

Die Verwendung biosoziologischer Begriffe in der Biostratonomie.

Von **Erich Wasmund** (Langenargen am Bodensee).

Mit einer Textfigur.

Einleitung.

Die Bestrebungen, in die naturhistorisch gerichteten Wissenschaften wie Geologie und Paläontologie die biosoziologische Betrachtungsweise einzuführen, mit denen ich vor einigen Jahren begann, fanden einen günstigen Boden. Man erkennt in unserer Zeit die Notwendigkeit, von den in der Fülle des Stoffs allzusehr getrennten Naturwissenschaften Brücken zu schlagen, zueinander, und dadurch auch zur Einheit der Natur. Der Beispiele und Versuche sind viele, ich erinnere nur an Drevermanns oder Dacqués so ganz verschiedene metaphysische und praktische Bemühungen, alle voll ehrlichen und heißen Bemühens. Dazu gehört, nun mehr im Besonderen, in der Geologie das Aufleben rezenter Studien, in der Paläontologie die paläobiologische Richtung. Ich schrieb 1925, im späteren Nachwort meiner ersten paläobiocönotischen Arbeit (17): „Zweifelloos wirken die angezogenen Beispiele der vorliegenden Arbeit oft lokal zufällig, aber es wurde womöglich nur Selbstbeobachtetes verwandt, darin liegen vorläufig Einseitigkeiten der Beschreibung und Betonung. Materialvermehrung, dadurch ermöglichte klarere und durchgreifendere Disposition, Deskription, Wertakzentuierung, und schließlich kritische Stellungnahme sei einer Neubearbeitung vorbehalten, die dann die hier aufgestellten und genügend belegten Thesen voraussetzen darf.“ Bis zur Einlösung dieses Versprechens wird es noch geraume Weile haben, obwohl oder gerade weil ich in den letzten vier Jahren seit Niederschrift der angeführten Arbeit bei hydrogeologischer und limnologischer Arbeit an Alpenseen und auf Auslandsreisen recht viel Material zusammengebracht habe, von dem nur Teile gelegentlich niedergelegt sind (17—23). Doch kann man nicht genug Zeit und nicht genügend Beobachtungen abwarten, um eine brauchbare Abklärung zu erzielen. Zudem wird ja von den verschieden-

sten Seiten stratonomisch und biostratonomisch gearbeitet, so daß zu einer Zusammenfassung, wie sie von unterschiedlichen Gesichtspunkten aus unternommen werden kann (vergl. Weigelt's Ankündigung in 24), besser ein reiferer Zeitpunkt abgewartet wird.

Weigelt hat inzwischen die ganzen in dieser Richtung zielenden Absichten sedimentpetrographischer, paläobiologischer, biosoziologischer, rezent-geologischer Art unter einen neuen Namen, einer einheitlichen Disziplin zusammengefaßt, der „Biostratonomie“. Dahin gehören u. a. Arbeiten von Drevermann, Ehrenberg, H. Frebold, v. Freyberg, Häntzschel, Klüpfel, Krejci, G. Lundqvist, Pfannenstiel, Quenstedt, Seitz, Shadin, R. Richter, Weigelt, Wetzell, Wasmund innerhalb geologischer Fachkreise, denen man in der marinen und besonders der limnischen Hydrobiologie (wie Hydrogeologie) noch eine ganze Anzahl Namen mit Fug und Recht anfügen könnte.

Der Zweck dieser Zeilen ist nach dem Vorstehenden nur ein vorläufiger, terminologischer, eben im Sinne der Klärung des immer mehr anschwellenden biostratonomischen Stoffes. Der nicht unbeschränkt zur Verfügung stehende Raum zwingt zu gewisser gedrängter Darstellungsweise dieser Zwischenarbeit, doch schien es mir besser, um Raum und Wiederholungen zu sparen, die Kenntnis von Lit. 17 voraussetzen, und erschwerte Lesbarkeit unnötiger Breite vorziehen zu dürfen. Die in dieser Arbeit vorgeschlagene Terminologie ist von den in Frage kommenden Disziplinen, also zunächst Geologie und Limnologie, im allgemeinen als brauchbar befunden worden, so auch in Referaten von E. A. Birge, Rüger, Ruttner u. a. Teilweise aber ist eine gewisse Ablehnung erfolgt, oder man hat Abänderungen und neue Namen vorgeschlagen. Zu diesen Dingen möchte ich, vorgreifend, Stellung nehmen. Terminologische Arbeit steht heutzutage bei Naturforschern i. A. nicht allzu hoch im Kurs. Das war schon anders. Die Gründe liegen m. E. nicht zum Geringsten im Niedergang des humanistischen Gymnasiums. Es sei hier an die Worte erinnert, die Sörgel seinen „Fortschritten der Geologie und Paläontologie“ mit auf den Weg gegeben hat: „Denn die weitere Entwicklung einer Wissenschaft und der von ihr geförderten Kenntnisse hängt nicht nur ab von einer ständigen Bereicherung des Beobachtungsmaterials, sondern in

vielfach stark unterschätztem Grade auch von einer stetigen kritischen Überprüfung der Grundlagen, auf denen eine Wissenschaft aufbaut, der Theorien, nach denen sie arbeitet, die Arbeitsmethode und Fragestellung, ja selbst die Beobachtungen nach Art und Auswahl entscheidend beeinflussen.“

Mit Linnés nicht hoch genug zu schätzendem Werke aus humanistischem Geiste heraus ist es nicht getan. Und in der Entfremdung von der aristotelischen Heimat alles wissenschaftlichen Betriebes, ihrer methodischen durch das Bewußtsein von der Bedeutung festumrissener Begriffe gewährleisteten Sicherheit, liegt der Grund für den Mangel an Anschaulichkeit und Einheitlichkeit unseres modernen naturwissenschaftlichen Lehrgebäudes. Die Tat des Aristoteles, die platonischen Ideen ihres mythischen Gehalts zu entkleiden, und zu entdecken, daß klare in ihrer Sprachbedeutung faßbare Begriffe dem Stoff erst Form geben, d. h. mit anderen Worten, die Wirklichkeitswelt der abendländischen Wissenschaft zu begründen — diese Wende ist unserem heutigen Verständnis ja in ihrer Bedeutung kaum mehr zugänglich. Ein immer noch herrschendes Vorurteil, das vom entwicklungsgeschichtlich notwendigen Abbau seiner Metaphysik seit ihrer scholastisch-dogmatischen Einkleidung herrührt, bewirkt es wohl mit, daß der Wert der mit dem Stoffzuwachs einer Tatsachenwissenschaft immer wieder nötigen Analyse ihrer begrifflichen, methodischen und systematischen Grundlagen zuweilen reichlich verkannt wird. Man vergißt, daß es Wissenschaftlichkeit als logische Tatsachenerfahrung vor Aristoteles nicht gab. Obwohl gerade dem Geologen klar werden kann, daß in gewissen Sachbereichen seiner Wissenschaft (z. B. in der Alpengeologie, Deckenschub, Geosynklinalen usw.) es nicht die „Tatsachen“, sondern die Begriffe sind, die die gerade geltende Anschauung von „Wirklichkeit“ formen.

Biostratonomie, Idiobiologie und Biosoziologie.

Die Biostratonomie erforscht nach Weigelts Definition „die mechanischen Lagebeziehungen der fossilen Reste zueinander und zum Sediment“. Quenstedt nennt das kurz und treffend „Fundverband“. Die Biostratonomie ist also für die Erdgeschichte das, was die Historiker Quellenkritik nennen. Allgemein-geologisch ausgedrückt, könnte man auch sagen, Biostratonomie sei systematisch betriebener Aktualismus. Sie füllt also

eine Lücke zwischen der Paläobiologie im Sinne Abels und Dollos aus, die die intra vitam wirkenden mechanischen und organischen Prinzipien fossiler Lebewesen behandelt, und der zuletzt durch Deecke behandelten Fossilisationslehre von den diagenetischen Prozessen nach erfolgter Einbettung der erhaltungsfähigen Körperteile. Dazwischen liegt der Tod, der, wie Weigelt in paläobiologisch instruktiver Weise gezeigt hat, kein momentaner Umschlag, sondern ein zeitlich andauernder Prozeß ist. Zur Biostratonomie gehört also zuallererst die Erörterung der mechanischen, dynamischen Prozesse, „die die Anordnung der erhaltungsfähigen Hartgebilde post mortem bedingen“. Lösungen dieser Aufgabe sind Weigelt in seinem neuen Buche (25) in schlagender Weise gelungen. Die Bedeutung der erdgeschichtlichen und rezenten Katastrophen und Anastrophen (Joh. Walther) für die Todes- und Bestattungsart, die dynamischen Lageveränderungen der halb sedimentierten Wirbeltierleichen und ihrer Körperteile durch exogene Agentien aller Art wie Wasserströmung, Wind, Aasfresser oder Schwerkraft sind vorzüglich dargestellt. Die beigegebenen Bilder, von nordamerikanischen Leichenfeldern, mit Glück und Geschick aufgenommen, imponieren durch die echt amerikanische Massenhaftigkeit und die Großartigkeit ihrer europäischen Augen ungewohnt ursprünglichen Physiognomie. Die exakte Beobachtung der Veränderungen an der Leiche, und der nur bei langjähriger musealer Erfahrung so mögliche einleuchtend durchgeführte Vergleich mit fossilen Funden ist wohl das wissenschaftlich Wertvollste und Originelle an dem Werk.

Trotzdem scheint mir, daß Weigelts Definition des Begriffs Biostratonomie, der doch die Bemühungen aller in einem geologisch-biologisch-geographischen Grenzgebiet tätigen Forscher umfassen soll, in einer Richtung etwas zu eng ist. Weigelts Forschungsweise ist die *idiobiologische* (Gams), die vom Einzelindividuum ausgeht, doch hat sich in weite Zweige der modernen Biologie die *biosoziologische* = *biocönologische* Betrachtungsweise eingeführt, die die unter Ganzheitszügen stehenden Lebensgemeinschaften erforscht. Es entspricht das der schon berührten synthetischen Bewegung in der Naturwissenschaft unserer Tage, die die isolierte Betrachtung des Organismus allein aufgegeben hat, und ihn (ganzheitsphilosophisch im Sinne Drieschs, Wolterecks u. a.) mit seiner Umwelt

(Ü x k ü l l), seinem Lebensraum (R a t z e l 1901) und seiner Lebensgemeinschaft (M ö b i u s 1877) — nicht in Beziehung bringt, nein, diese ja faktisch vorhandene Beziehung erkennt und darstellt. T h i e n e m a n n hat neuerdings wieder hervorgehoben (16), daß es kein Zufall sein kann, daß die ersten zeitweis fast vergessenen Anregungen von einem Zoologen und von einem Geographen ausgingen. Ich habe nun selber versucht, in die geologisch-paläontologische Methodik jene soziologische Betrachtungsweise einzuführen, die eben nicht vom Einzelorganismus, sondern von seinen natürlichen Vergesellschaftungen, von regionalen, historischen und biocönotischen Gesichtspunkten ausgeht.

• Diesen Dingen scheint W e i g e l t noch ferner zu stehen, wenn ich folgende Bemerkungen in seiner Einleitung recht verstehe (Lit. 25, p. 1—2): „Die reine Beschreibung rezenter Dinge ist noch lange keine Geologie und das rezente Forschungsergebnis darf nicht an ungenügend erforschte, ungeklärte geologische Dinge anknüpfen. Es erscheinen neuerdings Arbeiten, die die für uns Geologen so überaus wichtigen Resultate der hydrobiologischen Forschung nutzbar zu machen suchen, aber manchmal scheint es doch noch, als ob bei solchem Unternehmen der tastende Fuß an der Grenze zwischen Gegenwart und geologischer Vergangenheit stecken bleibt. Die Darstellung rezenter Verhältnisse allein ist noch keine erhebliche Förderung der geologischen Wissenschaft, es besteht vielmehr eine sehr wertvolle Wechselwirkung, auf die man nicht ohne Schaden verzichten kann: Gesetzmäßigkeiten geologischer Vergangenheit werfen Licht auf die Befunde an rezentem Material, und Gesetzmäßigkeiten, die wir in der Gegenwart feststellen, müssen die Probe ihrer möglichen Anwendbarkeit auf fossiles Material noch bestehen.“ Diese Sätze scheinen sich auf Lit. 17 zu beziehen, ich sehe keinen Grund, warum die Kritik mit anonymer Kennzeichnung erfolgt. Das erschwert ja nur eine fruchtbare und sachlich klärende Auseinandersetzung.

Ich habe zu dieser Darstellung folgendes zu sagen. Wenn man in Grenzgebieten arbeitet, ist es eine gewisse Gefahr, den Wert einer neu geschilderten Tatsache oder einer neuartigen Methodik vom Standpunkt der Wissenschaft zu beurteilen, von der man selber herkommt. Jedes wissenschaftliche In-Beziehungsetzen alter oder neuer Tatsachen hat zunächst seinen Wert in sich, und bei Grenzgebieten kann der betreffende Fall gerade für

die andere Seite, oder erst in Zukunft für die eigene Disziplin brauchbar sein. Das kann bei dem in der heutigen literarischen Produktionsmenge notwendig beschränkten Blickfeld des Einzelnen manchmal Leser wie Autor nicht vollkommen beurteilen, zuweilen geht die Urteilsmöglichkeit sogar dem Referenten ab. „Die reine Beschreibung rezenter Dinge ist noch lange keine Geologie“, gewiß, sondern Limnologie o. a., bis auf weiteres, und darum hat sie nicht minder Sinn.

In Kürze dafür ein Beispiel. Im (absichtlich physiographisch gefaßten) Kapitel „Seen“ meiner Erstlingsarbeit habe ich die Entstehung der im Sublitoral der baltischen Seen weitverbreiteten mächtigen Muschelschalenzonen abweichend von den bisherigen Erklärungen beschrieben. Diese Schalenzone kennen wir, bei der relativen Seltenheit fossiler limnischer Ablagerungen, in der Erdgeschichte bisher nicht, wenigstens nicht in diesem Ausmaß. Um so wichtiger ist aber das Verständnis für die Gründe ihrer Erhaltung (die in den Alpenrandseen z. B. wegfallen), ihrer verschiedenen Tiefenlage für die Limnologie, da das Sublitoral einen wichtigen Lebensraum darstellt. Es kann sich durchaus eines Tages das an sich recht gut mögliche fossile Gegenstück finden, ein subfossiles habe ich aus dem heute brackischen, ehemals marinen Waterneverstorfer Binnensee beschrieben und abgebildet (17), ein gleiches aus einem Salzsee der Krim (23). Lundbeck behandelt neuerdings das erste Beispiel von neuen Gesichtspunkten (6). Allgemein-geologische Bedeutung hat die genaue Kenntnis des Ablagerungsvorganges bei dieser limnischen Sedimentationsfacies jetzt schon im Zusammenhang mit der Erkenntnis der Sedimentationsvorgänge in Seen überhaupt, die erst in den letzten Jahren, besonders durch E. Naumann, Lundqvist und Lundbeck, so gefördert worden ist. Ist die rezente Beschreibung also deshalb überflüssig, weil nur die historische Geologie noch kein analoges Beispiel beibringen kann? Dazu noch mehr: wir können jetzt beginnen, das Fehlen solchen Muschelschills in fossilen limnischen Ablagerungen zu erklären, weil wir zu verstehen beginnen, warum der sublitorale wie auch meist der telmatische Schill im Bodensee so gut wie fehlt. Die Ursachen können hier nicht ausführlich auseinandergelegt werden, sie liegen nicht etwa in der Abwesenheit entsprechender Konchylien-Biocönos, sondern zur Hauptsache in den allgemeinen Stoffwechselbedingungen des Seebeckens begründet. Die Lage am

Rand des alpinen Einzugsgebiets erlaubt auch einen gewissen Rückschluß auf die Bildungsweise der Molassesedimente und ihrer organischen Einschlüsse, wie das andernorts näher ausgeführt werden soll. Dieser komplizierte Schluß auf die Gründe der Abwesenheit einer fossilen Erscheinung (z. B. in großen Teilen der Süßwassermolasse) ist nur möglich, weil man einerseits die Ursachen der An- und Abwesenheit bei den rezenten Bedingungen kennt, die andererseits in der Kenntnis des Stoffwechsels verschiedener Biotope in verschiedenen Seetypen begründet sind. Das Resultat ist nur durch die Methoden der Gesellschaftsbiologie — auf der cönographischen und limnographischen Stufe — nicht durch die Forschungsweise der Individualbiologie — der idiobiologischen Stufe — zu gewinnen. Diese Andeutung an einem konkreten Beispiel mag genügen, um die Berechtigung biosoziologischer Betrachtung in der Erdgeschichte zu zeigen.

Natürlich ist in der Biostratonomie die Verbindung rezenter und fossiler Erscheinungen das erstrebte Ziel. Weigelt hat das in seinem neuen Buch — die Gunst der Beobachtung in den Subtropen und das Vorherrschen dazu bestgeeigneter Wirbeltiere ungerechnet — in hervorragendem Maße erreicht. Reiche Anschauung im Felde, museale Erfahrung und vielseitige Literaturkenntnis ist ja bis zu einem gewissen Grade auch eine Frage der dazu zur Verfügung stehenden Mittel und Arbeitszeit. In der Verwendung älterer z. T. recht zerstreuter Literatur liegt zweifellos ein sowohl Weigelts großer wie meiner früheren Publikation gleichermaßen eigener Schönheitsfehler: die Behaftung mit nicht immer ganz zwanglos anfügbaren zusammengetragenen Literaturbruchstücken. Aber es ist das eine gewissenhafte und vielleicht umständliche Gepflogenheit deutschen Gelehrtentums, kein Neuland zu beackern, ohne den Spuren mehr oder weniger zufälliger Vorgänger möglichst sorgsam nachgegangen zu sein. Dem zu folgen ist dem Leser sicherlich manchmal ein zweifelhaftes Vergnügen, das zu sammeln und zu sichten dem Autor erst recht.

Der Ausbau der fossil-rezenten Verbindung geschieht nun den Umständen nach verschieden. Man kann auch der Hoffnung sein, daß das vorgelegte rezente Material von den geologischen Fachgenossen selbständig da mit dem fossilen verglichen werde, wo es brauchbar oder notwendig ist. Auch von diesem ökonomischen Gesichtspunkt aus hat die Darstellung rezenter

Dinge nicht nur für die rezent-biologischen, sondern auch für die historischen Naturwissenschaften einen Sinn, auch dann, wenn es nur mögliche, aber dem Autor oder der gelehrten Welt noch unbekannte fossile Gegenstücke gibt. Wie bedeutungsvoll sind uns doch besonders in fossilarmen Gesteinen und Zeiten die erhaltenen „Lebensspuren“ (A b e l), und wie mühevoll ist ihre Deutung, wie die letzten schönen Arbeiten über Wurm- und Insektenfährten durch R u d. R i c h t e r und S c h m i d t g e n zeigen, nur weil sich die rezente Biologie um diese Dinge so gut wie nicht gekümmert hat. „Das rezente Forschungsergebnis darf nicht an ungenügend erforschte, ungenügend geklärte geologische Dinge anknüpfen ...“, nun, das geologische Forschungsergebnis knüpft in überwiegendem Maße an ungenügend oder gar nicht bekannte rezente Dinge an, oder verzichtet ganz darauf ... W e i g e l t wird nicht sagen, daß umgekehrt die reine Beschreibung einer fossilen Erscheinung ohne die Möglichkeit einer ontologischen Deutung zwecklos für den Fortschritt erdgeschichtlicher Erkenntnis sei. In diesem Fall würde man sich auch besser nicht dem Bann überkommener Fachmauern verschreiben, sonst müßte man dann sagen, daß das „noch lange keine Zoologie, Geographie usw.“ sei. Es ist natürlich psychologisch verständlich, daß der Fertigwarenlieferant dem Kunden wichtiger scheint wie der Rohstoffproduzent, über die Rolle beider Teile im Produktionsprozeß kann man verschiedener Meinung, doch nicht immer wie im vorliegenden glücklichen Falle beides sein. Wissenschaft fragt, was da ist, und nicht, was es wert ist. Das wäre, wie wenn die klassische Philologie sich nicht mehr um die Hellenisten kümmerte, weil ihr P l a t o n und A r i s t o t e l e s hochstehender dünkten. Nochmals, und vom Persönlichen nun ganz abgesehen: Grenzgebiete dienen und danken beiden Seiten, sie können sich methodisch zu eigenen Disziplinen erheben, welchem Wunsche W e i g e l t s ich mich anschließe, aber auch dann wird es Pionierarbeit geben, die ihre Stollen nur ein Stück weit und nur von einer Stellung her vortreibt. Springen läßt die Minen meist die Ablösung.

Der prinzipielle Unterschied zwischen W e i g e l t s und meinen Absichten, den er kritisch gar nicht trifft, ist aber der schon erwähnte zwischen idiobiologischer und biosozioologisch-biocöno-

tischer Forschungsweise (im Sinne Du Rietz¹, Thienemanns [14, 16] u. a.), zwischen der idiographischen und der cö-nographischen Stufe der Biologie (sensu Thienemann [14]). Sie herrscht in den modernen biologischen Disziplinen bezeichnenderweise gerade da vor, wo räumliche, regionale, erd-kundliche Faktoren ausschlaggebend sind, z. B. der Tiergeogra- phie (R. Hesse, Waibel), der Limnologie (Naumann, Thienemann u. a.), und seit langem der Pflanzengeographie unter der Führung der Upsalaer und der Züricher Schule. Nicht zufällig bin ich mit der sinngemäßen Unterscheidung von Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften einem berühmten und wirksamen Begriffspaar des führenden Altmeisters der deutschen Anthro-po-Soziologie, Tönnies, gefolgt. Nirgends hat man sich so um die Festlegung einer ein- deutigen Nomenklatur bemüht wie in der Biosoziologie, am läng- sten und intensivsten in der Pflanzengeographie, die jetzt die Früchte dieser Arbeit erntet.

Anwendung des Begriffs der Biocönose.

Daß es sich keineswegs um die — doch künstlich isolier- ten — Einzelindividuen, sondern um die lebendigen Vergesell- schaftungen handelt, die geologisch-paläontologisch eben nur auf großen Umwegen erfaßbar sind, zeigt die letzte Definition des Biocönosenbegriffs, wie sie Reswoy² kurz und treffend ge- geben hat: „ein sich in einem beweglichen Gleichgewichtszustand erhaltendes Bevölkerungssystem, das sich bei gegebenen ökologi- schen Verhältnissen einstellt.“ Über frühere Darstellungen habe ich a. a. O. ausführlicher berichtet, die hier vorliegende be- steht durch ihre Kürze. Doch ist dagegen einzuwenden, daß nicht die Ökologie des Biotops allein entscheidend ist für Arten- auswahl und Individuenanzahl der auf einer Lebensstätte mög- lichen Besiedelung, es kommen ja die jede Synusie bedingenden biogeographischen und erdhistorischen Grundtatsachen hinzu. Doch zweifellos ist Reswoys Definition vorzuziehen, gegenüber früheren Kennzeichnungen, die das „sich gegenseitig bedingende

¹ E. Du Rietz, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala 1921.

² P. D. Reswoy, Zur Definition des Biocönosebegriffs. — Russ. Hydrobiol. Zeitschr. Saratow. H. 3. 1924.

der Individuen im umgrenzten Biotop“ zu sehr hervorhoben. Oft genug sind aber nur die physiographischen Bedingungen der Lebensstätte verbindend, und es gibt nach unserer Kenntnis keine biotischen im weiteren Sinn symbiotischen Beziehungen, es liegt also scheinbar mehr Raumgemeinschaft wie Lebensgemeinschaft vor. Hier tritt dann der grundlegende Unterschied zwischen den *Phytobiocönos*en und den *Zoobiocönos*en hervor: die *Assoziationen* (im Sinne der Pflanzensoziologie) weisen „geschlossene Bestände“ auf, bei der größeren Beweglichkeit tierischer Individuen gibt es das bei *Zoobiocönos*en nicht. *Lundbeck* (5) glaubt, infolgedessen die Grundeinheit der Pflanzensoziologie, die Assoziation, mit dem für Tiergesellschaften üblichen *Biocönos*enbegriff nicht zur Übereinstimmung bringen zu können, und hält die beiden Begriffe für verschiedenartig. Hören wir *Du Rietz*¹: „Der Assoziationsbegriff gründet sich auf die Tatsache, daß man an verschiedenen Stellen in der Natur mit großer Regelmäßigkeit dieselben Kombinationen von Arten wiederfindet, nach bestimmten Regeln geordnet und gewöhnlich in mehr oder weniger bestimmten Mengenverhältnissen.“ „Sie sind in der Natur existierende, durch die Natur selbst mehr oder minder scharf und deutlich abgegrenzte Artenkombinationen.“ Wenn man diese Definitionen für pflanzliche und tierische Lebensgemeinschaften auf ihre trotz allen Unterschieden vorhandenen Gemeinsamkeiten betrachtet, so läßt sich doch die Organismenlebensgemeinschaft ganz allgemein bezeichnen als „ein Organismenkomplex, der ökologisch quantitativ (Individuenzahl) und qualitativ (Artenwahl) an einen physiographisch-ökologisch einheitlich charakterisierbaren umgrenzten Raum gebunden ist“. Da es aber nicht nur „Konstanten“, sondern auch akzessorische und akzidentelle Bestandteile in jeder Lebensgemeinschaft gibt, und zwar in der tierischen von vornherein eher wie in der pflanzlichen, so ist diese Umgrenzung immer mehr oder weniger lückenhaft. Die pflanzliche Lebensstätte beschränkt sich auf den „Standort“, der tierische Lebensraum geht infolge der Beweglichkeit und des Ernährungsbedürfnisses weiter, morphologisch erreicht nur die *Phytoassoziation* eine absolute Besiedelungsdichte des Biotops. Prinzipiell kann ich darin aber keinen Unterschied sehen, wie es *Lundbeck* tut, denn auch in der tieri-

¹ E. Du Rietz, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala 1921.

schen Lebensgemeinschaft kann eine, allerdings ökologische, nicht topographische Besiedlungsdichte erreicht werden, bei deren Überschreitung Verkümmern der einzelnen Biocönosenglieder oder Gleichgewichtsreaktionen die Folge sind.

Die Meinung L u n d b e c k s: „Niemals bildet das Vorhandensein irgendwelcher Tierbestände eine Schranke für die aktive Ortsveränderung und Ausbreitung einzelner Tierarten und Individuen“, scheint mir auf diese Begründung des Unterschieds zwischen beiden Vergesellschaftungsbegriffen zurückzugehen, den ich deshalb unrichtig finde, weil es sich in der Biocönötik nicht um die physiognomische, morphologische, sondern in erster Linie um die ökologische Besiedlungsdichte handelt. Natürlich kann ein einzelnes Individuum in einem nicht ganz gesättigten Lebensraum noch seinen Platz finden, aber die Daueransiedlung ganzer Arten ist eben nur dann möglich, wenn die Stelle dafür in Stoffwechsel eines Lebensraums noch frei, sozusagen latent, leerlaufend war. Man denkt hier an bekannte Einwanderungsbeispiele. (E l o d e a, M y a u. a.) Auch wenn scheinbar bloß eine Raumbesiedlung und keine Lebensgemeinschaft im Sinne gegenseitiger Abhängigkeit vorliegt, so ist auch bei gegenseitiger biotischer und trophischer Unabhängigkeit innerhalb der Population die Besiedlungsfläche nicht vom Raum an sich, von den Standortsansprüchen, sondern gerade bei beweglichen Organismen von dem für die Ernährung benötigten Mindestraum abhängig, und weiter, was man im Allgemeinen nicht berücksichtigt, von der Lebensintensität der Art. Was ich darunter verstehe, erhellt am besten aus einer durchaus biosoziologischen Erwägung, nämlich dem von P e n c k so genannten „Hauptproblem der Anthropogeographie“, der Frage der Raumbesiedlungskraft auch für ursprünglich pessimale Biotope, die die weiße Rasse gegen farbige Menschenrassen aufbringen muß, will sie Humanität nicht mit Selbstmord verwechseln.

Der Hauptunterschied zwischen pflanzlichen und tierischen Assoziationen liegt m. E. in dem verschieden abgestuften Grad von Geschlossenheit, d. h. dem Individualitätsgrad. Eine bestimmte Assoziation von Pflanzen in der Natur, z. B. das P h r a g m i t e t u m oder die Steppenheide, läßt sich kaum im selben Raum mit der dazugehörigen Zoobiocönose zur Deckung bringen, obwohl zweifelloso Vergesellschaftungen vorliegen, weil die Tiergemeinschaften in andere Phytobiocönosen auch hineinrei-

chen, weil die enger umgrenzbaren Pflanzengesellschaften für die Tiergenossenschaft gemeinsam mit den physiographischen zu den ökologischen Umweltfaktoren gehören. Tiergemeinschaft und Pflanzengemeinschaft werden erst auf höherer Organisationsstufe einheitlich, z. B. im See, im Wald und andern schon auf A. v. Humboldt zurückgehenden physiognomischen Begriffen.

K. Friedrichs¹ hat in einer höchst lesenswerten Arbeit den einheitlichen Eindruck, den die höheren Lebenseinheiten (Biotope und Biocönose) = biologische Organisationen, machen, auf den „holocönen Faktor“, den ökologischen Einheitsfaktor, zurückgeführt. Er ist mehr als die Summe der physiographischen und biotischen Einzelfaktoren. Er ist universeller Natur, daß Ordnung im belebten Kosmos, daß Harmonie in jeder Landschaft sei, ist Tatsache, und das führt letzten Endes zu teleologischen Annahmen.

Erst diese „Formationen“ größeren Ausmaßes werden aber für den Geologen und Paläobiologen brauchbar, denn eine Rekonstruktion der fossilen kleinsten cönographischen Einheiten dürfte für immer zu den Unmöglichkeiten gehören.

Wenn Lundbeck meint, daß die Assoziation einen prinzipiell andern Grad von Geschlossenheit aufweise wie die Zoo-biocönose, so ist zu sagen, daß das Postulat nach Geschlossenheit überhaupt kein organisches Individuum, auch das Einzelne nicht, ganz erfüllt. Steht es doch im organischen und anorganischen Stoffwechselkreislauf, und wie gäbe es sonst einen Tod? Beklemischew² bemerkt hierzu, „daß die von außen bestimmten beweglichen Gleichgewichte, welche allen Organisationstypen eigen sind, Merkmale der Unvollständigkeit der Organisation darstellen. Nur durch das Vorhandensein von stabilen, durch regulatorische Prozesse aufrechterhaltene Regulationen wird die Betrachtung eines Systems als Organismus gerechtfertigt“. Aber was sind denn die regulatorischen Prozesse beim Einzelindividuum und bei der Lebensgemeinschaft anderes als Reaktionen auf umweltliche Gleichgewichtsstörungen? Nicht durch die Regenera-

¹ K. Friedrichs, Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. — Die Naturw., Jg. 15, H. 7, 1927.

² W. Beklemischew, Der Organismus und die Biocönose. Zum Problem der Individualität in der Biocönologie. — Arb. Biol. Inst. Univ. Perm, Bd. I, H. 2—3, 1928.

tionsfähigkeit an sich, sondern durch den dadurch aktivierten Selbsterhaltungstrieb zeichnet sich der Organismus jeder Stufe aus, der Verlust dieser Fähigkeit im Alter bedeutet die Aufgabe der Individualität. In diesem Sinne könnten sogar die Lebensgemeinschaften ähnlich wie die Protisten in gewissem Sinn unsterblich sein. Denn Individualität ist ein in sich geschlossenes, sich selbst erhaltendes System, doch gibt es weder in der organischen noch in der anorganischen Natur völlig selbstgenügsame Systeme.

Diese Erörterung will dem Fernerstehenden nur einen andeutenden Einblick in die augenblicklichen Bemühungen um die theoretischen Grundlagen der Biosoziologie geben, zu einer grundsätzlichen Stellungnahme ist hier nicht der Ort, und es gehört dazu auch eine Beherrschung weit auseinander liegender Forschungsgebiete, die nur Wenigen möglich sein wird.

Anwendung des Begriffs der Thanatocönose.

Das ökologische Milieuspektrum einer Lebensgemeinschaft spiegelt sich fossil wenigstens teilweise und unter bestimmten Umständen im Sediment wieder, und nur die thanatocönotische Analyse, die auf die ursprünglichen Zusammenhänge zwischen Lebensgemeinschaft und Lebensraum zurückgeht, kann hier zuweilen bedeutsame Zusammenhänge aufweisen. So ist es z. B. möglich, biocönotisch zu überlegen, warum gerade diesem Sediment dieser Fossilinhalt und in der hangenden Bank oder bei baldigem Auskeilen, bei benachbarter Faciesgrenze schon daneben dem nur etwas veränderten Sediment schon eine ganz andere Fauna zukommt. Aber es wird noch lange gehen, bis wir hier sicher und konkret den Zufall von der Gesetzlichkeit scheiden können. Eine wertvolle Handhabe für diese engen Beziehungen von Lebensgemeinschaft und sedimentärer Unterlage bietet die Untersuchung von F. M. Davis¹, der für die südliche Nordsee ein Mosaikbild von „Bodenart-Gemeinschaften“ annimmt. (Vergl. die im Literaturverzeichnis bei Lundbeck (5) und die auf Seite 491 [26] angeführten Bodenfauna-Arbeiten. Während man schon lange (Apstein u. a.) bei den benthonischen Nordseeuntersuchungen von Sandfacies, Schlickfacies auch in der Biologie sprach, hat nun Davis¹ diese Abhängigkeit bestimmter

¹ F. M. Davis, Quantitative Studies on the Fauna of the Sea Bottom. — Fishery Invest., Ser. 2, Vol. 8, Nr. 4. London 1925.

Lebensvereine von ihrer Unterlage in bedeutender Verfeinerung gezeigt. In ähnlicher Weise hat das auch A. Hagmeier¹ für die Biocönosen des Bodens der Deutschen Bucht und des Nordfriesischen Wattenmeeres durchgeführt. Wie die Biocönosen und damit die Thanatocönosen bei wechselnder Sedimentfacies variieren, habe ich in Literatur 7, pag. 75 ff. und a. a. O. gezeigt, die engen Zusammenhänge zwischen Sediment und Fauna sind ja neuerdings ja wieder für die Biostratigraphie und damit für die Biostratonomie als deren Unterbau bedeutsam geworden. Es sei hier auf die Arbeiten von Vollrath^{2, 3} verwiesen, dessen Meinung ich mich durchaus anschließe, daß wie im rezenten Horizontalbild, auch im fossilen vertikalen Großprofil sedimentäre Faciesgrenzen und biostratigraphische bzw. tiergeographische Grenzen sich überschneiden können, hingegen auf kleinem Raum Facies und Lebensgemeinschaft, entsprechend im Profil die Leitfauna oder die Leitspezies des enger begrenzten Horizonts aneinander gebunden sei. Sicher ist, daß dem faziell-stratigraphischen räumlichen Fortschritt die paläontologisch-chronologische Entwicklung als Zeitbewegung nicht eindeutig gleichzustellen ist.

Daß es biosoziologische und nicht idiobiologische Tendenzen waren, die ich verfolgte, kommt in Thienemanns treffender Kennzeichnung von Lit. 17, die er „eine Brücke von der Geologie zur Hydrobiocönotik“ nennt, am kürzesten zum Ausdruck (15, p. 42). Die Handlichkeit und Notwendigkeit des Begriffes der Totengesellschaft — mit mechanischer Entstehung und historischem Einschlag von ihrer oder ihren heimischen Lebensgemeinschaften unter eigener biosoziologischer Normung her — ist allgemeiner anerkannt worden. Das hat inzwischen schon in verschiedenen Arbeiten literarischen Niederschlag gefunden, so innerhalb des biostratonomischen und paläobiologischen Bereichs u. a. bei Broili, v. Freyberg, Gams, Pfannenstiel, Quen-

¹ A. Hagmeier, Neue Untersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. — Wiss. Meeresunters. N. F., Abt. Helgoland, Bd. XVI, Abh. 6.

² P. Vollrath, Zur Stratigraphie des Lias α in Südwestdeutschland. — Centralbl. f. Min., B. 1—2, 1928.

³ P. Vollrath, Beiträge zur vergleichenden Stratigraphie und Bildungsgeschichte des mittleren und oberen Keupers in Südwestdeutschland. — N. Jahrb. f. Min. etc., Beil.-Bd. LX, Abt. B. 1928.

stedt, Seitz, Shadin und Steinecke. Eine größere Anzahl von Geologen und besonders Limnologen, die mir Material und seltene Beobachtungen über fossile und rezente Totengesellschaften in sehr freundlicher Weise mitteilten, möge es mir verstaten, daß ich an dieser Stelle zunächst ungenannt ihre wertvolle Hilfe verdanke. Die Sammlung vieler und oft nie wiederholbarer Einzelbeobachtungen in wenigen Händen unter einheitlichem Gesichtspunkt ist sicherlich ein lohnendes Ziel.

Die genannten Autoren haben charakteristischerweise zu dem Begriff der Totengesellschaften gegriffen, wenn es sich um die Schilderung von Bestattungsräumen handelte, in denen eine aus ganz verschiedenartigen Biotopen stammende Thanatocönose begraben wurde. Broili (1) tendiert auf den fossilen Fall der Watten und Strandmeerzone der lithographischen Schiefer Frankens, aus dem er eine zweifellos pelagisch und nicht litoral beheimatete Holothurie als gestrandet beschreibt. v. Freyberg (2) schildert den rezenten Fall eines Strandsaumes von Tierleichen am Ufer eines völlig lebensfeindlichen Salzsees Argentiniens, Dinge, wie ich sie ähnlich an kaspischen Salzseen und ukrainischen Limanen beobachten konnte (vgl. 23). Pfannenstiels (10) Arbeit enthält wertvolle biostratonomische Beobachtungen über Gryphäen, er vergleicht die Einbettungsbedingungen fossiler, besonders liassischer Austern mit rezenten Mollusken ähnlichen Formwiderstandes, wobei das „Schubphänomen“ (Weigelt, Wasmund), „gesonderte Fracht“ einzelner Schalenteile (R. Richter), die Raumorientierung im Leben und im Tode (vergl. u. a. Häntzschel), Fossilkonzentrationen nicht thanatocönotischer, sondern diagenetischer Art (im Residualmergel nach Auflösung ganzer Gesteinsbänke) und andere für unser Thema sichtlich wichtige Fragen behandelt werden. — Seitz und Gothan (11) endlich haben den biostratonomischen Fossilierungsfragen in ihrem neuen Paläontologischen Praktikum einen für derartige Handbücher ungewöhnlich breiten Raum und verständnisvolle Darstellung gewidmet, und so auch Sammler wie Systematiker auf die Bedeutung der Beobachtung der gesamten Totengesellschaft im ursprünglichen Schichtverband hingewiesen. Ausführlich geht Seitz auf die für die paläobiologische Rekonstruktionsmethode so bezeichnende Gegenüberstellung von Biocönose und der uns meist überlieferten Thanatocönose ein, und wenn er dabei auch Quenstedts äquivoken Begriff Taphocönose (Grabgemeinschaft) gut-

heißt, so ist das natürlich nur eine nomanklatorische Angelegenheit, mit der wir uns im Folgenden kritisch und mehr aus prinzipiellen wie sachlich schwerwiegenden Gründen ablehnend auseinandersetzen müssen. Shadin (12) schließlich beschreibt im Anschluß an Lit. 17 rezente und subfossile Mollusken-Totengesellschaften aus innerrussischen Seen und Strömen. In dieser hochinteressanten Arbeit hat der russische Limnologe die horizontale und vertikale Lage der Thanatocönosen bei den jeweiligen Änderungen eines mäandrierenden Flusses wie der Oka festgestellt. Er unterscheidet so die Mollusken-Totengesellschaften folgender Facies in Sukzession: 1. Fließender Strom, Thanatocönos in der tiefsten Mitte des Flußbodens. 2. Strombuchtenfacies, Th. auf beiden Seiten, die Schalenzone in quantitativ geringer Ausbildung. 3. Altwasserfacies, dichtere Besiedlung des Thanatotops, nur die Mitte ausgenommen. 4. Teichfacies, die randlichen Th. wachsen zusammen. 5. Sumpfmoorfacies, die Biocönos und Thanatocönos, soweit erhaltungsfähige Mollusken, verschwinden infolge der Humidität. Shadin hat an Schalen besonders von *Vivipara fasciata* in den genannten rezenten Facies eines unkorrigierten Stromgebiets festgestellt, daß jede Facies auch bestimmte morphologische Schalencharakteristika hat. So glaubt er, auch bei fossilen Funden diesen idiobiologischen Variationen auch die physiognomischen zuordnen zu können, d. h. dann aus der Feststellung des Thanatotops den ehemaligen Biotop rekonstruieren zu können. — Fr. Lenz (4) hat jüngst noch einmal die Thanatocönos und ihren Zusammenhang mit den von ihm ausführlich behandelten Biocönos der Binnenseen dargestellt, und dabei auf die verschiedene Rolle der thanatocönotischen Facies im Seehaushalt hingewiesen. Die profundalen Totengesellschaften (z. B. Planktongyttja) stehen sowohl in chemisch-biologischer wie biotopischer, die sublitoralen (z. B. Muschelzonen, Elitoral in Lenz' Sinn) mehr nur in biotopischer Rückwirkung auf die limnischen Lebensprozesse, während die telmatischen (z. B. Strandspülsäume) daraus teilweise ganz ausscheiden, wenn auch m. E. z. B. die Charenguirlanden einen wichtigen Lebensraum für die Insektenentwicklung noch darstellen. In diesen Arbeiten ist also der Begriff der Totengesellschaft = Thanatocönose im strengen Sinn gebraucht und übernommen, wie ich das seither auch selber gelegentlich in geologischen, limnologischen bzw. paläolimno-

logischen Arbeiten getan habe. (Vergl. Lit. 17—23.) Um späteren Zusammenfassungen nicht vorzugreifen, will ich auf diese nur nebenbei erwähnten Einzelbeobachtungen nicht näher eingehen.

Diskussion synonymen paläobiocönotischer Begriffe.

Anders bei einigen Autoren, wie Gams, Quenstedt, Steinecke, die glaubten, den Begriff der Thanatocönose durch andere wie Taphocönose, Nekrocönose ersetzen oder ergänzen zu müssen. Subtilität ist an sich ein achtenswertes Zeichen strenger Wissenschaftlichkeit, doch ist die Prägung neuer Termini im Allgemeinen wie in der systematischen Nomenklatur immer eine verantwortliche Angelegenheit, von der man den Rechtsausweis fordern kann, der zuallererst den Nachweis der Notwendigkeit zu führen haben wird.

Die Gegenüberstellung der Begriffe Lebensgemeinschaft und Totengesellschaft war notwendig. Der Meinung und Absicht nach war sie schon lange im Gebrauch, dafür nur einige Zeugen, die Quenstedt (9) und Wasmund (17) anführen.

Wüst 1910¹: „Die negativen Momente eines Konchylienbestandes sind nicht ohne weiteres auch die negativen Momente der damals lebenden Molluskenfauna — ein nur zu oft übersehener Umstand, der mich schon seit vielen Jahren veranlaßt hat, die Gesamtheit der in einer Ablagerung gefundenen Konchylien nicht als die Fauna der betreffenden Zeit und Örtlichkeit, sondern nur als den Bestand der betreffenden Ablagerung, welche in der Regel nur einen mehr oder weniger großen Bruchteil der Fauna ausmachen wird, zu bezeichnen.“

Abel 1912²: „In den weitaus meisten Fällen ist aber bei den fossilen Tierresten der Begräbnisplatz nicht ident mit dem Lebensort und dem Todesort.“

Pompeckj 1914³: „Bei der Diskussion eines auf seine Entstehung untersuchten Sedimentgesteins müssen seine Verbände mit anderen Gesteinen in vertikalem und horizontalem Sinn in Betracht gezogen werden ... und dazu ist von größter Bedeutung die Fossilführung, sowohl nach

¹ E. Wüst, Die pliozänen Ablagerungen des Travertingebiets der Gegend von Weimar und ihre Fossilienbestände in ihrer Bedeutung für die Beurteilung der Klimaschwankungen des Eiszeitalters. — Zeitschr. f. Naturw., Bd. 82, Leipzig 1910.

² O. Abel, Über die verschiedenen Ursachen des gehäuften Vorkommens von Tierleichen in Gesteinen. — Verh. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien, Jg. 62, 1912.

³ J. F. Pompeckj, Das Meer des Kupferschiefers. — Wilhelm-Branca-Festschrift. Leipzig 1914.

der Zusammensetzung der im untersuchten Gestein begrabenen Lebensgemeinschaft, als auch nach der Art der Erhaltung, und ferner nach den Beziehungen zu vorangehenden und folgenden, wie auch benachbarten gleichaltrigen Biocönosen.“

Pompeckj 1925¹: „Für die Deutung dessen, was ein Gestein der Vorzeit über die Umstände aussagt, unter denen es entstand, haben wir bis jetzt nur wenig mehr als die ersten tastenden Schritte tun können. Und das, was uns eine fossile Lebensgemeinschaft zur Beurteilung der organischen Komponenten eines Milieus, einer Umwelt bietet, das ist nur Stückwerk. Seine Rekonstruktion zu einem Vollbilde ist äußerst schwierig, da immer nur ein Teil einer Lebensgemeinschaft in klar erkennbarer Spuren fossil überliefert werden kann. (Diese Stelle waren W. und Q. noch unbekannt.)

Die Worte Allochthonie und Autochthonie, die auf ähnliche Unterscheidungen der Herkunft organischer Sedimente abzielen, gingen schon längst von der Geologie der Kautobiolithen in allgemein-geologischen Gebrauch über. Sernander^{2, 3} hat mit seiner Scheidung von sedimentären und sedentären Ablagerungen analoges bezweckt. von Post^{4, 5} versteht bei den pollenanalytischen Untersuchungen, die ja das schönste Beispiel der stratigraphischen Rekonstruktion von bestimmten Pflanzengesellschaften — der postglazialen Wälder — darstellen, unter „moderformation“ (= Mutterformation), die zu einer bestimmten ehemaligen Lebensgemeinschaft hinweisende Totengesellschaft. Ähnliche Bezeichnungen führte ja Everding⁶ seinerzeit in die Salzlagerstättenkunde ein, und sprach von Mutterformation als dem ursprünglichen Lösungsabsatz und der Deszendenzlagerfolge als den umgelagerten transportierten Bildungen.

¹ J. F. Pompeckj, Umwelt, Anpassung u. Beharrung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung. — Berliner Rektoratsrede 1925.

² R. Sernander, Den Skandinaviska Vegetationens Spridningsbiologi. Upsala 1901.

³ R. Sernander, Förna och ävja. — Geol. Fören. Förh. Bd. 40. Stockholm.

⁴ L. v. Post, Skogsträdpollen i sydsvenska torvmosselagerfjäll. — Förh. skand. naturforskermöte. Oslo 1916.

⁵ L. v. Post, Das genetische System der organogenen Bildungen Schwedens. — Com. Int. Pédologie, IV. Comiss. Nr. 12. 1924.

⁶ H. Everding, Zur Geologie der deutschen Zechsteinsalze. — Deutschlands Kalibergbau. Festschrift. X. Allg. Bergmannstag. Eisenach 1907.

Trotz diesem Begriffsarsenal war die Schaffung bestimmter Namen mit festem Sinn nötig, denn es wird sich zeigen, daß die vorhandenen nicht alles in sich schlossen, was die biosozio-logische Methodik erwarten kann. Wüst wies nur darauf hin, daß nur ein Teil der Lebensgemeinschaft erhaltungsfähig sei, Abel denkt nur an gewisse Transportverschiebungen von der Lebensstätte zum Bestattungsort, und meint in idiobiologischer Weise hauptsächlich einzelne Lebewesen. Pompeckj gebraucht schon den Namen „Biocönose“, was mir seinerzeit entging, überlegt aber auch nur in erster Linie die Auswahl, die Erhaltungsfähigkeit einzelner ihrer Glieder. Demgegenüber habe ich ausführlich versucht, zu zeigen, daß die Totengesellschaften prinzipiell andern Gesetzen — mechanischen — unterliegen, als die im biologischen Ablauf stehenden Lebensgemeinschaften. Eine Thanatocönose kann aus einer, wird meist aus mehreren gemischten Lebensgemeinschaften hervorgehen. Nur genauere Kenntnis der Gestaltungsfaktoren rezenter Totengesellschaften wird uns eine bessere Rekonstruktion der ursprünglichen Lebensverbände ermöglichen, vom einzelnen Fossilfund aus ist das sogar kaum möglich. Die Lebensgemeinschaften gehören, biocönotisch ausgedrückt, in den Kreislauf des organischen Stoffwechsels hinein — hier ist die Biologie und nicht die Geologie zuständig — die Totengesellschaften aber sind dem zweiten großen Stoffwechselablauf verfallen, dem anorganischen, und scheiden so zeitweise oder für immer aus dem lebendigen Geschehen aus, werden stabile Dokumente, die nun die Erdgeschichte zu erforschen hat. Sie unterscheiden sich nur dadurch von allen anderen anorganischen Stoffen der Erdrinde, daß sie ihre paläobiologische Dokumentennatur bewahrt haben, den Hinweis auf ihre organische Vergangenheit wenigstens physiognomisch und sei's auch nur im Abdruck, — noch in sich tragen, und so doch noch zur Biosoziologie gehören. Quenstedt (9) hat diese Ausnahmestellung in sehr feiner und völlig cönographischer Denkweise dadurch herausgehoben, daß er diesen Teil des anorganischen Kreislaufs im Haushalt der Natur, der historisch seine Herkunft aus dem zweiten großen Kreislauf verrät, und als Quelle für vergangene organische Stoffwechselperioden dient, „Leichenhaushalt“ nennt. Damit ist für die Paläo-Biocönologie ein wichtiger methodischer Begriff gewonnen.

Die Gemeinsamkeiten und Unterschiede in der Zusammensetzung, den Entstehungs- und Erhaltungsbedingungen der Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften habe ich früher ausführlich genug behandelt, so daß eine Wiederholung hier unnötig ist. Mit der jetzt unternommenen Hervorhebung des grundsätzlichen Unterschieds cönographischer von idiobiologischer Betrachtungsweise soll natürlich nicht ein Vorzug der einen vor der andern Methodik behauptet werden. Im Gegenteil, die eine ist ohne den Unterbau der anderen gar nicht möglich. Die Bio-cönotik ist nur ein Zug in der Wendung der neueren Naturwissenschaft, die nach der Periode systematischer Spezialisierung, physiologischen Laboratoriumsbetriebes und entwicklungsgegeschichtlicher Spekulationen wieder sucht, zu naturnahen, konkreten Begriffen, zur Anschaulichkeit im griechischen Sinn zu kommen. Der Morphologe, der Systematiker kann mit vollem Recht den Einzelorganismus isoliert untersuchen, so wie man aber fragt, wie der Lebenslauf eines Individuums sich vollzieht, sieht man es restlos seinem Lebensraum verhaftet, in seine Lebensgemeinschaft als Organteil eines Organismus höherer Stufe hineingestellt. Ein Organismus im Vakuum ist ein nonsens. Da die Geologie und Paläontologie heutzutage auch die Frage nach dem Milieu, nach der Umwelt, nach dem fossilen Lebensgefüge stellt, muß sie dann auch cönographisch zu denken versuchen. Die Paläobiocönologie muß um so kritischer sein, wo ihr nicht mehr das ganze Lebensgewebe, sondern nur einzelne erhaltene verstreute Teile oder zusammengewürfelte Bruchstücke zur Verfügung stehen.

In dem Gegensatz Lebensgemeinschaft : Totengesellschaft sollen also im Sinne des Vorstehenden, in Anlehnung von Tönnies, bedeuten: Gemeinschaft, sie weist auf das Vorherrschen der biologischen nie ganz geschlossenen Verflochtenheit des lebenerfüllten Lebensraums hin, wo die chemisch-physikalischen Bedingungen nur notwendige aber nicht hinreichende Bedingungen sind — Gesellschaft soll auf die Dominanz der mechanischen, der physikalischen und auch der chemischen Entstehungs- und Erhaltungsbedingungen hinweisen, wobei die vitalen nur als historische Faktoren wirken, ohne die es allerdings umgekehrt auch keine Thanatocönose gäbe. Die dazugehörigen Begriffe Biocönose und Thanatocönose sind nur termini technici, Parallelbegriffe, sie wurden gewählt, weil die Namen Biocönose

und Biotop schon vorhanden waren. Die deutschen Worte sind uns wichtiger, weil für uns sinnerfüllter und klarer, die Fachnamen aber für die Festlegung im internationalen Gebrauch notwendig.

Die von Gams und Quenstedt neu geprägten Termini Thaphocönose und Nekrocönose scheinen hingegen zunächst entbehrlich, ebenso ist der von Brinkmann neu gefaßte Gegensatz von Population und Plete mit dem unseren dem Anschein nach synonym. (Vergleiche S. 492 [27].) Quenstedt (9) schreibt (pag. 355): „W. spricht im Gegensatz zu Lebensgemeinschaften (Biocönosen) von Totengesellschaften (Thanatocönosen). Da aber Todes- und Bestattungsort in sehr vielen Fällen verschieden sind, liegen dem Geologen oftmals nicht Todes-, wohl aber Grabgemeinschaften (Thaphocönosen) vor.“ Eine wirkliche Unterscheidung gewinnt man m. E. dadurch nicht, denn auch die unverfrachteten durch gemeinsame Todesursache abgestorbenen Faunen werden begraben, und dann ist ja augenscheinlich dem Sinn nach durchaus das Gleiche gemeint (abgesehen davon, daß die Bezeichnung Grabgemeinschaften soziologisch nicht sinngemäß ist). Es kommt eben nur darauf an, wie weit man den Begriff des Todes zeitlich faßt. Weigelt (25) hat in seinem schönen Kapitel über den Tod und seine Folgeerscheinungen mit Recht betont, daß der Tod kein akuter Moment, sondern ein chronischer Vorgang von physiologisch umschreibbarer Dauer sei. Praktisch und menschlich spricht man ja auch vom Tod als einem Dauerzustand wie vom Leben, („noch im Tode nahestehend“), und gerade, wenn man den Begriff des Leichenhaushalts anwendet, muß man folgerichtig auch von einer Vergesellschaftung der Individuen im Tode, — u. U. auch verschiedener Todesart — wie der Lebendigen im Leben — auch bei unterschiedlicher Lebensart — reden.

Wir kommen gleich auf diese Auffassung des Todes, der streng gefaßt eigentlich erst die Paläobiocönologie als Wissenschaft möglich macht, zurück, zuvor nur einiges über den neu eingeführten Begriff der „Nekrocönosen“. Man ist zwar außerhalb der Systematik nicht an die so sorgfältig überlegten „Internationalen Regeln der zoologischen Nomenklatur“ gebunden, sollte aber — nicht aus Prioritätssorgen, sondern aus ganz praktischen Gründen der Wahrung der Stetigkeit und der Vorsorge vor Über-

lastung der wissenschaftlichen Terminologie mit Synonymen — sich sinngemäß an den Artikel 32 des Codex von 1905 halten, der nicht ohne Grund besagt: „Ein veröffentlichter Gattungs- oder Artname kann deshalb, weil er seinem Wortsinn nach nicht zutreffend ist, selbst von seinem Autor nicht verworfen werden.“

Steinecke (13) hat den Begriff der Nekrocönose zuerst verwandt, er gebrauchte den Namen bei vergesellschafteten Mikrofossilien in einzelnen Torfhorizonten des ostpreußischen Zehlaubruchs. Aus den abgebildeten „Nekro-Synusien“, den Resten ehemaliger Standortsassoziationen, geht hervor, daß der Autor sich paläobiocönologisch ganz der üblichen biosoziologischen Nomenklatur einordnet. Was der Name Nekrocönose will, erhellt aus folgenden Fragestellungen seiner Arbeit (p. 328):

„Finden sich einige der rezenten Mikroorganismen durch die einzelnen Schichten des Moores hindurch erkennbar wieder? Finden sich die nach rezenten Arten gekennzeichneten Leitformen unter diesen Organismen in ähnlicher Weise zusammen vor, so daß sie zur Charakterisierung einstiger Biocönosen dienen können? Läßt die Aufeinanderfolge der durch die fossilen Funde charakterisierten Nekrocönosen (Gams) Schlüsse auf die Entwicklung des Hochmoors zu?“ Aus diesen Sätzen geht hervor, daß der Begriff Nekrocönose dem der Thanatocönose äquivalent ist. Auf Anfrage bei Herrn Dr. Steinecke erhielt ich in sehr dankenswerter Weise die Auskunft, daß diese Benennung der von ihm ursprünglich Thanatocönosen genannten „fossilen Moorbiocönosen“ auf schriftlichen Vorschlag Gams erfolgt sei. Man könnte dazu ganz allgemein an den Beschluß des Internat. Zoologenkongresses zu Monaco (1913) erinnern, nach dem es „vom Standpunkte der Berufssitte“ als eine Pflicht erwartet wird, dem Autor bei notwendiger Abänderung Gelegenheit zu geben, einen ersetzenden Namen selber vorzuschlagen. Nun fragt sich, wie weit diese Notwendigkeit überhaupt vorliegt, so erfreulich an und für sich eine so konsequente Einführung biocönotischer Denkweise in die erdgeschichtliche Forschung ist, wie sie bei Steinecke zu finden. Es liegt nahe, das umständliche Wort Thanatocönose durch den geläufigeren und kürzeren Ausdruck Nekrocönose zu ersetzen. Nun ist es aber wünschenswert, einen einmal in seiner Bedeutung klar festgelegten Begriff, wenn er auch nicht ideal in seinen Eigenschaften ist, doch zu belassen, weil erfahrungsgemäß termini novi alsbald im Gebrauch eine

andere Sinnfärbung bekommen, und der Enderfolg ein ganz anderer ist, als in der ursprünglichen Absicht lag: die äquivalenten Bedeutungen beider Worte verschieben sich, und sowohl der alte unpraktische Ausdruck wie der neue wohlgemeinte leben weiter, aber sie werden ihrem Sinn nach beide unklarer, und erzeugen Verwirrungen.

Es wurde geltend gemacht, daß Nekrocönose sprachlich richtiger übersetzt sei. Das scheint, philologisch wenigstens, der Fall zu sein, denn *ὁ θάνατος* im Griechischen heißt der Tod, *ὁ νεκρός* der Tote, und man **spricht** von Totengesellschaft und nicht von Todesgesellschaft. (Nicht umsonst, denn bei der Lebensgemeinschaft weiß man, daß die Lebendigen eines gemeinsamen Lebens sind, im fossilen Fall ist aber nur die Totenvergesellschaftung gewiß, und nicht der gemeinsame Tod.) Gerade aus sprachlichen Gründen wurde der Ausdruck von Wasmund so gewählt. Biocönose bedeutet Gemeinschaft im Leben und nicht der Lebenden, also wäre es nach den Grundsätzen wissenschaftlicher Terminologie unrichtig, den entsprechenden paläobiocönologischen Terminus mit anderer Tendenz zu bilden, denn „Gesellschaft der Toten“ ist weniger als Thanatocönose, was Vergesellschaftung im Tode heißt. Dieses „Gemeinschaft im Leben“ will eigentlich mehr auf das gemeinsame Milieuspektrum, den Lebensraum, den Biotop, hinaus, und dann daraus die Biocönose herleiten, und ebenso stammt die Erkenntnis der Thanatocönosen aus der Beobachtung ganz konkreter rezenter Thanatotope. Sollte man nun nicht konsequenterweise wie von Lebensgemeinschaft von Todesgesellschaft statt von Totengesellschaft reden? Da kommt der richtige Kern des Einwands zur Geltung, der Quenstedt zu seinem Vorschlag „Grabgemeinschaften“ gebracht hat. Das „Leben“ als Dauerzustand, als die Summe der in einer Biocönose notwendigen und hinreichenden Stoffwechselbedingungen ist uns wissenschaftlich bis zu einem gewissen Grade durchaus faßbar. Das entsprechende bei der Thanatocönose, der Dauerzustand des Todes, aber nicht, denn er liegt nicht mehr offen zu Tage, sondern ist nur in manchen Fällen, selten mit Sicherheit, in seinen wichtigsten Anfangsstadien des „Todes im akuten Sinn“ rekonstruierbar. Da sind uns nun allerdings zunächst die Toten im Leichenhaushalt gegeben. Und deshalb sagt man besser, um auch das Vorherrschen des Mechanischen, nur Dokumentarischen im Leichenhaushalt zu betonen, Totengesellschaft,

und beläßt, der Wirklichkeit und der Theorie Rechnung tragend, die Bedeutungsvariation vom deutschen Fachwort zum fremdsprachlichen Parallelausdruck.

Nachdem mir durch Gams (mündl. Mitt.) bekannt geworden war, daß er den Begriff Nekrocönose auch schon in moorstratigraphischen Untersuchungen des Lunzer Seengebiets (3) (Niederösterreich) verwandt habe, schien mir das kleinere Übel noch zu sein, dann dem neuen Begriff wenigstens eine feste Stellung zuzuweisen, und ich kam unter Betonung der wichtigsten Beziehung der Cönosen zum Raum (Lebensraum oder Totenraum), zunächst zu folgender Fassung:

„Es sollte ja mit der Unterscheidung betont werden, daß für naturhistorische Zwecke aus der quantitativen und qualitativen Verteilung der Toten im Totenraum nicht ohne weiteres auf die Biocönosen geschlossen werden dürfte, denn es liegen eben nach dem Tode — man sollte analog sagen können während des Todes, bis zur endgültigen Sedimentierung physiologisch-diagenetische und dynamische Prozesse vor, die die soziologischen Beziehungen der Lebensgemeinschaften in die der Totengesellschaften umformen. Aber es kommt dabei in erster Linie nicht auf die Toten an, so wenig wie vorher auf die Lebenden, sondern auf das Vorhandensein eines geeigneten Biotops oder Thanatotops. Geradeso wie zwei benachbarte Lebewesen noch keine Biocönose bilden, sondern erst der ökologische Einheitsfaktor (Friedrichs) sie darin einstellt, so stellen die Reste zweier abgestorbener Organismen noch keine Thanatocönose dar, aber, im sprachlich strengen Sinne wenigstens, eine Nekrocönose. Trotzdem ist der von Gams und Steinecke vorgeschlagene Ausdruck brauchbar, und ich möchte in Übereinstimmung mit Gams folgende Verwendung vorschlagen: Das, was sich zeitlich zwischen Biocönose und Thanatocönose schiebt, ist ja der Bestattungsvorgang. In der Paläontologie haben wir es bei marinen und terrestrischen Vorkommen außerordentlich häufig mit richtigen Friedhöfen (Muschelbreschen, bonebed, Geniste, Gewölle) zu tun, also mit Thanatotopen. Kleine limnische Vorkommen aber, oder die Thanatocönosen größten Stils der Moore, entbehren der zum eigentlichen Bestattungsvorgang nötigen Transportmittel, wie z. B. Wasser- und Windbewegung. Der Unterschied ist hier nicht in den Bedingungen des Totenraums, sondern durch die Eigenschaften der toten Individuen

selbst gegeben, allein durch den Faktor der Erhaltungsfähigkeit wird die Neusortierung und Umgruppierung von der Biocönose bewirkt. Man könnte also so unterscheiden: Wenn die Thanatocönose sich nur aus inneren Gründen — der individuellen Erhaltungsfähigkeit allein — von ihrer „moderformation“ (v. Post) unterscheiden, nenne man sie Nekrocönose. Kommen zu diesen Bedingungen noch äußere Gründe dazu — die zur Bildung eines Totenraums führenden Bestattungsvorgänge — so nenne man die von ihren heimischen Biocönosen unterschiedene Organismenanreicherung` Thanatocönose (späterer Zusatz: besser im Sinne Quenstedts Taphocönose). Beides aber sind Totengesellschaften, nur ist in einem Fall der Biotop = Thanatotop, im andern Fall deckt sich der Lebensraum nicht mit dem Totenraum.“

Diese Formulierung wurde einer schriftlichen Diskussion unterworfen, das Interesse der Fachgenossen, für das ich den beteiligten Herren sehr zu Dank verbunden bin, brachte verschiedene Einwände. Herr Prof. Wüst schreibt dazu (13. 5. 27): „Ich hatte begonnen, das, was sie nun Nekrecönose nennen wollen, eine fossile Biocönose zu nennen, wie man ja auch beim Individuum ruhig von einer fossilen Muschel oder einem fossilen Seeigel spricht. Ich halte es nicht für so richtig, noch den neuen Begriff Nekrocönose einzuführen, obgleich ich andererseits auch nichts dagegen einzuwenden finde. Nur vielleicht dieses: Kommen wir dann mit den Begriffen Bio-, Nekro- und Thanatocönose aus, müssen wir dann nicht vielmehr der Konsequenz halber noch weitere einführen. Zunächst Lebensgemeinschaft und Lebensgesellschaft. Weiter, daraus hervorgehend, Gesellschaft frischer Leichen, mehr oder weniger zersetzter Leichen, erhaltungsfähiger Hartteile usw. Übrigens ist in dem Manuskript sichtlich nicht genügend daran gedacht, daß das, was aus Biocönosen verschiedener Wasserschichten tieferer Seen oder Meere nach dem Tode rein infolge der Schwerkraft am Grunde des Wassers sich ansammelt, doch auch eine Thanatocönose ist.“ Die Tendenz in der paläo-biocönologischen, der biostratonomischen Nomenklatur läuft also, wie aus dieser Äußerung besonders klar zu sehen, auf namentliche Charakterisierung zweier Begriffsgruppen hinaus, die den Leichenhaushalt konstituieren: 1. Die bestattenden Agentien mechanischer und biotischer Art und 2. die Stadien des Todes, die je nach Erhaltungszustand und Erhaltungsfähigkeit

dem Dokumentenarchiv der Erdrinde einverleibt werden. Durch Benennung wie taphocönotische oder nekrocönotische Totengesellschaft kann also eine Thanatocönose im Sinne der binären Nomenklatur vollständig beschrieben werden, die Schaffung weiterer, und vor allem besserer deutscher Namen ist ja jederzeit bei Bedürfnis möglich. Ich kann an sich der Meinung meines hochverehrten Lehrers nur beipflichten, daß zuviel Fremdwörter nicht vom Guten sind, aber gegen die in der modernen Pflanzensoziologie herrschende komplizierte Nomenklatur, die ja auch viel abklärende Folgen, schärfere Fassungen so komplexer Dinge wie der Cönosen, gehabt hat, werden wir in der Biostratonomie immer Waisen bleiben. Zweifellos aber hat es seine zwei Seiten, das, was nun schärfer begrenzt Nekrocönose genannt wurde, eine fossile Biocönose zu heißen. Von der ehemaligen Biocönose sind auch bei Fehlen aller Bestattungswege, jeden dynamischen Todes nur die erhaltungsfähigen Einzelglieder, von denen wieder nur die erhaltungsfähigen Hartteile bzw. deren Abdrücke erhalten, also nur ein geringer Teil der Glieder der Lebensgemeinschaft. Und, idiobiologisch gesprochen, nennt man einen Muschelabdruck oder einen Haifischzahn auch nicht ein fossiles Individuum.

Steineckes besonderes Verdienst sehe ich darin, daß er die Nekro-Synusien der Zehlau in schematischen Bildern dargestellt hat, wie das für die rezenten, besonders die benthonischen Synusien seit langem von seiten der Hydrobiologen in Meeren und Seen geschehen ist (z. B. C. G. J. Petersen - Ostsee, Hagmeier - Nordsee, Sernow - Schwarzes Meer, Kisselewitsch - Kaspisches Meer, S. Ekman - Schwedische Seen, Lundbeck - Norddeutsche Seen [zit. Verz. dort]). Diese Besiedelungsbilder bieten dem Geologen ein Vorbild der ursprünglichen Lage- und Zahlenbeziehungen der Gemeinschaften, die Totengesellschaften sind aber in allen Fällen nur deren verzerrte Dokumente. Bei nekrocönotischen fallen die nicht erhaltungsfähigen Teile aus, der Tod bewirkt allein die Aufhebung der „gemeinschaftlichen Beziehung“, im taphocönotischen Fall können die Individuen quantitativ hoch in der Zahl stehen, im eng umgrenzten Totenraum, doch stammen sie doch aus einer oder mehreren ortsfremden Biocönosen. Auch in Fällen, wo das bisher anders dargestellt wurde, verhält es sich so: ein übersandetes ersticktes Myabeet im Wattenmeer mag die Steckmuscheln alle in „autochtoner Lebenslage“ dar-

bieten, es fehlen der Totengesellschaft doch die Nahrungstiere, die Parasiten, die Algen, kurz, die Lebensgemeinschaft, die ja nie aus der Vergesellschaftung einer Art bestehen kann. (Daher ist es falsch, wie es oft geschieht, eine „Herde“ als den Prototyp der Vergesellschaftung im Tierreich anzusehen.) Ebenso wenig bietet auch eine fossile Austernbank das wahre Bild ihrer ehemaligen Lebensgemeinschaft. Es mögen noch Teile der Epifauna, wie *Balanus*, *Sabellaria*, Begleitmuscheln, Seeigelstacheln, Krebspanzerteile erhalten sein, von dem Weichtier- und Pflanzenbewuchs, Seesternen, Würmern, auch den Fischen, dem Nahrungsplankton ist i. A. nicht eine Lebensspur übrig. Alles das, was der Austernfischer „Beifang“ nennt, fehlt fossil bei noch so günstigen Erhaltungsbedingungen. Der Paläobiologe hat immer nur Bruchteile der Biocönose vor sich.

R. Brinkmann¹ hat in seiner trefflichen neuen statistisch-biostratigraphischen Arbeit ein Muster exakter Methodik mit den verschiedensten Ergebnissen für Art- und Stammesentwicklung, für die geologische Zeitmessung und Lithogenese gegeben, wobei hier besonders das Ergebnis interessiert, daß die neuerdings öfter in Anlehnung an die biologische Mutationslehre in der Paläontologie angenommenen Saltationen wenigstens für mitteljurassische Kosmocerasen über lange Zeiten hinweg nicht gelten. Sedimentationslücken = Überlieferungslücken täuschen sprunghafte Entwicklung vor (der seit Aristoteles bestehende Satz: *natura non facit saltus* gilt weiter), Unstetigkeiten und Sprünge in den statistischen Kurven der Korrelation Zeit: Eigenschaftsveränderung gehen im Profil mit rhythmisch sich wiederholenden Schichtfugen überein, sind i. A. mit Schalenkonzentrationen belegt, in denen sich epirogene Schwankungen der Wassertiefe und Wasserbewegung, also der aufbereitenden und erhaltenden Kräfte, widerspiegeln. Dabei erörtert Brinkmann folgende Fragen: „Von grundlegender Bedeutung für unsere Untersuchungen ist die Frage, ob die Fossilgesellschaften, die uns im Sediment eingebettet erhalten sind, auch als typische Vertretungen der ursprünglichen lebenden Gemeinschaften gelten dürfen, oder ob uns durch irgendwie gerichtete Auslesevorgänge ein falsches

¹ R. Brinkmann, Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Mth.-phys. Kl., N. F., Bd. XIII, 3, Berlin 1929.

Bild überliefert ist. Eine ganz exakte Beantwortung ist naturgemäß unmöglich, da wir von keiner Stelle eine Fossilgesellschaft kennen, von der man mit voller Sicherheit sagen kann, daß sie die ehemals lebende Population darstellt.“ Augenscheinlich ist das dieselbe Fragestellung, die uns zur Betrachtung der postmortalen Wege einer Biocönose gebracht hat, wobei nur fraglich erscheint, ob Verf. Population im Sinne der wirklichen Lebensgemeinschaft, oder im Sinne einer „Lebensgesellschaft“ nur des „Lebensraums der Ammoniten“ (S. 41) gebraucht. Faktisch behandelt werden nur die Ammoniten, mehr ist auch kaum möglich, die „nekroplanktonische“ Verfrachtung der Schalen wird mit einsichtigen Gründen abgelehnt, wenigstens in dem weltweiten Sinne wie es Joh. Walther annahm. A. a. O. wird aber Population doch ganz im biocönotischen Sinn gebraucht, und die Notwendigkeit betont (S. 53), „die Fossilgesellschaften ... von dem zoologischen Begriff der Populationen zu unterscheiden“. „Es sei daher für das fossile Material, bei dem in vielen Fällen eine gerichtete Auslese nachzuweisen ist, ... oder wo man eine Selektion der leeren Schalen wenigstens argwöhnen muß, der Begriff *Plete* eingeführt (die griechische Übersetzung von Population). Die Population bleibt auf diese Weise den lebenden Organismen vorbehalten, die gleichzeitig unter denselben Umweltsbedingungen existieren.“

Es bieten sich jetzt also die Möglichkeiten, die äquivalenten Begriffe Biocönose = Population, und Thanatocönose = Taphocönose = Nekrocönose = *Plete* zu gebrauchen, eine Vielheit der Ausdrucksmöglichkeiten, die zwar eine erfreuliche Einheit paläobiologischer moderner Tendenzen verrät, aber sonst doch dem an rezenten und fossilen Ablagerungen arbeitenden Biostratomen als unnötiger Wirrwarr erscheinen kann.

Bildungsbedingungen der Totengesellschaften.

Bezeichnenderweise haben wir fossile Totengesellschaften, die aus der Anhäufung der Reste einer einzigen Art bestehen, gar nicht selten. In solchen Fällen ist es meistens, nicht immer der „Saigerungsvorgang“, durch Strömung und Schwerkraft, allein, der dies Ergebnis hat, es können auch die Ursachen in eigenartigen Todesverhältnissen liegen, die auf eine Art allein innerhalb einer Biocönose einwirken.

So beobachtete ich im Vorfrühling an Sandstrandstellen des bayerischen Bodenseeufers, daß plötzlich von einem Tag zum andern eine nur aus *Limnaea stagnalis* und *Limnaea auricularia* var. *bodanica* bestehende telmatische Totengesellschaft angeschwemmt wurde, dicht gesät, obwohl solche Schalendrift am Strand des Bodensees ganz außerordentlich selten ist, und i. A. nur einzelne Schalen anschwemmen, wenn nicht ein Hochwasser die verschiedenen Strandguirlanden addiert. Die Ursache lag wohl in der Vorfrühlingserwärmung der seichten Ufer, die nachts wieder gefrieren, und so die alle halb erwachsenen Tiere zu früh aus dem schützenden Schlamm hervorgelockt haben. Warum es nur gerade diese Gattung, und nur halb ausgewachsene Exemplare betrifft, ist nicht ganz geklärt.

Der geschilderte Fall zeigt noch etwas anderes: Die Anhäufung einer Art ist hier auf eine meteorologische Katastrophe zurückzuführen.

Ein zweites Beispiel für die nicht mechanisch bedingte Massenablagerung einer Art, ebenfalls durch eine meteorologische, nicht klimatische Katastrophe: An der neuen Rheinmündung am österreichischen Bodenseeufer fand ich im Frühjahr 1928 am Fuß eines kleinen Kliffs einer Deltasandbank einen dichtgehäuften Streifen toter Larven von Eintagsfliegen. Die steile südexpionierte Kliffwand war dichtbesetzt mit lebenden Larven, die aus dem kühlen Wasser auf die warmfeuchte Sandwand heraufgekrochen waren, von der durch täglichen Föhnwind und der Sonne getäuscht. Nächtlicher Frost, nachmittags schnell einsetzend, vernichtete alle Tiere, stärkerer Wellenschlag begrub den jede Nacht weiter anwachsenden Totensaum im Sand. Im Deltatotenraum wäre sogar bei den zarten Ephemeriden die Erhaltung dieser Thanatocönose prinzipiell nicht ausgeschlossen.

Ein dritter Fall, wo nicht das Wetter, sondern pathologische Ursachen das Massensterben und die Massenablagerung auf breiter Fläche von mehreren km erklären. Im Frühling 1928 wurden die am See Laugele, in Norddeutschland Uklei genannten kleinen Weißfische (*Alburnus lucidus*) von einer Pilzkrankheit befallen, so daß am Strand des östlichen Seeufers bald auf jedem Meter ein totes Exemplar lag. Im Herbst befiel eine noch nicht ganz geklärte Krankheit die Barsche, die in Buchten und Häfen zu Tausenden tot antrieben, und niedersanken. Die Fossilisationsmöglichkeiten waren bei der schwachen herbstlichen Sedimentation gering.

H. Frebold¹ hat kürzlich ähnliche Fragen an fossilen Beispielen studiert, er hat die in allen Formationen bekannten Fossilkonzentrationen, die mit einem Faunenwechsel mehr oder weniger abrupt Hand in Hand gehen, auf mechanische Entmischung oder Änderung der biotopischen Bedingungen zurückgeführt. Unbesehen der Richtigkeit dieser Darstellung möchte ich doch darauf aufmerksam machen, daß Massenabsterben und Massenfossilisation grundsätzlich als zweierlei zu behandeln sind, aber durch übertriebene Berücksichtigung der an sich hoch zu schätzenden Wattenmeerstudien, ihre zuweilen unkritische Anwendung auf ganz andere fossile Lebensräume man doch folgende Möglichkeiten vergißt: Trifft man im Sediment Fossilkonzentrationen, die nur aus einer Art bestehen, so schließt man nur auf Entmischung, auf mechanische Saigerung, ich glaube aber durch die obigen Beispiele gezeigt zu haben, daß trotzdem die erste Ursache ein nur eine Spezies betreffendes Massensterben gewesen sein kann. Ob dem nun meteorologische, oder biotische Ursachen zu Grunde liegen, wie oben, oder ob plötzliche hydrographische Veränderungen zur Vernichtung führen, wird im Einzelfall nicht immer leicht zu ergründen sein. Das Beispiel von der Ansammlung nur junger Limnaeen, nur kleiner Schalen läßt sich wie rezent noch nachweisbar, nicht auf Saigerung zurückzuführen, wie man es bei der Auffindung als fossilem Strandsaum sicher getan hätte. Ähnlich liegt es bei dem stratigraphisch ja nicht selten beobachtbaren Faunenwechsel, dem nun umgekehrt keineswegs eine Anastrophe, ein völliges durch die hangendste Fossilkonzentration angezeigtes Aussterben entsprechen muß, sondern wo nur der zeitlich letzte Fall von vielleicht selten gegebenen Erhaltungsmöglichkeiten vorliegt. Auch in diesem Sinne ist Frebolds Schlußsatz zuzustimmen, daß Konzentrationsflächen von Fossilien einer Art, daß die jüngsten hangendsten unispeziellen Thanatocönoscn zwar in der relativ groben geologischen Chronologie gesprochen synchron, aber nicht absolut gleichaltrig sind.

Es muß aber betont werden, daß solche Anhäufungen einer Art, solche unispezielle Thanatocönoscn den gemeinsamen Tod nur einer gerade auf ihre Empfindlichkeit wirkenden meteorologi-

¹ H. Frebold, Deutung und erdgeschichtlicher Wert der Fossilkonzentrationen im Paläozoikum des Baltikums. — Ztschr. für Geschiebeforschung, IV, 1, 1928.

schen Katastrophe oder einer epidemisch auftretenden nur eine Art befallenden Krankheit zu verdanken haben, und die Annahme eines Klimaumschwungs, wie sie im Tertiär und Quartär so beliebt ist, oft ganz unnötig ist. Klima und Wetter sind zweierlei. Dabei sind solche Fälle wie die geschilderten, die ja Weigelt im Großen beschrieben hat, relativ selten, und noch seltener ist die fossile Erhaltung. Denn der gemeinsame Tod garantiert noch lange nicht die gemeinsame Erhaltung, während umgekehrt gemeinsame Erhaltung absolut nicht auf gemeinschaftliche Todesursache hinweist. Die Hydrobienschichten, die Muschelpflaster mit *Mytilus faujasi* im Mainzer Becken und unterelsässischen Tertiär werden auch heute noch von manchen Autoren auf „klimatische Katastrophen“ zurückgeführt. Man meint also sogar Anastrophon im Sinne Joh. Walthers, d. h. radikales Aussterben der Art durch Klimasturz. Dieser Schluß wäre nur dann denkbar, wenn die genannten Formen im Hangenden nie mehr auftreten, das ist aber nicht der Fall. Es genügt, um die Massenhaftigkeit der erhaltenen Schalen zu erklären, völlig, wenn man hier eine gleichzeitige Eignung der mehr oder weniger brackischen Gewässer als optimale Lebensräume und optimale Totenräume annimmt. Die Kardinalfrage in der Paläo-Biocönologie ist ja nicht die nach dem massenhaften Sterben, sondern nach der gehäuften Erhaltung. Die erste Fragestellung ist kaum zu beantworten, und sie führt unweigerlich zu dem häufig gemachten Fehlschluß von fossilarmen Gesteinen auf einen pessimalen Lebensraum. Gerade hier können die rezenten aller Erhaltung abholenden Tiefenablagerungen des Bodensees nicht nur in Bezug auf die Süßwassermolasse manches lehren, wie ich a. a. O. zeigen zu können hoffe. Man muß aber nicht nur die physiographische, hydrographische, chemische Eignung des Thanatotops für die Anreicherung und Erhaltung von Leichen untersuchen, es kommt m. E. immer noch ein komplex zusammengesetzter Faktor dazu, den ich die „spezifische Erhaltungsfähigkeit der Art“ genannt habe.

Das Typische, die erste Bedingung für den Bestand einer Lebensgemeinschaft ist der Lebensraum. Dementsprechend legte ich in obenstehender Formulierung den Hauptwert auf das Charakteristische für eine Totengesellschaft, die Art des Totenraums. Und ebenso, wie es verschiedene, oft ineinander greifende Stufen von Biotopen gibt, scheinen zwei große Typen von Tha-

n a t o t o p e n vorhanden zu sein: solche mit und ohne Verfrachtungsvorgang, den eigentlichen Bestattungsprozeß. Ich verdanke der Korrespondenz (vgl. S. 490 [25]) mit Herrn Dr. Rud. Richter die Einsicht in die Vorteile und die logische Bedeutsamkeit der binären Nomenklatur, und möchte das wenigstens insofern anwenden, als ich den Begriff Totengesellschaft als *genus proximum*, die Bezeichnungen *nekrocönotisch*, *taphocönotisch* usw. als *differentia specifica* im scholastischen, Linné'schen Sinne auffasse. Es bleibt also die Anwendung spezieller Unterbegriffe dem „Geschmack“ der biostratonomisch arbeitenden Naturforscher überlassen, während Totengesellschaft = *Thanatocönose* als die klare und anschauliche Gegenüberstellung zu Lebensgemeinschaft festzuhalten ist. Hier lassen sich auch noch weitere Unterscheidungen denken, wie sie Wüst oben andeutet. Neue Termini zu prägen, scheint erst bei konkreten Beschreibungen möglich, jedenfalls bei rein methodologischen Überlegungen unnötig.

Physiologischer Tod und paläobiocönotischer Leichenhaushalt.

Die Hauptschwierigkeit lag ja darin, den Begriff des „Todes“, der im allgemeinen nur als Abschlußmoment des Lebens gefaßt wird, als einen ebenso die Totengesellschaft auf die Dauer ihrer Existenz gemeinsam erfassenden Zustand zu erfassen, wie die gemeinsamen Lebensbedingungen die Biocönose charakterisieren. Ich versuchte das zunächst durch den Hinweis auf die räumliche Analogie, die Gebundenheit an Lebensraum und Totenraum. Die momentartige Auffassung des „Todes“ brachte ja Quenstedt in richtiger Unterscheidung des Todesorts und Begräbnisorts zur Aufstellung der Taphocönose, der „Grabgemeinschaft“. Nun wird aber jede Totengesellschaft, auch die am Todesort, ja sogar eine, die im ursprünglichen Lebensraum eingesedimentiert wird, zur „Grabgemeinschaft“. Es ist also nötig, die Schicksale einer Lebensgemeinschaft und ihrer einzelnen Glieder vom Zeitpunkt ihrer zellularen Auflösung ab bis zur endgültigen Fossilisation unter einen einheitlichen Namen zu fassen, und diesen Begriff den konkreten Bedingungen ihres Übergangs in den anorganischen Kreislauf anschaulich anzupassen. Das gelingt nur, wenn man den Tod als gemeinsame chronische Bedingung zeitlich so weit auffaßt, wie das Leben für die lebendigen Glieder. Und das ist durch Einführung dreier Begriffe möglich,

durch den „Leichenhaushalt“ nach Quenstedts Vorschlag, und durch Erweiterung der von K. A. Schultz und R. Virchow¹ für die Pathologie geschaffenen, von Verworn² in die Physiologie übernommenen Bezeichnungen „Nekrobiose“ und „Nekrose“. So wie die Lebensgemeinschaften der cönographisch erfäßbaren Synphysiologie des Lebensraums unterstehen, so bildet der Leichenhaushalt das tote, aber stabile Abbild dieser Physiologie eines höheren organischen, sozialen Organismus.

Es ist Standpunktssache, und zum guten Teil von der vitalistischen oder mechanistischen Grundeinstellung eines Forschers beeinflußt, ob man den organischen Stoffwechsel, der sich durch die Existenz und Umsetzung von Eiweißkörpern dem leblosen Kreislauf der anorganischen Substanz gegenüber auszeichnet, als einen zeitweiligen Sonderausschnitt des letzteren betrachten will, oder ob man umgekehrt den unlebendigen Kreislauf als latenten Wartezustand auffaßt, der immer in Bereitschaft ist, wieder in den Kreislauf der organischen Substanz einbezogen zu werden; die mineralische Substanz würde dann zeitweis in die Stufe des Auf- und Abbaus der organischen Stoffwelt gehoben. Hier lehrt uns nun die Entwicklung von synthetischen Naturwissenschaften wie der modernen Limnologie, daß die erfolgreichste Betrachtungsweise die ist, die beide ewig in Wandlung begriffenen Haushalte der Natur als in steter Wechselwirkung und als Einheit behandelt.

Es gibt aber im Reich des Anorganischen einen prinzipiellen Unterschied, nämlich den zwischen Totem und Leblosem. Die leblosen mineralischen Stoffe verraten keinerlei Kennzeichen einer ehemaligen oder zukünftigen Zugehörigkeit zum organischen Haushalt, die „toten“ Stoffe aber weisen den quellenmäßigen, dokumentarischen Charakter ihrer früheren Zugehörigkeit zum Kreis des Lebendigen auf. Allerdings in recht verschiedener Form, so als morphologisch unveränderte Leiche wie die sibirischen eisvergrabenen Mammute oder als Planktongyttja am Grunde der Seen, oder als deformierte tertiäre limnische Pechkohle, wo fast alles oder alles an ehemaliger lebendiger Form zerstört ist und nur der allgemeine Charakter die Herkunft verrät. Obwohl als „Tote“ ganz den mechanischen Gesetzen im anorganischen Reich unter-

¹ R. Virchow, Die Zellulärpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre. 4. Aufl. Berlin 1871.

² M. Verworn, Allgemeine Physiologie. 6. Aufl. Jena 1915.

worfen, ist es vom Standpunkt der erdhistorischen Synphysiologie sehr zweckmäßig, diesen Teilausschnitt im Haushalt der anorganischen Substanz als „Leichenhaushalt“ gesondert auszuscheiden.

Sind wir nun berechtigt, den Tod als den alles bedingenden Faktor im Leichenhaushalt ebenso anzusehen, wie die Lebensbedingungen bei der ökologischen Betrachtung einer an einen bestimmten Ort gebundenen Biocönose? Man wird leicht geneigt sein, die Frage zu verneinen, weil man menschlich eher gewohnt ist, den Tod nur als den abschließenden Schlußpunkt des Lebens anzusehen, und nicht als einen Dauerzustand. Es zeigt sich aber, wenn man neueren physiologischen Gedankengängen folgen will, daß der Tod, die immer unterschiedliche Form des Todes jeder Totengesellschaft an irgend einem Thantotop geradeso ihre Physiognomie aufzuprägen vermag wie die einzelnen Abformungen des Lebens bei gegebenem Lebensraum das soziale Gefüge der daran gebundenen Lebensgemeinschaft bedingen. Und gerade das ist ja für den Geologen, den Paläobiologen wichtig, in den Todes- und Bestattungsformen einerseits den wenn auch verzerrenden Spiegel der vorhergehenden Lebensbedingungen zu sehen; und andererseits in dem dokumentierten Todesablauf des Thanatotops Kriterien für die faciellen, paläogeographischen u. a. Bedingungen des ehemaligen Lebens- und Sterbensraums zu finden. Hier kann die idiobiologische Methode in der biostratonomischen Analyse einzelner toter Individuen zuweilen mehr leisten wie die cönographische, Weigelt hat in seinem Leichenbuch dafür die besten Beispiele geliefert.

Unsere Tendenz läuft also darauf hinaus, den Tod als einen den Leichenhaushalt dauernd bestimmenden Zustand zu begreifen, vom Beginn des Absterbens an, noch scheinbar mitten im alternden Leben, bis zum endgültigen Begräbnis und der Erhaltung im Sediment, alle Verfrachtungsvorgänge inbegriffen. Es sollen also die nekrotischen Prozesse den biotischen gegenübergestellt werden.

Das gelingt, wenn man die Auffassung der Physiologie über die „Geschichte des Todes“ (Verworn¹⁾) einerseits berücksichtigt, und andererseits an die Anfänge dieser Meinung vom Tode als veränderlichem Dauerzustand anknüpft, die sich schon

¹ M. Verworn, Allgemeine Physiologie. 6. Aufl. Jena 1915.

bei Virchow¹ finden. Die Anschauungen über die Frage, ob das Sterben, der Tod ein notwendiges Entwicklungsendglied in der Ontogenese, im präformierten Stoffwechselablauf der Vielzeller ist — wie Verworn annimmt — oder nicht, gehen auseinander. Die Tatsache der senilen Atrophie wird wieder bestritten, so ausdrücklich von S. Hirsch². Die Prozesse des „Alterns“ sind neuerdings stark in den Vordergrund der pathologisch-physiologischen Forschung getreten³. Unbestreitbare, triviale Tatsache ist aber, daß es keinen Tod ohne vorhergehendes Leben gibt, und das ist ja für den Erdhistoriker das Ausschlaggebende, die Widerspiegelung des Lebens an der fossilen Leiche. Wichtig ist nun die Auffassung der Physiologie, daß dem endgültigen Tod ein Zwischenzustand vorangeht, ein zeitlich mehr oder weniger lang andauernder Abbau der Stoffwechselvorgänge, der schon zum „Tod“ im weiteren Sinn gehört, obwohl man noch nicht von einer Leiche im engeren Sinn sprechen kann. Umgekehrt „überleben“ gewisse Zellkomplexe an der Leiche den Tod zuweilen recht lange, so überlebt beim Menschen das Flimmerepithel der Luftwege noch tagelang den Moment des Herztodes, den wir praktisch als Tod auffassen. Man ist auch berechtigt, das latente Leben, den Scheintod, den z. B. die Tardigraden jahrelang ausdehnen können (nicht alle Bärtierchen erwachen aber wieder zum Leben), zur „Nekrobiose“, wie man diesen Todesablaufprozeß nennt, zu rechnen.

„Die Geschichte des Todes bei verschiedenen Tierklassen ist sehr verschieden die Ausbildung des definitiven Todes, d. h. des Zustandes, in dem keine einzige Lebensäußerung mehr am Körper wahrzunehmen ist, erfolgt in manchen Fällen erst Monate, nachdem das Tier eine irreparable tödliche Verletzung erfahren hat (Verworn⁴ pag. 160). Die Physiologie unterscheidet hier ganz verschiedenartige Prozesse. Es sind einerseits die histologischen, wo der Stoffwechsel einfach mehr oder weniger langsam

¹ R. Virchow, Die Zellulärpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre. 4. Aufl. Berlin 1871.

² S. Hirsch, Das Alter und Sterben des Menschen vom Standpunkt seiner normalen und pathologischen Leistung. — Hdb. d. norm. u. path. Physiol., Bd. 17. Berlin 1926.

³ E. Korschelt, S. Hirsch, F. W. Harms, M. Hartmann, H. Driesch, „Leben, Altern, Tod“. — Senckenberg-Bücher, Bd. II, 1927.

⁴ M. Verworn, Allgemeine Physiologie. 6. Aufl. Jena 1915.

oder auch plötzlich stehen bleibt (Atrophien, Vertrocknung oder Gerinnung des Gewebes, akute toxische Fixierung des morphologischen Zustandes), und andererseits die metamorphotischen, wo Stoffwechselstörungen perverser und abnormer Art eintreten, die zur Zerstörung der Zelle und damit der Gestalt führen. (Verfettung, Verschleimung, Verkalkung u. a.) K. H. Schultz und R. Virchow¹ haben diese Übergangsprozesse im Todesablauf als „Nekrobiose“ und „Nekrose“ unterschieden. Virchow spricht von Nekrobiose, wenn der betreffende Teil in seiner Form später völlig zerstört ist und untergeht, und von Nekrose, wenn die morphologische Form in ihrer Ursprünglichkeit noch postmortal erkennbar ist.

Diese Unterscheidung, die Verworn zwar für physiologische Zwecke als zu grob und nur morphologisch ablehnt und alles unter Nekrobiose zusammenfassen will, ist für die Biostratonomie gerade so wie für die Pathologie m. E. außerordentlich brauchbar. Im Sinne der binären Nomenklatur können wir so nekrobiotische Totengesellschaften, wo die ursprünglichen Körperformen wie im völlig zersetzten Flachmoor in manchen Seekreiden, in Kohlenflözen und anderen organogenen Gesteinen verloren gegangen sind, von den nekrotischen unterscheiden, wo die Gestalt der fossilen Tiere und Pflanzen, wie in der Förna oder Äfja, noch deutlich erhalten ist.

Hier ist der Ort, um der außerhalb Schwedens so gut wie unbekannt gebliebenen wichtigen Arbeit „Förna och Äfja“ Rutger Sernanders² zu gedenken, die die Anfangsstadien der Fossilisation in vielseitiger Weise behandelt. Unter Förna werden die ersten Prozesse der Humusbildungen, unter Äfja die Übergänge zu eigentlichen Sapropelen in ungewöhnlich anschauungsreicher Weise beschrieben. Auf das gleiche griechische Adjektiv verfallend, wie die ohne Beziehung hierauf und unabhängig voneinander von Virchow-Verworn und Steineckegams gebrauchten Begriffe, schlägt auch der skandinavische Führer der Pflanzenphysiognomik für diese beiden Übergänge zu Dy und Gyttja den Sammelnamen Nekron vor. „Jeg föreslar, att man sammanfattar de döda ännu ej humifierade organiska

¹ R. Virchow, Die Zellulärpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre. 4. Aufl. Berlin 1871.

² R. Sernander, Förna och ävja. — Geol. Fören. Förth. Bd. 40. Stockholm 1918.

rästerna i ett växtsamhälle eller ett synoecium under en särskild benämning: nekroni. — Ur samma stamm (*νεκρός*) kunna i vissa samband tagas adjektivet nekral och participiet nekrotiserad.“ Glücklicherweise hat der letzte Begriff, der uns, wie leider die ganze Arbeit, in Lit. 17, noch unbekannt war, nach dem zuerst Gesagten den gleichen Sinn wie der Virchows, nekrotisch und nekrotisiert sind sedentäre Ablagerungen von erhaltener organischer Form.

Erinnern wir uns an die schon oben gemachten Ausführungen, wo die Erkenntnis gewonnen wurde, daß zwei Hauptgruppen von Faktoren die Totengesellschaft konstituieren: die dynamischen Bestattungsagentien und die Erhaltungsgrade und Erhaltungsfähigkeit der organischen Körper, so gliedert sich die Nomenklatur nur durch die Verwendung schon bestehender aber nun klar systematisch festgelegter Begriffe zwanglos etwa so. Die Totengesellschaften haben vier hauptsächliche Unterscheidungsformen, durch die Feststellung dieser Kennzeichen ist ein großer Teil der organogenen Sedimente überhaupt paläobiocönologisch charakterisiert:

1. Zerstörung der organischen Form, bei Erhaltung der tierischen oder pflanzlichen Gestalt = nekrobiotisch.
2. Erhaltung der tierischen oder pflanzlichen Gestalt während des Todes = nekrotisch.
3. Verfrachtung während des Todes vom Lebensraum in den Totenraum, dort Begräbnis = taphocönotisch.
4. Kein Transport von der Lebensstätte in einen allochthonen Friedhof, Biotop = Thanatotop = nekrocönotisch.

Für biostratonomische, thanatocönotische Zwecke ist nun eine endgültige Erweiterung des Todesbegriffs noch nötig, der alle erdgeschichtlich überlieferten Todesformen in sich enthält, die nicht nur die Vorgänge an der „Leiche“ während der Nekrobiose und Nekrose in sich begreift, sondern die den Tod als einen Prozeß ansieht, der bis zum Begräbnis, bis zur endgültigen sedimentären Einverleibung in das paläobiologische Dokumentenarchiv der Erdgeschichte andauert. Diese Anschauung des Todes, die im Namen Thanatocönose zum Ausdruck kommt, und die die vielfältigen Todesformen unter sich begreift, welche alle das Schicksal eines abgestorbenen aber noch nicht ad acta historiae terrestris gelegten Organismus ausmachen, ist ja ganz im Sinne des synphysiologischen Begriffs „Leichenhaushalt“ gedacht.

Die Kreise des organischen und des anorganischen Haushalts überschneiden sich, beide Kreisläufe zielen aufeinander zu in den Prozessen des Aufbaus (z. B. Assimilation, Pütter'sche Theorie) und des Abbaus (z. B. Mineralisation durch bakterielle, chemische Prozesse usw.). Ein Teil des gemeinsamen sich überdeckenden Kreisabschnitts wird durch die Prozesse der organischen Synthese gekennzeichnet, es ist *cum grand salis* die anorganische aber latent organische Materie wie man den Boden im agrikulturchemischen oder besser pedologischen Sinn ansehen kann. Der andere Teil ist der Leichenhaushalt, wo man den „toten“ Bestandteilen die Herkunft aus dem „Lebendigen“ im Gegensatz zur „leblosen“ Welt noch ansieht, für die Überführungsdauer bis zur endgültigen Bestattung fehlt ein Name; vermeiden wir eine Neuprägung (vergleiche teilweise Sernanders „nekral“) und übernehmen von den Physiologen „Tod und Leben“ als äquivalente Zustandsbegriffe. Die vorgeschlagenen Unterscheidungen z. B. je nach den Bestattungsagentien noch weiter zu spezialisieren, bleibt dem Bedürfnis der Forscher je nach Sachlage überlassen, jedenfalls ist die Richtung gewiesen. Ich möchte keineswegs der unbedingten Notwendigkeit dieser Ausdrücke das Wort reden, nur die Möglichkeit eindeutiger und sinngemäßer Verwendung schon bestehender Begriffe nachweisen.

Wenn man aber schon eine vielseitige binäre Nomenklatur gebraucht, ist es nötig sie scharf zu fassen, und das am Beispiel zu zeigen. Und da die beiden Gegensatzpaare in den Bedingungen des mortalen Geschehens sich keineswegs gegenseitig ausschließen, müßte man z. B. eine von Cardien überwucherte Miesmuschelbank, die dann beide *in situ* durch Verschlickung ersticken, folgendermaßen biosoziologisch charakterisieren: Es liegt zunächst eine „anastrophale Sukzession“ vor, die beiden ehemaligen Biocönosen sind nekrotisch dem Leichenhaushalt zugeführt, und die übrigen Glieder der Lebensgemeinschaften sind durch restlose Nekrobiose völlig ausgeschieden (Plankton, Algen, Vermes usw.). Dadurch kommen zwei nekrocönotische Totengesellschaften zustande, ihr Lebensraum bildet auch ihren Totenraum, ein eigentlicher Verfrachtungs- und Begräbnisvorgang fällt weg, es gilt die Gleichung Biotop = Thanatotop. Würde diese Thanatocönose jedoch durch Prielerlegung nachträglich umgelagert und zusammengewürfelt, so daß nicht mehr die unverfrach-

teten Totenkörper das cönographisch Bezeichnende wären, sondern der Begräbnisvorgang in sekundärer Lagerstätte erst ein neues soziologisches Gefüge zustandebrächte, so bildete sich aus den zwei Totengesellschaften in Sukzession eine einheitliche Totengesellschaft, bei Annahme der Formzerstörung zu Bruchschill müßte man sie als nekrobiotisch-taphocönotisch bezeichnen. Hier hat der Tod noch nach der ersten Bestattung weitergewirkt.

So lassen sich leicht für andere Fälle noch mehr Beispiele bilden. Ich möchte damit — ausdrücklich gesagt — nicht von einer Unzahl von Begriffen ihre Unentbehrlichkeit nachweisen, sondern nur leidigerweise einmal vorhandenen ihren rechten und deutlich begrenzten Platz anweisen. Es wird sich von Fall zu Fall zeigen, ob eine Verwendung dieser Namen zweckmäßig ist, das ist aber erleichtert, wenn die in klarer systematischer Beziehung zueinander stehen. Und solche Definierung ist natürlich bei klassischen Fachausdrücken einfacher wie bei deutschen Wörtern, die im allgemeinen anschaulicher und handlicher zu gebrauchen, in ihrer Bedeutung ohne parallele Fachtermini aber auch allzu leicht verschiebbar sind.

Biocönotik und Paläobiocönotik.

Es bliebe nun noch übrig, über diejenigen Begriffe der Biozoologie zu handeln, die für die Biostratonomie weiter brauchbar sind. Doch habe ich das a. a. O. schon (17) ausführlicher getan, und möchte Wiederholungen vermeiden, so daß ich nur noch einmal kurz auf die in Frage kommenden zwei Hauptgruppen der Biocönotik hinweise; es ist die autökologische bzw. synökologische, und die zeitliche Seite der biozoologischen Methodik, die Sukzessionsforschung.

Die ökologischen Begriffe sind eigentlich schon länger dem biologisch interessierten Teil der Geologen geläufig, so gebraucht man mit Vorteil bei der biotopischen Beschreibung fossiler Arten und Assoziationen die allgemeinen Bezeichnungen stenotop und eurytop, die entsprechenden speziellen eurytherm, -halin usw. Von optimalen und pessimalen Lebensräumen zu sprechen, hat man besonders seit R. Hesses Tiergeographie¹ gelernt. Dasselbe läßt sich aber ganz entsprechend auch bei Totenräumen anwenden. So wie man einen theoretisch

¹ R. Hesse, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Berlin 1924.

unbesiedelten (praktisch im Fall des Krakatau) Biotop durch die Summe seiner edaphischen, klimatischen, hydrographischen, topographischen, biotischen und trophischen Faktoren innerhalb seiner geographisch-historischen Bedingtheit als für eine bestimmte Biocönose geeignet a priori charakterisieren kann, so läßt sich das auch von der Eignung des Raums zum Friedhof, zum Begräbnisort sagen. Hier hängt die optimale oder pessimale Eignung natürlich mit den Fossilisations-, den mechanischen Sedimentationsbedingungen aufs engste zusammen, denen der Leichenhaushalt als organogener Teil der Sedimente unterworfen ist. Man wird das Profundal des eutrophen Sees, die luftabgeschlossenen humos konservierten Schichten des Hochmoors, eine Stromkabelungszone im Ozean, eine abgeschnürte Nebenwalze mit Hakenbildung im Strömungssystem des Binnensees, den Sandstrand eines brackischen individuenreichen und artenarmen Gewässers, leicht als optimale Totenräume beschreiben können. Nicht umsonst spricht man vom „toten Punkt“, einer Bewegung, im Wattenmeer liegen die schönsten Thanatocönosen gerade da, wo die hin- und herflutenden Tidenströme ihren „obersten Totpunkt“ wie der Kolben im Zylinder erreichen. Umgekehrt läßt sich bei physiographisch konträren, also pessimalen Bedingungen von vornherein sagen, daß die Bedingungen für die Erhaltung einer Totengesellschaft ungünstig sind, was ja allgemein für alle terrestrischen Ablagerungen gilt, wo nur wenige Ausnahmen wie Muren, Höhlenlehm u. a. Ausnahmen bilden. Deshalb schließe man bei fossilileeren oder -armen Sedimenten zunächst auf die physiographischen Faktoren des Lebensraumes und des pessimalen Totenraums, und dann erst auf die ursprüngliche Armut der Fauna und Flora!

Die Sukzessionen werden schon von der Biocönologie zoologischer und botanischer Richtung erforscht, wieviel könnte da erst die Paläobiocönologie leisten! Sind doch beispielsweise in der leider mehr statisch wie dynamisch eingestellten Ammonitenforschung Begriffe wie Population, Saltation u. a. soziologisch oft recht ungeklärt angewandt worden. Schon die phänologischen Veränderungen einer Lebensgemeinschaft bieten dem Geologen Schlußmöglichkeiten aller Art, so läßt z. B. in unseren Breiten der Fund einer Qualle am Strand — wie er ja auch fossil in mehreren Fällen vorliegt — ganz bestimmte Schlüsse auf den jahreszeitlichen Aspekt der Sedimentation zu. Weiter genüge ein

Hinweis auf die glazialen Bändertone, auf die phänologische Kalkausfällung und die jahreszeitlich geschichteten Gytten in manchen Alpenrandseen. Welche Rolle andere phänologische Faktoren mit Einfluß auf die erhaltungsfähige Körperform der Organismen (Lichtwechsel, Mondphasen usw.), wie der jahreszeitliche Polymorphismus im allgemeinen, in der Deutung fossiler Funde spielen können, ergibt eine naheliegende Überlegung.

Wenn nicht dem Namen, so doch der Sache nach kennt die Geologie längst die „normalen und die katastrophalen Folgeserien“ (Gams), die „rhythmischen und säkularen Sukzessionen“ (Thienemann). Normale Folgeserien liegen z. B. vor bei den Verlandungs- und Vermoorungsvorgängen, oder bei den Faunensukzessionen, die der profilvertikale Wechsel von pelagischer und profundaler Facies in litorale im Gefolge epirogenetischer Bewegungen mit sich bringt. Katastrophale und anastrophale Folgeserien wurden oben schon in Beispielen berührt. Säkulare Sukzessionen werden gerade durch die alluvialen Leitfossilien angezeigt, wie die *Petricola pholadiformis* der Nordsee, die *Elodea canadensis* der Binnengewässer. Durch ihre seit pliozänem Aussterben erfolgte Rückwanderung in Biotope, die sie schon einmal besetzt haben, dienen als Beispiel für die zeitweilige Bedeutung des geographisch-historischen Faktors in der Besiedelung: *Mya arenaria* in Watten- und Strandgebieten der deutschen Meere, *Dreissensia polymorpha* in den sublitoralen subfossilen Schalenzonen der norddeutschen Seen, der Haffe und den Altwasser-Thanatocönoson mancher deutschen Ströme.

Beziehung von Biosoziologie und Idiobiologie zu anorganischen Wissenschaften.

Zum Schluß müßte eine Eingliederung der biosoziologisch gerichteten Biostratonomie in das dem heutigen Stand der Wissenschaft entsprechende Gliederungsschema erfolgen. Ich möchte textsparend das nur graphisch darlegen, denn ein nicht geringer Teil von Naturforschern steht solchen Überlegungen fern, und dem an den logischen Grundlagen seiner Methoden interessierten Gelehrten kann durch ein paar Worte kein Ersatz geboten werden. Das Einarbeiten in die reiche biocönologische Literatur, die sich vornehmlich in der Limnologie und Pflanzensoziologie, aber auch bei Entomologen und Forstleuten findet, kann dem über

die Idiobiologie Hinausstrebenden nicht erspart werden. Es gibt neuerdings schematische Gliederungsversuche von Du Rietz¹, Werestschagin² und Thienemann, die sich durchweg an das ältere Tschulok'sche³ System anlehnen. Früher hat schon Nordhagen⁴ die Selbständigkeit der cönographischen Forschungsweise, gleichzeitig mit Gams⁵, hervorgehoben, in logisch sehr durchdachter Weise. Da diese Systeme entweder von pflanzensoziologischem oder limnologischem Material ausgehen, ist es nicht auffallend, daß der räumliche Faktor unberechtigterweise gegenüber dem zeitlichen — der dem Geologen und Paläontologen näher liegt — vorgezogen wurde. Ich habe in untenstehendem Schema den Versuch gemacht, die drei Stufen der regional-historischen (raumzeitlichen) Naturforschung, nämlich die idiobiologische, die cönographische und die synthetische in ihrer kreuzweis verknüpften Vierteilung nach den Faktoren Raum und Zeit, Einzelwesen und sozialer Organismus, Anorganisches und Organisches, Naturgeschichte und Naturkunde, doch gleichmäßig darzustellen; wobei auf die genannten Autoren erweiternd aufgebaut wird.

Ein Schema ist natürlich ein Prokrustesbett, und muß immer von zentralen Gesichtspunkten aus verstanden werden. Das Leben steht hier im Zentrum der Betrachtung, die Schematisierung ist schon deshalb unumgänglich, weil ein vierdimensionaler Bau in eine Ebene projiziert werden muß. Dabei erhalten manche Sachgebiete und ihre Wissenschaften eine periphere Stellung. Sie werden zu Grenzgebieten und Hilfswissenschaften, und könnten an sich betrachtet natürlich Selbständigkeit beanspruchen. So werden die sog. exakten Naturwissenschaften, die die drei ersten

¹ E. Du Rietz, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala 1921.

² G. Werestschagin und A. Thienemann, Vorarbeiten zur Gliederung des Verz. der limnologischen Literatur. — Verh. Intern. Vgg. f. theoret. und angew. Limnologie, Bd. II (Innsbruck). Stuttgart 1924.

³ Tschulok, Das System der Biologie in Forschung und Lehre. Jena 1910.

⁴ R. Nordhagen, Om nomenklatur og begrepsdannelse i plante-sociologien. Forsok til en diskussion paa logisk grundlag. — Nyt Magazin f. Naturveds. 1919.

⁵ H. Gams, Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocönologie. — Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich 1918.

komplexen und konkreten naturnahen kategorialen Gegensatzpaare negieren, d. h. eliminieren, und die dadurch ihre Mathematisierbarkeit erreichen, vom Standpunkt der eigentlichen Naturkunde und -geschichte aus als unentbehrliche Hilfsdisziplinen betrachtet. Sie haben kein eigenes Sachgebiet im Naturreich zum Gegenstand, sondern erforschen die Gesetzlichkeit der Natur in ihrer funktionalen Bedingtheit als Ganzes. Das ist aber ein wesentlich anderer Begriff von Ganzheit, als der, den die cönographische und synthetische Naturforschung zu begreifen strebt, wir glauben, daß die soziologischen Tendenzen ein notwendiger Rückschlag auf die aussichtslose Absicht war, die „beschreibende“ Naturwissenschaft als primitive Ausgabe der „Exakten“ zu werten.

Das Schema will nur zum Abschluß die Beziehungen der idiobiologischen und cönographischen Biologie zu den räumlichen (geographischen) und zeitlichen (geologischen) Wissenschaften zeigen. Es kommt über eine erste Andeutung nicht hinaus, und erstrebt keinerlei vollständige Aufzählung aller Forschungszeige. Salomon-Calvi¹ hat das kürzlich für die Geologie und Paläontologie versucht, in Anlehnung an Rickert² dessen wissenschaftssystematisches Werk zweifellos das Bedeutendste auf diesem Gebiet darstellt. P. Oppenheims³ neuerer Versuch kommt trotz Umtaufen kaum über ihn hinaus, und was er logisch nennt, ist recht oft psychologisch. Zu einer erkenntnistheoretisch und logisch gründlichen Durcharbeitung der so verwandten beschreibenden Naturwissenschaften gehört viel Zeit und Sachkenntnis, sie müßte aber im Gegensatz zu bisherigen Autoren zeigen, daß nicht nur die logischen Denkformen (mit gewissen historisch-praktischen Traditionen) die Wissenschaft formen, sondern daß die Sachbereiche, die Gegenstandswelten selbst die wissenschaftliche Methodik zu bestimmten Behandlungsformen durch die dem Stoff immanente Logik zwingen. Der Kundige sieht auch aus dem Schema allein, daß manche Teile im logischen Schema faktisch eigentlich leerlaufen, d. h. wir noch nicht die

¹ W. Salomon-Calvi, Die Stellung der Geologie im System der Wissenschaften und ihre Bedeutung für die Weltanschauung. — Pädag. Werte, H. 7, 1927.

² H. Rickert, Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Tübingen 1921.

³ P. Oppenheim, Die natürliche Ordnung der Wissenschaften. Jena 1926.

Literatur

über Totengesellschaften s. s.

1. 1926. F. Broili, Eine Holothurie aus dem oberen Jura von Franken. — Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., München, math.-naturw. Abt.
2. 1927. B. v. Freyberg, Der Salzsee Mar Chiquita in der Provinz Cordoba (Argentinien). — „Die Naturwissenschaften“, 15. Jg., H. 13.
3. 1927. H. Gams, Die Geschichte der Lunzer Seen, Moore und Wälder. — Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, Bd. 18, H. 5—6.
4. 1928. Fr. Lenz, Biologie der Süßwasserseen. — Biol. Studienb. IX, Berlin.
5. 1926. J. Lundbeck, Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. — Arch. f. Hydrobiol., Suppl., Bd. VII.
6. 1929. J. Lundbeck, Die Schalenzone der norddeutschen Seen. Jahrb. Preuß. Geol. L. A. für 1928, Bd. XLIX.
7. 1927. G. Lundqvist, Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. — Die Binnengewässer, Bd. II.
8. — E. Naumann, Limnologische Terminologie. — Abderhaldens Hdb. d. biol. Arbeitsmeth., im Druck.
9. 1927. W. Quenstedt, Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung. — N. Jahrb. f. Mineral. etc., Abt. B, Beilagbd. LVIII., Pompeckj-Festband.
10. 1928. M. Pfannenstiel, Organisation und Entwicklung der Gryphäen. — Paläontologica 1928.
11. 1928. O. Seitz und W. Gothan, Paläontologisches Praktikum. — Biol. Studienb. VIII, Berlin.
12. 1928. W. J. Shadin, Untersuchungen über die Ökologie und Variabilität bei *Vivipara fasciata* Müll. — Monogr. d. Biol. Wolga-Station III, Saratow (russ.).
13. 1927. F. Steinecke, Leitformen und Leitfossilien des Zehlauerbruchs. Die Bedeutung der fossilen Mikroorganismen für die Erkenntnis der Nekrocönos eines Moores. — Botan. Arch., Bd. 19, H. 5—6.
14. 1926. A. Thienemann, Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. — Die Binnengewässer, Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten, Bd. I., Stuttgart.

15. 1927. A. Thienemann, Zehn Jahre Hydrobiologische Anstalt der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft. — D. Naturw., 15. Jg., H. 37.
16. 1928. A. Thienemann, Lebensraum und Lebensgemeinschaft. — „Aus der Heimat“, Jg. 41, H. 2.
17. 1926. E. Wasmund, Biocönose und Thanatocönose. Biosoziologische Studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. — Arch. f. Hydrobiol., Bd. 17.
18. 1927. E. Wasmund, Zur Postglazialgeschichte des Würmseegebietes. — Verhandlg. Internat. Vgg. für theoret. und angew. Limnologie, Bd. II (Moskau).
19. 1927/28. E. Wasmund, Die Strömungen des Bodensees, verglichen mit bisher in Binnenseen bekannten Strömen. — Internat. Rev. f. d. g. Hydrobiol. und Hydrogr.
20. 1928. E. Wasmund, Natur und Landschaft der Gemeinde Holzhausen am Starnberger See in ihrer erdgeschichtlichen und gegenwärtigen Entwicklung. — „Lech-Isarland“, Bd. III, H. 2 ff.
21. 1929. E. Wasmund, Schalenfischerei an Meeresküsten. — Mitt. deutsch. Seefisch., Bd. XXXV.
22. 1929. E. Wasmund, Miozäne Entstehungs- und diluviale Entwicklungsgeschichte des Tischberg-Härtlings am Starnberger See. (Ein paläolimnologischer Versuch.). — Jahrb. Geol. Bundesanst. Wien 1929.
23. 1929. E. Wasmund, Biostratonomisch-malakologische Beobachtungen zur Quartärgeschichte der südrussisch-pontischen Vortiefe. — Geolog. Rundsch., Bd. XX.
24. 1927. J. Weigelt, Über Biostratonomie. — Der Geologe, Nr. 42.
25. 1927. J. Weigelt, Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. — Leipzig.

Die gesamte ältere biostratonomische Literatur ist in den großen Literatur-Verzeichnissen bei Quenstedt, Weigelt und Wasmund wohl ziemlich vollständig zu finden.

Inhalt.

Einleitung	466	[1]
Biostratonomie, Idiobiologie und Biosoziologie	468	[3]
Anwendung des Begriffs der Biocönose	474	[9]
Anwendung des Begriffs der Thanatocönose	478	[13]
Diskussion synonymmer paläobiocönotischer Begriffe	482	[17]
Bildungsbedingungen der Totengesellschaften	493	[28]
Physiologischer Tod und paläobiocönotischer Leichenhaushalt	497	[32]
Biocönotik und Paläobiocönotik	504	[39]
Beziehung von Biosoziologie und Idiobiologie zu anorganischen Wissenschaften	506	[41]
Literaturverzeichnis	510	[45]

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Wasmund Erich

Artikel/Article: [Die Verwendung biosoziologischer Begriffe in der Biostratonomie 466-512](#)