das Somaliland und die Berberaländer, ebenso Madagaskar. Die Ähnlichkeit der gesamten Jurafossilien des Somalilandes mit denen Mitteleuropas ist gleich den ersten Bearbeitern (DACQUÉ) aufgefallen und hat sich auch bei dieser Tiergruppe glatt bestätigt. Es muß eine Verbindung existiert haben, wahrscheinlich südlich der Tethys auf dem Schelf am Nordrande Afrikas.

Wir sehen, welche gewaltigen Lücken unsere Kenntnis der jurassischen Seeigel noch bietet. Da aber in den letzten Jahrzehnten sehr eifrig geforscht wurde (Japan, Indien, Nord- und Südamerika), so ist keine sehr

große Aussicht vorhanden, diese Löcher zu schließen. Die ganze Tethys fällt mit Ausnahme ihrer Ränder aus, ebenso die zentralasiatischen von limnischen Bildungen erfüllten Gebiete, ferner Kanada, Brasilien und Südafrika, denen marine Jurasedimente ganz fehlen. Also ist wirklich im wesentlichen Europa und eine Zone am Nord- und Ostrand Afrikas das Heimatgebiet dieser Echinodermen. In Europa hat nun die hundertjährige Forschertätigkeit in diesem Stoffe einen annähernd vollen Abschluß gebracht.

Gemäß dieser paläogeographischen Verteilung dürfen wir eigentlich nur in Europa versuchen, den Übergang in die Fauna der Unterkreide zu konstatieren. Die Regulären gehen fast alle durch (*Cidaris*, *Rhabdocidaris*, *Pseudodiadema*, *Stomechinus*, *Hemipedina*) von den Irregulären *Pygurus*, *Echinobrissus*, *Pyrina*, *Metaporhinus*. Die im Malm erst erscheinenden *Peltastes*, *Cyphosoma* und *Pyrina* entfalten sich rasch, während *Hemicidaris*, *Hoelectypus*, *Echinobrissus*, *Metaporhinus* u. a. zurückgehen. *Goniopygus*, *Codiopsis* sind (*C. Lorini*) im Tithon Savoyens am Salève und der Porte de France konstatiert, und da dort auch *Pyrina* und *Metaporhinus* vorkommen, ist dies wie bei Ammoniten und Gastropoden wohl eine der Stellen, an denen das marine Tithon ins Berriasien übergeht; andere mögen in Nordafrika sein, wo *Metaporhinus*, *Pyrina* und der sonst dem Neokom angehörige *Phyllobrissus* den Übergang vermitteln. Im tunesischen Berriasien konstatierte GAUTHIER auch einen Vorläufer von *Holaster*, den er *Proholaster* nannte und direkt als Bindeglied zwischen *Collyrites* und *Holaster* auffaßt. Trotz alledem haben wir noch keine Gegend nachgewiesen, in der die neuen unterkretaischen Typen, in der also z. B. *Toxaster* mit Juraformen zusammenliegt. Sie tauchen gerade so unvermittelt auf wie die Irregulären im Oberen Lias und Unteroolith oder wie die Ananchyten nach der Cenoman-Transgression. Da wir so wenig Jura-Seeigel ostwärts von Europa haben, bleibt eigentlich als Heimat der Spatangiden ebenfalls nur der Raum des mittleren Atlantischen Ozeans übrig, also eine Wiederkehr der allgemeinen Verhältnisse an der Rhät-Lias-Grenze.

Auf die hiemit abgeschlossene Gesamtübersicht mögen eine Anzahl bezeichnender Einzelheiten über die Verbreitung wichtiger Arten folgen.

Alle Lias-Seeigel sind Lokalformen, sind bei ihrer Seltenheit fast immer nur an einem einzigen Orte oder innerhalb eines beschränkten Umkreises beobachtet worden. Durch Namen, wie *Cidaris arietis*, *C. psilonoti*, *C. amalthei*, darf man sich nicht täuschen lassen, weil es sich bei den beiden ersten nur um ähnlich aussehende Stacheln in bestimmten Lagen handelt und die dritte fast immer nur in Trümmern gesammelt ist. Die vier oder fünf Spezies des oberitalischen und toskanischen Lias sind ausschließlich Einzelfunde. Eine größere Verbreitung erlangen erst einige Doggerarten, bei denen *Rhabdocidaris horrida* an der Spitze steht, aber selbst diese weniger durch Gehäuse, als vielmehr durch die dornigen Stacheln kenntlich. Im englischen Unteroolith treten durchweg die gleichen Spezies auf wie in Frankreich, jedoch nicht immer zu gleicher Zeit und in verschiedener Häufigkeit, z. B. beginnt *Pedina* nach einem liasischen Vorläufer (*Palaeopedina*) im Inferioroolithe,

kommt erst selten im französischen Bathonien vor, bis dies Genus mit *Pedina sublaevis* im Oxfordien allgemein europäisch wird. Ähnlich geht es mit *Magnosia* und *Glypticus*, von denen erster sich im französischen Bajocien, der zweite im Bathonien zeigt; beide bleiben selten und erlangen später Leitfossilbedeutung, der zweite nach dem Callovien, der erste nach der Oxfordstufe. *Clypeus* ist im westeuropäischen unteren Dogger spärlich, erst im Bathonien wirklich häufig und verbreitet, vor allem mit *Clyp. Ploti*. Dabei ist zu erwähnen, daß sogar in so kleinem Areal wie Südengland sich innerhalb der Parkinsonizone zwei Spezies vertreten, nämlich *Clyp. altus* in Dorsetshire und *Cl. Ploti* in Gloucestershire. Überhaupt bietet England eine ganze Reihe von Lokalformen; das ist keine Ungewöhnlichkeit, weil es in anderen Gebieten sich wiederholt. *Pygurus depressus* (*Michelini*) sind im französischen Bajocien nur vereinzelt (bei Nantua und Dépt. Ain), werden zahlreicher im Callovien, bleiben aber spärlich im Schweizer Jura, wo sie erst im Bathonien erscheinen, bis zum mittleren Malm. Ebenso stellen sich *Acrosalenia* und *Pygaster* dort nicht vor dem Bathonien ein, trotz früherer Blüte in Westeuropa.

Von einigen Arten kann man tabellarisch die Verteilung angeben. Fr. = Frankreich, Su. = Sunderland (England).

	Bajocien	Bathonien	Callovien	Oxfordien
<i>Cidaris Zschokkei</i>	Fr. Su.	Su.	—	—
<i>Holectypus hemisphaericus</i>	Su.	Su.	—	—
<i>Collyrites ringens</i>	Su.	Su.	—	—
<i>Collyrites ovalis</i>	—	Su. Fr.	Su.	—
<i>Holectypus depressus</i>	—	Su.	Fr.	Fr.
<i>Pseudodiadema inaequale</i>	—	Su.	Fr.	Fr.

Sogar aus solcher kleinen Tabelle ergibt sich das Wandern von Westen nach Osten, resp. Süden, im Laufe der Zeiten.

Ein anderes Beispiel liefern die Collyriten:

Collyrites ovalis Inf. Oolithe, Bajocien in Frankreich und England: Bathonien Schweizer Jura, Balin.

Collyrites analis Bathonien Frankreich, Berner und Aargauer Jura: Callovien Kaukasus.

Diese Gattung erreicht im oberen Inferior Oolithe England gleich nach ihrem Auftreten eine explosive Entfaltung, nimmt aber im Cornbrash ab, in Frankreich liegt der Höhepunkt im Callovien, wo sich Lokalformen, wie *C. elliptica*, *C. dorsalis*, üppig entfalten und mit *Coll. conica* und *C. acuta* im Oxfordien fortsetzen. Aber im unteren Malm ist dann für diese Gattung die Hauptwohnstätte im Schweizer Jura (Terrain à chailles mit *Coll. granulosa*) und in Schwaben (*Coll. capistrata* und *C. carinata*). Je weiter nach Osten, um so mehr eigene Arten oder Varietäten erscheinen, wie wir es z. B. im obersten Dogger von Balin in Polen konstatieren, und, wenn dies vom Kaukasus nicht im gleichen Maße gilt, dürfte es an der noch unzureichenden Durchforschung des Gebirges und Armeniens liegen.

Aus dem Malm sind ebenfalls einige interessante Besonderheiten anzuführen. *Glypticus hieroglyphicus*, der auf dem Festlande in Frankreich, im Juragebirge so zahlreich vorkommt, ist selten in England und nur vereinzelt im Coralrag, ebenso in Hannover, wo er sich allein bei Hildesheim einstellt. Die Leitformen *Hemicidaris stramonium* und *H. crenularis* fehlen dem britischen Malm, wobei *Hem. crenularis* durch die nahestehende Art *H. intermedia* ersetzt wird; *H. purbeckensis* erscheint zahlreich in Nordfrankreich, selten in Südengland und macht dort sogar nach HAWKINS den Eindruck eingeschwemmter toter Stücke; außerdem ist zu sagen, daß eine ihm sehr nahestehende Art (*H. robinaldina*) in der unteren Kreide auftaucht. *Hemicidaris Koenigi* kommt nicht in England vor, sondern hat in Norddeutschland, in Ostfrankreich und Süddeutschland sein Gebiet. Auch der in Zentraleuropa so wichtige *Stomechinus perlatus typus* geht dem englischen Malm ab; desgleichen fehlt in Württemberg die westeuropäische, bis in den Aargauer Jura vordringende *Pedina sublaevis*. Die beiden Leitformen *Cid. florigemma* und *C. Blumenbachi* sollen im Dépt. Sarthe Seltenheiten sein; *florigemma* ist außerdem in Württemberg unbekannt, wird durch *C. Blumenbachi* vertreten, und macht, wie die eben genannte *Pedina*, im Juragebirge Halt. Jene *Cidaris*-Art scheint also ausgesprochen an die Ardennen-Schwarzwaldd-Zone geknüpft zu sein. Eine westöstliche Verbreitung besitzt *Cid. monilifera*, da sie in der Schweiz fehlt, aber Frankreich und Norddeutschland gemeinsam ist. Eine interessante Mischung von englischen, norddeutschen mit schwäbisch-fränkischen Arten zeigt sich im Malm von Hohenstein in Sachsen (*Cid. Blumenbachii*, *Rhabdocid. nobilis*, *Collyrites granulosus*, *Pedina sublaevis*, *Coll. bicordata*), was zweifellos für die Verbreitung der Formen nach Südosten spricht. Ähnliches gilt von *Pygurus jurensis*, der vom Schweizer Jura über Boulogne und Hannover bis nach Pommern sich verfolgen läßt. Die anderen, in den gleichen Gegenden vorhandenen *Pyg. Hausmannii* und *Pyg. Blumenbachii* sind in England beschränkt, der erste auf den Coralline Oolithe von Malton (Yorkshire), der zweite auf den Calcareousgrit von Oxford. *Pygurus* hat mit *P. Hausmannii* und *P. Icaunensis* seine Maximalgröße erreicht. — Im Gegensatz dazu besitzen *Collyrites bicordata* und *Coll. Friburgensis*, beide aus dem Oxford, sowohl eine weite, Algerien und Kaukasus umfassende Verbreitung, als auch eine lange zeitliche Dauer; nur in Schwaben, Nordfrankreich (Sarthe) und England ist *Coll. bicordata* spärlich oder fehlt sogar.

Lokalformen haben wir überall. Dahin gehören *Hemicidaris mammosa* aus dem Corallien von La Rochelle, *Cid. pyrifer* aus dem Ptérocérien von Porrentruy. Dieselben mehren sich in den Tithonriffen, in denen sowohl bei Stramberg als auch in Savoyen und im Dauphiné eine ganze Reihe solcher nur an einer einzigen Stelle gesammelter Arten und Gattungen erscheinen (*Grasia elongata*, *Codiopsis Lorini*, *Collyrites Loryi*, *Metaporhinus Gumbeli*; *Infraclypeus* aus dem Tithon von Algier usw.). Manche Spezies sind in gleicher Schicht an benachbarten Orten häufig und selten. Beispiele dafür bietet das Bathonien von Marquise und Leulinghem (Pas de Calais) und das Corallien von Druyes und Châtelcensoir (Yonne) nach COTTEAU. Dagegen

gehen andere fast durch den ganzen Malm, sobald die geeignete Riffacies sich entwickelt; darunter wären zu nennen *Cid. coronata*, *Diplocidaris gigantea*, *Acrocidaris nobilis*, *Pseudodiadema neglectum* und *P. Orbignyana*, *Rhabdocidaris Orbignyana*. Daher bieten die Riffe fast immer annähernd das gleiche Bild, und die Stramberger Fauna erinnert an die des portugiesischen Lusitanien. Eine kurze Erwähnung verdienen die Anhäufungen von derben Cidaridenstacheln, welche sicher oft als von den Wogen zusammengetragen aufzufassen sind. Solche Trümmerhaufen haben wir in Stramberg, im Corallien von Valfin und La Rochelle, in Südportugal, im sizilianischen Tithon und anscheinend auch in Algier. Ob damit direkt die Florigemmalagen und die syrischen Glandarienkalken zu vergleichen sind, wage ich nicht zu entscheiden; höchstens kämen solche mit *Cid. glandaria* und *C. cucumifera* aus den Korallenriffen des französischen Dogger in Betracht, in welchen man fast nur solche Trümmer und trotz der Facies kaum ganze Seeigel beobachtet (Bajocien des südlichen französischen Juragebirges).

LAMBERT hat ferner dargetan, wie in solchen verschiedenartigen, aber sonst ähnlichen Faciesbildungen sich verwandte Typen vertreten. Er nahm als Ausgang die Seeigel in den Korallenschichten des Bathonien von St. Gaultier (Indre), verglich damit die Fauna des Rauracien in der benachbarten Gegend und lieferte eine kleine lehrreiche Tabelle, welche man im Bulletin de la Soc. géol. de France 1900, p. 475, nachsehen möge. Auch QUENSTEDT gelangt zu gleicher Auffassung und verfolgt einzelne Reihen vom mittleren Dogger bis in den Malm ϵ , verbindet *Cid. Bouchardii* mit den Blumenbachiern und leitet von *Rhabdocidaris horrida* die jüngeren *Rh. prae nobilis* und *Rh. nobilis* ab. Es ist ferner keine Frage, daß *Pygurus depressus* aus dem Bathonien im mittleren Malm durch *Pyg. Blumenbachii* und im oberen durch *Pyg. jurensis*, schließlich im Neokom durch *Pyg. rostratus* vikariierend vertreten wird.

Aus dem Vorhergehenden erhellt, daß die Seeigel als Leitformen nur eine lokale Bedeutung im großen und ganzen haben. Kosmopolitisch ist im Lias keiner, im Dogger *Rhabdoc. horrida*, *Echinobrissus clunicularis*, *Holoechypus depressus*, im Malm *Cid. coronata*, *Cid. Blumenbachii*, *Collyrites bicordata*, *Acropeltis tuberculata*, *Acrocidaris nobilis*, *Echinobrissus scutatus*, *Holoechypus corallinus*, um die wichtigsten zu nennen. Aber alle bezeichnen meist einen mächtigeren Schichtkomplex. Über Lokalformen gehen hinaus: im Dogger *Clypeus Ploti*, *Pygurus depressus*, *Hemicidaris luciensis*, *Collyrites ringens* und *C. analis*, *Hybochypus gibberutus*, im Malm *Cidaris florigemma* und *C. glandifera*, *Hemicidaris stramonium* und *H. crenularis*, *Pygurus jurensis* und *P. Blumenbachii*, *Glypticus hieroglyphicus*, *Pedina sublaevis*, *Stomechinus perlatus*, *Collyrites carinata* und *C. capistrata*, *Rhabdocidaris caprimontana* und *Rh. Orbignyana*, *Pseudodiadema complanatum*. Das ist immerhin eine nicht ganz geringe Zahl und ganz zweifellos mehr als unter den übrigen Echinodermen, von denen die Asteroideen gar nicht und die Crinoiden weniger als Leitformen dienen (*Pentacrinus tuberculatus*, *scalaris*, *Nicoleti*, *pentagonalis*; *Apiocrinus polyscyphus*; *Millericrinus horridus*, *Escheri*). Nachdem wir somit alle Eigentümlichkeiten der Jura-Seeigel

erörtert haben, mag ein Vergleich mit dem Auftreten dieser Tiergruppe in den jüngeren Formationen folgen.

Dem kümmerlichen Beginn im Lias entspricht ganz und gar das Verhalten der Echinoiden in den mächtigen, gleichmäßigen dunklen Tönen des Neokoms in Nordwestdeutschland und in den Neokomschichten des Wolgabietes. Ihr Vorkommen beschränkt sich abermals auf die Ränder der damaligen Inseln und darf keineswegs als blühender Zustand bezeichnet werden. Ein solcher zeigt sich dagegen in der Unterkreide Frankreichs und des Jura-gebirges, weil dort am Rande der zentraleuropäischen Massen krümelige Mergel und an Oolith erinnernde Kalkbänke (Hauterivien von Neufchâtel) entstanden. Da entwickeln sich zunächst die Spatangien (*Toxaster*-Mergel), welche durchaus das Gepräge von Collyritenschichten tragen: *Pyrina*, *Pygaster*, *Pygurus*, *Magnosia* und *Holectypus* wandern wieder zu, indem gleichzeitig neue Typen (*Pygaulus* u. a.) ebenso plötzlich auftauchen wie im Unteroolith die verschiedenen Irregulären. Die Spatangiden verdrängen nun schrittweise die älteren Gattungen, vor allem *Collyrites*, *Metaporhinus* und *Echinobrissus*. Die regulären Seeigel und die kiefertragenden irregulären entfalten sich besonders in den Grünsandschichten. Es ist keine Frage, daß diese Bänke dem Pea-grit, den Eisenoolithen des Bajocien und Callovien, dem Calcaire roux sableux völlig analog sind. Nur wird darin *Acrosalenia* durch *Salenia*, *Holectypus* nach und nach durch *Discoidea* und *Conulus* ersetzt. Wie die Collyriten im Dogger drängen sich von Gault an zunehmend die *Holaster* in diese Glaukonitschichten ein, bis sie zusammen mit den Spatangiden die Oberhand gewonnen haben. Es ist auffallend, wie sich in solchen Grünsandlagen die Echinoiden vermehren, mag es eine Neokombank sein (Altmansschichten der Schweizer Alpen) oder Gault, Aptien oder Cenoman. Durch diese Glaukonitsande vollzieht sich der Übertritt der Tiergruppe auch in die mehr und mehr sandigen Sedimente. Von der oberen Kreide an meidet sie den Kalksand und Kalksandstein nicht mehr so wie früher, bis schließlich im Tertiär nährstoffreiche Sandgründe dicht bevölkert werden. Den jurassischen Eisenoolithen mögen Bildungen wie die eozänen Kressenberger Eisensteine parallelisiert werden, und man könnte demgemäß *Pileus* dem *Conoclypus* oder *Clypeaster* gleichsetzen, die *Echinobrissus* den *Echinolampas*, die *Collyrites* den *Holaster* und *Ananchytes*. Nur ist der Wohnraum aller tertiären Seeigel wesentlich ausgedehnter als der ihrer älteren Analoga. Das Riff des Faxekalkes mit seinen vielen Cidariden entspricht im großen und ganzen manchen stockförmigen Malmkalken. Dagegen haben wir in der Juraformation bisher keine wirklichen Seitenstücke zu dem Galeritidenpläner und der an Seeigeln reichen weißen Schreibkreide, welche in ihrem Gesamtauftreten, wie SALOMON es nannte, ein „Leitgestein“ der Formation ist, und deshalb ihr besonders angepaßte Seeigel zu so enormer Menge der Individuen bringt, daß wir in der vorangehenden Jurazeit diesem kaum etwas an die Seite zu stellen in der Lage sind. Selbst die Clypeus-beds, die Collyritenschichten im normännischen Callovien führen bei weitem nicht allgemein die Zahl von Gehäusen wie der Galeritidenpläner oder die turone Micraster- und senone Ananchytenkreide.

Umgekehrt bilden sich seit dem Cenoman keine echten Oolithe mehr, aber die Seeigel wurden unabhängig von dieser Gesteinsart und zogen aus in muschelreiche Sande. So mögen *Clypeus*, *Pygaster* und *Pygurus* durch die tertiären Scutellen vertreten werden. Weil vom Tertiär an die Seeigel sogar in der Nähe der Brandung leben, verdickt sich ihre Schale oft sehr und wird noch durch innere Pfeiler (*Clypeaster*) gestützt; diese Eigentümlichkeiten haben der Familie erlaubt, sich auf Algenriffen anzusiedeln (Leithakalken und ähnlichen Strandbildungen), was in der Juraperiode ausgeschlossen war. Die mehr und mehr dem Leben im weichen Boden angepaßten Formen der Kreide haben in einzelnen Arten jurassische Vorläufer. Es sei erwähnt, daß *Collyrites rostratus* aus dem Bathonien von Alagir im Kaukasus eine rüsselartige Verlängerung des Afters hat, wie sie später bei *Pygurus rostratus* vorkommt, daß *Metaporhinus Gumbeli* im ungarischen Tithon die Kürze des Gehäuses und das auf der abgestutzten Hinterseite hochliegende Afterloch besitzt, die in der oberen Kreide und im älteren Tertiär *Hemiaster* und Verwandte charakterisieren. *Metaporhinus* nähert sich überhaupt durch die herzförmige Gestalt den Spatangiden und im Neokom durch so extreme Formen, wie *M. Gaeymardi*, im äußern sogar dem *Infulaster* des Turon, der durch seine hohe, dreieckig zusammengedrückte Analseite auffällt. Trotz alledem walten in der oberen Kreide viele neue Typen vor, für welche wir gar keine Analoga früher sahen; *Ananchytes*, *Hemipneustes*, *Micraster*, *Hemiaster* usw. sind ohne Analoga oder Vorläufer, sie erscheinen, wie früher betont, gerade so unvermittelt wie *Pygaster*, *Collyrites* und *Clypeus*, *Pygurus* im unteren Dogger.

Am Schlusse komme ich auf einzelne allgemeine Erscheinungen der Juraechinoiden zurück. Zunächst ergab sich, daß alle diese Seeigel in nur mäßig tiefem Wasser oder auf Riffen gediehen, den weichen, nachgiebigen Boden, die moderigen Gründe mit wenigen Ausnahmen mieden, immer an kalkige Gesteine gebunden waren und sich durchaus in mäßigen Größen hielten. Durchlichtete, erwärmte und sauerstoffreiche Meeresregionen müssen ihre Hauptwohnstätten gewesen sein. Deshalb war gerade ein Areal wie der europäische Schelf der geeignete Raum für ihre unerwartete gewaltige Entwicklung. Nichtsdestoweniger ist die Mehrzahl der annähernd 500 Arten auf kleine Areale beschränkt und nur wenige werden zu kosmopolitischen Spezies. Dies muß mit biologischen Eigentümlichkeiten der ganzen Tiergruppe zusammenhängen. L. AGASSIZ hebt schon im Catalogue raisonné d'Echinides part 1, p. 322—323, die geringe Verbreitung rezenter Echinoiden hervor und daß neben vielen Lokalformen wenige so lange Küstenstrecken, wie Norwegen und Atlantischen Ozean, bewohnen. So war es in der europäischen Jurawelt ebenfalls. Eine Menge Lokalrassen sind England und der Normandie gemeinsam, wenige wirklich europäisch. Man erinnere sich, was oben von *Glypticus hieroglyphicus*, *Pygurus jurensis*, *Stomechinus perlatus* und *Pedina sublaevis* gesagt wurde. Die schwäbischen Faunen weichen erheblich von den westeuropäischen ab, so daß QUENSTEDT bei *Collyrites*, *Pygaster*, *Pygurus* meist selbständige Arten oder Varietäten schuf. Dies lag nicht nur an seiner Abneigung gegen übertriebene Zerschlagung ähnlicher

Typen in scharf getrennte Arten, sondern er betonte besonders die starke Lokalfärbung und die immer wiederholte Zuwanderung, welche neue Abänderungen und Rassen hervorbrachte. Trotz aller Ähnlichkeit mit den mitteleuropäischen Malmseeigeln herrschen in Südportugal und in Algier durchweg eigene Arten, und Gleiches gilt von dem Bathonien des Somalilandes. Mit Nord- und Südamerika bestehen kaum Beziehungen, was ja allerdings an der geringen Kenntnis oder der kümmerlichen Entwicklung der dortigen Faunen liegen mag. Für das nordamerikanische Neokom hebt GREGORY Übereinstimmung mit den europäischen Seeigeln hervor, während nach ihm in der oberen Kreide beide getrennte Richtungen einschlagen. An dieser Stelle sei eingefügt, daß außer *Cidaris* die Gattung *Echinobrissus* noch in australischen Gewässern lebt (*Echinobr. australiae*) ebenso wie ein *Holaster australiae*. Dies Faktum ist mit Rücksicht auf die dort ebenfalls noch heimischen Trigonien von Interesse. Während die letztgenannten aus dem Mesozoikum im Umkreise des Pazifik wohl bekannt sind, trifft dies bisher für die Seeigel nicht zu.

Ich habe mich gefragt, ob etwa das lückenhafte, sprungweise Auftreten der Jura-Seeigel mit der Lebensfähigkeit ihrer Larven, der Plutei, zusammenhängt. Die Entwicklungszeit wird auf 20—60 Tage bei den Echinodermen angegeben und ist am geringsten bei den Echinoiden, deren Larven mit zirka 30 Tagen absterben. Das ist immerhin recht lang und sollte genügen, mit Meeresströmungen die Arten rasch über weite Gebiete auszusäen. Meeresströmungen sind freilich dazu nötig und würden bei der geringen eigenen Fortbewegung der Plutei unbedingt die Richtung der Ausbreitung bestimmen. Wie aber letztere im einzelnen vor sich geht, von welch anderen Faktoren und Einflüssen sie abhängt, wurde an rezentem Material noch wenig erforscht. Nahrung im Plankton und Temperatur mögen die Hauptrolle spielen, ferner die Möglichkeit des Fußfassens auf dem Boden und der Entwicklung auf demselben, der ja mitunter solche ganz kleinen Tiere noch halten, heranwachsende aber nicht mehr tragen kann. Daß dies letzte Moment in Betracht kam, haben die Darlegungen über Armut der Tone genügend dargetan. Daß die Wasserrwärme sehr wichtig ist, beobachten wir ja heute. In den kalten Gewässern der Polnähe leben weniger Echinoiden als in den tropischen und subtropischen Regionen. Es mag teilweise in der üppigeren Nahrung begründet sein, teilweise in der Kalkaufnahme aus dem Wasser. FR. CLARK and WHEELER fanden bei ihren Analysen der Hartteile von Invertebraten, daß die Seeigel der wärmeren Gegenden viel reicher an CaCO_3 seien als in den arktischen. Kalt war jedenfalls das europäische Schelfmeer nicht, weil im Norden die breite atlantische Masse das Polarmeer fernhielt und von Südosten her die Tethys warmes Wasser zuführte. Diese Verhältnisse dauerten ja bis ins Oligozän und machen uns die dicken, schweren Conoclypeiden, Echinolampiden usw. sowie die mediterranen Clypeasteriden verständlich. Ob nicht neben dem schlammigen Untergrund kaltes Polarwasser das Aufkommen dieser Tiere in der russischen Wolgastufe hinderte, bleibt im Auge zu behalten, obwohl man manche andere Gründe hat, an dem „borealen“ Meere NEUMAYRS zu zweifeln. Es gibt immerhin zu denken, wenn außer im

Moskauer Becken aus Sibirien, Alaska, Franz-Josefs-Land und Grönland, also ringsum den Nordpol, Jura-Seeigel bisher kaum beschrieben worden sind.

Die Richtung der Strömung in Mitteleuropa glaube ich gerade mit Hilfe dieser Echinodermen ziemlich sicher bewiesen zu haben. Sie ging von Westen nach Osten und reichte bis zum Kaukasus; es war die Gegenströmung zur Tethys. Sie hat vom Westrande des Kontinents die Tiere langsam in das Innere verpflanzt, schrittweise, mit Pausen, in längeren Zeitabschnitten, rascher in den Perioden epirogenetischer Ereignisse. Die Seeigel kommen nicht allein; mit ihnen ziehen die Korallen, Spongien, Serpeln und als charakteristisch die Trigonien zu. Die ersten Korallenriffe liegen im englischen Lias, im Upper Lias zeigen sich die ersten Trigonien, im Inferioroolithe die ersten ausgedehnten Serpelrasen. Alle diese Tiere bleiben durch das ganze Mesozoikum beisammen. Längs der Tethys sehen wir zu beiden Seiten streifenweise die Hauptwohnstätten der Seeigel und der Riffe. Beide Streifen vereinigen sich oder kommen einander sehr nahe im Gebiete von Südportugal und Marokko, so daß dort teilweise ein Austausch der Arten geschah. Daher haben, von einzelnen Spezies abgesehen, Mitteleuropa und der Nord- wie Ost- rand Afrikas ihre gesonderte, und zwar reiche Fauna. Da die beiden Reihen sich im Westen einander nähern, macht es keine Bedenken, die Einwanderung auch in den afrikanischen Schelf von Westen her vollzogen anzunehmen, wie sie für Europa tatsächlich hervortritt. Somit bestätigt sich wieder ein erheblich Teil dessen, was ich in meinem Aufsatze „Über Meeresströmungen der Vorzeit“ ausgeführt hatte.

Auffallend ist einerseits die Plötzlichkeit, mit der die Seeigelgruppen jeweils in die Erscheinung treten. *Holectypus*, *Collyrites*, *Pygurus* usw. sind fertig und scharf geschieden, als sie im Unterdogger auftauchen. Sie müssen bis in die Trias, ja vielleicht noch ins Paläozoikum hinabreichen, wie wir das von immer mehr Stämmen anzunehmen gezwungen sind. Vorläufig haben außer dürftigen Cidariden im Zechstein die permokarbonischen Sedimente keine Echinoiden uns überliefert. Zweitens ist die Langsamkeit im Wandern dieser Tiere während Dogger und Malm wenig verständlich. So weit sind die Entfernungen zwischen England und Juragebirge, respektive Schwaben, zwischen Frankreich und dem Kaukasus nicht, daß manche Formen erst im Bathonien in den südlich und südöstlichen Gebieten anlangen. Freilich haben wir in Mitteleuropa Inseln gehabt, welche die Strömungen vielleicht aufhielten und ablenkten. Wenn nun durch die Wasserversetzungen, wie ich es früher vermutete, die mächtigen Tonmengen des norddeutschen und schwäbischen Doggers herangeschleppt und zwischen den Inseln und Barren abgesetzt wurden, dann ist darin schon ein Hindernis für die Verbreitung vieler Arten gegeben. Ferner werden sich an die Inseln Sandstreifen und Sandgründe angesetzt haben, wie es uns die Ardenneninsel so deutlich in Luxemburg zur Muschelkalk- und zur Liaszeit beweist (sandige Trochitenschichten, Hettinger Sandstein, Grès de Virton). Diese luxemburgisch-lothringischen Sandsteine enthalten bis in die Eisenerzformation des Unterdoggers hinauf keine Seeigel. Dadurch wurde das Fortschreiten der Tiere aufgehalten, besonders wenn die Larven während ihres Treibens derartige Riegel

nicht zu überschreiten vermochten. Da mögen lokale, bald dauernde, bald vorübergehende Schwierigkeiten zu überwinden gewesen sein. Aber günstig blieb die mitteleuropäische Morphologie jener Zeit. An die nordatlantisch-skandinavische Landmasse schloß sich der Inselbogen Südschottland-Wales-Cornwall-Bretagne mit Cotentin und Plateau central, an welches sich im Westen der spanisch-portugiesische kristalline Kern, im Osten einzelne Massiv der Westalpen und Sardinien-Korsikas anschlossen. Im Dogger Südportugals auf dem Plateau N. vom Tajo bei Porto de Moz zeigen sich manche Typen des englischen Bathonien und des Vésulien von Nancy und vom Berner Jura. Der Zusammenhang mit dem anglo-französischen Becken westlich um das galicisch-nordportugiesische Massiv herum ist ganz klar. Von Skandinavien führte im Lias und Unterdogger noch eine Landzunge oder Untiefe über Bornholm-Hinterpommern zur böhmischen Masse. So mannigfaltig sich, durch den westeuropäischen Inselbogen begünstigt, im französisch-englischen Bereich während des unteren und mittleren Doggers die Echinoiden entwickeln, so arm ist das Gebiet vor dem zweiten zentraleuropäischen Bogen, wahrscheinlich als Folge der dort herrschenden ausgesprochenen Tonfacies.

Sobald sich im Bathonien die Umrisse von Meer und Land verschoben und die skandinavisch-böhmische Schwelle durchbrochen wurde, setzte sofort eine Ausdehnung der Seeigel ein. Zwei Faktoren förderten sie, nämlich erstens die Entstehung einer zusammenhängenden, von England bis zur Côte d'Or über die Ardenneninseln reichenden Untiefenzone, zweitens die Verlegung der Strömungen infolge der Doggertransgression im Südosten Europas über Schlesien-Polen-Südrußland. Die Ardennen-Vogesen-Barre, wie man sie nennen mag, war ein Streifen erst der Hebung und dann einer ganz langsamen Senkung, welche stets seichtes Wasser auf einer von England nach Südosten laufenden Zone erhielt. Sie war die Bildungsstätte des Hauptooliths und damit ein Eldorado für *Rhabdocidaris*, *Echinobrissus*, *Pygurus*, *Clypeus*. Sobald im oberen Bathonien die Senkung vorübergehend etwas rascher vor sich ging und deshalb nicht nur reine Oolithgesteine entstanden, folgten *Holactypus*, *Hyboclypeus*, *Collyrites* von Norden und längs des Zentralplateaus von Westen her. Das schwäbisch-fränkische Gebiet wurde erst während der Makrocephaluszone voll angegliedert, als dort die eisenoolithische Facies einsetzte. Im übrigen brachte die Callovientransgression zwar erneute Ausbreitung der vorhandenen, aber keine wirklich neuen Typen. Das ist sehr bemerkenswert, da die Ammoniten auf Herkunft aus der Tethys schließen lassen, wo in den Molukken und im Himalaya reiche Makrocephaliten die Schichten erfüllen ohne eine Spur begleitender Echinoiden. Das ist wieder ein Grund dafür, daß ich die letzten überhaupt aus den westlichen, nicht aus den östlichen Meeren ableite. Innerhalb der J a s o n zeit unternehmen einzelne Gattungen einen Vorstoß mittels der baltischen, damals entstehenden Straße nach Osten bis Litauen und ins Moskauer Becken, ein Vorstoß, der erfolglos blieb. Die wiederkehrenden Tonsedimente (Ornaten-, Renggeri T.) verdrängen lokal abermals diese Tiere, bis als Vorläufer oder als erste Anzeichen des Aufstiegs Mitteleuropas sich die Riffe entwickeln, welche um alle Ränder der sich zusammenschließenden Inseln zu wachsen beginnen

und schließlich im Tithon den Südrand des damaligen europäischen Festlandes perlschnurartig begleiten. Im Bereiche der baltischen Straße bleiben im Malm Seeigel relativ selten und verschwinden sogar schon lange vor dem Wealden, ebenso im größten Teile Frankreichs und Englands. Wo jedoch wie auf den Balearen das Meer übergreift, erobern sie diese frischen Meeressgründe. Im allgemeinen scheinen sie westwärts mit der weichenden offenen See abgedrängt zu sein und wandern mit der wieder einbrechenden im Valanginien-Hauterivien erneut zu. Dabei ist wichtig, daß auch im Neokom Nordamerikas ähnliche Arten bei der dortigen Transgression in den südlichen Vereinigten Staaten vorkommen, wie bei uns, also die Aussaat aus einem unbekanntem atlantischen Gebiete nach beiden Seiten geschah. Hervorzuheben ist, daß in der Tethys weder im Tithon, noch in den Grenzsichten und im Berriasien die Vorfahren der Spatangiden bisher festgestellt worden sind.

HAWKINS hat gelegentlich die unregelmäßige Verteilung der Echinoiden erwähnt. Hier wurde dies im einzelnen an der Hand des Gesamtmaterials der Juraformation durchgesprochen und der Versuch einer auf Biologie und Paläogeographie begründeten Erklärung gemacht. Daß dieses im Laufe der Zeiten sich im einzelnen noch ändern wird, ist zu erwarten, aber die größten und wichtigsten Züge werden wohl bleiben; denn in Europa ist im wesentlichen die Kenntnis der Jura-Seeigel abgeschlossen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [1](#)

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

Artikel/Article: [Über die Jura-Seeigel. 419-456](#)