

Paläobiologische Untersuchungen an Hippuritenvorkommen der nordalpinen Gosauschichten.

Von **Helmuth Zapfe**, Wien.

Inhaltsübersicht:

Einleitung	73
Das Vorkommen der Hippuriten in den nordalpinen Gosaubildungen	74
Beziehungen zwischen Wuchsform der Hippuriten und ihrem Lebensraum	79
I. Die Wuchsform der Schale im Riff und in der Hippuriten-Korallenfazies	80
II. Zur Ontogenese der Schalenform	89
Konvergenzerscheinungen zwischen Hippuriten und anderen sessilen Wirbellosen	99
Der Lebensraum der Hippuriten in den nordalpinen Gosaubildungen	104
I. Die Begleitfauna der Hippuritenvorkommen	104
II. Die Biologie der Austern und die sich hieraus ergebenden Schlüsse auf den Lebensraum riffbildender Hippuriten	108
III. Der Lebensraum	111
Zusammenfassung	118
Literatur	121

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit enthält die Ergebnisse eingehender Felduntersuchungen an den Hippuritenvorkommen der Nordalpen. Im Laufe mehrerer Sommer wurden, mit Ausnahme des Lattengebirges, fast alle wichtigen Örtlichkeiten der nordalpinen Gosaubildungen untersucht und Aufsammlungen von Rudisten nach paläobiologischen Gesichtspunkten durchgeführt.

Es obliegt mir hier vor allem die Pflicht, meinen verehrten Lehrern den Herren Prof. Dr. O. A b e l und Prof. Dr. K. E h r e n b e r g meinen ergebensten Dank auszusprechen. Besonders Herrn Prof. Dr. K. E h r e n b e r g, über dessen Anregung mir das obige Thema als Dissertation gegeben wurde, schulde ich vielen Dank für die ständige wohlwollende Anleitung und Förderung, die er mir bei meiner Arbeit zuteil werden ließ. Die Ausführung derselben erfolgte am Paläontologischen und Paläobiologischen Institute der Universität Wien. — Zu großem Danke bin ich Herrn Prof. Dr. J. V e r s l u y s verpflichtet, der mir in freundlichster

Weise Literatur aus seiner privaten Bibliothek zur Verfügung stellte. Herrn Prof. Dr. H. Leitmeier verdanke ich die wertvollste Unterstützung meiner Untersuchungen über den Schalen-
aufbau und Erhaltungszustand der Hippuriten.

Für verschiedene freundliche Auskünfte danke ich den Herren Prof. Dr. C. Cori (Prag), Dr. O. Kühn (Wien), Doz. Dr. W. Kühnelt (Wien), Prof. Dr. F. Pax (Breslau).

Hinsichtlich der Literatur wurde mir von Herrn Assist. Dr. R. Sieber mannigfache Beratung zuteil.

Das Vorkommen der Hippuriten in den nordalpinen Gosaubildungen.

Der beschränkte Raum gestattet es nicht, alle Einzelbeobachtungen hier ausführlich darzulegen. Ein gedrängter Überblick erscheint mir aber unerlässlich, da ich in den folgenden Abschnitten auf die verschiedenen Lokalitäten verweisen muß.

Das westlichste Hippuritenvorkommen ist jenes von Brandenberg in Tirol. Dem Südwest-Abhang des Heuberges ist eine reichgegliederte Serie von Seichtwasserbildungen der Gosauformation angelagert (vergl. Ampferer 1909, l. c.). Über basalen Dolomitreccien folgen Hippuritenbänke, Sandsteine und Mergel mit eingeschalteten Nerineenbänken und Konglomeratlagen in mehrfachem Wechsel. Südwestlich der Kreutalm lagert über kohleführenden Basalbildungen ein Riff von *Hippurites (Vacc.) sulcatus* Defr., das von mächtigen Nerineenbänken mit Konglomeratlagen und bituminösen Zonen überdeckt wird.

An der „Nagelwand“ bei Wolfschwang am Fuße des Untersberges (Salzburg) finden sich große Einzelexemplare des *Hippurites (Vacc.) cornu-vaccinum* Bronn, in einer auffallend kalkreichen Fazies. Basal treten Radiolitentrümmerkalke auf.

Im Becken von Gosau wurden alle Hippuritenvorkommen untersucht. Es handelt sich teils um Riffe, — z. B. *H. (Batolites) tirolicus* Douv. am Paß Gschütt (Abb. 9/1) — teils um Einzelformen oder kleinere Kolonien, die in Mergeln gemeinsam mit den berühmten Korallenfaunen auftreten. Als Typus der Einzelformen ist *H. (Vacc.) oppeli* Douv., aus den Korallenmergeln des Nefgrabens anzuführen. Im Hangenden der Riffe am Paß Gschütt liegen Konglomerate mit vereinzelt Actaeonellen und Nerineen,

stellenweise sieht man Hippuriten und Konglomerate wechsel-lagern. Das Hippuritenriff von Ober-Stöckl (bzw. Randaagraben) ist das ausgedehnteste derartige Vorkommen in den Nordalpen.

In der Umgebung des Wolfgangsees (Salzburg) sei hier das Radiolitenriff von Billroth bei St. Gilgen erwähnt. Es ist die einzige mir bekannt gewordene Riffbildung durch Radioliten in den Nordalpen. Die hippuritenführenden Korallenmergel von St. Wolfgang bieten nichts Bemerkenswertes. Die Kalke im Weissenbachtal bei Strobl führen nur sehr schlecht erhaltene Hippuriten. Ihre eigentümliche Gesteinsbeschaffenheit ist wohl durch starke tektonische Beanspruchung bedingt.

Bei Windisch-Garsten (O.-Ö.) befindet sich am Wuhrbauerrücken — hinter dem Gehöft „Kleiner“ — ein sehr schlecht aufgeschlossenes Hippuritenvorkommen. Ob es sich um ein Riff handelt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden (*H. böhmi* Douv., *H. praesulcatus* Douv.).

Von den Vorkommen der Umgebung von Hieflau (Stmk.) ist jenes von Gams von besonderem Interesse. Es handelt sich um ein gut erhaltenes Riff — aufgebaut von *Hippurites (Vacc.) sulcatus* Defr. — am Ausgange der „Not“, einer Talenge des Gamsbaches. Das Riff ist zwischen offenbar brackischen Schichten eingeschaltet. Im Liegenden befinden sich kohleführende Bildungen mit Actaeonellenbänken, das Hangende bilden mächtige Actaeonellenbänke (*Actaeonella lamarkii* Sow.) Im Riff treten häufig ästige Korallen auf. Ein weiterer Fundort liegt im Waggraben, in dessen Oberlauf am rechten Talhang gering mächtige Partien roter Gosaukalke mit Hippuriten unmittelbar dem Dachsteinkalk aufgelagert sind. Es finden sich hier kleine Exemplare von *H. (Vacc.) sulcatus* Defr. und Radioliten.

Die Gosaumulde der „Neuen Welt“ (N.-Ö.) enthält an ihrem Westrand mehrere Hippuritenvorkommen. Oberhalb des Gottesseggen-Schachtes bei Grünbach ist ein schönes Riff von *H. (Vacc.) gosaviensis* Douv. aufgeschlossen, das an einer scharfen Grenzfläche von feinen Konglomeraten des kohleführenden Schichtkomplexes überlagert wird. Erwähnt sei hier die Beobachtung, daß das Konglomerat stellenweise in Taschen und Hohlräumen des Hippuritenkalkes eingedrungen ist. — Bei dem Gehöfte „Pfarrerbauer“ bei Grünbach liegen drei Hippuriten

führende „Horizonte“ übereinander. Basal: Einzelformen von *H. (Vacc.) sulcatus* Deufr. zusammen mit Korallen; darüber *H. (Vacc.) gosaviensis* Douv. in Kolonien und Einzelindividuen; zu oberst: *H. (Vacc.) gosaviensis* Douv. in Gruppen und *Radiolites angeiodes* Lam. Dazwischen liegen Sandsteine, Konglomerate, bituminöse Mergel mit Pflanzenresten usw. Diese Verhältnisse sind wohl nur durch raschen Fazieswechsel zu erklären.

Die nördlichste Gosau-Lokalität, wo noch Hippuriten auftreten, ist der Aufschluß von Einöd b. Baden (N.-Ö.). Derzeit stehen in dem alten Aufschluß nebst Sandstein und Konglomeraten noch knollige Mergel mit Korallen und Hippuriten an. Kennzeichnend sind große Exemplare des *H. (Vacc.) oppeli* Douv. (Abb. 10/2). Früher waren an der Basis auch Kalke mit *H. (Vacc.) sulcatus* Deufr. aufgeschlossen (Kühn 1930, l. c.).

Auch diese kurze Beschreibung läßt erkennen, daß sich in den nordalpinen Hippuritenvorkommen zwei verschiedene Fazies unterscheiden lassen: die terrigene Fazies der Hippuriten-Korallenmergel und die Hippuritenriffe. Diese beiden Bezeichnungen sollen hier noch genauer erläutert werden.

Als „Riffe“ bezeichne ich nur Gesteine, bzw. Gesteinsbänke, die ausschließlich von Hippuriten aufgebaut werden, welche sich vorwiegend noch in ihrer natürlichen Stellung, d. h. mit den Deckeln nach oben, befinden¹⁾. Natürlich finden sich in jedem Riff auch zerstörte und dislozierte Partien. Reste anderer Organismen treten gegenüber den gesteinsbildenden Hippuriten völlig zurück. Bisweilen finden sich zwischen den Riffbildnern ästige Korallen, z. B. *Astrocoenia ramosa* E. H. Bezeichnende, riffbildende Hippuriten sind *H. tirolicus*, *H. colliciatus*. Die ungeheure Schalenanhäufung bedingt den größeren Kalkreichtum dieser Gesteine, der eigentlichen „Hippuritenkalke“. Wie in allen Gosasedimenten ist aber auch hier ein bedeutender terrigener Anteil an der Gesteinsbildung festzustellen.

Die Hippuriten-Korallenfazies ist durch das Zusammenvorkommen von Hippuriten und artenreichen Korallen-

¹⁾ Der an anderer Stelle in dieser Arbeit gebrauchte Ausdruck „Hippuritenrasen“ soll die lebende, oberste Schichte der Riffe bezeichnen. Vergl. „Rasenbildung“ durch Balanen, Korallen usw.

faunen in terrigenen Sedimenten — meist Mergeln — gekennzeichnet. Die Hippuriten treten als Einzelformen auf oder bilden Kolonien. Der stets einzeln vorkommende *Hippurites oppeli* ist der typische Bewohner dieser Fazies. *Hippurites gosaviensis* findet sich oft in Gruppen und Kolonien. Außerdem enthält dieser Lebensraum noch zahlreiche andere Faunenelemente, die weiter unten noch eingehend behandelt werden. Hippuriten-Korallenfazies und Hippuritenriffe sind autochthone Vorkommen (vergl. Ehrenberg 1929, l. c.). Beide Fazies sind bisweilen benachbart und durch Übergänge verbunden.

Als dritte Art des Hippuritenvorkommens sind hier die Hippuriten-Trümmerkalken anzuschließen. Im Gegensatz zum biologischen Begriff der Fazies handelt es sich hier um einen lithologischen Terminus. Unter diesem Namen seien alle Gesteine zusammengefaßt, die in größerer Zahl Hippuriten, bzw. Rudisten (Rudistentrümmerkalken) enthalten, die sich nicht mehr in ihrer ursprünglichen Lage, mit dem Deckel nach oben, befinden. Die Schalen sind umgefallen, liegen oft wirr durcheinander und sind meist auch zerbrochen. Trümmerkalken in extremer Entwicklung enthalten dann überhaupt nur die gehäuften Scherben der Rudistenschalen. Solche Gesteine können sowohl aus zerstörten Riffen, als auch aus einer aufgearbeiteten Hippuriten-Korallenfazies entstehen. Entscheidend für die Anwendung dieser Bezeichnung ist vor allem die Feststellung, daß der autochthone Charakter des betreffenden Rudistenvorkommens im biologischen Sinne verlorengegangen ist. Da in den untersuchten Gesteinen nirgends die Spuren längeren Transportes an den Fossilresten sichtbar sind, und diese höchstwahrscheinlich in unmittelbarer Nähe des ehemaligen Lebensraumes zur Einbettung gelangten, bezeichne ich diese Vorkommen als parautochthon (vergl. Ehrenberg 1931, l. c., pag. 310).

Im Zusammenhang mit dem Vorkommen steht der Erhaltungszustand der Hippuriten. Obwohl neben der Gesteinsbeschaffenheit verschiedene andere Umstände mitwirken, die noch einer näheren Untersuchung bedürfen, lassen sich doch schon einige allgemeine Gesichtspunkte erkennen. Der Kalkreichtum des Sedimentes in den Riffen ist durch die Anhäufung der Hippuritenschalen bedingt, es zeigen sich daher in solchen Ge-

steinen an den Hippuriten die Erscheinungen einer weitgehenden Umkristallisation. Am meisten wurden von diesem Prozeß die älteren abgekammerten Schalenteile, die Innenschichte und der Schloßapparat betroffen. Oft kommt es zur Umwandlung des ganzen Schalenhohlraumes in eine Kalzitmasse, wodurch die Bestimmung sehr erschwert werden kann (z. B. Ober-Stöckl b. Rußbach, Salzb.). Ziemlich unberührt von diesen Veränderungen bleibt die Außenschichte („Prismenschichte“). — In den mergeligen Sedimenten der Hippuriten-Korallenfazies finden sich die Hippuriten bisweilen in so ausgezeichnete Erhaltung, daß noch Untersuchungen über den Aufbau der Schalensubstanz durchgeführt werden konnten. Hierbei kam das Feigl-Leitmeier'sche Reagens zur Unterscheidung von Kalzit und Aragonit in Anwendung (Leitmeier u. Feigl 1934, l. c.). Hippuriten aus den Korallenmergeln des Franz-Angergrabens bei Rußbach ließen eine innere Aragonitschichte an beiden Klappen einwandfrei erkennen. Der Schloßapparat besteht demnach ebenfalls aus Aragonit. Die Prismenschichte erwies sich als Kalzit und es fanden sich an dem großen untersuchten Materiale keinerlei Anzeichen, daß hier ebenfalls eine Umwandlung stattgefunden hätte. Dieselbe Beobachtung konnte dann noch an Stücken aus der Hippuriten-Korallenfazies anderer Lokalitäten gemacht werden (vergl. Zapfe 1936, l. c.²). Zweifellos ist die Ursache dieser guten Erhaltung darin zu sehen, daß in den Mergeln die Wasserzirkulation eine sehr geringe ist und die Umsetzungsvorgänge daher langsamer vor sich gehen. Daß aber auch andere Einflüsse hier eine Rolle spielen, beweist die Tatsache, daß die Hippuriten aus den Mergeln des Nefgrabens bei Rußbach (Salzb.) fast durchgehend in Kalzit umgewandelt sind. Eine völlige Klärung dieser Verhältnisse können wohl nur sediment-petrographische Untersuchungen bringen. — Die Erhaltung in den Hippuriten-Trümmerkalken ist naturgemäß eine ungünstige. Diese Gesteine verdanken ihre meist beträchtliche Festigkeit dem Kalkgehalt aus den aufgearbeiteten Schalentrümmern.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung über das Vorkommen der Hippuriten lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

²) Auch viele Korallen aus den Mergeln der Gosau zeigen noch Aragoniterhaltung.

Es ist eine deutliche Zweiteilung³⁾ der beschriebenen Vorkommen in Hippuriten-Riffe und eine Hippuriten-Korallenfazies vorhanden (autochthon). Daneben treten Hippuriten-Trümmerkalke auf (parautochthon). Den verschiedenen Fazies entsprechen meist verschiedene Erhaltungszustände. Die Aragonitschichte der Schale ist an Stücken der Hippuriten-Korallenfazies noch häufig nachweisbar. Die Hippuriten-führenden Gesteinsbänke, bezw. die Riffe finden sich oft zwischen Konglomerate, kohleführende Sandsteine, Actaeonellen- und Nerineenbänke eingeschaltet. Die Riffbildung durch Hippuriten ist für die Gosaubildungen der höheren kalkalpinen Decken („tirolische Gosau“) besonders bezeichnend, während in den Voralpen Hippuriten meist fehlen („bajuvarische Gosau“). Die Hippuritenvorkommen erscheinen stets am Rande der verschiedenen Gosabecken im Verbande mit Ablagerungen seichteren Wassers.

Beziehungen zwischen Wuchsform der Hippuriten und ihrem Lebensraum.

Eine Untersuchung mit dem obigen Ziel bewegt sich naturgemäß nach zwei Richtungen: einerseits Beobachtungen am fossilen Material selbst, andererseits die Analogieschlüsse, ausgehend von einem rezenten Vergleichstypus. Für den ersten Weg kommt bei den Hippuriten, abgesehen von der Art des Vorkommens, die im vorigen Abschnitt beschrieben wurde, nur die Gestalt der Schale in Frage, die hier, wie bei jedem sessilen Organismus, eine gewisse Abhängigkeit vom Lebensraum erkennen läßt. Studien über die Anatomie des Weichkörpers sind am alpinen Material nicht durchführbar, da, abgesehen von allen anderen Schwierigkeiten, die einem solchen Versuch entgegenstehen, der Schalenhohlraum der Gosauhippuriten fast nie freizulegen ist. Unter dem großen aufgesammelten Materiale gelang es nur an einem einzigen Exemplare von *H. böhmi* Douv., den Hohlraum der Schale auszuarbeiten. Aber auch die Anwendung von Analogieschlüssen stößt auf Schwierigkeiten. Es läßt sich für die Rudisten unter den rezenten Bivalven kein sehr günstiger Vergleichstypus

³⁾ Es soll damit nicht die Möglichkeit geleugnet werden, daß Beobachtungen an anderen Lokalitäten weitere faziologische Unterscheidungen notwendig machen können.

finden. Klinghardt verwendete für seine vergleichend-anatomischen Untersuchungen besonders die rezenten Chamiden (1921, l. c. u. a. O.), nur in einer Arbeit werden die „Entwicklungsgleichheiten zwischen Austern und Rudisten“ (1929, l. c.) ausführlich behandelt.

Hier sollen in erster Linie die Austern als Vergleichstypus herangezogen werden, da sie bezüglich Bank- und Koloniebildung einen gewissen Vergleich mit den Rudisten gestatten, vor allem aber, weil sie wohl die biologisch am besten bekannte Gruppe sessiler Bivalven darstellen. Bei diesem Vergleich darf selbstverständlich der Umstand nicht außer Acht gelassen werden, daß es sich bei den biologisch gut bekannten Austern stets um Formen handelt, die — im Gegensatz zu den Rudisten — gemäßigte und kühle Meere bewohnen.

I. Die Wuchsform der Schale im Riff und in der Hippuriten-Korallenfazies.

Äußere Gestalt und Skulptur der Hippuriten und Rudisten überhaupt schwanken oft innerhalb der einzelnen Arten. Die Systematik stützt sich daher nur auf die sogenannten „inneren Merkmale“, wie die Gestalt der Pfeiler und die Lage des Schloßapparates, auf die Form der Deckelporen, neuerdings auch auf bestimmte, charakteristische Strukturen der äußeren Schalenschichte. Vom biologischen Gesichtspunkt sind aber in erster Linie jene Merkmale von besonderer Wichtigkeit, die nicht überall konstant sind, sondern verschieden an den einzelnen Vorkommen, oft wechselnd an einzelnen Exemplaren. Von diesen unbeständigen Eigenschaften der Schalenform, Skulptur usw. soll hier die Rede sein.

Klinghardt hat sich (1929, l. c. u. a. O.) mit derartigen Fragen befaßt und gelangte auch bezüglich der Hippuriten zu einer Reihe allgemeiner Erkenntnisse, welche die Abhängigkeit gewisser Schalenformen vom Standort wohl außer Zweifel stellen. Im folgenden Abschnitt werden am nordalpinen Hippuritenmaterial die Zusammenhänge zwischen Wuchsform und Fazies untersucht. In einer möglichst genauen Analyse müssen zu diesem Zwecke die wichtigsten Merkmale bezeichnender Vertreter beider Fazies dargelegt werden. Hierzu wählte ich *H. tirolicus*, der im

Becken von Gosau ausgedehnte Riffe aufbaut, und *H. oppeli* als typische Form der Hippuriten-Korallenfazies (Abb. 1).

Die gesamte Gestalt der Unterklappe ist bei *H. oppeli* stumpf kegelförmig, meist hornartig gekrümmt. Ältere Exemplare nehmen oft eine breite, zylindrische Form an. Der Kelch ist meist weit ausladend. Das Schalenlumen ist groß. Bei manchen Exemplaren ist eine größere Kelchbreite als Kelchhöhe zu beobachten. Die Oberklappe ist flach, oft etwas konkav und weist keine Erhabenheiten, wie Rippen, Pusteln usw. auf. Die Schale ist bei

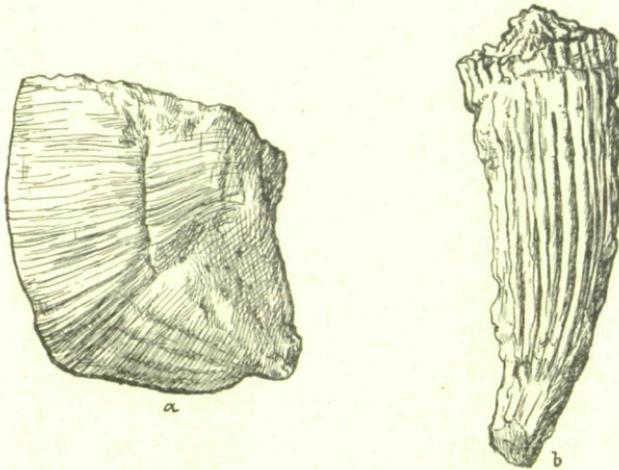


Abb. 1.

- a. *Hippurites oppeli* Douv. Typische Einzelform der Hippuriten-Korallenfazies. Traunwandalm b. Rußbach, Salzbg.
 b. *Hippurites tirolicus* Douv. Typischer Riffbildner. Wegscheidgraben b. Gosau, O.-Ö. $\frac{2}{3}$ n. G.

diesen Formen relativ sehr dick. Dies gilt besonders von der aus Kalzitprismen gebildeten Außenschichte, die an großen Exemplaren eine Stärke von 20 mm erreichen kann. Die Schalen erwachsener Individuen sind glatt, nur mit feinen horizontalen Zuwachsstreifen versehen. Die ältesten Teile der Unterklappe zeigen — sofern sie überhaupt erhalten sind — eine deutliche, kräftige Rippung. Diese Skulptur geht also im Laufe der Ontogenese verloren⁴⁾.

⁴⁾ Lokale Standortsbedingungen führen bisweilen zur Ausbildung einer schlankeren Wuchsform, doch sind diese vereinzelt Fälle hier wohl ohne Belang.

Bei *H. tirolicus* ist die Form der Unterschale von erwachsenen Stücken kaum mehr kegelförmig, viel eher schlank zylindrisch, oft schlangenförmig zu nennen. Der Durchmesser des Kelches beträgt meist nur $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{10}$ der Kelchhöhe. Die Außenschichte der Schale ist tief gefurcht und in Falten gelegt. Die kleine Oberklappe ist stark konvex mit Rippen und Falten besetzt. Der Schalenhohlraum ist relativ kleiner, als bei *H. oppeli*. Der Großteil, der Unterklappe ist von Querbödenbildungen der Innenschichte erfüllt.

Da jeder dieser beiden Hippuriten fast ausschließlich auf eine bestimmte Fazies beschränkt und für diese bezeichnend ist, erscheint es naheliegend, aus den Eigentümlichkeiten des *H. tirolicus* und des *H. oppeli* die allgemeinen charakteristischen Merkmale der Riffbildner und der Einzelformen der Hippuriten-Korallenfazies abzuleiten. Gleichzeitig wird auch eine biologische Deutung dieser Wuchsformen versucht.

Die Einzelform hat in ihrem Lebensraum die Möglichkeit, ausgiebig in die Breite zu wachsen. Das Höhenwachstum brauchte meistens nur mit der Sedimentationsgeschwindigkeit Schritt zu halten. Nur selten finden wir in der Hippuriten-Korallenfazies schlanke Formen, die offenbar durch lokale Bedingungen, wie z. B. Lage zwischen rasch wachsenden Korallen, zu einem schnelleren Wachstum gezwungen waren. Während die aus Aragonit bestehende Innenschichte mit dem System von Hohlräumen, Querböden usw. von der Gesamtoberfläche des Mantels bei allen Hippuriten in ziemlich gleicher Stärke abgesondert wird, finden wir bei den einzeln lebenden Formen der Hippuriten-Korallenfazies häufig eine auffällige Dicke der Kalzitprismenschichte. Da diese Schichte nur vom Mantelrande des lebenden Tieres abgeschieden wurde, scheint die beträchtliche Dicke der Außenschichte, wie sie bei *H. oppeli* (ebenso *H. inaequicostatus*, *H. atheniensis*) zu beobachten ist, auf ein verhältnismäßig langsames Wachstum hinzudeuten. Nur die ältesten Teile der Schale sind bei *H. oppeli* deutlich gerippt. Die Oberklappe ist flach, oft etwas konkav.

Die riffbildende Form hat eine extrem langgestreckte Unterschale. Die relativ dünne Außenschichte ist immer gerippt, häufig tief gefurcht oder, wie bei *H. tirolicus*, in Falten gelegt

(Abb. 1). Zweifellos handelt es sich hier um eine mechanische Schutzeinrichtung, die D a c q u é (1921, l. c.) in treffender Weise als „Wellblechprinzip“ bezeichnet. Dieser Schalenbau hat aber offenbar noch einen anderen Zweck, dem D a c q u é in seinen Ausführungen keine wesentliche Rolle zubilligt. Es ist dies die Substanzersparnis bei gleichbleibender Festigkeit, die aber nicht eine Verminderung des Schalengewichtes zum Ziele hat, sondern vor allem ein rascheres Absondern der Schale und somit ein schnelleres Wachstum ermöglichen soll. Es ergibt sich hieraus ein weiterer Gesichtspunkt, nach dem die Dickschaligkeit bei Mollusken zu beurteilen wäre: dickschalige Formen brauchen Zeit zur Absonderung ihrer Schale. Selbstverständlich wirken auch andere Umweltfaktoren mit, wie mechanische Beanspruchung, Wassertemperatur, Kalkgehalt usw. — Der Rifflebensraum ist überhaupt durch schnelleres Wachstum charakterisiert. Das dichtgedrängte Beisammensein zahlreicher Individuen derselben Art bewirkt einen erhöhten Wettbewerb um günstige Lebensbedingungen (Klinghardt 1922, l. c.). Dazu kommt der Kampf gegen andere Anwärter auf diesen Lebensraum, vor allem schnell wachsende, ästige Korallen, die einen ständigen Begleiter aller Riffvorkommen darstellen. Das rasche Wachstum riffbildender Hippuriten läßt sich aber, abgesehen von der äußeren Schalenform, auch an der extremen Querbodenbildung erkennen. An einem Längsschnitt durch eine Rifforn des *H. sulcatus*, zählte ich auf 5 cm 19 Querböden (Abb. 10/4)! Ein weiteres Kennzeichen der Hippuriten ist die Form der Oberklappe; sie ist bei den Riffbildnern stets mit Skulpturen, wie Pusteln, Rippen usw. versehen und meist auch stark gewölbt. Es macht dies den Eindruck, als ob es sich dabei um eine Kompensation des Oberflächenverlustes der Oberklappe handelt, der durch die geringere Breite der Kelche bei diesen Formen bedingt ist.

Sucht man nach der Ursache dieser Formverschiedenheiten der Oberklappe, so tritt in erster Linie die Frage nach der Funktion des sog. „Deckelsiebapparates“ in den Vordergrund. Alle diesbezüglichen Ausführungen in der älteren Literatur erschöpfen sich in einer eingehenden Beschreibung des komplizierten Baues der Oberklappe bei den Hippuriten, enthalten aber keine Angaben über die Funktionen dieses Apparates. Nur Klinghardt (1930, l. c.) nimmt zu dieser Frage Stellung. —

Die Oberklappe der Hippuriten besteht, wie die Unterschale, aus zwei Schichten: einer dicken Aragonit-Schichte und einer stets dünneren Kalzitlage. In der Außenschichte verlaufen, radial vom Zentrum der runden Oberklappe ausstrahlend, Kanäle, die mit einem Kranz großer Poren an der Unterseite des Deckelrandes ausmünden. Die oberste Lage der Außenschichte bildet ein feines Porennetz, welches mit den Radialkanälen und durch diese mit dem Innern der Schale kommuniziert. Die Vorstellung Klinghards geht nun dahin, daß durch das feine Porensieb der Außenschichte Wasser in das Kanalsystem des Deckels aufgenommen und durch die großen „Abflußporen“ an der Unterseite dem Tiere zugeführt werde. „Durch sie also (die Abflußporen) wurde der Mantel des Tieres in der Unterschale berieselt.“ (Klinghardt 1930, l. c.) Daß es sich bei dem Porennetz und Kanalsystem in der Oberschale der Hippuriten um eine Sieb- und Filtervorrichtung handelt, scheint außer jedem Zweifel. Daß aber dieser ganze komplizierte Deckelapparat nur den einen Zweck haben soll, den Mantel mit reinem Wasser zu „berieseln“, ist nicht anzunehmen. Es hat vielmehr den Anschein, als ob bei den Hippuriten die Aufnahme des Atemwassers zeitweilig auf diesem Wege erfolgt wäre. Mehrere Gründe machen dies sehr wahrscheinlich. Wie Douvillé (1886, l. c.) nachgewiesen hat, haben wir die Siphonalregion bei den Hippuriten in der Gegend jener beiden Falten zu suchen, die neben dem Ligamentpfeiler von der Außenschichte in das Innere der Unterklappe vorspringen. Diesen beiden sogenannten Siphonalpfeilern entsprechen in der Oberklappe entweder Schlitze oder ovale Öffnungen, die dem Austritt der Siphonen dienen. Sind nun die Schalen des Hippuriten geschlossen, so passen die Siphonalpfeiler so genau in die Öffnungen der Oberklappe, daß diese vollkommen verschlossen sind. Da der Deckel der Unterklappe dicht aufliegt, bliebe für das Tier überhaupt keine Möglichkeit, bei geschlossenen Schalen Wasser aufzunehmen. Andererseits finden wir die Hippuriten, falls überhaupt beide Klappen noch vorhanden, stets geradezu hermetisch geschlossen. Unter den sehr zahlreichen Exemplaren, die ich in den Sammlungen und im Felde untersuchte, befand sich nicht ein einziges, dessen Deckel klaffte oder von der Unterschale abgehoben war. Diese Tatsache macht es sehr wahrscheinlich, daß die Hippuriten bei Eintritt ungünstiger Lebensbedingungen ihre

Schalen dicht schlossen; sie taten dies zumindest gegenüber jenen schädlichen Einflüssen, die oft das Absterben ganzer Hippuritenrasen zur Folge hatten, wie wir dies aus den Verhältnissen der fossilen Riffe (z. B. am Paß Gschütt b. Gosau) erschließen können. Es ist wohl anzunehmen, daß in dieses System von Poren und Kanälen Fortsätze des Weichkörpers, vor allem gewisse Epithelien hineinreichten, welche ein Eindringen von anorganischem Detritus in den Siebapparat verhinderten. Gegenüber starken terrigenen Verunreinigungen des Wassers, wie sie in den küstennahen Teilen des Gosaumeeres durchaus denkbar sind, — sind doch mindestens 90% aller Gosaugesteine terrigener Entstehung! — waren die Hippuriten wenigstens eine gewisse Zeit hindurch geschützt. Ich betrachte den Deckel als einen Filterapparat gegen das Eindringen verunreinigten Atemwassers. Vielleicht ist dies auch der Punkt, in dem die Hippuriten den Riffkorallen, die gegen Trübung des Wassers empfindlich sind, weit überlegen waren. Es würde sich hieraus die interessante, auch von Klinghardt (l. c. 1928) beobachtete Tatsache erklären, daß diese Rudisten überall, wo sie in größerer Zahl auftreten, die Riffkorallen aus ihrem Lebensraum verdrängen. Meines Wissens ist es in den alpinen Gosaubildungen überhaupt nirgends mehr zu einer echten Riffbildung durch Korallen gekommen. Es würde dies einerseits durch die den Korallen ungünstige terrigene Sedimentation und durch das Vordringen der an diese Verhältnisse angepaßten Hippuriten in den Rifflebensraum erklärt.

Bringt man den Deckelapparat mit der Aufnahme des Atemwassers in Zusammenhang, so werden auch die Oberflächenvergrößerungen der Oberklappe bei schlankwüchsigen Riffbildnern verständlich. Es sei hier noch auf eine entfernte Ähnlichkeit im Aufbau des Hippuritendeckels und der Madreporenplatte der *Asterozoa* hingewiesen (Zander l. c.). Auch dort führen zahlreiche Poren in ein Kanalsystem, welches in den Steinkanal mündet. Ein Flimmerepithel verhindert das Eindringen von Schmutz in das Ambulakralsystem. Selbstverständlich ist ein näherer Vergleich dieser beiden Filtervorrichtungen nicht möglich. Sehr interessant ist der Parallelfall bei den permischen Richthofeniiden, wo das Tier ständig durch eine Siebplatte von der Außenwelt getrennt bleibt und daher auch die Nahrung auf diesem Wege aufnehmen mußte (Abb. 8, pag. 102).

Es ergeben sich hieraus zweierlei Möglichkeiten zur Aufnahme des Atemwassers bei den Hippuriten. Erstens mittels des Atemsiphos, wobei die Siphonen nur ausgestreckt werden konnten, wenn die Schalen nicht ganz geschlossen waren. Zweitens, bei geschlossenen Schalen, durch den Deckelsiebapparat, da dann für den Austritt der Siphonen keine Öffnung vorhanden ist. Den dichten Verschuß der Siphonalöffnungen des Deckels durch die Pfeiler der Unterklappe kann man an jedem gut erhaltenen Hippuriten beobachten. Für die von Klinghardt des öfteren vertretene Meinung, daß die Siphonalpfeiler der Hippuriten hohl waren und die Siphonen daher auch bei geschlossener Schale durch diese Röhren austraten, konnten an dem untersuchten Materiale keine Anhaltspunkte gefunden werden. An keinem der zahlreichen Schnittpräparate habe ich auch nur Spuren eines Hohlraumes im Innern der Siphonalpfeiler festgestellt. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die Wasseraufnahme bei geschlossenen Schalen durch den Deckel stattfand und auch eine Weiterleitung des Wassers in den Kiemenraum möglich war. Damit besaßen die Hippuriten einen einzigartigen Filterapparat, der vermutlich gegen terrigene Trübung des Wassers besonderen Schutz bot. Zur Aufnahme der nötigen Wassermenge war aber eine gewisse flächenmäßige Ausdehnung des Siebapparates erforderlich. Man findet daher gerade bei den kleinen Deckeln der riffbildenden Formen sehr häufig Skulpturen, die der Oberflächenvergrößerung dienen. Wahrscheinlich ist auch eine Abgabe des verbrauchten Wassers durch den Siebapparat möglich gewesen, wobei durch den austretenden Wasserstrom der Deckel von auflagerndem Detritus gereinigt wurde.

Die eingehende Untersuchung der Schalenform von *H. oppeli* und *H. tirolicus*, als charakteristische Bewohner verschiedener Fazies, lieferte eine Reihe von Merkmalen, die durch die verschiedenen Verhältnisse der beiden Lebensräume bedingt erscheinen. Eine Überprüfung dieser Ergebnisse soll hier an einer Art erfolgen, die sowohl Rifftypen wie Einzelformen ausbildet. Das ist bei *H. sulcatus* der Fall, der bei Brandenberg und Gams mächtige Riffe aufbaut und als Einzelform bei Grünbach in einer Hippuriten-Korallenfazies auftritt (vergl. pag. 74, 76). Die Einzelform hat die typische gedrungene Unterschale. Die Außenschicht trägt wohl zahlreiche Rippen, doch sind sie dünn und niedrig, so daß

sie im Querschnitt kaum hervortreten. Die Außenschichte ist relativ stark, das Verhältnis des Schalendurchmessers (48 mm) zur Dicke der Prismenschichte (8 mm) ist 6 : 1. Der Deckel des ziemlich weiten Kelches ist flach, trägt allerdings die für die Art charakteristischen Pusteln (Abb. 2 a). Die riffbildende Form zeigt die typische, schlanke, zylindrische Gestalt der Unterklappe. Die Außenschichte ist relativ dünn und trägt hohe, scharfkantige Rippen. Durchmesser (23 mm) zur Dicke der Prismenschichte (3 mm) 7'6 : 1. Der stark gepustelte Deckel dieser Form ist in den vorliegenden Stücken leider nicht gut erhalten (Abbildung 2 b).

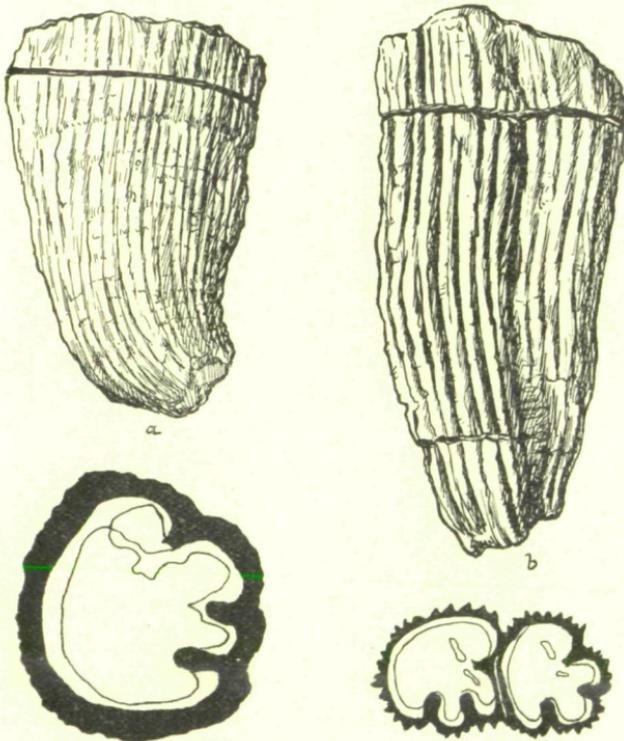


Abb. 2.

Wuchsformen des *Hippurites sulcatus* Deufr.

- a. Einzelform der Hippuriten-Korallenfazies von Grünbach („Pfarrerbauer“), N.-Ö.
- b. Rifftypus von Brandenburg, Tirol. Die Querschnitte sind der Gesamtansicht entsprechend orientiert. $\frac{2}{3}$ n. G.

Das Beispiel des *H. sulcatus* zeigt deutlich die starken Abweichungen in der Wuchsform bei ein und derselben Art, die nur auf die verschiedenen Standortsbedingungen zurückzuführen sind.

In diesem Zusammenhange ist die interessante Tatsache zu verzeichnen, daß auch der Formenkreis des *H. oppeli* Douv. und *H. inaequicostatus* Münst. schlanke, riffbildende Formen hervorbringt. Diese eigentümlichen Hippuriten treten in dem großen Riff des *H. (Orb.) colliciatu*s Woodw. von Ober-Stöckl bei Rußbach ziemlich häufig auf. Schon Felix (1908, l. c.) kannte derartige Formen und beschrieb sie als „*H. cf. oppeli*“. Tatsächlich zeigen auch die meisten Stücke bezüglich ihrer inneren Merkmale weitgehende Übereinstimmung mit *H. oppeli*. Der wesentlichste Unterschied besteht demnach nur in der äußeren Form der Schale, die bei diesen Riffbewohnern stets extrem schlank und langgestreckt ist. Ein Vergleich dieser Formen mit dem typischen *H. oppeli* der Hippuriten-Korallenfazies zeigt neben dem Unterschied in der Gesamtform auch die relativ geringe Dicke ihrer Prismenschichte. Dazu kommt noch die auch von Felix (1908, l. c.) beobachtete Tatsache, daß die bei *H. oppeli* im Jugendstadium auftretende Rippung der Schale hier in der Ontogenese viel länger beibehalten wird. Vielleicht ist dies ebenfalls als Anpassungsversuch an den Rifflebensraum zu betrachten. — Auch diese Rifftypen beweisen die unverkennbare Abhängigkeit der Wuchsform vom Lebensraum.

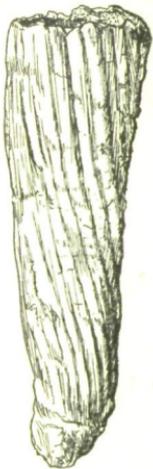


Abb. 3.
Schalentorsion
bei *Hippurites*
*colliciatu*s
Woodw. Randaagrab
bei Rußbach,
Salzbg. $\frac{2}{3}$ n. G.

Als besondere Erscheinung der Wuchsform ist hier noch die Schalentorsion anzuschließen. Unter dem von mir aufgesammelten Hippuritenmaterial befindet sich eine Reihe von Stücken, die in ihrer Außenskulptur eine deutliche Torsion erkennen lassen. Verfolgt man die Rippen und die den Siphonalzonen entsprechenden Furchen der Außenschale vom unteren Ende bis an den Rand des Kelches, so kann man an allen vorliegenden Stücken eine Verschraubung von mindestens 90° feststellen (Abb. 3). Der erste Hinweis auf diese interessante Erscheinung findet sich bei Da c q u é (1921, l. c.), doch ist die dort

gegebene Erklärung „ . . . Torsion eines Individuums zum Zwecke der Raumgewinnung“ unbefriedigend. Es ist unklar, wieso durch eine Drehung der Schale Raum gewonnen werden kann. Eine derartige Drehung kann vielmehr nur eine Lageveränderung für das Tier selbst zum Zwecke haben. Zweifellos ist die Einstellung der Siphonalzonen hierfür maßgebend gewesen. Es ist auffällig, daß diese Torsionserscheinungen an riffbildenden Hippuriten besonders häufig auftreten. Das rasche Wachstum dieser Formen bewirkte offenbar einen steten Wechsel der lokalen Lebensbedingungen für das einzelne Individuum, dem durch Verlagerung der Siphonalzonen Rechnung getragen wurde. Milovanovič (1933, l. c.) beschreibt dieselbe Erscheinung an Radioliten, wobei er auch eine gleichsinnige Orientierung der Siphonalzonen ganzer Kolonien beobachtete.

II. Zur Ontogenese der Schalenform.

Frühe Entwicklungsstadien von Rudisten scheinen auch in den Kreideablagerungen anderer Gebiete nicht häufig zu sein und haben wohl aus diesem Grunde bisher erst selten Beachtung gefunden (Klinghardt 1928, l. c.). Obwohl das diesbezügliche alpine Material nicht groß ist, will ich doch alle Beobachtungen hierüber mitteilen. Gleichzeitig soll der Versuch unternommen werden, die ontogenetische Entwicklung der Schalenform bei Rifftypus und Einzelform von möglichst frühen Jugendstadien an zu verfolgen.

Nur die riffbildenden, bzw. Kolonien bauenden Formen der Hippuriten sind im engsten Sinne sessil, d. h. mit der Unterlage fest verwachsen. Niemals wurden Einzelformen der Hippuriten-Korallenfazies, z. B. *H. oppeli*, an einem Untergrund fest angeheftet gefunden. Die Anheftung nach einem freilebenden Larvenstadium ging wahrscheinlich in derselben Weise vor sich, wie bei anderen sessilen Bivalven (Austern). Erst erfolgte die Befestigung des Fußes, dann wird der in Bildung begriffene Rand der jungen Schale zwischen Fuß und Anheftungssubstrat eingeklemmt und die neugebildeten Schalteile an dasselbe festgeklebt. (Hagmayer 1916, l. c.; Dacqué 1921, l. c.). Bei den Hippuriten ist es die rechte Klappe, mit der die Festheftung erfolgt. Wahrscheinlich war auch bei den Rudisten im frühen Jugendstadium eine später rückgebildete Byssusdrüse am Fuße

noch vorhanden. Die Riffbildner hefteten sich fast immer an den eigenen Artgenossen an. Die Basis der Riffe, sofern überhaupt aufgeschlossen, ist meist eine Lage umgefallener und zerbrochener Hippuriten. Darüber erheben sich dann die mehr minder aufrecht stehenden Großkolonien des Rifffes. Das kleinste untersuchte Exemplar des Riffbildners *H. tirolicus* hat eine Kelchhöhe von 2 mm und eine Kelchweite von 1,5 mm. Es stammt aus dem Paß-Gschüttgraben bei Gosau, von einer Stelle, wo die großen Batolitesriffe in eine mergelige Hippuriten-Korallenfazies übergehen. *H. gosaviensis* tritt hier in Einzelformen auf, während *H. tirolicus* kleine, oft halbkugelige Kolonien bildet. Den günstigen Erhaltungsbedingungen dieser Fazies ist dieses seltene Jugendstadium zu danken. An der Außenseite einer solchen *Batolites*-Kolonie sitzen mehrere junge Individuen. Das kleinste von den beschriebenen Dimensionen ist vollkommen erhalten (Abb. 9/2). Es hat die Gestalt einer winzigen Düte und ist mit seiner ganzen Längserstreckung in der Furche zwischen den Rippen eines erwachsenen Exemplares angeheftet. Die Schale ist dünn, trägt keine Rippensculpturen, sondern läßt nur zarte, waagrechte Zuwachsstreifen erkennen. Der Querschnitt des Kelches ist leicht gewellt und zeigt keine Andeutung von Siphonalpfeilern und Ligamentfalte. Der Deckel trägt bereits in der Mitte eine leichte Erhöhung. Vom Deckelsiebapparat sind noch keine sicheren Spuren festzustellen. — Wenn man hier einen Vergleich mit Austern durchführen darf, so ergibt sich für die vorliegende Jugendform von *H. (Bat.) tirolicus* Douv. ein Alter von mehreren Wochen. Austernlarven haben im ansatzreifen Zustand eine Größe von 0,3 mm (Kändler 1928, l. c.). An derselben *Batolites*-Kolonie finden sich noch mehrere andere junge Individuen, die einen Übergang zu den erwachsenen Exemplaren vermitteln. Viele tragen an ihrer äußersten Spitze noch die Merkmale des oben beschriebenen Jugendstadiums, dessen Zugehörigkeit zu *H. (Bat.) tirolicus*, Douv. somit gesichert ist. Die Anheftung aller dieser Stücke erfolgte mit der ganzen den Pfeilern entgegengesetzten Längsseite. Die Larven setzten sich anscheinend an den steilgeneigten, wenn nicht überhängenden Seitenflächen der alten Individuen an, wo naturgemäß der dem Ansatz hinderliche Schlick nicht haften konnte. Auch die rezente Austernbrut bevorzugt aus diesem Grunde senkrechte Anheftungsflächen; ein Um-

stand, der in den künstlichen Austernkulturen berücksichtigt wird (Hagmayer 1916, l. c.).

Die weitere ontogenetische Entwicklung der Schalenform ist bei den Riffbildnern eine einheitliche. Das Individuum bleibt während des ganzen Lebens mit seiner Unterlage fest verbunden. Die langzylindrische, meist deutlich gerippte Schale wird bald von den anderen sich ringsum festsetzenden Individuen der Kolonie umwachsen. An den Schalen alter, im engsten Verband lebender Tiere kann dann die starke Rippung etwas zurücktreten. Dem ursprünglich mit der Antisiphonalseite festgehefteten Riff-Hippuriten ist nur durch die Schalentorsion eine gewisse Veränderung seiner Lage möglich.

Die Einzelformen der Hippuriten-Korallenfazies zeigen — im Gegensatz zu den Riffbildnern — eine gewisse Mannigfaltigkeit der Wuchsformen. Neben den typischen, gedrunghenen Formen des *H. oppeli* finden sich Übergänge bis zu schlank hornförmig gebogenen Stücken. Überhaupt kann man an fast allen Einzelformen der Hippuriten die Beobachtung machen, daß die Spitze mehr oder weniger hakenförmig eingekrümmt ist. — Hornförmige Schalen und Skelettformen finden sich bei sessilen Organismen verschiedener Gruppen. Die Frage ihrer biologischen Deutung beschränkt sich daher nicht allein auf die Hippuriten. Die als „Hippuriten-Typus“ bezeichnete Wuchsform tritt vielfach dort auf, wo es sich darum handelt, das Tier möglichst vom Boden abzuheben. Dieses Ziel kann selbstverständlich auch auf anderem Wege erreicht werden, so durch Stielbildungen, wie wir sie am extremsten bei den Crinoiden sehen. Für den Lebensraum des bewegten Seichtwassers kommen diese Anpassungen nicht in Frage. Hier treffen wir bei Spongien, Einzelkorallen usw. den Hippuritentypus vorherrschend. Auch unter den Crinoiden treten hier kurzstielige und stiellose Formen auf (*Torynocrinus*, *Holopus*⁵⁾). Mit der hornförmigen Gestalt gewisser Rugosen (z. B. *Zaphrentis* u. a. m.) haben sich verschiedene Autoren beschäftigt. Hauptziel dieser Untersuchungen war allerdings, die Ursachen der Bilateralität der Tetrakorallen aufzuklären, ein Problem, das mit der Konvergenz zur Schalenform der Hippuriten nicht zusammenhängt (Weissermel 1897, l. c., Yakowlew 1910

⁵⁾ Vergl. Ehrenberg 1929 a. l. c.

und 1914, l. c.). Es wurden aber auch Erklärungen für die hornförmige Gestalt gewisser Rugosen gegeben, auf die ich hier im Hinblick auf die große Ähnlichkeit mit gewissen Einzelformen bei den Hippuriten näher eingehen muß. *Yakowlew* hat die Krümmung der Einzelkelche bei Rugosen mit dem seitlichen Anwachsen der jungen Kelche in ursächlichen Zusammenhang gebracht. Die Koralle wächst mit einer Seitenfläche an der Unterlage fest und krümmt sich, um den Kelch vom Boden abzuheben, in der Weise, daß die Anheftungsstelle zumeist auf der konvexen Seite des gebogenen Kelches zu liegen kommt. Ein ähnlicher Vorgang wäre bei den Einzelformen der Hippuriten durchaus denkbar. In der modernen biologischen Rudistenliteratur aber wird immer nur auf die Auffassung von *Weissermel* (1897, l. c.) Bezug genommen. Dieser führt die Bilateralität der Rugosen auf die einseitige Nahrungszufuhr durch konstante Strömungsverhältnisse zurück („obere Hälfte des schräg zur Nahrungszufuhr gerichteten Kelches reichlicher ernährt als die untere“). Durch Einstellung gegen die Nahrung zubringende Strömungsrichtung wird dann auch die hornförmige Gestalt des Kelches erklärt⁶⁾. *Weissermel* gibt hiezu das bekannte Bild der Rekonstruktion einer Einzelkoralle (Abb. 5), das seither in der Literatur an verschiedener Stelle wiedergegeben wurde. Ich will hier nur Bedenken von einem allgemeinen, mechanischen Gesichtspunkt aus gegen diese Darstellung zur Sprache bringen. Es ist durchaus unwahrscheinlich, daß ein mit seiner äußersten Spitze festgewachsener Korallenkelch sich in dieser Stellung gegen eine ständige Strömung behaupten kann. Viel eher ist anzunehmen, daß derartige Einzelkorallen im Sediment gesteckt, vielleicht auch gelegen sind, wobei die Krümmung des Kelches in erster Linie wohl auf das Bestreben zurückzuführen ist, den Kelch über den Boden zu erheben. Für diese Auffassung spricht auch die Tatsache, daß die Anhefteflächen der Rugosen-Einzelkorallen meist sehr klein, oft aber überhaupt nicht mehr feststellbar sind (*Yakowlew* 1910, l. c.); ein Beweis dafür, daß die Festheftung vielfach nur während des Jugendstadiums andauerte. Für viele Einzelkorallen ist eine freiliegende Lebensweise am Sediment schon seit langem bekannt.

⁶⁾ Auch durch Abkehr von der Strömung wurden die „Kuhhornformen“ der Einzelkorallen usw. gedeutet. Vergl. hiezu *Ehrenberg* 1928 l. c.

Es sei hier nur an die paläozoischen Deckelkorallen, das kretazische *Diploctenium* und die geschlechtliche Generation des rezenten *Flabellum rubrum* (Semper 1872, l. c.) erinnert.

Wie aber schon erwähnt, wurde zur Darstellung der Einzelformen unter den Hippuriten bisher immer die Rekonstruktion der hornförmigen Einzelkoralle bei Weissermel benützt. Klinghardt erklärt die Schrägstellung der Kommissur bei den Rudisten durch die Orientierung des Kelches gegen die Strömung und verweist auf die Arbeit von Weissermel (Klinghardt 1929, l. c.). Auch das von Klinghardt (1931, l. c.) gegebene Lebensbild des Rudisten-Riffes von Maniago ist nach diesen Gesichtspunkten entworfen. Alle Rudisten sind mit der Spitze des Gehäuses einer festen Unterlage angeheftet, die einzelnen Individuen hornförmig der Brandung entgegengekrümmt. Überdies wird der Lebensraum der Rudisten, wie aus diesem Lebensbild hervorgeht, zwischen die Ebbe-Flut-Grenze verlegt. Neben verschiedenen anderen Umständen macht schon die starke Wasserbewegung dieser Zone eine derartige Befestigung der Unterschalen äußerst unwahrscheinlich.

Ein zweitesmal findet sich bei Milovanovič (1933, l. c.) die Darstellung eines hornförmigen Hippuriten, die ebenfalls auf

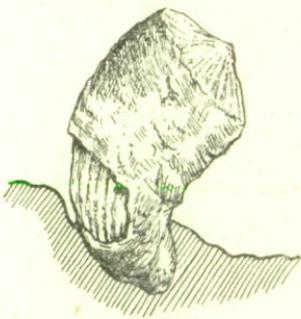


Abb. 4.

Darstellung einer Einzelform — *Hippurites galloprovincialis* Math. — nach Milovanovič 1933. Deutung der „Hornform“ aus der Einstellung zur Strömungsrichtung.

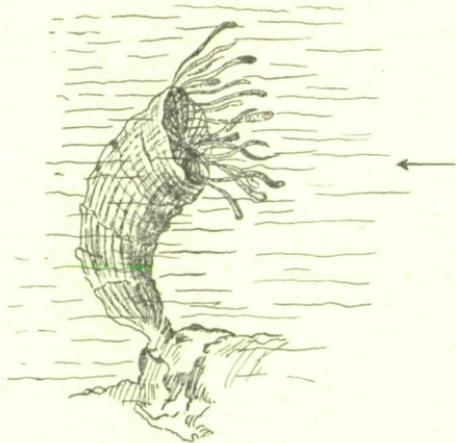


Abb. 5.

„Hornform“ bei einer Rugose, *Zaphrentis*, Einstellung zur Strömung. Nach Weissermel 1897.

die Rekonstruktion von Weissermel zurückgeht (Abb. 4). Die Abbildung zeigt ein hornförmiges Exemplar von *H. galloprovincialis*, das die Oberklappe der Strömung zuwendet. Die Unterklappe steckt mit der Spitze im Sediment. Milovanovič berücksichtigt somit die Tatsache, daß an den Einzelformen fast nie die Spur einer Anheftungsfläche an ein festes Substrat zu erkennen ist. Abgesehen von einem *H. oppeli* aus der Gosau von Einöd, der mit einem Korallenstock fest verwachsen ist, habe ich unter den zahlreichen Einzelformen der Hippuriten-Korallenfazies an keinem Exemplar sichere Spuren ehemaliger Anheftung feststellen können. Es ist daher mit Sicherheit anzunehmen, daß diese Formen in oder auf dem Sediment verankert waren.

Obwohl die Darstellung von Milovanovič den natürlichen Verhältnissen sicherlich in vieler Beziehung sehr nahe kommt, — ich halte einen Einfluß der Strömung auf die Stellung der Oberklappe immerhin für möglich — scheint mir die Entstehung der hornförmigen Gestalt der Unterklappe bei den Hippuriten doch im Wesentlichen durch andere Umstände bedingt. Es treten nämlich unter den „Kuhhornformen“ Extremtypen auf, die mit der von Milovanovič gegebenen Deutung nicht zu erklären sind (Abb. 7, pag. 98).

An Hand meines Materials habe ich die Beobachtung gemacht, das sich in der Ontogenese der Einzelformen eine Reihe immer wieder auftretender Entwicklungsstadien der Schale feststellen lassen. Leider ist auch bei diesen Untersuchungen die relative Seltenheit der Jugendstadien sehr hinderlich. Die interessantesten Glieder dieser Reihe sind zweifellos die Typen, für die ich die Bezeichnung „Liegeformen“ vorschlage (Abb. 6, 9₃). Es sind dies Hippuriten mit breit ausladender Antisiphonalseite. Spuren einer Anheftung sind natürlich auch bei diesen Stücken nirgends zu sehen. Bei näherer Betrachtung erwecken diese eigentümlichen Formen den Eindruck, daß sie wohl kaum mit steil nach einer Seite geneigter Kommissurebene auf der Spitze gestanden sein können. Legt man die Stücke auf eine ebene Unterlage, so zeigt es sich, daß sie dann die weitaus stabilste Lage einnehmen, wenn sie auf der breit gewölbten Antisiphonalseite liegen. Manche dieser Schalenformen erinnern an den Calceolatypus; allerdings ist die Liegefläche bei den Hippuriten

stark gewölbt und es fehlt das Scharniergelenk zwischen Deckel und Unterschale. Hingegen ist die Konvergenz zu dem von Zeuner beschriebenen Gryphaeentypus (Zeuner 1933, l. c.) eine sehr weitgehende. Zeuner bezeichnete die Gryphaeform „als die eines im weichen Sediment halb eingesenkt lebenden Zweischalers“. Er zeigte in der zitierten Arbeit an einer Reihe von Versuchen, wie sich die *Gryphaea* bei mäßiger Wasserbewegung von selbst in das Sediment einsenkt und so eine sehr stabile Stellung erreicht. In ganz ähnlicher Weise denke ich mir den Vorgang bei den „Liegeformen“ der Hippuriten, mit der einzigen Abweichung, daß die Liegefläche hier eine wesentlich breitere ist, als bei den meisten Gryphaeen. — Es ist aber nicht nur die Form allein, welche die Annahme einer derartigen Verankerung im Sediment bei den Liegeformen sehr naheliegend erscheinen läßt. Verschiedene Beobachtungen sprechen dafür, daß diese Hippuriten tatsächlich mit der konvexen Seite der Unterklappe im Sediment eingesenkt waren: Es sind bei den typischen „Liegeformen“ immer die Antisiphonalseiten, die dem Boden auflagen.

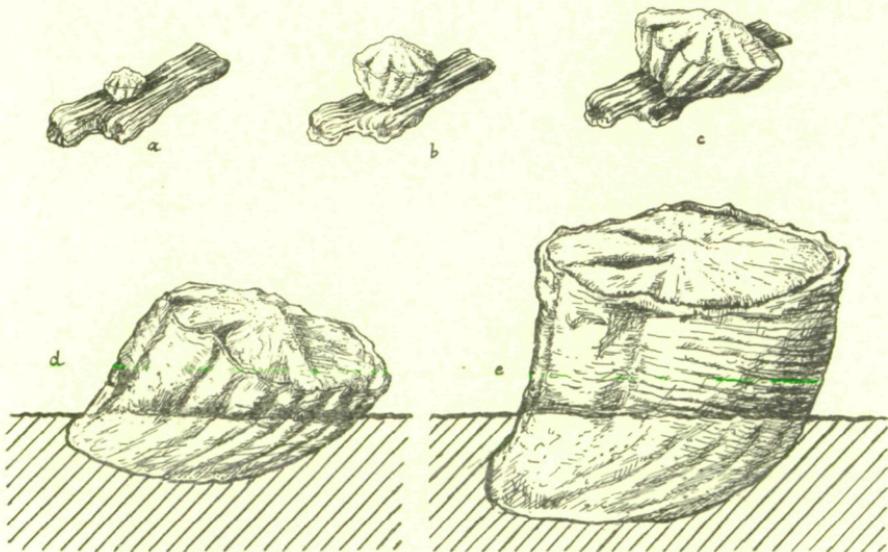


Abb. 6.

Ontogenetische Entwicklung der Einzelform der Hippuriten. Schemat. Darstellung. Früheste Jugendformen fehlen in dieser Reihe. a—c festsetzendes Stadium, d „Liegeform“, e „Hornform“. d—e Verankerung im Sediment. Vergl. pag. 96.

Die Siphonalregion befand sich daher immer möglichst hoch über dem Sediment. Einen deutlichen Hinweis aber geben die Bewüchse verschiedener Epizoen auf der Außenseite der betreffenden Hippuriten. Die Bewüchse sind nämlich in auffälligster Weise auf die Siphonalregion beschränkt, während die eigentliche Liegefläche innerhalb einer scharfen Grenze vollkommen frei geblieben ist. Sehr interessant ist ein Hippurit von Billroth bei St. Gilgen, der, aus der Umgebung des Radiolitenriffes stammend, in seiner Siphonalregion von jungen Radioliten besiedelt wurde. Die kleinen Radiolitenkelche, die sicher mehr minder senkrecht orientiert waren, liefern einen Beweis für die Lage des Hippuriten. Für diejenigen Liegeformen, die noch mit Deckel erhalten sind, erachte ich eine Besiedlung am lebenden Hippuriten für sehr wahrscheinlich.

Die Abbildung 6 ist ein Versuch, die ontogenetische Entwicklung der kuhhornförmigen Unterschale der Einzeltypen schematisch darzustellen.

- a) Die Anheftung erfolgt mit der Antisiphonalseite. Die Unterschale hat eine breite, kegelförmige Gestalt. Als Basis dient in der tonig-mergeligen Hippuriten-Korallenfazies meist wohl ein anderer organischer Hartteil, etwa ein Korallenästchen oder dergleichen⁷⁾.
- b) Die kelchförmige Unterklappe erhebt sich bereits merklich über ihre Unterlage. Die nunmehr freigewordene Antisiphonalseite ladet breit aus. Der Hippurit erlangt die Gestalt eines schiefen Kegels mit einer kurzen, steilen Siphonalzone und einer flach vorgewölbten Antisiphonalregion. Der Fuß war in diesem Entwicklungsstadium wahrscheinlich schon weit rückgebildet.
- c) Die Schale hat schon die typische „Liegeform“ angenommen. Die Schalenform bedingt eine Verlagerung des Schwerpunktes über die künftige Liegefläche. Der nur mit der Spitze der Unterklappe festgeheftete Hippurit löst sich nun von seiner Unterlage los und kommt mit der breiten Antisiphonalregion auf das Sediment zu liegen.

⁷⁾ Gerölle sind in dieser Fazies äußerst selten.

- d) Die freie „Liegeform“ verankert sich automatisch im Untergrund, wie dies Zeuner experimentell für die Gryphaea nachgewiesen hat. Voraussetzung ist allerdings ein weiches Sediment, wie es tatsächlich für die Hippuriten-Korallenfazies charakteristisch ist. Die „Liegeform“ der Hippuriten funktionierte „als ein sich selbst in das Sediment einsenkender Napf“, ebenso wie die Unterschale der Gryphaea (Zeuner 1933, l. c.).
- e) Im weiteren Verlauf des Wachstums wird die Kommissurebene wieder hoch über die Unterlage erhoben. Gleichzeitig erfolgt teils durch die fortschreitende Sedimentation eine weitere Einsenkung in den Untergrund. Damit ist die typische, gedrungene Horngestalt der Unterschale, wie wir sie bei *H. oppeli* so häufig finden, erreicht. Ein weiteres Wachstum führt meist zu einer mehr minder zylindrischen Form der Unterschale. Ich beobachtete diese Schalenform an riesigen Exemplaren des *H. oppeli* von der Traunwandalm. Die gekrümmte Spitze der Unterklappe, als Hinweis auf das Stadium der „Liegeform“ ist bei fast allen Einzelformen festzustellen.

Die Ergänzung der schematischen Darstellung Abb. 6 bildet Abb. 9/3, wo einzelne Schalenformen durch Beispiele belegt sind. Dieses Schema der Schalenentwicklung bei Einzelformen kann selbstverständlich nicht, wie ein mathematisches Gesetz, ausnahmslos die Schalenform jedes außerhalb des Riffverbandes, bzw. der Kolonie entstandenen Hippuriten restlos erklären. Mannigfache lokale Einflüsse sind für die Wuchsform mitbestimmend. So folgt bisweilen auf das Stadium der Liegeform ein kräftiges Höhenwachstum, das eine mehr minder schlanke Gestalt der Unterklappe bewirkt. Die Ursache hierfür mag an manchen Lokalitäten in einer ziemlichen Sedimentationsgeschwindigkeit zu suchen sein, die sich auch in den Wuchsformen der Korallen vielfach bemerkbar macht. Das Gegenstück dazu bilden enorm verbreiterte Trichterformen des *H. oppeli* von der Traunwandalm, die die Jugendstadien der an diesem Fundort relativ häufigen Riesenformen dieser Art (45 cm Höhe, 20 cm Durchmesser) darstellen, wobei für das folgende Riesenwachstum die Basis vorgebildet wird. — Sehr wesentlich für die Entwicklung der Schalenform scheint die Lage zu sein, welche das junge In-

dividuum nach dem Freiwerden von der festen Unterlage einnimmt. Bei solchen Jugendformen, die aus irgend welchen Gründen nicht die vollkommene Statik der „Liegeformen“ erreichten, konnte daher der Fall eintreten, daß sie mit der Siphonalregion auf das Sediment zu liegen kamen. Bei diesen Stücken tritt im Laufe des Wachstums eine starke Aufwärtsbiegung der Unterklappe auf, die eine rasche Erhebung der Siphonalzone über den Boden zur Folge hat und zu extrem hakenförmigen Wuchsformen führt (Abb. 7). Immer, wenn die Siphonalregion auf der konvexen Seite der hornförmigen Hippuritenschale liegt, finden wir die auffällige Schalenkrümmung, die auf den obigen Vorgang zurückzuführen ist.



Abb. 7.

Einzelform von *Hippurites sulcatus* Defr. Grünbach, N.-Ö. Extreme Krümmung der Schale, um die Siphonalzonen vom Boden abzuheben. $\frac{2}{3}$ n. G.

Den Einzelformen der Hippuriten-Korallenfazies sind jene interessanten Wuchsformen anzuschließen, für die mit großer Wahrscheinlichkeit ein „kriechendes“ Wachstum im Sinne von G. Richter (1934, l. c.) angenommen werden muß. In dem von *H. collicatus* gebildeten Riffe von Ober-Stöckl bei Rußbach treten neben den hochwüchsigen Riff-typen aus dem Formenkreise des *H. oppeli-inaequicostatus* auch schlangenförmig gewundene Formen von beträchtlicher Länge auf, für die kaum ein aufrechtes Wachstum anzunehmen ist (Abb. 10/3). Für diese Auffassung spricht neben der mehrfachen Krümmung der Schale auch die

Form mancher Jugendstadien und die Beobachtungen über das Vorkommen dieser Hippuriten⁸⁾. Leider ist die Erhaltung des Riffes keine ungestörte, so daß die Lage dieser Hippuriten im Gestein nicht als absolut beweisend angesehen werden darf. —

⁸⁾ Die Aufschlüsse, auf welche hier besonders Bezug genommen wird, liegen unter der Traunwandalm und im Randaagraben bei Rußbach (Salzburg).

Dieses Riff setzt sich demnach aus drei verschiedenen Typen zusammen: rasenbildende *H. colliciatus*, schlanke Riffbewohner, und die eigentümlichen, schlangenförmigen Typen aus dem Formenkreis *H. oppeli-inaequicostatus*. Es scheinen hier ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, wie sie von G. Richter aus der Oberkreide der Provence beschrieben wurden.

Die ontogenetische Entwicklung der Riffbildner ist durch die immerwährende feste Verbindung der Schale mit dem Untergrund, bzw. mit den Artgenossen im Riff gekennzeichnet. Die Einzelform der Hippuriten-Korallenfazies löste sich schon in einem frühen Jugendstadium⁹⁾ von ihrer Unterlage los und bildete durch Verbreiterung der Antisiphonalseite der Schale die „Liegeform“ aus. Die Befestigung im Sediment erfolgte offenbar in derselben Weise, wie dies Zeuner für die Gryphaeen nachgewiesen hat. Ausgewachsene Stücke zeigen die typische „Kuhhornform“ der Schale. Für gewisse Formen ist ein „kriechendes“ Wachstum anzunehmen.

Konvergenzerscheinungen zwischen Hippuriten und anderen sessilen Wirbellosen.

Die hornförmige Gestalt einzeln wachsender Hippuriten findet in vielen Gruppen sessiler Evertibraten ein Gegenstück. Abel hat diese Wuchsform der Schale, bzw. des Skeletts als „Hippuritentypus“ bezeichnet (1926, l. c. u. a. O.). Er tritt überall dort auf, wo sessile Organismen (abgesehen von gestielten Formen) bestrebt sind, sich möglichst hoch über den Boden zu erheben. Verschiedene Umstände scheinen oft gleichzeitig die Ausbildung des „Hippuritentypus“ zu fördern: Das gedrängte Zusammenleben zahlreicher sessiler Tiere auf engem Raum führt zu einer Ausnützung des Lebensraumes in der Höhendimension. Gleichzeitig bietet die Summierung der Standflächen zahlreicher Einzelindividuen bedeutende Standfestigkeit für das Riff, bzw. die Kolonie. Das Mißverhältnis zwischen dem enormen Höhenwuchs und dem geringen Durchmesser des Einzelkelches wird somit ausgeglichen (Ehrenberg 1928, l. c.). Der Wettbewerb um optimale Lebensbedingungen mag mit eine Ursache des ra-

⁹⁾ Damit erklärt sich auch das Fehlen einer Anheftungsstelle bei den erwachsenen Einzelformen.

schen Wachstums sein. Die unmittelbare Nähe, bezw. das eingeschlossensein zwischen raschwüchsigen Nachbarn hat gleichfalls die Ausbildung hippuritenähnlicher Wuchsformen zur Folge. Ebenso mag sich die rasche Sedimentation gewisser Lebensräume auswirken, die das sessile Tier zu raschem Höhenwachstum zwingt, wenn es dem Ersticken im Sediment entgehen soll.

Hier sollen nur jene Formen näher erörtert werden, welche bezüglich der Biologie der Hippuriten Anhaltspunkte ergeben.

Unter den Rugosen ist die Kegel- und Hornform sehr verbreitet. Die Ähnlichkeit mit den Liegeformen der Hippuriten ist oft sehr groß. Yakowlew (1910, l. c.) beschreibt Formen, bei denen im erwachsenen Zustand eine Loslösung von der Unterlage erfolgt. Seit langem ist dies von *Calceola* bekannt. Die meisten Rugosen lebten auf einem Sediment, das uns heute als Mergel oder Kalkmergel entgegentritt (Gotland, Eifel usw.). Auch diese Verhältnisse erlauben einen Vergleich mit der Hippuriten-Korallenfazies der Gosauschichten. Vielleicht ist auch der Deckel bei *Calceola* als Schutzeinrichtung gegen terrigene Trübung des Wassers zu betrachten.

In mehrfacher Weise finden wir den „Hippuritentypus“ unter den Cirripediern. Einerseits bei *Balanus* und *Tamiosoma*, andererseits bei dem parasitischen Balaniden *Pyrgoma* (Abel 1928, l. c.). Die Bedeutung dieser Wuchsformen bei Balanen war Gegenstand verschiedener Diskussionen (Abel 1926, i. c.; Trusheim 1932, l. c.). In diesem Zusammenhange erscheint vor allem eine Beobachtung Trusheims von besonderem Interesse, daß nämlich rasenbildende Balanen häufig halbkugelige Kolonien bilden, um durch diese Oberflächenvergrößerung einer größeren Individuenzahl Raum und Lebensmöglichkeit zu schaffen. Auch bei riffbildenden Hippuriten (*H. tirolicus* am Paß Gschütt) finden sich häufig halbkugelige Gruppen und es ergeben sich daraus gewisse Anhaltspunkte, wie man sich die Oberfläche eines Hippuritenriffes vorzustellen hat: Zwischen den Hippuritenrasen überall größere und kleinere halbkugelige Kolonien, welche die lebende Oberfläche des Riffes wesentlich vergrößern.

Vergleiche zwischen Hippuriten und anderen sessilen Bivalven sind schon öfters angestellt worden (Klinghardt 1922, l. c.; 1929, l. c.). Einen *Spondylus* mit stark kegelförmig ver-

längerter Unterklappe bildet O. A b e l (1926, l. c.) als „Hippuriten-typus bei einer rezenten Riffmuschel“ ab. Einen weiteren Konvergenzfall bei den Unionaceen stellt die tropische Süßwassermuschel *Aetheria* dar. — Vergleichende Untersuchungen zwischen Austern und Rudisten erscheinen in zweifacher Hinsicht besonders interessant: Sie geben uns nämlich ein genaues Bild über Beschaffenheit und Inhalt der durch die Querböden abgekammerten Schalenräume. H a g m a i e r und K ä n d l e r (1927, l. c.) bringen, den Ausführungen von P e t e r s e n (1918) folgend, eine genaue Beschreibung der Querbodenbildungen bei rezenten Austern: „der anfangs vollkommen massiven Schale wird etwa vom dritten bis fünften Jahre ab ein System von Kalklamellen angelagert, die, einander parallel oder in spitzem Winkel treffend, flache, mit Fäulnisgasen und übelriechendem Wasser gefüllte Hohlräume einschließen“. Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß wir uns den Inhalt der abgekammerten Schalen-teile der Hippuriten ebenso zu denken haben. Die Frage nach dem Inhalt der Kammern im älteren Schalenteil der Hippuriten ist damit geklärt. Z i t t e l (1866, l. c.) spricht von „Wasserkammern“, gibt hiezu aber keine näheren Erläuterungen. Weiters erklären uns die Beobachtungen an Austern das auffällige Mißverhältnis zwischen dem oft winzigen Schalenhohlraum und der Gesamtgröße der Schale. Ich habe an meinem Material den sicheren Eindruck gewonnen, daß sich dieses Verhältnis, je älter der Hippurit wird, immer mehr zu ungunsten des Schalenraumes verschiebt. Die Austern bieten auch zu diesem Vorgang eine interessante Parallele. H a g m a i e r und K ä n d l e r (1927, l. c.) schreiben, daß das Größenwachstum der Austern begrenzt sei; es verlangsamt sich bei alten Austern und kommt unter Umständen ganz zum Stillstand. „Das Dickenwachstum hingegen ist unbegrenzt; jahraus, jahrein wird der Schale eine neue Kalkschicht angefügt, die Muschel wird immer dicker. Hierbei tritt an sehr alten Austern eine höchst eigenartige Erscheinung auf: Die neue Kalklage wird nicht mehr ganz bis zum äußersten Rande angelegt, die nächste bleibt wieder im Umfang hinter der vorhergehenden zurück — das Tier wird wieder kleiner.“ Bei den Hippuriten scheint eine ähnliche Verschiebung im Wachstumsprozeß einzutreten. — In dieses Kapitel gehören auch die Konvergenzen zwischen gewissen Wuchsformen („Liegeformen“)

der Hippuriten und Gryphaeen, auf die bereits früher verwiesen wurde.

Einen weiteren bemerkenswerten Konvergenzfall stellt der Gasteropode *Rothpletzia*, aus dem Oligozän von Trinidad, dar (R. Rutsch 1934, l. c.). Es handelt sich um einen Hipponychiden, dessen am Boden befestigtes Operculum die Form eines hohen Kelches erreicht, auf dem die eigentliche Schale des Tieres sitzt und wie ein Deckel funktioniert. In der Gesamtform zeigt *Rothpletzia* Ähnlichkeit mit den Einzeltypen der Hippuriten¹⁰⁾.

Wohl der interessanteste Hippuritentypus ist der Brachiopode *Richthofenia* (Abb. 8). Die lange, kegelförmig gestreckte Ventraklappe bewirkt ein sehr hippuritenähnliches Aussehen. Im

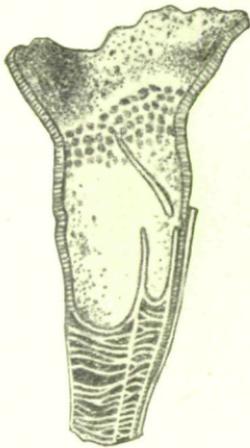


Abb. 8.

Richthofenia communis Gemm. Median-schnitt zeigt die poröse Filterschichte, Oberklappe, Querbodenbildung. Nach Di Stefano, aus Zittel-Broili umgezeichnet.

Gegensatz zu den meisten anderen Brachiopoden sind die Richthofenien relativ dickschalig und zeigen einen mehrschichtigen Schalenaufbau. Nach Entfernung der äußeren Schalenschichten zeigt die Innenschichte die Form eines Brachiopoden mit enorm verlängerter Ventraklappe. Die deckelförmige Dorsalklappe besteht aus zwei Schalenschichten. Die beiden weiteren Schalenschichten, welche die Ventraklappe umhüllen, reichen nach oben weit über die Oberklappe hinaus und bilden eine röhrenförmige Verlängerung der Ventraklappe nach oben. Diese Röhre erweitert sich in ihrem obersten Teile leicht trichterartig und wird von einer schwammigporösen Schichte verschlossen. Der Brachiopode sitzt also mit seiner Oberklappe in einer von den äußeren Schalenschichten der Unterklappe gebildeten Röhre und kann mit der Außenwelt nur durch die poröse Filterschichte in Verbindung

treten. Von der Konvergenz in der äußeren Gesamtform ganz abgesehen, ist es vor allem diese eigentümliche Filtervorrichtung

¹⁰⁾ Vergleiche die Abbildungen bei Rothpletz und Simonelli 1890 l. c.

der Richthofenien, die im Hinblick auf die Hippuriten besonders interessant ist. Zweifellos erscheint die Vorstellung, daß die Hippuriten ihr Atemwasser durch einen sehr spezialisierten Siebapparat aufnehmen konnten, einigermaßen kompliziert. Die Tatsache, daß wir unter den rezenten Mollusken keinen Siebapparat kennen, der sich mit dem der Hippuriten vergleichen läßt, bereitet eine große Schwierigkeit. Alle Einwände aber, die man gegen die Annahme einer derartigen Funktion des Hippuritendeckels geltend machen kann, werden hinfällig, wenn man die Verhältnisse bei *Richthofenia* zum Vergleich heranzieht. Hier war es möglich, außerhalb der beiden Klappen der Brachiopodenschale eine komplizierte Filtervorrichtung zu bauen, die infolge ihrer beträchtlichen Dicke auch für kleine Fremdkörper unpassierbar erscheint. Trotzdem muß der Brachiopode nicht nur sein Atemwasser, sondern auch seine Nahrung auf diesem Wege aufgenommen haben! Ein Verschuß dieser Siebplatte durch Detritus usw. hätte den sicheren Tod des Tieres zur Folge gehabt. Wahrscheinlich hat auch hier ein ständig zirkulierender Wasserstrom die Reinigung der Poren besorgt. Bezüglich dieser Siebplatte gilt allgemein die Ansicht, daß es sich um eine Art Schutzfilter handle, „welcher das die Nährstoffe enthaltende Wasser einläßt und Fremdkörper und Feinde abhält“ (Zittel-Broili 1924, l. c.). Wie allerdings diese Trennung der Nahrung vom anorganischen Detritus erfolgen soll, ist mir unklar. Jedenfalls aber liegt bei den Richthofenien ein Siebapparat vor, der noch spezialisierter war, als der der Hippuriten; während bei diesen Nahrungsaufnahme und Atmung gewöhnlich durch die Siphonen vor sich ging und die Siphonalöffnungen nur unter bestimmten Umständen verschlossen wurden, mußte bei den Richthofenien Nahrungs- und Atemwasser durch diesen Filter aufgenommen werden. Die Annahme, daß wir im Siebapparat des Hippuritendeckels eine Schutzvorrichtung gegen Verunreinigung des Atemwassers zu sehen haben, gewinnt hiedurch an Wahrscheinlichkeit. — Es wäre schließlich nur noch festzustellen, daß auch bei *Richthofenia* deutliche Querbödenbildung auftritt. — Über Standortsverhältnisse und Lebensraum von *Richthofenia* liegen keine befriedigenden Angaben vor.

Der Lebensraum der Hippuriten in den nordalpinen Gosaubildungen.

Die Frage nach dem Lebensraum der Hippuriten gehört zu den interessantesten, aber auch schwierigsten Problemen. Die Fazilogie der Gosauschichten ist nämlich, abgesehen von den Ergebnissen der ersten Bearbeitungen um die Mitte des vergangenen Jahrhunderts, im einzelnen völlig ungeklärt geblieben. Man muß sich daher auch über die verschiedenen Fazies ein Bild machen, die an den Lebensraum der Hippuriten angrenzen, oder mit den Hippuritenbildungen in zeitlicher Folge abwechseln, wenn man aus diesen gegenseitigen Beziehungen irgend welche Schlüsse ziehen will. In den Arbeiten der älteren Autoren sind es vor allem einige interessante Angaben bei Zittel und Stoliczka, die für die Frage der Gosau-Lebensräume von Wichtigkeit sind. Es wird hievon noch ausführlich die Rede sein.

Die Untersuchung der faziologischen Stellung der Hippuritenbildungen selbst stößt auf die große Schwierigkeit, daß die oft recht spärlichen Begleitfaunen der Hippuriten über die bathymetrischen Verhältnisse usw. meist nur sehr allgemeine Angaben gestatten. Man muß daher eine besonders genaue Analyse der Begleitfauna durchführen, um aus deren Gesamtbild wenigstens einige Anhaltspunkte über diesen Lebensraum zu gewinnen. Dazu kommen noch verschiedene Erwägungen, die sich aus dem Vergleich mit rezenten, sessilen Bivalven, besonders den Austern, ergeben.

I. Die Begleitfauna der Hippuriten vorkommen.

Zunächst seien hier die Lamellibranchiaten angeführt, die ein beständiges Element der Begleitfauna der Hippuriten darstellen. Verschiedene Radiolitiden treten stets mehr minder vereinzelt in allen größeren Hippuritenvorkommen auf. Erwähnenswert ist das relativ häufige Auftreten von *Lapeirouseia* gemeinsam mit *H. tirolicus* am Paß Gschütt bei Gosau. Riff- oder Bankbildung durch Radiolitiden ist in der nordalpinen Gosau sehr selten zu beobachten. Das einzige erwähnenswerte Vorkommen dieser Art ist jenes von Billroth bei St. Gilgen (*Radiolites angeoides* Lam.). Die Hippuriten scheinen als spezialisiertere Gruppe der Rudisten mehr an gewisse Standorte gebunden gewesen zu sein, als die Radiolitiden. Die letztgenannten finden sich einer-

seits in Begleitung der Hippuriten, andererseits treten sie verschiedentlich in basalen Bildungen auf, wo offenbar noch ungünstige Standortsbedingungen für die Hippuriten herrschten (z. B. Waagraben b. Hieflau, „Nagelwand“ b. Wolfswang). Diese Beobachtungen scheinen für die von Klinghardt (1931, l. c.) vertretene Ansicht zu sprechen, daß die Radiolitiden meist seichteres Wasser bewohnten, als die Hippuriten; eine sichere Entscheidung dieser Frage war mir aber an den alpinen Vorkommen bisher nicht möglich. In diesem Zusammenhang ist aber noch die folgende Erwägung anzuführen: Die Hippuriten besitzen den komplizierten Siebapparat in der Oberschale, der den Radioliten fehlt. Wie früher gezeigt wurde, dürfen wir den Deckel der Hippuriten als Schutzfilter gegen Verunreinigung des Wassers durch feine Sinkstoffe betrachten. Diese Gefahr ist aber am größten in jenen Gebieten, wo der feine terrigene Detritus zum Absatz gelangt, also außerhalb der Zone des stark bewegten Wassers. Der Lebensraum der Hippuriten wäre daher im allgemeinen im tieferen, weniger bewegten Wasser zu suchen, als der der Radioliten. Das auffällige Vorherrschen und der enorme Artenreichtum der Radioliten in der südalpinen Kreideentwicklung steht deshalb mit dem Zurücktreten terrigener Gesteine in dieser Rudistenfazies in vollem Einklang. Die südalpinen Rudistengesteine sind zumeist reine, lichte Kalke. Die durch ihren Deckelapparat an bestimmte Verhältnisse angepaßten Hippuriten sind in dieser Fazies als Riffbildner relativ selten. Die Radioliten treten gesteinsbildend auf. Umgekehrt ist das Verhältnis in der nordalpinen Gosau. Hier findet sich in allen Gesteinen ein starker terrigener Einschlag. Viele Gesteine, wie z. B. die in der Hippuriten-Korallenfazies vorherrschenden Mergel und Tone, sind rein terrigene Sedimente. Hier treten die Hippuriten als ausschließliche Riffbildner auf¹¹⁾.

Ein steter Begleiter der Hippuriten ist die pachyodonte Muschel *Plagioptychus aguillonii* d'Orb., die durch eine beacht-

¹¹⁾ Der Gegensatz in der Sedimentbeschaffenheit zwischen nord- und südalpiner Rudistenfazies erklärt sich seinerseits wieder aus dem Ablauf der orogenetischen Vorgänge. Die vorgosauische Gebirgsbildung führt zur Ablagerung terrigener Sedimente in den nördlichen Randmeeren der alpinen Geosynklinale. Die Hauptphase der Orogenese in den Dinariden setzt später ein; wir finden daher noch eine vorwiegend kalkige Sedimentation in der Oberkreide der Südalpen. In den Nordalpen fand die letzte Ablagerung mächtiger Kalke im Oberjura statt.

liche Veränderlichkeit der Schalenform gekennzeichnet ist. Einzelne lebende, breitausladende Formen der Mergelfazies beschrieb Reuss als *Plagioptychus exogyra*. In den Hippuritenriffen treten in der Regel Typen mit mehr minder kegelförmiger Unterschale auf.

Neben kleinen A u s t e r n, die auf großen Hippuriten bisweilen angeheftet sind, erscheint die Bohrmuschel *Lithodomus alpinus* Zitt. als häufiger Begleiter der Hippuriten. Es finden sich Bohrlöcher von *Lithodomus* und *Gastrochaena* z. B. in den dicken Schalen des *H. oppeli* von Einöd und der Traunwandalm. Ich sammelte in Grünbach ein Exemplar von *Lithodomus alpinus*, das sich in den Siphonalpfeiler von *H. gosaviensis* eingebohrt hatte. Massenhaft stecken diese Bohrmuscheln in den Korallenstöcken der Hippuriten-Korallenfazies der Traunwandalm. *Lithodomus* ist die einzige Bivalve, die uns hier bezüglich des Lebensraumes genauere Schlüsse gestattet. Die rezenten Formen sind bisher nur im küstennahen Seichtwasser festgestellt worden¹²⁾, und es liegt kein Grund vor, für die fossilen Lithodomen andere Verhältnisse anzunehmen.

Den wichtigsten Bestandteil der Begleitfauna der Hippuriten stellen die zahlreichen Korallen der Gosauschichten. Ein großer Teil der aus dem Nefgraben bekannten reichen Korallenfauna entstammt der Hippuriten-Korallenfazies dieser Lokalität. Auf der Traunwandalm, im Paß-Gschüttgraben u. a. Orten treten gemeinsam mit den Hippuriten größere Korallenfaunen auf. Die gemeinsame Besiedlung eines Lebensraumes durch Hippuriten und Korallen ist durch verschiedene Beobachtungen zu belegen. Ich verweise nur auf ein Exemplar von *H. oppeli* aus Einöd bei Baden, das mit einem Korallenstock in einer Weise verwachsen ist, die eindeutig beweist, daß sowohl Hippurit als auch Koralle gleichzeitig gelebt haben (Paläont.- und Paläobiolog. Institut d. Universität Wien). — Über Biologie, besonders aber über Ökologie der Gosau-Korallen existieren keinerlei eingehende Beobachtungen. Die von Felix (1908, l. c.) gebrauchte Bezeichnung „Riff“ für die Korallenmergel der Gosau erscheint sowohl vom biologischen wie geologischen Standpunkt völlig unange-

¹²⁾ Hierüber verdanke ich auch Herrn Prof. Dr. C. Cori eine freundliche Mitteilung.

bracht. — Bezüglich der Vergesellschaftung von Korallen und Hippuriten ist eine allgemeine Beobachtung hier festzuhalten. Korallen treten nicht nur in der Hippuriten-Korallenfazies, sondern auch in den Hippuritenriffen auf. Es lassen sich für beide Fazies charakteristische Typen unterscheiden. In der Hippuriten-Korallenfazies finden sich massenhafte Stock- und Einzelkorallen, während in den Hippuritenriffen nur dünnästige und reich verzweigte Formen vorkommen. Ich nenne hier die ästigen Korallen aus dem *H.-sulcatus*-Riff in Brandenburg, aus dem *H.-sulcatus*-Riff von Gams und das Auftreten von *Astrocoenia ramosa* E. et H. in den Hippuritenriffen der Gosau. Während sich ästige Korallen auch in der Hippuriten-Korallenfazies finden (z. B. Traunwandalm) fehlen plumpe Stockformen in den Hippuritenriffen praktisch vollkommen.

Das Vorkommen von stockbildenden Korallen gewährt wohl die besten Schlüsse auf die bathymetrischen Verhältnisse dieses Lebensraumes. Der Charakter dieser Fazies als Seichtwasserbildung (bis zu etwa 40 m Tiefe) ist damit erwiesen.

Die spärlichen Bewüchse von Hydrozoen, Serpuliden und Bryozoen auf Hippuriten seien nur der Vollständigkeit halber erwähnt.

Wichtiger ist das Auftreten des Ätzwammes *Vioa*, dessen Spuren zu den häufigsten Erscheinungen aller Hippuritenvorkommen gehören. Es gibt fast keinen Hippuriten, abgesehen von Stücken aus dem Innern einer Kolonie, der nicht deutlich die Spuren von *Vioa* aufweist. Dieser Schwamm ist ein charakteristischer Bewohner des Seichtwassers, kommt aber vereinzelt auch in größeren Tiefen vor. Auch als biologischer Zerstörungsfaktor der Hippuritenriffe ist das massenhafte Vorkommen dieser Spongie von Wichtigkeit (siehe unten!).

Während Gasteropoden in der Begleitfauna keine nennenswerte Rolle spielen, finden sich Brachiopoden in der Hippuriten-Korallenfazies bisweilen ziemlich häufig (z. B. Traunwandalm). Die wichtigsten Formen sind *Rhynchonella compressa* Lmk. und *Waldheimia tamarindus* Sow.

Die Reste regulärer Echiniden bilden einen beständigen Teil der Begleitfauna der Hippuriten. Spärliche Reste, besonders Stacheln, konnten fast in allen Vorkommen gesammelt werden. Die Seltenheit dieser Echinidenreste scheint vor allem in

den ungünstigen Erhaltungsbedingungen begründet zu sein. Relativ häufig sind Stacheln der Gattung *Stereocidaris*, von der auch ein gut erhaltener Gehäuserest aus einer Hippuriten-Korallenfazies des Mühlbachgrabens bei Brandenberg (Tirol) vorliegt¹³). Außerdem seien noch Reste von *Acrosalenia* sp. von der Traunwandalm (b. Rußbach, Salzb.) und aus Grünbach (N.-Ö.) angeführt.

Anhangsweise erwähne ich das an manchen Orten (z. B. der Hippuriten-Korallenfazies von Brandenberg und der Traunwandalm) häufige Vorkommen von Kalkalgen in Form von Überzügen und kleinen Knollen („*Lithothamnium gosaviense* Rothpletz“). *Lithothamnium* und *Lithophyllum* haben ihre Hauptverbreitung im Seichtwasser, es gehen einzelne Lithothamnienbestände aber auch in größere Tiefen hinab¹⁴).

Diese Analyse der Begleitfauna zeigt zunächst das auffällige Fehlen ganzer Gruppen, von denen man erhaltungsfähige Reste erwarten könnte. Krustazeen und Asterozoen fehlen vollkommen. Gasteropoden treten gänzlich zurück. *Patella*, deren Vorkommen Klinghardt aus den Rudistenbildungen von Maniago beschreibt, fehlt in der Gosau überhaupt. Die bathymetrische Stellung des Lebensraumes der Hippuriten ist auf Grund der Begleitformen mit einer maximalen Tiefe von etwa 40—50 m abzugrenzen. Für einen Standort der Hippuriten innerhalb der Gezeitenzone lassen sich mit Hilfe der Fauna keine Beweise erbringen.

II. Die Biologie der Austern und die sich hieraus ergebenden Schlüsse auf den Lebensraum riffbildender Hippuriten.

Abgesehen von den Untersuchungen der Fauna, ermöglicht noch der Vergleich mit rezenten sessilen Bivalven gewisse Schlüsse auf den Lebensraum der Hippuriten. Obwohl bei den Austern von einer Riffbildung, wie man sie von den Hippuriten kennt, nicht gesprochen werden kann, glaube ich doch in biologischer Hinsicht manche Ähnlichkeiten zwischen den beiden Muscheln annehmen zu dürfen. — Die Tatsache, daß die Rudisten,

¹³) Geol. Institut der Universität Innsbruck. Für die Erlaubnis, dieses Stück untersuchen zu dürfen, spreche ich Herrn Prof. Dr. R. v. Klebelsberg meinen Dank aus.

¹⁴) Nach einer freundlichen Mitteilung von Prof. Dr. Schiller, Wien.

besonders die Hippuriten, Riffe bilden, ließ es naheliegend erscheinen, für die riffbildenden Formen einen ähnlichen Lebensraum und ähnliche Standortverhältnisse, wie für Korallenriffe, anzunehmen. Klinghardt spricht daher stets von einem Einfluß der „Brandung“ auf die Schalenform usw. und rekonstruiert den Lebensraum der Radioliten¹⁵⁾ innerhalb der Gezeitenzone. Einen so weitgehenden Vergleich zwischen der Riffbildung durch Rudisten und Korallen halte ich für unmöglich. Während das Wachstum eines Korallenriffes vorwiegend durch die ungeschlechtliche Vermehrung der Einzelindividuen vor sich geht, die von der Wasserbewegung nicht beeinträchtigt werden kann, sind die Bivalven ganz auf die geschlechtliche Fortpflanzung angewiesen. Freilich ist auch bei den Korallen die geschlechtliche Vermehrung für die horizontale Verbreitung der Arten von großer Bedeutung. Es zeigt sich aber, daß die Planula-Larve in ganz bestimmten Gebieten besonders häufig zum Ansatz kommt, und daß dies keineswegs die Stellen heftigster Wasserbewegung sind (Stephenson 1933, l. c.). So wird auch das Entstehen der Gezeitenkanäle im Riff damit erklärt, daß die Wasserbewegung der regelmäßigen Gezeitenströme ein Festsetzen der Korallenlarven verhindere (Andrée 1920, l. c.). Es scheint demnach auch bei den Riffkorallen ein gewisser Einfluß der Wasserbewegung auf den Ansatz der Larven stattzufinden. Zum Vergleich mit den riffbildenden Hippuriten aber müssen selbstverständlich sessile Bivalven herangezogen und ihr Verhalten gegenüber der Wasserbewegung untersucht werden. Wie schon erwähnt, verfügt man bezüglich der Biologie der Austernlarven über eine Reihe konkreter Beobachtungen. Unter Austernbänken versteht man ausgedehnte Flächen im Seichtwasser, die durch das häufige Auftreten der Austern ausgezeichnet sind, wobei aber die einzelnen Individuen oft ziemlich weit voneinander entfernt liegen. Bankbildung in dem Sinne, daß ein Individuum am anderen sitzt, tritt nur vereinzelt auf. Es ist nun von wirtschaftlichem Interesse, die Bedingungen, die zur Bildung einer Austernbank führen und dem Ansatz junger Tiere förderlich sind, festzustellen. Die diesbezüglichen Untersuchungen brachten verschiedene Beobachtungen, die im Hinblick auf die Lebensraumfrage der Hippuriten

¹⁵⁾ (1931 l. c.) das Lebensbild zeigt auch einen großen Hippuriten.

von Wichtigkeit scheinen. Zunächst stellt sich heraus, daß die Austernbrut nicht, wie man früher vielfach annahm, kurz nach dem Ausschwärmen vom Muttertier schon zum Ansatz gelange. Für die Nordsee-Austern wurde ein planktonisches Stadium in der Dauer von 9 bis 14 Tagen ermittelt (R. Kändler, 1928, l. c.). Während dieser Zeit sind nun die Larven den verschiedenen Umweltseinflüssen besonders ausgesetzt. Untersuchungen hierüber brachten das interessante Ergebnis, daß die Austernlarven gegenüber heftiger und ständiger Wasserbewegung empfindlich sind (R. Kändler 1928, l. c.). Es wurde dies auch durch Laboratoriumsversuche bestätigt. Kändler führt den Brutausfall nach Sturmperioden im Hochsommer auf den schädigenden Einfluß der Wasserbewegung zurück. An den amerikanischen Austern wurde festgestellt, „daß die Larven von *Ostrea virginica* in Milford Harbour nur kurze Zeit während des Stauwassers schweben, zur Zeit aber, wo stärkerer Strom läuft, auf dem Grunde des Meeres liegen. Auf diese Weise können Ebbe- und Flutstrom die Larven nicht über ein größeres Gebiet verstreuen, sondern die Larven einer Bank kommen auch wieder auf dieser Bank zum Ansatz“ (Hagmaier u. Schubert, 1930, l. c.) Für die nordfriesischen Austernbänke wird diese Beobachtung nicht bestätigt, doch betont Kändler, daß sich Wasserbewegung und Strömungen ungünstig auswirken, „wenn die in einem Bezirke erzeugte planktonische Brut nicht in der Nähe bleibt, sondern zerstreut und vor dem Abschluß ihrer planktonischen Entwicklung in die offene See entführt wird oder an Stellen gelangt, auf welchen sie sich nicht weiter entwickeln kann“ (Hagmaier u. Kändler 1927, l. c.).

Wenn man auch diese an Austern gemachten Beobachtungen keineswegs direkt auf die Rudisten übertragen darf, so ergeben sich doch für die Biologie und Lebensraumfrage der riffbildenden Hippuriten einige wesentliche Gesichtspunkte. Auch für die Rudisten muß ein freilebendes, planktonisches Larvenstadium angenommen werden, wobei allerdings die Anheftung infolge der höheren Wassertemperatur schon nach einem kürzeren Zeitraum erfolgt sein kann, als bei den Austern¹⁶⁾. Für den Le-

¹⁶⁾ Bei den Austern erfolgt die Anheftung bei höherer Wassertemperatur früher, d. h. es verkürzt sich in warmen Sommern die planktonische Schwärmzeit der Austernlarven (R. Kändler, 1928 l. c. pag. 17 u. a. O.).

bensraum der Hippuriten aber kommt auf keinen Fall die „Brandung“ oder heftig bewegtes Wasser in Frage. Die Riffbildung durch Muscheln, wo auf engem Raum tausende Individuen zur Anheftung kommen, ist wohl nur so zu verstehen, daß die auf einem Riff produzierten Larven auch auf diesem Riff zum Ansatz gelangten. Dies kann aber nur in relativ ruhigem Wasser der Fall gewesen sein, denn es ist denkbar, daß sich eine einzelne Larve in der Brandung an geschützter Stelle festzusetzen vermag, daß es aber dort zu einer Riffbildung kommen kann, erscheint wohl unmöglich.

Es ist jetzt noch die Frage zu erörtern, ob zwischen den einzelnen Hippuritenriffen durch Meeresströmungen gewisse Beziehungen bestanden, sodaß die Larven des einen Riffes auf einem anderen sich festhefteten, wie dies H a g m a i e r für manche Austernbänke vermutet. Dagegen sprechen aber außer den oben erwähnten noch andere Gründe. Wenn man z. B. das Becken von Gosau von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, so zeigt es sich, daß die einzelnen Hippuritenriffe verschiedene faunistische Zusammensetzung aufweisen; ganz abgesehen davon, daß die genaue geologische Gleichalterigkeit dieser Riffbildungen noch nicht erwiesen ist. Ein weiteres Beispiel bildet das von *H. tirolicus* aufgebaute große Riff am Paß-Gschütt bei Gosau. Es ist dies die einzige Riffbildung dieses Hippuriten in den ganzen Nordalpen. Wenn man auch annehmen muß, daß manches *H. tirolicus*-Riff der Abtragung zum Opfer gefallen sein mag oder derzeit nicht aufgeschlossen ist, so spricht dieses Beispiel doch sehr gegen die Wahrscheinlichkeit eines „biologischen Zusammenhanges“ zwischen den einzelnen Hippuritenriffen.

Aus diesem Vergleich zwischen bankbildenden Austern und Hippuriten ergibt sich für die Hippuritenriffe ein Lebensraum inmäßig bewegtem Wasser.

III. D e r L e b e n s r a u m .

In den vorhergehenden Abschnitten wurde der Versuch unternommen, über die bathymetrischen Verhältnisse und die Wasserbewegung im Lebensraum der Hippuriten einige Anhaltspunkte zu gewinnen. Das Lebensbild dieser Fazies soll hier durch eine Reihe von Beobachtungen und Vergleichen ergänzt werden.

Betrachten wir zunächst die Stellung der hippuritenführenden Bildungen zu den angrenzenden Fazies der Gosauschichten. Soweit sich hierüber Beobachtungen anstellen ließen, sind es fast stets Gebiete feinerer terrigener Sedimentation, welche den Hippuritenriffen benachbart sind. Oft gehen Riffbildungen — wie z. B. die *Batolites*-Riffe bei Gosau — in die mergelige Hippuriten-Korallenfazies über. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch im Mühlbachgraben bei Brandenberg (Tirol). Konglomerate treten gewöhnlich nur im Hangenden oder Liegenden auf. Nirgends treffen wir Hippuriten in Sedimenten der Brandung. Brandungsbreccien sind u. a. durch den Straßenbau an der Hohen Wand (N.-Ö.) aufgeschlossen und sind, abgesehen von vereinzelt Brachiopodennestern, sehr fossilarm (Bohrspuren von *Lithodomus*, *Gastrochaena*, *Vioa*).

Auch diese Tatsachen sprechen gegen einen Standort der Hippuriten in unmittelbarer Küstennähe.

Wie schon weiter oben ausgeführt wurde, fehlen in den Gosauschichten Riffbildungen durch Korallen (siehe pag. 85, 106). Eine ähnliche Beobachtung teilt Klinghardt (1929, l. c.) mit: „So haben z. B. in dem Steinbruch von Poffabro bei Maniago in Friaul die Rudisten fast alle Korallen verdrängt. In der Gosau beobachtete der Verfasser (Klinghardt) entweder Rudisten oder Korallen, aber fast nie beide in derselben Bank.“ Hinsichtlich der Gosauschichten stimmen die Ausführungen Klinghards nicht vollkommen, denn das Zusammenvorkommen von Korallen und Hippuriten ist für eine weitverbreitete Fazies der Gosaubildungen bezeichnend. Doch hat die an gleicher Stelle geäußerte Annahme, daß die Korallen von den Hippuriten aus ihrem Lebensraum verdrängt wurden, insoferne große Wahrscheinlichkeit, als die Hippuriten anscheinend durch ihre Anpassungen an die terrigenen Ablagerungsräume der Oberkreide den empfindlicheren Riffkorallen überlegen waren (vergl. pag. 85). Aber auch die Wachstumsgeschwindigkeit der Hippuriten scheint im allgemeinen größer gewesen zu sein als die der Korallen. Fast in allen Hippuritenriffen kann man in einzelnen Hohlräumen ästige Korallen finden, die hier neben den Riffbildnern nur kümmerliche Dimensionen erreichten. Schon die Tatsache, daß nur noch die raschwüchsigen, verästelten Formen vorkommen, während

plumpe, stockbildende Arten durchaus fehlen, weist darauf hin, daß sich hier nur jene Formen ansiedeln konnten, die mit dem Wachstum der Hippuriten Schritt halten konnten. Eine bezeichnende Koralle der Hippuritenriffe ist u. a. *Astrocoenia ramosa* E. H. (z. B. Paß-Gschütt bei Gosau). Diese Art ist deshalb von besonderem Interesse, weil sie bezüglich ihrer Wuchsform mit der rezenten Riffkoralle *Montipora ramosa* weitgehende Ähnlichkeit besitzt. Nach neueren Untersuchungen von Stephenson (1933, l. c.) sind wir über die Wachstumsverhältnisse der Korallen genauer unterrichtet und es ergibt sich daraus für viele ästige Korallen eine erstaunliche Größenzunahme während einer relativ kurzen Beobachtungszeit. So hatte eine kleine Kolonie von *Montipora ramosa* innerhalb 30 Wochen ihre Größe ungefähr verdreifacht. Wenn auch das Wachstum nach den Angaben von Stephenson nicht immer ein gleichmäßiges ist, bisweilen aussetzt und sich an alten Kolonien verlangsamt, gibt dieses Beispiel¹⁷⁾ doch eine beiläufige Vorstellung, mit welchen Wachstumsgeschwindigkeiten man im Lebensraum der Hippuritenriffe zu rechnen hat. Die enorme Querbödenbildung riffbildender Hippuriten ist ebenfalls durch rasches Höhenwachstum zu erklären (Abb. 10/4).

In der Hippuriten-Korallenfazies herrschen hingegen die breitausladenden Einzelformen unter den Hippuriten vor und nur in den Kolonien des *H. gosaviensis* scheint ein schnelleres Wachstum stattgefunden zu haben. Bezeichnend für diesen Lebensraum sind die zahlreichen Einzelkorallen (bes. *Cyclolites!*) und klei-
nwüchsige Stockkorallen. Es scheinen hier ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, wie in den Zlambachmergeln der alpinen Ob. Trias. Frech (1890, l. c.) erklärte die Entstehung dieser Korallenmergel durch feine terrigene Sedimentation, welche zu wiederholtenmalen junge Korallensiedlungen erstickte. Wahrscheinlich sind auch im Gosaumeer die Einflüsse der terrigenen Sedimentation nebst anderen noch ungeklärten Ursachen für die Kleinheit der Stockkorallen ausschlaggebend gewesen. Rezente Sedimente mit erstickten Korallenansiedlungen beschreibt Slui-

¹⁷⁾ Es kann natürlich nicht daran gedacht werden, irgendwelche zahlenmäßige Angaben auf die Gosaukorallen zu übertragen.

ter (1890, l. c.) aus der Javasee. Es handelt sich hier um das Material vulkanischer Aschenregen¹⁸⁾.

In engem Zusammenhang mit den Standortsverhältnissen steht die Ursache des Absterbens der Hippuritenriffe. — Zunächst sei hier noch auf die *Vioa*-Bewüchse verwiesen, die an der Zerstörung der Hippuritenriffe auch einen Anteil haben. Die ungeheure Verbreitung dieses Bohrschwammes in allen alpinen Hippuritenvorkommen macht es sehr wahrscheinlich, daß er sich vielfach bereits in den Schalen lebender Tiere angesiedelt hat. Es ist nun bekannt, daß starke *Vioa*-Bewüchse bei Austern den Tod des Tieres herbeiführen („Pfefferkuchenkrankheit“), obwohl die Bohrgänge niemals den Weichkörper der Muschel erreichen. Bei den Hippuriten wird vorwiegend die Kalzitschichte von *Vioa* angegriffen, bisweilen reichen die Bohrgänge auch tief in die Innenschichte. Es ist bemerkenswert, daß meiner Beobachtung nach die poröse Außenschichte („Hohlprismenschichte“) der Radiolitiden von *Vioa* gemieden wurde.

Wie aus dem Bestand der Begleitfauna hervorgeht, ist *Vioa* wohl als der einzige Feind der Hippuriten anzusehen. Von Seesternen, Krebsen, Raubschnecken, den typischen Muschelräubern fehlt bisher jede Spur.

Die häufigste Todesursache der alpinen Hippuritenriffe waren aber zweifellos plötzliche Veränderungen der Standortbedingungen, die ihrerseits wieder durch Schwankungen der Strandlinie im Verlauf orogenetischer Vorgänge verursacht wurden. Während sich derartige Veränderungen in den landfernen Lebensräumen kaum auswirkten, sind die Seichtwasserbildungen der Gosau durch große Mannigfaltigkeit und raschen Wechsel der Fazies ausgezeichnet. Vielfach treten im küstennahen Gebiet brackische Standortverhältnisse auf. Auf Grund meiner Beobachtungen bin ich zur Überzeugung gelangt, daß der Brackwasser-einfluß in den Seichtwassergebieten des Gosaumeeres viel ausgehnter war, als man dies gewöhnlich anzunehmen pflegt. Außer den kohleführenden Schichten sind nunmehr auch andere Bildungen der Gosau mit großer Wahrscheinlichkeit als Ablagerungen brackischer Lebensräume anzusehen. Dies gilt zunächst für ge-

¹⁸⁾ Vergl. auch die Kleinformen der südalpinen Pachycardientuffe und der Mergel von St. Cassian.

wisse fossillere Konglomerate, besonders wenn sie exotische Gerölle führen, deren fluviatile Herkunft in einem Falle als erwiesen gelten kann. Es sind dies die abgerollten Windkanter in den Konglomeraten der Gosau von Einöd, N.-Ö. (Ampferer 1916, l. c.). Vor allem aber sind die Actaeonellen- und Nerineenbänke hier anzuführen¹⁹⁾. Die Actaeonellenschichten bezeichnete schon Zittel (1881, l. c.) als brackisch; in gleicher Weise gilt dies auch für die Nerineenbänke. Verschiedene Gründe sprechen für diese Behauptung: 1. Actaeonellen wie Nerineen bilden mächtige Gesteinsbänke, die ausschließlich aus ihren Schalen aufgebaut sind. Zweifellos handelt es sich um Lebensräume des Seichtwassers, denn nur hier ist das zur Ernährung derartiger Massen nötige Plankton (wohl Phytoplankton) vorhanden. Welche Einflüsse aber waren maßgebend, daß diese Gebiete von allen typischen marinen Seichtwasserbewohnern, wie Korallen, Rudisten usw. vollkommen geräumt wurden? Es ist naheliegend, verminderten Salzgehalt des Wassers als Ursache anzunehmen. 2. Die große Variabilität in der Gehäuseform bei *Actaeonella* und den Gosau-Nerineen erinnert an das ähnliche Verhalten vieler brackischer Gasteropoden. 3. Das Auftreten in sicher nichtmarinen Bildungen: Actaeonellen in den kohleführenden Sandsteinen von Grünbach, N.-Ö., Nerineen, Actaeonellen und Omphalien gemeinsam mit Süßwassermollusken (*Tanalia pichleri* Hörn. *Melania* usw.) in den Kohlen am Triftsteig bei Brandenberg, Tirol. Die Kohlen mit Süßwasserschnecken der Neualpe bei Rußbach, Salzburg, sind in Nerineenkalke eingelagert (Stoliczka 1859, l. c.). Schließlich beschreibt Repelin (1902, l. c.) eine *Nerinea* (*N. doncieuxi* Rep.) aus brackischen Schichten des französischen Cenomans²⁰⁾.

Wir haben also unter den Seichtwasserablagerungen der Gosauschichten mit einer Reihe nicht mariner Bildungen zu rechnen.

Nun finden wir bei fast allen gut aufgeschlossenen Hippuritenriffen im unmittelbaren Hangenden des Riffes Konglome-

¹⁹⁾ Auch die *Cerithiidae* der Gosau und ihr Vorkommen wären noch nach faziologischen Gesichtspunkten zu untersuchen.

²⁰⁾ Es soll hier nicht behauptet werden, daß der Fund einer vereinzelt *Actaeonella* oder *Nerinea* schon als Beweis für den brackischen Charakter dieser Bildungen zu gelten hätte, nur das massenhafte Auftreten läßt auf brackischen Standort schließen. *Actaeonella* und *Nerinea* waren offenbar euryhaline Formen.

rate, Actaeonellen- oder Nerineenbänke. Als Beispiele seien hier angeführt: Das *H. sulcatus*-Riff der Kreutalm bei Brandenberg (Tirol) und in der Gams bei Hieflau (Stmk.), die Riffe des *H. tirolicus* am Paß-Gschütt bei Gosau (O.-Ö.) und des *H. gosaviensis* bei Grünbach (N.-Ö.²¹). Klinghardt beschreibt ähnliche Verhältnisse an einem Riff von Isona (Katalonien). Es kann hier kaum einem Zweifel unterliegen, daß der Eintritt brackischer Standortsverhältnisse das Absterben dieser Riffe herbeigeführt hat.

Oft treten auch im Liegenden der Hippuritenriffe kohleführende Schichten und Actaeonellenbänke auf: Kreutalm/Brandenberg, Gams. Hier folgen brackische, marine und wieder brakische Bildungen übereinander, Verhältnisse, die wohl nur durch wiederholte Schwankungen der Strandlinie zu erklären sind.

Zusammenfassend kann man den Lebensraum der nordalpinen Hippuriten in folgender Weise charakterisieren:

Die Verbreitungstiefe der Hippuriten ist mit etwa 50 m zu begrenzen. Für die Riffbildung ist eine wesentlich geringere Tiefe anzunehmen. Die Hippuriten-Korallenfazies stellt einen Raum geringer Wasserbewegung und ziemlich rascher, feiner Sedimentation dar. Als Typus dieser Fazies sind u. a. die Vorkommen des Nefgrabens und des Windbachgrabens bei Rußbach (Salzb.) aufzufassen, die auf Untiefen der küstenferneren Schlammgründe gebildet wurden (vergl. pag. 74). Oft aber grenzt die Hippuriten-Korallenfazies unmittelbar an den küstennahen Lebensraum der Riffe (vergl. pag. 90). Für die Hippuritenriffe ist eine stärkere Wasserbewegung anzunehmen, da anders die Versorgung derartiger Massen sessiler Organismen mit Nahrungsplankton

²¹) Vergl. pag. 75.

Text zu Abb. 9.

1. Ausschnitt aus dem *H. tirolicus*-Riff am Paß Gschütt („Brunstloch“) bei Gosau, O.-Ö. Der Stiel des Hammers ist etwa 45 cm lang.
 2. *Hippurites (Batolites) tirolicus* Douv. Frühe Jugendform an den alten Individuen einer halbkugeligen Kolonie angeheftet. Siehe pag. 90. nat. Gr.
 3. „Liegeformen“ von *Hippurites (Vaccinites) gosaviensis* Douv. Traunwandalm b. Rußbach, Salzburg. Vergl. Abb. 6. etwa $\frac{2}{3}$ nat. Gr.
- Originale zu 2. u. 3. im Paläontologischen und Paläobiologischen Institute der Universität Wien.

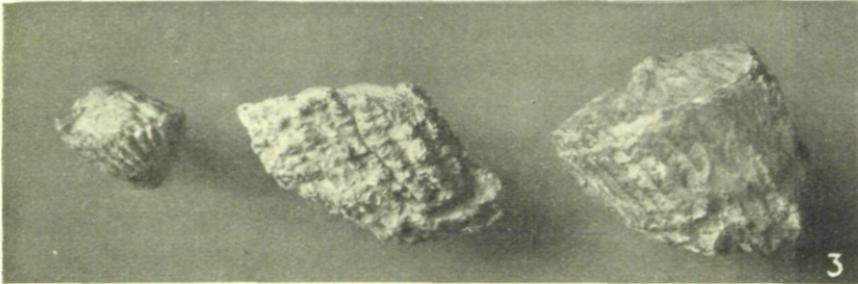
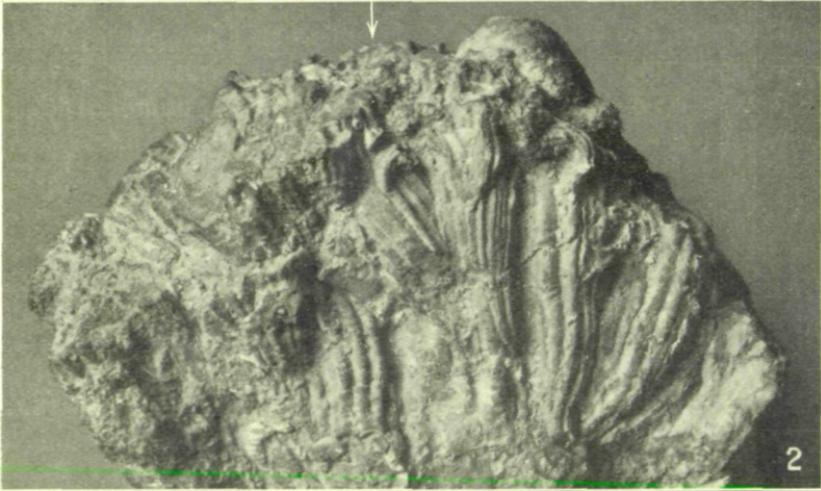
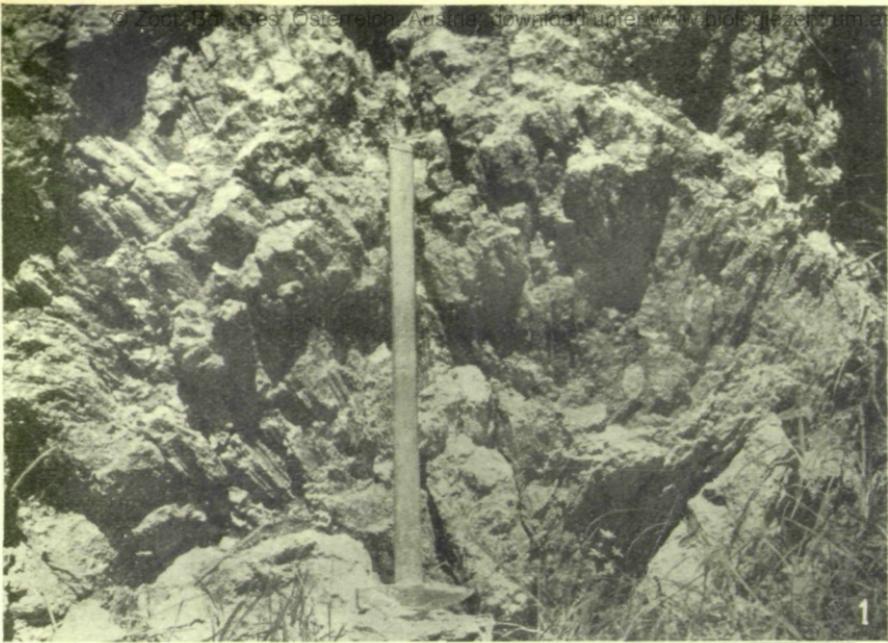


Abb. 9.

kaum denkbar wäre. Ein Standort im heftig bewegten Wasser der Brandung ist allerdings ausgeschlossen. Charakteristisch für diesen Lebensraum ist das rasche Wachstum, das aus den Merkmalen der Wuchsform der Hippuriten und der begleitenden Korallen zu erschließen ist. Es ist wohl möglich, daß große Riffe bis in die Gezeitenzone emporgereicht haben, doch ist dies vorerhand durch keinerlei Beobachtung zu belegen.

Obwohl in den letzten geologischen Arbeiten über die Gosau zum Teil andere Anschauungen vertreten werden, möchte ich doch, den wohlbegründeten Ausführungen von Kockel (1922, l. c.) folgend, eine reichgegliederte Riasküste des Gosaumeeres am Nordrand der Alpen annehmen. Buchten, geschützt vor heftiger Wasserbewegung, waren der Standort der Hippuritenriffe. An den offenen Küsten arbeitete eine starke Brandung, die sich in der Beschaffenheit mächtiger Konglomerate und Breccien dokumentiert: „das Werk eines oft sturmbelegten Meeres“ (Kerner-Marilaun 1934, l. c.). Es ist leicht vorstellbar, daß geringe Verschiebungen der Strandlinie für die landnahen Lebensräume der Hippuriten das Eintreten brackischer und limnischer Standortbedingungen und damit das Absterben der marinen Rudisten zur Folge haben konnten. Es sei hier nochmals auf die fluviatile Komponente in manchen Gosaukonglomeraten und das lokale Auftreten von Süßwasserfaunen verwiesen.

Text zu Abb. 10.

1. Gruppe des riffbildenden *Hippurites (Batolites) tirolicus* Douv. Paß Gschütt („Gschöpfalfen“) bei Gosau, O.-Ö. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.
2. Extrem breite Einzelform von *Hippurites (Vaccinites) oppeli* Douv. Korallenmergel von Einöd bei Baden, N.-Ö. Zu beachten ist die weitausladende Antisiphonalseite mit der Liegefläche. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.
3. Schlangenförmiger, langgestreckter Typus aus der Gruppe des *H. oppeli* und *H. inaequicostatus*. Derartige Formen sind wahrscheinlich nicht aufrecht, sondern liegend gewachsen. Randaagraben bei Rußbach, Salzburg. Vergl. pag. 98. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.
4. Querbödenbildung bei riffbildenden Hippuriten. Längsschnitt durch eine Riffkolonie von *Hippurites (Vaccinites) sulcatus* Defr. Brandenburg, Tirol. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

Originale im Paläontologischen und Paläobiologischen Institute der Universität Wien.

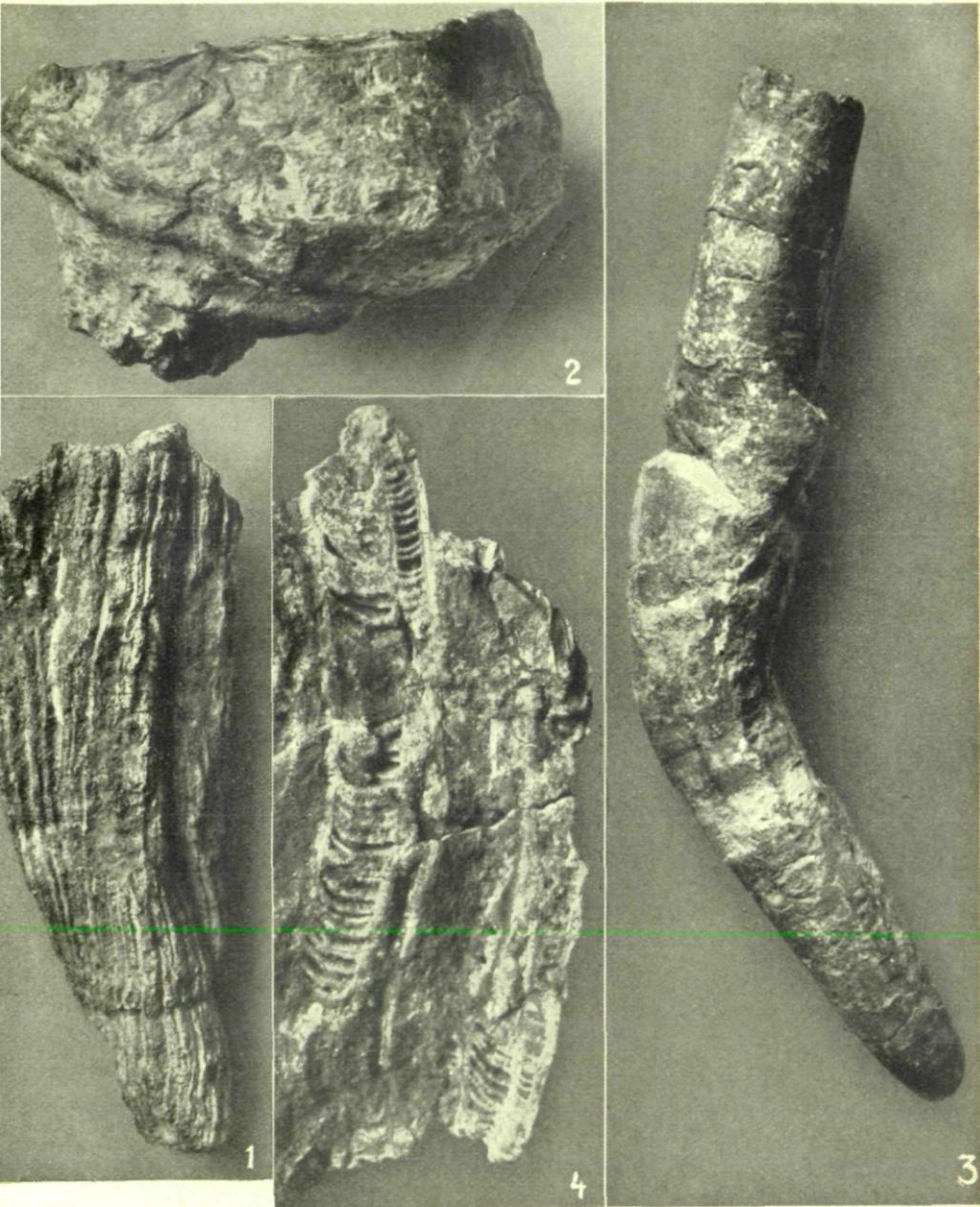


Abb. 10.

Zusammenfassung.

Unter den nordalpinen Hippuritenvorkommen sind zwei Fazies zu unterscheiden: Hippuritenriffe und Hippuriten-Korallenfazies. Daneben treten noch Hippuriten- (bezw. Rudisten-) Trümmergesteine auf, die aus zerstörten Riffen usw. entstanden und als parautochthone Vorkommen zu bezeichnen sind. Die Untersuchungen über den Erhaltungszustand der Hippuriten ergaben, daß die Innenschichte der Schale in gewissen mergeligen Gesteinen noch als Aragonit häufig erhalten ist.

Riffe und Hippuriten-Korallenfazies sind durch charakteristische Wuchsformen ausgezeichnet. Bei allen riffbildenden Hippuriten lassen sich gemeinsame Merkmale feststellen. Für die Hippuriten-Korallenfazies ist die plumpe Einzelform — typisch vertreten durch *H. oppeli* — bezeichnend. Hippuriten, welche in beiden Fazies vorkommen, zeigen jeweils auch die entsprechenden Merkmale der Wuchsform (z. B. *H. sulcatus*). Der Deckelsiebapparat der Hippuriten wird als Filtervorrichtung zur Reinigung des durch terrigene Substanzen verunreinigten Atemwassers gedeutet. Die verschiedene Form des Deckels bei Riff- und Einzelform ist durch diese Funktion des Siebapparates bedingt.

Die meist hornförmig gekrümmte Gestalt der Einzeltypen erklärt sich aus der ontogenetischen Entwicklung dieser Hippuriten. Bei den sog. „Liegeformen“ erfolgte eine ähnliche Verankerung im Sediment, wie sie Zeuner für die Gryphäen nachgewiesen hat. Zur Ontogenese des riffbildenden *H. tirolicus* konnte ein sehr frühes Jugendstadium beigebracht werden. Für gewisse extrem schlangenförmige Typen scheint ein „kriechendes“ Wachstum im Sinne von G. Richter sehr wahrscheinlich. Torsionserscheinungen der Unterschale sind durch Verlagerung der Siphonalzonen zu erklären.

Der Lebensraum der Hippuriten liegt im Seichtwasser und ist durch die maximale Verbreitungstiefe der Hippuriten von etwa 50 m bathymetrisch begrenzt. Wie aus der unmittelbaren Begleitfauna der Hippuriten hervorgeht, handelt es sich stets um rein marine Bildungen. Für die Riffbildung kommen geringere Tiefen in Frage. Die Hippuriten-Korallenfazies scheint vielfach gegenüber den Riffen die bathymetrisch tiefere Bildung darzu-

stellen. Der Lebensraum der Hippuriten lag außerhalb der stark bewegten Brandungszone.

Als Grund für das Absterben der Hippuritenriffe ist in erster Linie das Eintreten brackischer Standortverhältnisse anzusehen. Auch die Nerineenbänke der Gosau sind Brackwasserbildungen. Starke *Vioa*-Bewüchse scheinen ebenfalls den Tod der Hippuritenbänke herbeigeführt zu haben.

Nur ein kleiner Ausschnitt aus dem großen Kreis biologischer Fragen, welche die Rudisten und Hippuriten im besonderen betreffen, konnte in dieser Arbeit erörtert werden. Durch die Beschränkung der Untersuchungen auf ein abgegrenztes Arbeitsgebiet — die Gosaubildungen der nördlichen Kalkalpen — treten bestimmte Fragen in den Vordergrund, während andere hier von vorneherein als unlösbar erscheinen. Ich denke hier vor allem an Studien über die Funktion des Schloßapparates usw., die am alpinen Material kaum durchführbar sind. Gerade diese Verhältnisse bedürfen ja im Hinblick auf ihre besondere Bedeutung für die Systematik der Hippuriten einer näheren Untersuchung; aber der Erhaltungszustand der Gosau-Hippuriten gestattet nicht die hierzu notwendigen Präparationen der Schloßzähne und des Schalenhohlraumes.

Die Ergebnisse dieser Arbeit beruhen ausschließlich auf Beobachtungen an den nordalpinen Vorkommen selbst und am dort aufgesammelten Materiale. Vergleiche mit den Verhältnissen in anderen Verbreitungsgebieten konnten nur in beschränktem Maße durchgeführt werden, da in der betreffenden Literatur meist nur sehr dürftige diesbezügliche Angaben sich vorfinden.

Im Zusammenhang mit den biologischen Fragen der Hippuriten wurde auch eine faziologische Gliederung der Gosaubildungen in groben Umrissen versucht, die keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben kann. Es wurden nur die unmittelbar zum Lebensraum der Hippuriten in Beziehung stehenden Bildungen näher erörtert.

Trotz der erwähnten Lücken, die ja zum Teil im Material selbst begründet sind, hoffe ich mit den vorliegenden Untersuchungen im alpinen Gebiete einen weiteren Beitrag zur Biologie der Hippuriten geliefert zu haben.

Literatur.²²⁾

- Abel, O. Amerikafahrt. Eindrücke, Beobachtungen und Studien eines Naturforschers auf einer Reise nach Nordamerika und Westindien. Jena 1926.
- Abel, O. Parasitische Balanen auf Stockkorallen aus dem mediterranen Miozänmeer. *Paläobiologica* 1, Wien 1928.
- Ampferer, O. u. Ohnesorge, Th. Über exotische Gerölle in der Gosau und verwandten Ablagerungen der tirolischen Nordalpen. *Jahrb. d. Geol. R. A.* 59. Wien 1909.
- Ampferer, O. Über Kantengeschiebe unter den exotischen Geröllen der niederösterreichischen Gosauschichten. *Jahrb. d. Geol. R. A.* 66. Wien 1916.
- Andrée, K. Geologie des Meeresbodens. Bd. II. Bodenbeschaffenheit, Nutzbare Materialien am Meeresboden. Leipzig 1920.
- Douvillé, H. Essai sur la morphologie des Rudistes. *Bull. d. l. Soc. Géol. de France*, 4., Paris 1885/86.
- Dacqué, E. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921.
- Ehrenberg, K. „Über Standortsformen.“ *Verhandl. d. Zool. bot. Ges. in Wien.* 78., Wien 1928.
- Ehrenberg, K. *Pelmatzoan root-forms (fixation)*. Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol. LIX. New York 1929 a.
- Ehrenberg, K. Erhaltungszustand und Vorkommen der Fossilreste und die Methoden ihrer Erforschung. In: E. Abderhalden. *Handb. d. biol. Arbeitsmethoden*. Berlin und Wien 1929.
- Ehrenberg, K. Vorkommen der Fossilreste. In: Abel-Kyrle, *Die Drachenhöhle bei Mixnitz*. *Spelaeolog. Monogr.* 7—8. Wien 1931.
- Felix, J. Studien über die Schichten d. ob. Kreideformation in den Alpen und Mediterrangebieten. II. Die Kreideschichten bei Gosau. *Paläontographica* 54., Stuttgart 1908.
- Frech, F. Korallenfauna der nordalpinen Trias. I. Die Korallen der juvenischen Triasprovinz. *Paläontographica* 37., Stuttgart 1890.
- Hagmaier, A. Über die Fortpflanzung der Auster und die fiskalischen Austernbänke. *Wiss. Meeresunters.* herausgeg. v. d. Kommission zur wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel u. d. biol. Anst. auf Helgoland. NF. 11. Abt. Helgoland, H. 2. Kiel u. Leipzig 1916.
- Hagmaier, A. und Kändler, R. Neue Untersuchungen im nordfries. Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. *Wiss. Meeresunters.* usw. NF. 16., H. 6. Kiel u. Leipzig 1927.
- Hagmaier, A. u. Schubert, A. Untersuchungen über d. Biologie d. Auster. No. 4. Die Austernbrut im Wattenmeer. *Wiss. Meeresunters.* usw. NF. 18, H. 1., Kiel u. Leipzig 1930.

²²⁾ Dieses Verzeichnis enthält nur die in der Arbeit zitierte Literatur.

- Kändler, R. Untersuchungen über die Biologie d. Auster. No. 3. Verbreitung und Wachstum der Austernbrut im Wattenmeer. Wissenschaftliche Meeresunters. usw. NF. 17., Kiel u. Leipzig 1928.
- Kerner-Marilaun, F. Das Klimazeugnis der Gosauformation. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, Math. Nat. Kl. 143. Wien 1934.
- Klinghardt, F. I. Neue Rudistenfauna aus dem Maastrichtien von Maniago in Friaul. Greifswald 1921.
- II. Rudisten, Chamen und Ostreen. Greifswald 1922.
- III. Rudisten. Biologie und Beobachtungen an anderen Muscheln. Berlin 1931.
- IV. Rudisten. Atlas mit Beschreibung. Archiv f. Biontologie. 5., Berlin 1921.
- Über sehr frühe Entwicklungsstadien eines Rudisten. Neues Jahrb. f. Min. Geol. Pal. 60., Abt. B. Stuttgart 1928.
- Entwicklungsgleichheiten (Konvergenzen) zwischen Austern und Rudisten und die Ursachen ihrer Entstehung. Neues Jahrb. f. Min. Geol. Pal. 62., Abt. B. Stuttgart 1929.
- Das Aussterben weitverbreiteter Tiergruppen. Sitzungsber. d. Ges. Naturforschender Freunde zu Berlin 1929.
- Biologische Analyse von *Hippurites radiosus* des'Moul. Pal. Zeitschr. 12., Berlin 1930.
- Die Kreide-Tertiärgrenze und verwandte Fragen. Zeitschr. d. Deutschen Geol. Ges. 87., Berlin 1935.
- Kockel, C. W. Die nördlichen Ostalpen zur Kreidezeit. Mitt. d. Geol. Ges. in Wien. 15., Wien 1922.
- Kühn, O. Das Danien der äußeren Klippenzone bei Wien. Geol. u. Pal. Abh. NF. 17., Jena 1930.
- Leitmeier, H. u. Feigl, F. Eine einfache Reaktion zur Unterscheidung von Calzit und Aragonit. Mineralog. u. Petrogr. Mitt. 45., Leipzig 1934.
- Milovanovič, B. Paleobiološki i biostratigrafski Problemi Rudista. Rasprave Geološkog Instituta Kralj. Jugoslavije Sveska II. Beograd 1933.
- Repelin, J. Description des faunes et des gisements du Cénomaniens saumâtre ou d'eau douce du midi de la France. Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille. Géologie T. VII., Marseille 1902.
- Richter, G. Aufrecht und liegend gewachsene Hippuriten. Centralbl. f. Min. Geol. Pal. Abt. B. Stuttgart 1934.
- Rothpletz u. Simonelli. Die marinen Ablagerungen auf Gran Canaria. Zeitschr. d. Deutschen Geol. Ges. 42., Berlin 1890.
- Rutsch, R. Beiträge zur Kenntnis tropisch amerik. Tertiär-Mollusken. I. Angebliche Rudisten aus dem Tertiär v. Trinidad. Eclogae Geologicae Helvetiae. 27., Basel 1934.
- Semper, C. Über Generationswechsel bei Steinkorallen und üb. d. M. Edward'sche Wachstumsgesetz der Polyphen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 22., Leipzig 1872.

- Sluiter, C. Ph. Einiges über die Entstehung der Korallenriffe in der Javasee u. Brantweinsbai, und über eine neue Korallenbildung bei Krakatau. Naturkundig Tijdschrift voor Nederl. Indie. 49., Batavia 1890.
- Stephenson, T. A. u. A. Growth and asexual Reproduction in Corals. Great Barrier Reef Exped. 1928—29. Scientific Reports III. No. 7. British Museum (Nat. History), London 1933.
- Stoliczka, F. Über eine der Kreideformation angehörige Süßwasserbildung in den nordöstlichen Alpen. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, Math. Nat. Kl. 38., Wien 1859.
- Trusheim, F. Paläontologisch Bemerkenswertes aus der Ökologie rezenter Nordsee-Balaniden. Senckenbergiana 14., Frankfurt 1932.
- Weissermel, W. Die Gattung *Columnaria* und Beiträge zur Stammesgeschichte der Cyathophylliden und Zaphrentiden. Zeitschr. der Deutschen Geol. Ges. 49., Berlin 1897.
- Yakowlew, N. Studien über die Korallen Rugosa. Mémoires du Comité Géologique N. S. 96., Petersburg 1914.
- Die Entstehung der charakteristischen Eigenschaften der Korallen Rugosa. Mémoires du Comité Géologique. N. S. 66., Petersburg 1910.
- Zander, E. Sieb- und Filterapparate im Tierreich. Zeitschr. f. Naturw. V. Folge: 18., Leipzig 1908.
- Zapfe, H. Die Erhaltungsmöglichkeit des Aragonit im Fossilisationsprozeß, untersucht mit Hilfe des Reagens von Feigl u. Leitmeier. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, Math. Nat. Kl. (Akad. Anz. 11.) Wien 1936.
- Zeuner, F. Die Lebensweise der Gryphaeen. Paläobiologica, 5., Wien 1933.
- Zittel, K. A. Die Bivalven d. Gosaugebilde in den nordöstl. Alpen. 1. Teil, 2. Hälfte. Denkschr. d. Ak. d. Wiss. in Wien. Math. Nat. Kl. 25., Wien 1866.
- Handbuch der Paläontologie. II. München-Leipzig 1881—85.
- Zittel-Broili. Grundzüge der Paläontologie. I. München u. Berlin 1924.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1937

Band/Volume: [86-87](#)

Autor(en)/Author(s): Zapfe Helmuth [Helmut]

Artikel/Article: [Paläobiologische Untersuchungen an Hippuritenvorkommen der nordalpinen Gosauschichten. 73-124](#)