

Zeitschrift

der

Deutschen geologischen Gesellschaft.

2. Heft (April, Mai, Juni) 1897.

A. Aufsätze.

1. Ueber die Lebensweise fossiler Meeresthiere.

Von HERRN JOHANNES WALTHER in Jena.¹⁾

Das Festland der heutigen Erdoberfläche wird von Organismen bewohnt, welche sich leicht in Pflanzen und Thiere unterscheiden lassen, und die Unterschiede dieser beiden Gruppen sind so augenfällig, dass Niemand im Zweifel sein kann, ob ein Lebewesen als Pflanze oder als Thier zu bezeichnen sei. Aber wenn wir unser Augenmerk von den festländischen Organismen auf die Bewohner des Süßwassers oder die Lebewesen des Meeres lenken, so erheben sich vielfach unerwartete Schwierigkeiten. Eine Spongie, eine grüne, vielverästelte Alcyonarie erscheint so pflanzenähnlich, die Diatomeen und Peridineen stimmen so sehr mit vielen einzelligen Thieren überein, dass man nur schwer ein entscheidendes Urtheil abgeben kann; und der alte Ausdruck „Pflanzenthier“ zeugt von den Zweifeln, welche die alten Naturforscher betreffs der systematischen Stellung vieler mariner Organismen hegten.

Der erste Versuch, die Organismen des Meeres nach bionomischen Gruppen zu sondern, stammt von JOHANNES MÜLLER. Um das Jahr 1850 erkannte der geniale Biolog, dass das Wasser des offenen Meeres nicht allein von den längst bekannten grossen Medusen, Siphonophoren, Ctenophoren, Pyrosomen und Salpen be-

¹⁾ Ein Theil der folgenden Erörterungen bildete den Inhalt einer akademischen Rede, die der Verfasser, als Inhaber der Haeckelprofessur für Geologie und Paläontologie, entsprechend den Bestimmungen der PAUL VON RITTER-Stiftung für phylogenetische Zoologie, am 9. Mai 1896 in der Aula der Universität Jena gehalten hat.

lebt sei, sondern dass man mit einem feinen Gazenetze auch unzählige, mikroskopisch kleine Organismen fischen könne, die mit jenen in den wesentlichsten Eigenschaften übereinstimmten. JOHANNES MÜLLER nannte diese Wesen „pelagischen Mulder“ oder „Auftrieb“, ein Ausdruck, der bald in andere Sprachen übernommen wurde.

Eine schärfere Fassung und Erweiterung erhielt der Begriff des Auftriebes sodann 1888 durch VIKTOR HENSEN, der das Wort Plankton (πλαγκτος, umherirrend, verschlagen) einführte, um damit alle passiv im Wasser treibenden^{*)} Organismen zu bezeichnen. Durch die deutsche Plankton-Expedition wurde der Name rasch allgemein bekannt und bürgerte sich in die wissenschaftliche Terminologie ein.

In seinen 1890 erschienenen „Planktonstudien“ schlug dann ERNST HÆCKEL einige neue Ausdrücke vor, um die gesamte Organismenwelt des Meeres bionomisch zu gliedern. Das Benthos (το βενθος, der Meeresgrund) umfasst alle Thiere und Pflanzen, welche am Meeresboden festgewachsen oder umherkriechend leben; das Nekton (νηκτω, schwimmen) bezeichnet die activ schwimmenden Thiere, wie Fische und Delphine. Viele benthonische Wesen leben in ihrer Jugend freischwebend im Wasser, sie bilden das Meroplankton (μερος, Theil); und endlich hat SCHÜTT¹⁾ den Ausdruck Pseudoplankton vorgeschlagen, um damit solche Organismen zu bezeichnen, welche, wie das Sargassum, ursprünglich benthonisch wachsen, dann aber planktonisch weit umher getrieben werden.

Neben der systematisch-morphologischen Betrachtung fossiler Thiere, hat sich bei paläontologischen wie geologischen Untersuchungen ergeben, dass die Frage nach der Lebensweise ausgestorbener Organismen für viele Probleme von grundlegender Bedeutung ist. Ja es will mir scheinen, als ob diese Frage für den Paläontologen und Geologen noch viel wichtiger ist, als für den Zoologen; denn die fundamentalen Grundsätze der Stratigraphie, die Lehre von den Leitfossilien, die Lehre von den Formationsgrenzen hängen auf's Engste damit zusammen. Aber auch morphologische Probleme erscheinen in einem ganz anderen, helleren Licht, wenn wir die Structur der Fossilien bionomisch betrachten. Sind doch viele systematisch wichtige Charaktere nichts anderes als Anpassungserscheinungen an bestimmte Lebensgewohnheiten.

Obwohl nun in vielen paläontologischen Abhandlungen das Interesse für derartige Studien zu Tage tritt, so hat doch der

¹⁾ SCHÜTT, Das Pflanzenleben der Hochsee. Planktonexpedition, I.

Mangel einer scharfen Terminologie den Erfolg solcher Bestrebungen vielfach beeinträchtigt. Ich betrachte es daher als die Aufgabe dieses Aufsatzes: an der Hand einiger charakteristischer Beispiele zu zeigen, wie nützlich die neuerdings in die zoologische Litteratur eingeführte Terminologie auch bei der Discussion paläontologisch-geologischer Probleme ist.

I. Das Plankton.

Das lebende Plankton umfasst Pflanzen und Thiere von sehr wechselnder Form und aus systematisch sehr verschiedenen Gruppen. Zwar ist die Hauptmenge der planktonischen Wesen von beinahe mikroskopischer Kleinheit, aber auch Medusen von 50 cm Durchmesser müssen hierher gerechnet werden. Die grösseren Planktonthiere besitzen bisweilen kräftige Muskeln, um active Schwimmbewegungen zu machen, und in vielen Fällen könnte man im Zweifel sein, ob eine Meduse zum Plankton oder zum Nekton zu rechnen sei; aber andere Eigenschaften sind dem Plankton so allgemein eigen, dass solche Ausnahmen zurücktreten.

Das Plankton schwebt im offenen Meerwasser und besitzt sehr wasserreiche Gewebe. Der Körper ist glashell durchsichtig, zart blau oder violett gefärbt. Undurchsichtige Kalkskelete fehlen dem Plankton, und nur wenige Formen besitzen zarte Kalkhüllen als Erbstück ihrer benthonischen Vorfahren: so ist die ganze Gruppe der Foraminiferen eine durchaus benthonische Klasse. Ueber 100 Gattungen mit zahllosen Arten leben am Meeresboden oder auf Seepflanzen kriechend. Nur 8 Gattungen mit 21 Arten leben planktonisch. Sie haben in Anpassung an die neuerworbene Lebensweise zarte hohle Kalknadeln entwickelt, die wie ein Borstenbesatz die Schale umgeben und ihr specifisches Gewicht erleichtern.

Alle Gastropoden gehören zum Benthos, nur einige Formen, wie die Gattung *Janthina*, sind planktonisch geworden. Ihre violett gefärbte Schale ist sehr kalkarm, fast hyalin, und ein besonderer Schwimmpapparat erleichtert die schwebende Lebensweise.

Während der benthonische *Palinurus* einen harten, kräftigen Kalkpanzer besitzt, kennt man Larven desselben, die ins offene Meer verschlagen, sich hier zu der planktonischen *Phyllosoma* entwickelten; ihre Haut ist durchsichtig und frei von Kalksalzen.

Die Holothurien besitzen bekanntlich in ihrer Haut kleine Kalkspikulæ und um den Schlund herum einen Ring von Kalkplatten. Die von H. LUDWIG¹⁾ entdeckte *Pelagothuria natatrix*

¹⁾ Zoolog. Anzeiger, 1893, p. 182.

ist in Anpassung an das Planktonleben weichhäutig geworden und frei von Kalkeinlagerungen in ihrem Gewebe.

Alle Fische haben verkalkte Wirbel und rothes Blut. Aber die planktonischen Bandfische, deren Zusammenhang mit dem Aal neuerdings so viel Interesse erregt hat, sind frei von Kalksalzen, und sogar der rothe Farbstoff ihres Blutes ist verschwunden. Ein prachtvolles Beispiel für das Verschwinden des Kalkskelets in Anpassung an die planktonische Lebensweise hat JAEKEL¹⁾ in seiner Untersuchung der jurassischen Gattung *Saccocoma* gegeben. Dass sie zu den Crinoiden gehörte, hatte schon J. MÜLLER erkannt; aber ihre flügelbesetzten Arme, ihr reducirtes Kalkskelet veranlasste ihn zur Aufstellung einer besonderen Gruppe der *Costata*. JAEKEL zeigte nun, dass *Saccocoma* ihre gesonderte Stellung im System nur der eigenthümlichen Specialisirung verdanke. Die Kelchdecke war wahrscheinlich unverkalkt, und der Kelch bildete einen dünnwandigen elastischen Sack. An den Armen haben sich flügelartige Fortsätze entwickelt, welche das Thier befähigten, frei im Wasser zu schweben, und die Gesamtorganisation spricht dafür, dass *Saccocoma* zum Plankton gehörte; ein Schluss, der durch das Auftreten bei Eichstädt zusammen mit ähnlichen Schwärmen von Medusen bestätigt wird.

Die geringe Körpergrösse und der häufige Mangel besonderer Bewegungsorgane erklärt es, warum das Plankton nicht befähigt ist, activ weite Wanderungen zu unternehmen, zugleich ist dies der Grund für das Auftreten desselben in Schwärmen. Die von den geschlechtsreifen Thieren abgesetzten Eier schweben wie ihre Eltern im Meere und sind keiner activen Ortsveränderung fähig. Daher werden sie durch die Meeresströmungen gemeinsam weiter getrieben und bleiben bis zu ihrer vollen Entwicklung zusammen. Jeder Seefahrer weiss, dass das Schiff auf offener See bald stundenlang durch Medusen, bald wieder durch Salpenketten fährt, und dass planktonarme Gebiete dazwischen nicht minder auffällig erscheinen.

Aber es wird nicht nur die Oberfläche des offenen Meeres von pelagischem Plankton belebt, sondern auch die tieferen Wasserschichten bis zum Meeresgrund sind reich an zonarischem und bathybischem Plankton. Ja nach den Untersuchungen von A. AGASSIZ²⁾ scheint es, dass das Optimum des Planktonlebens in den höchsten und den tiefsten Wasserschichten zu finden sei, während dazwischen planktonärmere Schichten sind.

¹⁾ Diese Zeitschr., 1892, XLIV, 4, p. 689.

²⁾ Bull. Museum of Comp. Zoology at Harvard College, XXIII, 1. General sketch of the expedition of the Albatross, 1892.

Wenn so das Plankton nur passiv in horizontaler Richtung getrieben wird, so ist es dafür befähigt, activ verticale Wanderungen auszuführen. Contractile, lufterfüllte Blasen mit elastischen Wänden oder wasserreiche Zellen können durch geeignete Veränderungen das specifische Gewicht des Thieres vergrössern und es in die Tiefe sinken oder aufsteigen lassen. Viele Plankthiere leben demgemäss am Tage oder bei stürmischem Wetter 100—300 m tief und steigen erst in ruhigen Nächten an die Meeresoberfläche empor. Das für die dunkle Wassertiefe bedeutsame phosphorescirende Licht, welches sie ausstrahlen, erleuchtet dann das Meer mit dem bekannten Meerleuchten.

Da sich der gesammte Lebensprocess des Plankton im offenen Wasser abspielt, so berühren die meisten planktonischen Pflanzen und Thiere niemals den Meeresgrund, und das Plankton bildet die Nahrung für zahllose Meeresthiere. Und wenn die mühevollen Untersuchungen von Dr. Rüst¹⁾ fossile Radiolarien so häufig in Coprolithen und phosphoritischen Gesteinen nachgewiesen haben, so ist das ein Beweis dafür, dass sicher seit dem Carbon das Plankton als Nahrung der Meeresthiere dient.

Nach dem Tode sinkt das Plankton langsam zum Meeresgrunde hinab, und da es meist ohne Hartgebilde ist, so bildet es den nahrhaften Schlamm, von dem so viele bathyrische Thiere leben. Deshalb ist das Plankton als die primäre Nahrungsquelle des Meeres von ungemeiner ökonomischer Bedeutung.

Durch die Tiefseeexpeditionen der letzten Jahrzehnte ist nun die interessante Thatsache festgestellt worden, dass ungeheuere Flächen des Tiefseebodens von den Skeleten planktonischer Pflanzen und Thiere bedeckt sind. Diatomeen, Radiolarien und Globigerinen bilden hier Ablagerungen, deren weite Verbreitung und Reinheit an klastischen Elementen geradezu in Erstaunen setzen muss.

Man hat nun daraufhin vielfach solche Gesteine, in denen vereinzelte Globigerinen, Radiolarien oder Diatomeen gefunden wurden, für Tiefseeablagerungen erklärt, ohne auf die wesentlichen Eigenschaften recenter Tiefseeschlicke richtiges Gewicht zu legen. Denn nach dem, was wir über die passive Verbreitung von planktonischen Organismen gesagt haben, ist es klar, dass Planktonreste in jedem beliebigen Meerestheil und in jeder beliebigen Meerestiefe zur Ablagerung kommen können. Die Dredgelisten der Challenger-Expedition weisen denn auch Globigerinen, Radiolarien und Diatomeen in allen Ablagerungen vom Litoral bis zur Tiefsee nach; nur mit dem Unterschiede, dass

¹⁾ Palaeontographica, XXXVIII, p. 109.

im flacheren Wasser neben den Planktonresten mehr oder weniger klastisches Material vorhanden ist. In der Flachsee kommt vielleicht 99 pCt. klastisches Sediment auf 1 pCt. Globigerinen, nach der Tiefsee zu nimmt das Sediment immer mehr ab und dadurch reichert sich das Plankton scheinbar an, bis endlich in den tiefsten Abgründen des Oceans kein klastisches Sediment mehr abgelagert wird, und daher eine reine Planktonablagerung auftritt. Selbst die radiolarienreichsten Gesteine, welche ich in Rüst'schen Präparaten gesehen habe, enthalten noch solche Mengen klastischer Elemente, dass sie niemals als „Radiolarienschlick“ zu bezeichnen sind. Es sind radiolarienreiche Sedimente, aber keine Tiefseebildung im strengen Sinne.

Ganz das Gleiche gilt von der weissen Schreibkreide in Betreff der Globigerinen. Alle diejenigen, welche einmal versucht haben, den in der Litteratur oft erwähnten Foraminiferenreichthum der Kreide zu untersuchen, sind jedenfalls überrascht gewesen, dass dies keineswegs so leicht ist. Der Schlämmrückstand besteht nur zum geringsten Theil aus Foraminiferen, und selbst die lufteerfüllten Schälchen, die in dem Schaum des Schlammwassers zu finden sind, gehören nicht etwa zu den planktonischen Formen. EHRENBERG ¹⁾ fand in der Kreide von Rügen:

<i>Robulina cretacea.</i>	<i>Textularia globulosa.</i>
<i>Rotalia globulosa.</i>	— <i>aspera.</i>
<i>Planulina sicula.</i>	— <i>striata,</i>

in der Kreide von Jütland:

<i>Globigerina bulloides?</i>	<i>Textularia aciculata?</i>
<i>Rotalia globulosa.</i>	— <i>dilatata.</i>
<i>Textularia globulosa.</i>	— <i>striata,</i>

in der Kreide von Gravesand an der Themse:

<i>Planulina turgida.</i>	<i>Textularia aciculata?</i>
<i>Rosalina globularis?</i>	— <i>aspera.</i>
— <i>globulosa.</i>	— <i>striata.</i>
— <i>perforata.</i>	— <i>globulosa.</i>
— <i>ornata.</i>	

in der Kreide von Brighton:

<i>Planulina turgida.</i>	<i>Textularia aciculata.</i>
<i>Rotalia globulosa.</i>	— <i>aspera.</i>
<i>Turbidulina italica?</i>	— <i>globulosa.</i>

in der Kreide von Meudon bei Paris:

<i>Globigerina bulloides?</i>	<i>Textularia aciculata.</i>
<i>Planulina turgida.</i>	— <i>aspera.</i>

¹⁾ Abh. der kgl. Acad. der Wissensch., Berlin, 1838, p. 91.

Rotalia globulosa. *Textularia brevis.*
 — *ornata.* — *globulosa.*
Textularia striata.

Aus diesen Listen geht nun unzweifelhaft hervor, dass alle Formen benthonisch sind. Nur zweimal fand EHRENBERG Globigerinen in so schlecht bestimmbar Resten, dass er den Namen mit einem Fragezeichen versah. Es ist also vollkommen unberechtigt, die weisse Schreibkreide mit dem Globigerinenschlick zu identificiren und dieselbe als eine Tiefseeablagerung zu bezeichnen. Und die Zusammensetzung der übrigen Kreidefauna bestätigt diese Auffassung, denn dickschalige Muscheln wie *Gryphaea vesicularis* sind Flachseebewohner.

Auch die Diatomeen-reichen Gesteine dürfen nicht ohne weiteres als Tiefseeablagerungen betrachtet werden. In dem miocänen Tripel, welcher das Schwefellager in Sicilien unterlagert, sind Radiolarien überaus häufig. Die Monographien von STÖHR¹⁾ und DREYER²⁾ haben einen Theil des Formenreichthums veröffentlicht, aber keineswegs erschöpft. Auch dieses Gestein gilt mit Unrecht als eine Tiefseeablagerung. Erstens kommen darin zahllose Fische vor, die ganz mit Flachseetypen übereinstimmen, sodann Blätter von Landpflanzen und verkohlte Holzstücke. Viel wichtiger aber ist die Zusammensetzung der Plankton-Fauna und -Flora selbst. In den gegenwärtigen Meeren sind Diatomeen vorwiegend im Polargebiet, Radiolarien aber im warmen Wasser heimisch. Diatomeenschlick kommt nur um den Südpolarkreis herum vor, Radiolarienschlick nur in der Tiefsee der Tropen. Bei Caltanisetta aber sind Diatomeen und Radiolarien vielfach gemischt und sogar mit festländischem Pflanzenmaterial durchsetzt. Aus allem dem glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass der Tripel von Sicilien nicht eine Tiefseebildung sei, sondern in einer landnahen Bucht zur Ablagerung kam, in welcher kein klastisches Sediment abgesetzt werden konnte.

Fragen wir nun zum Schluss, welche Organismen das Plankton zusammensetzen, so finden wir folgende lebende Formen vertreten, die sich zur geologischen Erhaltung eignen dürften:

Diatomeen . . .	viele.
Foraminiferen . . .	21 Arten.
Radiolarien . . .	alle.
Pteropoden . . .	alle.
Ostrakoden . . .	alle.

¹⁾ Palaeontographica, XXVI, 1879, p. 71.

²⁾ Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch., XXIV, 1890.

Dazu kommen möglicherweise einige ausgestorbene Gruppen: die paläozoischen *Hyalithes*, *Tentaculites*, *Styliola*, vielleicht auch *Conularia* haben durch ihre zarte Kalkröhre längst die Vermuthung wachgerufen, dass sie mit den planktonischen Pteropoden verwandt seien. Demgegenüber hat man auf Unterschiede in der Schale aufmerksam gemacht, die jener Annahme widersprechen. Das geologische Auftreten und die zarte, kalkarme Schale der genannten Formen spricht allerdings für Plankton, doch bedarf diese Frage noch näherer Untersuchung.

2. Das Nekton.

Wir haben schon darauf hingewiesen, dass manche Uebergänge zwischen Plankton und Nekton bestehen, aber von ihnen abgesehen ist diese Gruppe durch den Fischtypus wohl charakterisirt. Das Vorderende des torpedoähnlich gestalteten Körpers ist zum „Kopf“ umgewandelt, und die ganze Gestalt bilateral-symmetrisch. Die Muskulatur ist im Hinterende des Körpers concentrirt, und gegliederte Körperanhänge fungiren als Steuerorgane. Wie zweckmässig die Fischgestalt des Nekton für eine rasche, geradlinige Fortbewegung im Wasser ist, das haben die Ingenieure längst erkannt, indem sie den Dampfschiffen ebenso wie dem Torpedo Fischgestalt gaben und die bewegende Kraft an das Hinterende der Maschine verlegten. Da eine kräftige Muskulatur dem Nekton leicht den Angriff wie die Flucht gestattet, ist die Transparenz des Körpers nicht so nöthig wie bei dem passiv bewegten Plankton, und es können daher auch Skelete zur Erhöhung der Stabilität des Körpers gebildet werden. Nothwendig ist es allein, dass die Körperoberfläche glatt ist, damit durch vorstehende Rauigkeiten nicht die Reibung im Wasser vermehrt werde. Daher sind alle nektonischen Fische glatt, meist nur mit dünnen elastischen Hornschuppen bedeckt und durch besondere Schleimdrüsen noch mehr in den Stand gesetzt, mit möglichst geringer Reibung dahinzugleiten.

Neben den zahllosen Fischen gehören viele Krebse zum Nekton, sodann unter den Mollusken die Loliginen, welche torpedoähnlich gestaltet und, durch Reduction des Sepiaschulpes zu einem dünnen kalkfreien Hornblatte, für ihre freischwimmende Lebensweise besonders geeignet sind. Die marin gewordenen Landthiere der Wale und Delphine sind so fischähnlich geworden, dass man sie früher geradezu als Fische bezeichnet hat, — ein wunderbares Beispiel der Anpassung an die nektonische Lebensweise.

Die freie Beweglichkeit des Nekton macht dasselbe besonders geeignet zu weiten Wanderungen, und man sollte annehmen, dass

weltweit verbreitete Formen unter den Walen und Delphinen ebenso häufig seien, wie unter den zahllosen Fischgeschlechtern. Allein für die Beurtheilung dieser Frage ist es von Wichtigkeit, dass die riesigen Wale, ebenso wie die meisten Fische von Planktonnahrung leben und dass mithin ihre Verbreitungsbezirke durch diejenigen einer bestimmten Nahrung begrenzt werden. *Phocaena communis* bewohnt nur die Küstengebiete des nördlichen Atlantik; *Monodon*, *Balaenoptera*, *Hyperoodon* sind nur auf der nördlichen Halbkugel, *Eubalaena*, *Hunterus* und *Beradius* nur auf der südlichen Hemisphäre verbreitet.

Ueber die nektonischen Fische sagt BREHM¹⁾: Die Verbreitung der einzelnen Fischarten erscheint geringer als man glauben möchte. . . . Wenige Fische finden sich an allen Küsten desselben Weltmeeres. Auch sie halten an gewissen Wohnkreisen fest und scheinen an der Stätte ihrer Geburt mit einer Innigkeit zu hängen, für die wir noch keine Erklärung gefunden haben.

GÜNTHER²⁾ unterscheidet Küstenfische, pelagische Fische und Tiefseefische. Die überwiegende Mehrzahl der Arten, nämlich 3587 Species, gehört der ersten Kategorie an. Ihre Verbreitung ist nicht nur abhängig von der Temperatur des Wassers, sondern auch von der Beschaffenheit des Landes und der Nahrung. Manche dieser Fische sind beschränkt auf flache Küsten mit sandigem Grunde, andere auf klippige Felsengebiete, andere auf Korallenriffregionen.

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass das Nekton trotz seiner kräftigen Muskulatur und seiner hochentwickelten Sinnesorgane keineswegs cosmopolitisch lebt, sondern bestimmte, mehr oder weniger enger umschriebene Lebensbezirke bewohnt.

Fragen wir uns nun, welche anderen ausgestorbenen Thiere zum Nekton gehört haben mögen, so fällt unser Blick zuerst auf die Ichthyosaurier. Ihre den Fischen und Walthieren ähnliche Körperform ist als eine charakteristische Anpassung an nektonische Lebensweise längst erkannt worden. Man sollte auch hier vermuthen, dass die Arten cosmopolitisch verbreitet seien. Aber, wie DAMES³⁾ hervorgehoben hat: von den vielen bekannten Arten sind nur 4 Species dem Lias von Deutschland und England gemeinsam; und die auffallende Nichtübereinstimmung in Häufigkeit und Identität der Arten des englischen und süddeutschen Lias tritt noch greller hervor, wenn man sich die Uebereinstimmung der sonstigen Liasfaunen vergegenwärtigt.

¹⁾ Thierleben, VIII, p. 13.

²⁾ A Introduction to the study of fishes, 1888, p. 255.

³⁾ Diese Zeitschr. 1893, p. 27.

Die schwere *Gryphaea arcuata*, die grosse *Lima gigantea* und andere zweifellos benthonische Formen sind in Schwaben wie in England häufig, und der kräftige Schwimmer *Ichthyosaurus* bevölkert beide Meeresgebiete mit verschiedenen Arten!

3. Das Benthos.

Alle Pflanzen und Thiere, welche den Meeresboden bewohnen, werden als Benthos bezeichnet. Die einen sind am Grunde festgewachsen, man nennt sie sessiles Benthos, die anderen kriechen oder laufen über den Boden als vagiles Benthos. Zwischen beiden, ebenso wie zwischen den bisher betrachteten Gruppen, giebt es Uebergänge: die Larve des *Antedon* schwimmt planktonisch umher, setzt sich dann fest, um sessiles Benthos zu werden, löst sich endlich von ihrem kleinen Stiel wieder ab, um gelegentlich wie eine langbeinige Spinne mit ihren Armen zwischen klippigem Gestein herumzukriechen oder gar nektonische Ruderbewegungen zu machen.

Das vagile Benthos stimmt in vielen Punkten mit dem Nekton überein, ist jedoch mehr an den Meeresgrund gebunden als dieses. Obwohl der Körper bilateral-symmetrisch gebaut und durch einen mit Sinnesorganen versehenen Kopf ausgezeichnet ist, so fehlt doch die Torpedogestalt, und statt der glatten Körperoberfläche bedecken vielgestaltige Hartgebilde als wirksamer Schutz die Weichtheile. Rippen und Zacken, Stacheln und Dornen verzieren das Gehäuse, und in bunter Farbenpracht wetteifert das Benthos mit den Blumen des Festlandes. Die farbenreichen Schalen der Muscheln und Schnecken, die bunten Gehäuse der Echinodermen, die prächtigen Panzer benthonischer Krebse, die abenteuerlichen Gestalten bodenbewohnender Fische bieten hierfür zahllose Beispiele. Der Kampf um's Dasein ist beim vagilen Benthos überaus heftig, die Anpassungsmöglichkeit an die verschiedenen Facies des Meeresbodens so gross, dass hier der Formenreichtum des Thierreiches am besten zum Ausdruck gelangt.

Das sessile Benthos enthält die in den obersten Zonen des Meeres, innerhalb der diaphanen Region¹⁾, lebenden Seealgen, Tange und Florideen, sodann die im Seichtwasser lebenden Seegräser und die festsitzenden Thiere, wie Spongien, Hydroiden, Korallen, Brachiopoden, Bryozoen und Crinoiden. Häufig ist eine radial-symmetrische Anordnung wichtiger Organe ausgebildet und gelangt bei den Korallen und Crinoiden zu besonderer Blüthe.

Alle benthonischen Thiere und viele benthonische Pflanzen besitzen kräftige Kalkskelete, und besonders das sessile Benthos ist geeignet, als Kalkalgenlager, Korallenriff, Austerbank und

¹⁾ Vergl. J. WALTHER, Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft, I. Theil: Bionomie des Meeres, p. 4.

Serpulacolonie ausgedehnte Ablagerungen organischen Kalkes zu erzeugen.

Das Benthos ist im hohen Grade abhängig von der Facies des Meeresgrundes, und wenn das sessile Benthos selbstverständlich da abstirbt und fossil wird, wo es gelebt hat, so gilt dies auch in der Mehrzahl der Fälle für das vagile Benthos. Beim Plankton wie beim Nekton war es leicht einzusehen, dass die Heimath des lebenden Thieres nicht übereinstimmt mit dem Ablagerungsort seiner unverweslichen Theile. Eine Globigerinenschale wurde 10 m unter der Meeresoberfläche gebildet, nach dem Tode der Foraminifere jedoch wird sie ein Spiel der Wasserbewegung und sinkt zu Boden an Orten, die das lebende Thier niemals bewohnt haben würde. Das gleiche gilt für die Knochen nektonischer Fische und Säugethiere, die ebenfalls leicht einem weiten Transport unterliegen. Demgegenüber fällt beim Benthos Lebensbezirk und Grab in der Regel zusammen, und nur vereinzelte Ausnahmen lassen einen secundären Transport möglich erscheinen.

Besonders lehrreich sind die Wechselbeziehungen zwischen Lebensweise und Körperform beim vagilen und sessilen Benthos. Schon aus der bilateralen Larvenform des *Antedon* konnte man ¹⁾ den Schluss ziehen, dass die Crinoiden von nicht radialen Thieren abstammen müssten. In überzeugender Weise führte nun neuerdings E. HAECKEL ²⁾ den Nachweis, dass die Vorfahren der Crinoiden, die cambrischen Amphorideen und Cystideen ursprünglich als vagiles Benthos einen durchaus bilateral symmetrischen Körper besaßen. Das vagile Benthos setzt sich am Meeresgrunde fest, und die Körperform wird streng radial, in Anpassung an die sessile Lebensweise.

Dass durch die Anheftung auch die Structur des Skeletes tiefgreifend beeinflusst wird, ergiebt sich besonders schön aus den Untersuchungen von KAYSER ³⁾ und WAAGEN ⁴⁾ über das seltsame Fossil *Richthofenia*. In dem Carbon von China und Nord-Indien finden sich die Schalen eines Fossils, das man auf den ersten Blick für eine Rugose halten möchte. Eine hornförmig gekrümmte Unterschale ist mit gewundenen Wurzelröhren festgewachsen, die kleine Oberschale sitzt als flacher Deckel auf der geräumigen Körperhöhle. Der Längsschliff zeigt eine Structur der grossen Schale, die ganz mit der Structur paläozoischer Korallen übereinstimmt. Der untere Theil von der Spitze bis zum Hohlraum ist durchsetzt von zahl-

¹⁾ J. WALTHER, Untersuchungen über den Bau der Crinoiden. Palaeontographica, XXXII, p. 193.

²⁾ Die Amphorideen und Cystideen. Festschrift für CARL GENBAUR, 1896.

³⁾ Diese Zeitschr., 1882.

⁴⁾ Rec. Geol. Survey of India, 1883, XVI, p. 12.

reichen unregelmässigen Böden, die sich in der Mitte zu einer Art *Columella* erheben. Der Körperhohlraum ist geräumig und zeigt auf seiner Innenseite eine grosse Zahl von Löchern, die sich in Röhren nach unten zu fortsetzen und nahe dem Unterande nach aussen münden.

Dass *Richthofenia* ein Brachiopode ist, wird wohl jetzt ebenso allgemein angenommen, wie ihre Verwandtschaft mit *Productus*. Aber wir müssen uns fragen: warum konnte man darüber in Zweifel sein? weshalb konnte man an eine Verwandtschaft mit den Rugosen und den Rudisten denken?

Die Aehnlichkeit in der inneren Structur des Brachiopoden *Richthofenia* mit dem Pelecypoden *Hippurites* ist eine so überraschende, dass hierdurch ein grelles Schlaglicht auf die Structur der paläozoischen Korallen geworfen wird. Wenn ein Brachiopode des Carbon und eine Muschel der Kreideformation durch Anpassung an die festsitzende Lebensweise

- 1) eine hornförmig gebogene Gestalt erhalten,
- 2) horizontale Böden in ihrem Skelet entwickeln,

so geht daraus mit Sicherheit hervor, dass diese Eigenheiten auch bei den paläozoischen Korallen nichts weiter sind als Anpassungserscheinungen an eine Lebensweise als sessiles Benthos.

Noch viel interessanter sind aber diejenigen Fälle, bei denen ein ursprünglich sessiles Thier seinen radial-symmetrischen Bau verliert, indem es eine vagil-benthonische Lebensweise annimmt. In der Regel wird das Beispiel der irregulären Seeigel hierfür angezogen. Der radiale Bau des Echinidenkörpers mit seinen 5 Parameren ist ein Erbstück der festsitzenden Crinoiden-Ahnen. Indem seit der Liasperiode die Seeigel sich angewöhnen, mit einem bestimmten Radius nach vorn zu kriechen, ändert sich die Symmetrie des Körpers. Der Mund rückt nach vorn, der After verlässt das Scheitelschild, die 5 Ambulacra gliedern sich in ein Trivium und ein Bivium, und selbst die Form der Asseln wird verändert. Noch viel lehrreicher für diesen Vorgang ist aber ein kleiner Korallenstock, den Professor M. VERWORN im Tertiär der Insel Djübal gesammelt und mir zur Bearbeitung freundlichst überlassen hat. Indem ich eine genauere Beschreibung mir für später vorbehalte, möchte ich hier nur das Wesentliche herausgreifen:

Auf den Korallenriffen der Molukken lebt eine kleine Einzelkoralle in einer seltsamen Symbiose mit einem Wurm. C. SEMPER¹⁾ hat zuerst die Aufmerksamkeit auf diese Form *Heteropsammia Michelini* gelenkt, und THURSTON²⁾ erwähnt ihr

¹⁾ Die Existenzbedingungen der Thiere, II, p. 166.

²⁾ Notes on the Pearl and Chank Fisheries, Madras 1890, p. 75.

häufiges Vorkommen im Golf von Manaar. In jedem Exemplar der Koralle findet sich ein Wurm *Aspidosiphon*, der, in einer Spirale aufgewunden, am Rande der Korallenbasis sein Vorderende ausstreckt und wahrscheinlich mit der Koralle herunkriecht. Denn nur daraus ist es zu verstehen, dass sich die Oeffnung der Wurmröhre an der Spitze der herzförmig gestalteten Kelchbasis befindet und dass die Koralle bilateral-symmetrisch gebaut ist. (Dass diese Symbiose sehr an *Pleurodictyum problematicum* erinnert, brauche ich hier nur zu erwähnen, aber der grosse Unterschied liegt darin, dass *Heteropsammia* eine vagile Einzelkoralle, *Pleurodictyum* aber ein sessiler Korallenstock ist.) Während die genannte Veränderung der Korallensymmetrie nun eine einzellebende Koralle betrifft, ist bei dem tertiären Fossil ein Korallenstock bilateral geworden. Zwar sind an der Mehrzahl der Stücke die Korallenkelche vollkommen zerstört, und nur das feingemaserte Cönenchym der Stockbasis erhalten, aber in zwei Fällen sind die Kelche deutlich erhalten und lassen erkennen, dass der Stock aus 8—10 Kelchen zusammengesetzt war. An den weniger gut erhaltenen Exemplaren sieht man dafür um so besser die Lage der dicken Wurmröhre in der Kelchbasis.

Wenn ein einzelnes Thier, wie ein Seeigel oder eine Einzelkoralle, durch die Angewöhnung an die Bewegung in einer bestimmten Richtung den radial-symmetrischen Bau verliert und bilateral-symmetrisch wird, so ist eine rein mechanische Erklärung dem Einwurf ausgesetzt, dass ja das Einzelthier mit seinen Weichtheilen in einer zwar unerklärlichen, aber immerhin denkbaren Weise die „Tendenz“ zur bilateralen Entwicklung in sich trage und durch sein Wachsthum zum Ausdruck bringen kann. So wenig wir auch eine solche Anschauung theilen möchten, so wollen wir doch nachdrücklich darauf hinweisen, dass bei einem zusammengesetzten Korallenstock jede Möglichkeit einer solchen Erklärung wegfällt. Hier sind 8 Einzelkorallen durch die kriechende Bewegung eines in ihrer Basis eingesenkten Wurmes ganz mechanisch gezwungen worden, sich bilateral-symmetrisch gegeneinander zu orientiren. Und mit Rücksicht auf die Entstehung der bilateralen (irregulären) Seeigel scheint mir daher dieser bilateral gewordene Korallenstock von höchstem Interesse.

Einige Muscheln der lebenden Benthos-Fauna haben die Fähigkeit nektonisch zu schwimmen und sich hierdurch kürzere Strecken im Wasser fortzubewegen. *Lima hians* und *L. inflata* bauen ein Nest aus Seealgen, Muschelschalen und anderen Fremdkörpern, sind aber auch durch ihre nektonische Lebensweise interessant. Ebenso schwimmt *Pecten jacobaeus*, und in den Bassins der Zoologischen Station zu Neapel kann man beobachten, wie

die vorher ruhig auf sandigem Grund liegenden Thiere plötzlich im Wasser ruckweise 1 m hoch emporzusteigen beginnen, um nach einigen horizontalen Schwimmbewegungen wieder niederzusinken. In beiden Fällen wird durch die ruckweise geschlossene Schale bei aufeinander gelegten Mantelrändern Wasser gefangen, und dieses strömt aus einem Schlitz, der sich unter den Ohren befindet, rasch aus. Der Rückstoss des Wassers treibt die Muschel vorwärts.

Es wäre interessant zu untersuchen, ob nicht auch bei manchen fossilen Arten von *Pecten* und *Lima*, vielleicht sogar bei anderen Gattungen, die weite stratigraphische Verbreitung mit solchen nektonischen Schwimmbewegungen zusammenhängen möchte.

Ein anderer Fall von nicht geringerem Interesse betrifft die ungestielten Crinoiden. Mit Recht weist BATHER¹⁾ darauf hin, dass unter den fossilen Thieren, welche die Aufmerksamkeit der Naturforscher erregt haben, *Uintacrinus* einen besonderen Platz einnimmt. Nicht allein seine Seltenheit und Schönheit haben so ungewöhnliche Aufmerksamkeit erregt, sondern auch weil er als ein cretacisches Fossil nur an carbonische Formen erinnert, und weil kein Merkmal seine Vorfahren erschliessen lässt. In seiner ausgezeichneten Untersuchung fossiler Funde von *Uintacrinus* führt BATHER folgende biologische Betrachtungen aus: Die ungestielten Crinoiden zerfallen in 3 Gruppen: 1. die erste umfasst *Antedon*, *Eudiacrinus* und *Thaumatacrinus*, bei denen ein Theil des Stieles persistirt und in das cirrhentragende Centrodorsale verwandelt wird. Diese Formen verankern sich mit ihren Cirrhen, und obwohl sie fähig sind zu kriechen, klettern und schwimmen, üben sie doch ihre Künste selten aus.

2. Eine zweite Gruppe mit *Agassizocrinus*, *Edriocrinus* und *Millericrinus Pratti* sassen höchstwahrscheinlich in der Jugend fest, lösten sich dann los, aber ein Theil des Stieles oder der untere Theil des Kelches diente als Ballast oder Anker für eine lockere Befestigung.

3. Eine dritte Gruppe umfasst die Kreidegattungen *Marsupites* und *Uintacrinus*. (*Saccocoma*, die BATHER mit hierher rechnet, besprechen wir an anderer Stelle.) Obwohl beide Formen systematisch ganz verschiedenen Gruppen angehören, so sind sie doch in Anpassung an die gleiche Lebensweise überaus ähnlich geworden. Die Kelchplatten sind dünn, Arme und Kelch leicht beweglich, die Kelchhöhlung sehr geräumig.

Wir stimmen vollkommen mit dem Autor darin überein, dass *Uintacrinus* und wahrscheinlich auch *Marsupites* zum Plankton

¹⁾ Proceed. zool. soc. London, 1895, p. 974.

oder Nekton gehört haben, und die reizende Restauration auf p. 55 von 4 schwimmenden Uintacrinen muss jedem einleuchten, der die prachtvolle Originalplatte mit 23 wohlerhaltenen Kelchen im britischen Museum bewundert hat.

4. Das Meroplankton.

Ein sessil benthonisches Thier hat nur in seltenen Fällen Mittel, seinen Wohnort zu verändern. Wohl können manche Muscheln ihre Byssusfäden loslösen, um sie an einer anderen Stelle wieder zu befestigen, wohl kann ein Korallenstock durch heftige Brandung abgerissen und weitergerollt werden, um auf's Neue sich zu fixiren, aber in der Regel stirbt das sessile Thier da, wo es geboren wurde. Auch das vagile Benthos ist nur wenig beweglich und kann ausserhalb der ihm zusagenden Facies nicht leben. Deshalb ist das Benthos durch ein planktonisches Larvenleben ausgezeichnet, und diese frei umhertreibenden Larven können weite Wanderungen unternehmen, neue Wohnplätze besiedeln. E. HÆCKEL bezeichnet diese planktonischen Larven benthonischer Thiere als Meroplankton und stellt sie so dem eigentlichen Plankton oder Holoplankton gegenüber. Jedes Plaktonnetz enthält neben den holoplanktonischen Organismen zahllose meroplanktonische Larven aus allen Thierklassen und zeigt uns, wie sich ganze Wolken solcher Jugendformen über das Meer verbreiten. Mögen ungünstige Umstände vorübergehend eine ganze Fauna zum Absterben bringen, ihr Wohnort wird sofort wieder umschwärmt von Tausenden zarter Larven, und sobald die alten Verhältnisse wieder hergestellt sind, tritt die Fauna wieder in zahllosen Individuen auf.

Jedes Profil durch eine grössere Schichtenreihe giebt uns Beispiele für die eminente geologische Bedeutung des Meroplankton.

Zu den häufigsten und in allen Horizonten des thüringer Muschelkalkes verbreiteten Fossilien gehört *Gervillia socialis*. Vom Röth ab finden wir ihre geselligen Schalen fast durch alle Abtheilungen des unteren und oberen Muschelkalkes. Nach den langjährigen Beobachtungen von R. WAGNER¹⁾ fehlt sie nur in der unteren Terebratelbank, einer 30 cm mächtigen, aber sehr constanten und zugleich sehr fossilreichen Schicht, dann fehlt sie im gesammten mittleren Muschelkalk, der bei Jena eine Mächtigkeit von 45 m besitzt, ebenso in dem folgenden Striata-Kalk. Dann folgen die „unteren Thonplatten“, blaue, harte, spröde Kalkplatten, die auf ihrer Oberfläche buchstäblich bedeckt sind mit

¹⁾ Die Formationen des Buntsandsteins und Muschelkalkes bei Jena. Programm. Zwätzen 1887.

schönen, grossen Schalenexemplaren von *G. socialis*, aber auch im Innern dieselben enthalten. Die obere Terebratelschicht ist dann wieder ganz frei von *Gervillia*, und die oberen Thonplatten, die im Hangenden derselben folgen, enthalten wiederum unsere Muschel.

Wenn es sich in diesem Fall um ein seltenes, planktonisch oder nektonisch lebendes Thier handelte, oder wenn die Schalen Spuren des Transportes zeigten, so würde damit auch das seltsame Verhältniss erklärt sein. Aber es handelt sich um eine schaaarenweise auftretende, gesellige, sessil-benthonische Muschel, die einmal vollkommen verschwindet, um nach 45 m Gestein mit denselben Artcharakteren ebenso gesellig wieder aufzutreten.

Ganz ähnlich ist das Auftreten der Gattung *Terebratula* (*Coenothyris*) im thüringer Muschelkalk. Die von der *T. vulgaris* nur wenig verschiedene *T. Ecki* tritt plötzlich in der oberen Abtheilung des unteren Muschelkalkes auf. Die darunter liegenden Schichten enthalten keine Vertreter dieser Gattung, und die *T. Ecki* findet sich in diesem Horizont bei Jena ebenso wie bei Meiningen und in Württemberg. Es folgen 23 m Terebratel-freie Kalke, und dann kommt die obere Terebratelbank, deren Gestein oft fast ausschliesslich aus den Schalen von *T. vulgaris* besteht. Dieser Horizont besteht vielfach aus 2 Terebratelbänken, die durch eine 2 m dicke Zwischenschicht geschieden sind, in denen nur vereinzelt Terebrateln gefunden werden. Die folgenden 70 m Muschelkalk enthalten keine Spur von Terebrateln, obwohl ihre silberglänzenden Schalen selbst in kleinen Fragmenten leicht wiedererkannt werden können. Und mit dem oberen Muschelkalk tritt *T. vulgaris* in grossen, schönen Exemplaren wiederum zahlreich auf.

Wenn wir eine phylogenetische, directe Verwandtschaft zwischen *T. Ecki* und *T. vulgaris* annehmen, so sind die angeführten Thatsachen der empirische Ausdruck für folgende Vorgänge: *T. Ecki* wandert plötzlich in einem grossen Theil des deutschen Muschelkalkmeeres ein, lebt gesellig am Meeresboden und verschwindet nach kurzer Zeit. Während in Mittel-Deutschland 23 cm Kalk gebildet wurden, hatte die Species Zeit, ihre Artcharaktere zu ändern, und wandert nun wiederum, aber als *T. vulgaris*, nach Mittel- und Süd-Deutschland. Sie bildet mit einer vorübergehenden Unterbrechung einen längeren Zeitraum hindurch das wichtigste Element der benthonischen Fauna, dann verschwinden ihre Colonien, und während 70 m Kalk gebildet werden, ist sie ausserhalb ihrer bisherigen Wohnorte irgendwo vorhanden, ohne hierbei ihre Artcharaktere zu wandeln. Nur

grösser und kräftiger geworden, wandert sie wiederum ein und bevölkert abermals den Meeresboden.

Wenn man sich bei Betrachtung solcher Profile immer des Meroplankton erinnert, dann muss man staunen über den wunderbaren Mechanismus, der das Leben des Meeres regulirt. Mit verschwenderischer Hand streut die Natur Millionen zarter Keime in's Meer, Strömungen treiben sie weiter und führen sie hinweg über den faciesreichen Meeresgrund. Zahllose Mengen des Meroplankton dienen anderen Thieren zur Nahrung. Der meroplanktonische Strom treibt über ein Korallenriff, und Millionen kleiner Tentakel bemächtigen sich der nährenden Materie; Fischzüge filtriren mit der Reusse ihres zahnbesetzten Kiemenkorbes das Seewasser, und die grössten Thiere des Oceans, die riesigen Wale, nähren sich von Plankton und Meroplankton.

Diejenigen Individuen aber des Meroplankton, die allen diesen Fährlichkeiten entrinnen, finden vielleicht eine Faciesregion, die noch nicht von ihresgleichen besiedelt worden ist. Hier lassen sie sich nieder, und „unvermittelt“ sehen wir eine benthonische Fauna im Gestein plötzlich auftreten.

Das Meroplankton hat als solches nur geringe Aussicht, fossil zu werden. Denn entweder geht es zu Grunde, und dann werden die zarten skeletlosen Keime rasch zerstört, oder es findet günstige Existenzbedingungen, und dann tritt es uns als erwachsene Form unvermittelt entgegen.

Da fast alle benthonischen Thiere eine meroplanktonische Larve besitzen, so sollte man meinen, dass durch dieses Mittel eigentlich jedes Benthosthier cosmopolitisch verbreitet würde und dass speciell der Boden der grossen Meeresströmungen durch eine einheitliche Benthosfauna bezeichnet wäre. Aber die geographische Verbreitung der heutigen Benthosthiere spricht nicht sehr für eine solche Annahme. Denn mehr noch, als die erwachsenen Thiere, sind zarte Larven von den Temperatur- und Wasserverhältnissen abhängig, und nur wenn die Strömung über eine günstige Facies hinwegführt, können die Larven sich ansiedeln. Die zahllosen, engbegrenzten Faunen der lebenden Muscheln und Schnecken, wie sie P. FISCHER's thiergeographische Karten abgrenzen, sind ebenso viele Belege dafür, dass trotz der meroplanktonischen Larven eine weite Verbreitung des Benthos nicht möglich ist und dass das Meroplankton der Faciesthiere die Grenzen bestimmter Bodenverhältnisse und bestimmter Temperaturen für gewöhnlich nicht überschreiten könne. Wohl aber wird man immer dann an meroplanktonische Einwanderungen denken müssen, wenn eine Fauna festsitzender Benthosorganismen sprungweise in den Erdschichten vertheilt ist. Das oben genannte Beispiel unserer Jenenser *Tere-*

bratula vulgaris, welche zwei Felsbänke erfüllt, die durch 70 m anderes Gestein getrennt werden, lässt sich nur auf diesem Wege erklären. So gewinnt also das Meroplankton für die thiergeographischen Wanderungen der marinen Organismen eine hohe Bedeutung, aber das Problem der Leitfossilien wird dadurch weniger berührt.

5. Das Pseudoplankton.

Das soeben besprochene Meroplankton umfasst Thiere, welche erst planktonisch, dann aber benthonisch leben. Gerade das Genthheil findet beim Pseudoplankton statt; denn hier wird ein benthonisches Wesen nachträglich zum Plankton. Die seltsamen Lebensverhältnisse des *Sargassum* haben SCHÜTT veranlasst, diesen Begriff aufzustellen, der auch für den Geologen und Paläontologen von besonderer Bedeutung wird, wenn wir ihn in etwas weiterem Sinne anwenden und darunter alle solche Organismen und organischen Reste verstehen, die secundär planktonisch werden.

Das Golfkraut *Sargassum bacciferum* wächst bekanntlich als sessiles Benthos auf den Riffen der Bahamainseln. Stürme reißen es hier los, und der vorbeiströmende Golfstrom trägt es mit sich fort. Die abgerissenen Tangzweige sterben aber nicht ab, sondern wachsen und fructificiren ruhig weiter, was leicht erklärlich ist, wenn man bedenkt, dass die Meeresalgen keine eigentlichen Wurzeln haben, sondern nur einen mechanisch wirkenden Haftapparat, und alle zur Ernährung nothwendigen Salze dem umgebenden Wasser entnehmen. Eine interessante Thiergenossenschaft hat sich an die treibenden *Sargasso*-Blätter angepasst, und wenn der innere Arm des Golfstromes erlahmt und in die Halistase (Stromstille) des nördlichen Atlantik ausläuft, dann sammelt sich hier das Golfkraut mit seiner parasitischen Fauna und erregt seit langen Jahrhunderten das Interesse der Seefahrer.

Die auf dem *Sargassum* wachsenden Hydroiden und Bryozoen, wie *Membranipora tuberculata*, *Flustra membranacea*, *F. tuberculata* und *F. peregrina*, sind sessil benthonische Thiere, aber sie beschliessen ihr Leben als Pseudoplankton, und ihre Hartgebilde kommen nach dem Verwesens des Algengewebes an einem Ort zur Ablagerung, der ihnen zum Leben nicht günstig gewesen wäre. Ebenso sind eine Anzahl kleiner Krebse als vagil benthonische Lebewesen mit ihrer Unterlage zum Pseudoplankton geworden, und wenn der Boden der Golfstromhalistase für die Erhaltung so zarter Panzer geeignet wäre, so könnte hier ein künftiger Paläontologe Abdrücke und Ueberreste von *Palaemon* sp. sammeln, die auf dem betreffenden Sediment nie gelebt haben.

Ein charakteristisches Beispiel für Pseudoplankton bieten

auch viele Cirripedien. Die Gattung *Lepas*, seltener *Balanus*, heftet sich mit Vorliebe auf treibenden Gegenständen an. Ich beobachtete im Golf von Neapel hunderte von schwimmenden Bimsteinknollen, jeder besetzt mit vielen *Lepas*-Thieren. Treibendes Holz und andere schwimmende Fremdkörper sind oft ganz bedeckt mit *Lepas*, eine bei Norderney angetriebene Tonne war mit mehreren hundert Exemplaren von *Lepas pectinata* bekleidet.

Man könnte sogar von „Pseudonekton“ reden, wenn man sieht, dass Seeschildkröten, Haie und Wale oft ganze Colonien von Balaniden tragen.

Durch diese pseudoplanktonischen Wanderungen gelangen die Schalen von Cirripedien in alle Regionen und alle Sedimente des Meeres und können, da sie meist litoral leben, zu Irrthümern leicht Anlass geben, wenn man Ablagerungen mit fossilen Resten derselben ohne weiteres als Strandgebilde bezeichnen wollte.

Die Frage, ob und welche fossile Thiere als Pseudoplankton zu betrachten sind, ist nur sehr schwer zu entscheiden und nur in seltenen Fällen wahrscheinlich zu machen:

Der thüringische Culm besteht aus einem thonigen, dunklen, durch den Gebirgsdruck geschieferten Gestein, das durch den Mangel an Fossilien in vollem Gegensatz steht zu den Kalkablagerungen des Untercarbon, wie sie an den westlichen und östlichen Grenzen Deutschlands den Culm vertreten. Selbst die sonst so bezeichnende *Posidonomya Becheri* ist nie in unserem Culm gefunden worden, und bei dem Mangel an halobiotischen Resten ist das gelegentliche Auftreten feingefiederter Farublätter und zarter Equisetaceen ein Beweis dafür, dass das Festland nicht fern gewesen sei.

Um so auffallender ist es, dass an der oberen Grenze des unteren Culm bei Ziegenrück und an benachbarten Localitäten viele Stielglieder von Crinoiden dem fossilfreien Gestein eingestreut sind. Die Crinoiden sind wie alle Echinodermen stenohaline Thiere, d. h. sie können eine Aussüßung des Wassers nicht vertragen und sterben rasch, wenn sie in Süßwasser gebracht werden. Bei meinen Wanderungen im Culmgebiet Ost-Thüringens beschäftigte mich dies Problem lange Zeit. Kein Farngewächs kann die salzreiche Luft des Meeres vertragen, und kein Echinoderm lebt im süßen Wasser — dennoch waren hier in demselben Horizont Farnblätter und Trochiten eingebettet.

Im Stuttgarter Museum befindet sich nun eine Liasplatte, auf der mehrere *Pentacrinus* mit dem Unterende ihres Stieles um einen verkohlten Holzstamm gewickelt sind, und ähnliche Funde sind in Württemberg mehrfach gemacht worden. *Pentacrinus* hat bekanntlich niemals eine Wurzel, und schon daraus

könnte man schliessen, dass er nicht wie ein *Apiocrinus* festgewachsen war. Es kommt dazu, dass bei dem *Pentacrinus* des Lias eine überaus grosse, schwere Krone auf einem langen, biegsamen, vielgliederigen Stiel aufsitzt. Falls nicht die Krone durch hydrostatische Organe im Wasser wie ein Fesselballon nach oben getragen wurde, ist es unmöglich, dass der zarte Stiel die schwere Krone stützen konnte.

Diese Beobachtungen brachten mich zu der Vermuthung, ob nicht die langstieligen *Pentacrinus* vielleicht, an Treibholz angeklammert, mit der Krone nach unten im Wasser schwebten und dass sie mithin zum Pseudoplankton gehören möchten.

Auf die Culm-Crinoiden übertragen, würde dann das oben aufgestellte Problem leicht erklärlich sein. Denn wenn untercarbonische Crinoiden pseudoplanktonisch an Treibholz angeheftet in die Gewässer der thüringischen Culm-Facies hineingetrieben wurden, konnten ihre Stielglieder einem Sediment eingestreut werden, das für lebende, sessil benthonische Crinoiden keinerlei günstige Lebensbedingungen bot.

Ein seltsamer Zufall ist es jedenfalls, dass mein Freund E. ZIMMERMANN, als ich ihm von meinen biologischen Bedenken über die Culm-Crinoiden erzählte, mir die Zeichnung einer Culmschieferplatte zeigte, welche vor Jahren am Bärenstein bei Lehsten gefunden wurde, und auf der ein anthracitisches Stück Treibholz rings mit einem Heiligenschein fusslanger Crinoidenstiele besetzt war.

6. Faciesfossilien und Leitfossilien.

Zwei Begriffe bestimmen den Inhalt stratigraphischer Discussionen: die locale Facies und der leitende Horizont. Unter Facies¹⁾ verstehen wir die unterscheidenden Merkmale gleichzeitig gebildeter Gesteine. Der Horizont ist eine theoretisch construirte Schicht, welche, unbekümmert um die locale Mächtigkeit und den petrographischen Habitus verschiedener Facies, durch leitende Versteinerungen über weite Strecken verfolgt werden kann. Die facieell verschiedenen Gesteine sind die empirische Grundlage jeder geognostischen Arbeit, und in der Regel unterliegt es keinen Schwierigkeiten, den petrographischen Charakter einer Facies zu bestimmen. Es ist nun eine, jedem Geologen bekannte Thatsache, dass eine grosse Zahl von Fossilien ausschliesslich oder vorwiegend in einer bestimmten Gesteinsfacies gefunden werden. Graptolithen werden wir in den schwarzen Kieselschiefern des Silur selten vermissen, aber in silurischen Sandsteinen oder Kalken ge-

¹⁾ J. WALTHER, Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft, I, p. 25.

hören sie zu den grössten Seltenheiten. Die formenreiche Gagnoidenfauna des Oldred fehlt in den gleichzeitigen Schiefen und Kalken des deutschen Devon, und v. KOENEN¹⁾ konnte unter sechs Stücken 2 neue Gattungen und 5 neue Arten nachweisen, die aus der Sandstein-Facies Englands nicht beschrieben worden sind. Zahlreiche ähnliche Beispiele aus allen Formationen sind ebenso viele Beweise dafür, dass gewisse Versteinerungen nur in bestimmten Gesteinen gefunden werden; wir wollen dieselben als Faciesfossilien bezeichnen.

Betrachten wir die Vertheilung der recenten Meeresthiere, so tritt uns ganz dasselbe Verhältniss überall entgegen. Jeder Fischer weiss, dass bestimmte Thiere nur an bestimmten Localitäten gefunden werden können, und wer die Beschaffenheit des Meeresgrundes im Golf von Neapel mit der Vertheilung der Fauna und Flora vergleicht, dem tritt an jeder Stelle der regulirende Einfluss der Facies auf die Flora gesetzmässig entgegen. Die Faciesfossilien bilden die überwiegende Zahl aller versteinerten Reste, und ihr colonienhaftes, oft sprungweises Auftreten entspricht der Vertheilung bestimmter Gesteinscharaktere im Profil der Schichtenreihe.

Es bedarf keiner weiteren Begründung, dass die Abhängigkeit der Faciesfossilien von der Gesteinsfacies in der Mehrzahl der Fälle darauf zurückzuführen ist, dass die fossile Fauna die ihr zusagenden Lebensbedingungen nur auf dem bestimmten Sedimente fand, und daraus geht ohne Weiteres hervor, dass wir die Mehrzahl der Faciesfossilien zum Benthos rechnen dürfen. Denn darin liegt ja gerade das Wesen der benthonischen Fauna, dass sie angepasst ist an die specifischen Bedingungen eines bestimmten Untergrundes.

In erster Linie müssen wir das sessile Benthos als den typischen Formenkreis der Faciesfossilien betrachten. Die festsitzenden Meerospflanzen und Meeresthiere sind keiner Ortsbewegung fähig und können nur dann heranwachsen und sich vermehren, wenn die ihnen zusagenden Lebensbedingungen constant bleiben. Es kann wohl vorkommen, dass die meroplanktonische Larve einer triassischen Koralle aus der alpinen Provinz nach Deutschland verschlagen wurde und hier einige Zeit wachsen konnte, allein dieser seltene Fund bleibt eine Ausnahme von dem Gesetz, dass die Facies des deutschen Muschelkalkes keine Korallen enthält.

Auch das vagile Benthos liefert zahllose Faciesfossilien, obwohl die freie Beweglichkeit der kriechenden Thiere eine grössere Anzahl von Grenzüberschreitungen rechtfertigt. Während beim

¹⁾ Abh. d. k. Ges. der Wissensch., Göttingen, XXX, 1.

sessilen Benthos nur die meroplanktonischen Larven activ oder passiv das Faciesgebiet verlassen können, ist solches beim vagilen Benthos auch während der späteren Lebenszeit möglich, und dadurch erklärt sich mancher Fund einer isolirten Colonie von Faciesthieren fern von ihrer eigentlichen Heimath.

Es möchte befremdend erscheinen, wenn ich hinzufüge, dass wahrscheinlich auch viele Nektonthiere als Faciesfossilien gefunden werden. Das Nekton mit seinen kräftigen Bewegungsorganen ist mehr als jede andere Thiergruppe befähigt, activ seine Heimath zu wechseln. Aber wir bedenken hierbei zu wenig, dass die Bewegungen eines Thieres nicht dem freien Willen entspringen, sondern unter dem zwingenden Einfluss äusserer Umstände geschehen. Obwohl ein Fisch oder ein Wal ohne Schwierigkeit vom Nordpolarkreis zum antarktischen Ocean schwimmen könnte, so thut er es trotzdem nicht, weil weder die Nahrung noch die specifische Wassertemperatur ihn zu solchen Wanderungen veranlasst. Und da eine kräftige Muskulatur das Nekton befähigt, ebenso sehr auch passiven Verschleppungen einen wirksamen Widerstand entgegenzusetzen, so wird im Allgemeinen ein nektonisches Thier viel leichter seinen Standort beibehalten können, als das vagile Benthos.

Den besten Beweis hierfür liefert die Vertheilung der fossilen Fische. Während man vermuthen sollte, gerade die fossilen Fische als weitverbreitete Leitfossilien überall anzutreffen und in allen Sedimenten wiederzufinden, sind gerade die Fische in speciellen Faciesgebieten häufig. Wohl ist *Palaeoniscus* leitend für den Kupferschiefer, und *Semionotus* für einen bestimmten Horizont im deutschen Keuper, wohl fehlt es nicht an Arten von *Lamna* und *Carcharias*, welche in jüngeren Schichten leitende Horizonte erfüllen, aber die Fischschichten von Raibl, Solnhofen, Monte Bolca u. s. w. sind als typische Faciesgebilde so wohlbekannt, dass daraus die facielle Vertheilung dieser Nektonthiere leicht einzusehen ist.

Nur das Plankton kann direct als Faciesfauna nicht betrachtet werden, denn seine Facies ist das unbegrenzte offene Meer, und sein Leben ist unabhängig von den faciiellen Unterschieden des Meeresgrundes. Fragen wir aber, ob nachweisliche Planktonthiere als Leitfossilien eine Rolle spielen und über die Grenzen einer bestimmten Facies hinaus verbreitet sind, so giebt uns die Paläontologie keine günstige Antwort. Bei den Radiolarien kann man ja nicht im Zweifel sein, ob sie zum Plankton gehörten, und da Rüst's wunderbare Untersuchungen ihre Reste in allen Formationen entdeckt haben, so ist eine historische Prüfung dieses Materials leicht möglich. Da ergiebt sich aber, dass in paläo-

zwischen Schichten unter 109 Gattungen nur 2 Typen waren, die auf recente Gattungen nicht zurückgeführt werden können. In den zahlreichen Jurafunden waren 74 recente und nur 2 nicht mehr lebende Gattungen. *Stichocapsa venusta* lebt vom unteren Devon bis zum Gault, *Cromyomma perplexum* vom Gault bis zum Miocän. Wir sehen also, dass die planktonischen Radiolarien in langen geologischen Zeiträumen ihre Form überaus wenig ändern. Die Gründe hierfür liegen auf der Hand: das Plankton bewohnt die Facies des offenen reinen Hochseewassers. Mögen nun Land und Meer ihre Plätze vertauschen, mag ein Oceanbecken sich um 2000 m vertiefen oder sein Niveau um 1000 m sinken, von allen diesen Veränderungen wird die Facies des offenen Meeres nicht betroffen. Immer und unveränderlich ist das Wasser blau und rein, immer behält es seinen Salzgehalt, immer wird es nach unten begrenzt von den lichtlosen Abgründen der Tiefsee, nach oben von der stürmedurchbrauten Atmosphäre. Daher ist das Plankton immer denselben Existenzbedingungen unterworfen, und keine Veränderungen derselben wirken umbildend, auslesend auf seine Formen ein.

Mag also das Plankton durch seine Lebensweise leicht in alle Sedimente eines Meeres gelangen und dadurch weit verbreitet werden können, so ist es doch zur Unterscheidung leitender Horizonte nicht recht geeignet, weil es sehr formenconstant erscheint.

Allein wir können diese kurze Charakteristik der Faciesfossilien nicht schliessen, ohne auf Vorgänge aufmerksam zu machen, die zwar nicht eine facielle Vertheilung der lebenden Thiere regeln, aber dennoch eine secundäre Faciesverschiedenheit bedingen. Eine fossile Fauna ist nicht ohne Weiteres der Ausdruck für die geographische Vertheilung einstmals lebender Thiere, sondern sie stellt ein Leichenfeld dar. Und die endgiltige Ordnung fossiler Skeletgebilde in den Erdschichten hängt nicht allein von den Lebensbedingungen, sondern ebenso sehr von den Umständen des Absterbens und der Fossilisation ab. Eine Facies kann ungemein reich an Krebsen gewesen sein, ohne dass in dem entsprechenden Gestein versteinerte Krebse zu finden wären, selbst wenn dieselben starke Panzer besaßen.

Wie ich, angeregt durch Beobachtungen von VERRILL und SCHMIDTLEIN, mehrfach ausgeführt habe, zerknacken die scheerentragenden Krebse Cephalopoden und Fische, nicht nur Muschelschalen und Schneckengehäuse, um das darin enthaltene Fleisch zu verzehren, sondern zerstören auch noch die Ueberreste ihrer abgestorbenen Verwandten, und indem sie hierbei einen scharfkantigen Kalksand erzeugen, vernichten sie zahllose Reste, die uns über die Zusammensetzung einer fossilen Fauna Aufschluss

geben könnten. Wo scheerenträgende Krebse leben, da kann ein Krebspanzer nur ausnahmsweise fossil erhalten bleiben. Daher die Seltenheit von Dekapoden in Gesteinen, die ihre Reste erwarten liessen.

Diese secundären Faciesunterschiede spielen in der Geologie eine sehr grosse Rolle, sie werden durch Diagenese und Metamorphose noch verstärkt und verwickeln das Bild der faunistischen Vertheilung der Fossilien in erschwerender Weise. Gerade die Thiere des vagilen Benthos und des Nekton sind denselben am meisten unterworfen, weil ihre Skelete vielfach gegliedert und aus vielen kleineren Stücken zusammengesetzt sind. Ein Krebspanzer, eine Seeigelschale, ein Fischskelet ist viel leichter der Zerstörung unterworfen als ein Korallenkelch oder eine Schneckenschale. Zahllose Spongien und Alcyonarien haben ebenfalls unzusammenhängende Skelete und zeigen, dass sogar das sessile Benthos aus der Facies verschwinden kann. Das facielle Auftreten der Bundenbacher Seesterne, des *Antedon* von Solnhofen und ähnlicher werthvoller Funde hängt jedenfalls mehr mit secundären als mit primären Faciesverhältnissen zusammen.

Den Faciesfossilien stehen die Leitfossilien gegenüber. Freilich führen zahllose Uebergänge von einem Typus zum anderen. *Amaltheus margaritatus*¹⁾ findet sich in Italien im unteren Lias, in Toscana im unteren und mittleren Lias, im Rhonebecken nur im mittleren Lias und in Franken in einem höheren Horizont des mittleren Lias. Innerhalb der genannten Gebiete ist er leitend, aber daneben scheint sein Auftreten doch mit Veränderungen der Facies in Beziehung zu stehen.

Wenn man die so vielfach zu stratigraphischen Bestimmungen benutzten Fossilien vergleichend überschaut, so kann man zwei verschiedene Arten von Leitfossilien unterscheiden, die sich oftmals decken, in anderen Fällen scharf trennen lassen. Eine Gruppe leitender Fossilien dient zur Unterscheidung der verschiedenen übereinander folgenden Schichten desselben Profils; sie gliedern das verticale Profil.

Eine zweite Gruppe von Leitfossilien gestattet einzelne Horizonte weit entfernt liegender Profile für gleichalterig zu erklären; sie gliedern horizontal. Je weiter ein Fossil horizontal verbreitet ist, desto wichtiger ist es für die Stratigraphie.

Wir wollen uns nun speciell mit diesen horizontal leitenden Formen beschäftigen, denn die zuerst genannten Typen gehören vielfach zu den Faciesfossilien.

¹⁾ CANAVARI, Palaeontographica, XXIX, p. 68.

Seitdem SMITH den hohen stratigraphischen Werth bestimmter Fossilien erkannte, spielen die Leitfossilien eine so maassgebende Rolle in der Geologie, dass jedes Wort über ihr Wesen und ihre theoretische Bedeutung überflüssig zu sein scheint. Wenigstens ist es eine auffallende Thatsache, dass selbst in einem Compendium der Leitfossilien kein Wort darüber zu finden ist, was eigentlich ein Leitfossil sei. Wir halten die Beantwortung dieser Frage aber für geboten, da seit den Zeiten von SMITH die Weltanschauung der Naturforscher sich wesentlich verändert hat. Damals herrschten die Katastrophentheorie von CUVIER und die Lehre von der Constanz der Arten. Ein System wiederholter Schöpfungsperioden, unterbrochen durch Zeiten allgemeinen Aussterbens, bot eine einfache Erklärung für die Vertheilung leitender Fossilien in gleichalterigen Schichten.

Fundamental hat sich seitdem der Gedankenkreis der Geologie umgestaltet. LYELL zeigte uns, dass die Chronologie der Erdschichten ein Product der Erdgeschichte sei; DARWIN erkannte, dass die Arten beständig wandeln, und HÆCKEL lehrte uns ihre phylogenetischen Beziehungen aufzeichnen; WALLACE analysirte in geistvoller Weise die geographische Verbreitung der lebenden Thierwelt, und SUSS enthüllte den Charakter transgredirender Formationen. Seitdem diese Männer aufgetreten sind, dürfen wir nicht mehr einem praktischen Empirismus huldigen und die Methode der Leitfossilien handhaben, ohne uns über die wissenschaftlichen Prämissen dieser Forschungsweise vollkommen klar zu sein. Ich habe in meiner „Einleitung in die Geologie“ mehrfach Gelegenheit genommen, Kritik anzulegen an die Methode der Leitfossilien; und in vollkommener Verkennung meines Standpunktes hat man mir daraus den Vorwurf gemacht, dass ich die Resultate der Stratigraphie gering schätze und mit der Methode auch die Ergebnisse anzweifle. Allein ich möchte doch darauf hinweisen, wie gerade die jüngsten Forschungen über das Palaeozoicum des Harzes mir Recht geben, dass eine noch so sorgfältige paläontologische Bestimmung der Leitfossilien keine Gewähr bietet für die Chronologie einzelner Erdschichten, wenn nicht Lagerungsverhältnisse und leitende Gesteine den Schluss bestätigen. Eine jede wissenschaftliche Methode hat ihren Wirkungskreis und ihre Fehlerquellen. Die letzteren können wir nur dann ausschalten, wenn wir die logischen Prämissen der Methode klar vor Augen haben. Ich betrachte es daher als die Aufgabe dieses Kapitels: auf die Fehlerquellen der stratigraphischen Methode der Leitfossilien hinzuweisen, damit wir uns derselben mit um so grösserer Sicherheit bedienen können.

Was ist ein Leitfossil?

Ein Leitfossil ist eine Versteinerung von charakteristischer Form, die in den Erdschichten horizontal sehr weit, vertical aber sehr eng verbreitet ist.

Jede Versteinerung ist der Ueberrest eines gestorbenen Thieres, die horizontale Ausdehnung seines Fundgebietes entspricht der thiergeographischen Verbreitung des lebenden Thieres, und die verticale Vertheilung im Profil entspricht der Lebensdauer der betreffenden Form. In die Sprache der Biologie übersetzt, lautet also die Definition folgendermaassen: Ein Leitfossil ist der Ueberrest eines Thieres (einer Pflanze), das während seiner Lebenszeit geographisch weit verbreitet war und nach kurzer Lebensdauer ausstarb.

Die horizontalen Grenzen seiner Verbreitung werden erstens durch die Grenzen seiner Heimath bestimmt, aber da viele Thiere durch zufällige Umstände auch ausserhalb ihres Lebensbezirkes verschleppt werden können, so wird die Häufigkeit eines Leitfossils uns einen Maassstab geben für die Beurtheilung seiner eigentlichen Heimath. Dieselben Zufälligkeiten aber, welche das lebende Thier verschleppen, können auch seine Leiche transportiren und seine unverweslichen Hartgebilde. Der Erhaltungszustand derselben wird uns Fingerzeige über geringeren oder weiteren Transport geben können.

Demgemäss sind drei Factoren bei der Beurtheilung eines Leitfossils zu berücksichtigen: seine Form giebt uns die systematische Stellung, seine Häufigkeit die Heimathsgrenzen und sein Erhaltungszustand die Transportverhältnisse an. Dass andere zufällige Umstände diese Sätze modificiren können, bedarf keiner Begründung.

Die biologische Beurtheilung eines Leitfossils wird aber wesentlich complicirter, wenn wir das erste Auftreten und sein Erlöschen im verticalen Profil der Erdschichten in's Auge fassen. Von dem Standpunkt eines CUVIER war diese Frage leicht zu beantworten, — wir sehen hier ein phylogenetisches Problem, und demgemäss muss auch die Antwort anders ausfallen.

Der älteste Fund eines Leitfossils entspricht seinem ersten historischen Auftreten in der Erdgeschichte, es ist die Gabelungsstelle im Stammbaum des betreffenden Formenkreises. Die meisten Leitfossilien treten aber nun nicht etwa an einem einzigen Punkte auf, sondern sie erscheinen in Menge und an vielen Punkten einer Schichtenreihe, und unter solchen Umständen bedarf der soeben festgestellte Satz einer Ergänzung.

Wenn wir auf dem monophyletischen Standpunkt stehen und der Ueberzeugung sind, das jede Art und jede Gattung ein Ent-

wickelungscentrum besass, so ist es unmöglich, dass die entfernt liegenden Punkte des ersten Auftretens eines Leitfossils zu einem gleichalterigen Horizont verbunden werden können, und so gelangen wir zu dem von H. SPENCER zuerst formulirten Begriff relativer Gleichalterigkeit, der stratigraphischen Aequivalenz, der Homotaxie.

Ganz dieselbe Betrachtungsweise findet auch auf das Verschwinden eines Leitfossils Anwendung, denn nur die Katastrophenlehre konnte erklären, warum gleichzeitig auf der ganzen Erde eine bestimmte Fauna unterging. Die Wahrscheinlichkeit ist grösser, dass das Aussterben hier früher, dort später erfolgte; und wenn wir die Punkte des letzten Auftretens eines Leitfossils miteinander verbinden, so erhalten wir wiederum eine Ebene von relativer Gleichalterigkeit.

So führt uns eine kritische Betrachtung des Auftretens der Leitfossilien zu dem Schluss, dass die Mehrzahl derselben nur für locale Verbreitungsgebiete eine leitende Bedeutung besitzen können und dass eine extreme Betonung der Leitfossilien nothwendig zu stratigraphischen Irrthümern führen muss. Wir können diese Fehler aber nicht etwa dadurch vermeiden, dass wir statt der einzelnen Species eine ganze Fauna betrachten und durch ein rechnerisches Abwägen ihrer procentualen Zusammensetzung eine Entscheidung herbeiführen. Auch dieser Weg führt, wenn auch weniger ausgesprochen, zu relativer Gleichalterigkeit und zu einem falschen Bild der Stratigraphie. Denn je grösser die Zahl der eine Fauna zusammensetzenden Thiere ist, eine desto grössere Rolle spielt die Facies für ihr Auftreten, und desto geringer ist die Möglichkeit ihrer Verschleppung ausserhalb der Heimathsgrenzen.

Es würde aber fehlerhaft sein, wenn man nach dem Gesagten mit einer berechneten Resignation sagen wollte: es giebt überhaupt keine Leitfossilien — die Erfahrung spricht dagegen, und die weite Verbreitung der Graptolithen, Ammoniten und Belemniten ist eine feststehende Thatsache.

Das Auftreten von *Clymenia* im Oberdevon, von *Arcestes* in der Trias, von *Arietites* im Lias zeigt uns alle Charaktere eines echten Leitfossils: plötzliches Auftreten, weite Verbreitung und baldiges Aussterben. Und jede dieser Thatsachen enthält ein biologisches Problem: die monophyletische Entwicklung widerspricht dem sprunghaften Auftreten; die Langsamkeit, mit der thiergeographische Wanderungen erfolgen, und die dabei leicht mögliche Artveränderung reimen sich mit der weiten Verbreitung in einem geologischen Horizont schwer zusammen, und das gleichzeitige Verschwinden an ganz verschiedenen Stellen der Erde möchte die alte Katastrophentheorie wieder lebendig machen.

Aber die Thatsachen sind nicht wegzuleugnen, und es tritt die Aufgabe an uns heran, nach einer biologischen Erklärung dafür zu suchen. Die Beobachtung recenter Erscheinungen soll uns helfen, das verwickelte Problem zu verstehen, und ich hoffe zu zeigen, wie nützlich bei dieser Discussion die von E. HAECKEL eingeführten Begriffe sind.

1. Die naheliegendste Annahme ist: die Leitfossilien haben gleichzeitig überall da gelebt, wo wir ihre versteinerten Reste finden. Diese Annahme könnte zutreffen für Plankton, Nekton und Meroplankton, sowie für einen Theil des Pseudoplankton.

Das Plankton besitzt aber nur selten erhaltungsfähige Hartgebilde, und demzufolge ist es unwahrscheinlich, dass die bedeutendsten Leitfossilien, deren Skelete uns überliefert sind, planktonisch gelebt haben. Zweitens hat uns das Beispiel der planktonischen Radiolarien gezeigt, dass sie sehr formenconstant sind und ihre Gestalt innerhalb ausserordentlich langer Zeiträume nur wenig ändern. Die nicht minder zweifellos planktonischen Pteropoden finden sich fossil fast gar nicht, und wenn die Hylithen, Tentakuliten und Cypridinen planktonisch gelebt haben, vielleicht auch die Conulariden, so ist doch jedem Geologen wohlbekannt, dass alle diese Formen nicht gerade zu den am besten leitenden Versteinerungen gehören.

Wir wenden uns zum Nekton und erfahren, dass die nektonischen Fische ebensowenig wie die nektonischen Ichthyosaurier gute Leitfossilien sind. Und durchmustern wir recente marine Ablagerungen nach den Ueberresten nektonischer Thiere, so finden wir dieselben nur als grösste Seltenheiten. Auf seiner dreijährigen Tiefsee-Expedition fand der CHALLENGER nur dreimal Fischknochen im Sediment, und von den riesigen Skeleten der Wale sind in der Regel nur die *ossa tympani* erhalten; Fischzähne und Otolithen sind häufiger, aber auch immerhin selten.

Also sehen wir, dass die lebenden Nektonthiere des Meeres für die fossile Erhaltung nicht gerade günstig sind und als Leitfossilien keine Rolle spielen können.

Ob das Benthos im Stande sei, activ einen leitenden Horizont weithin zu besiedeln und gleichzeitig auf den verschiedenartigsten Sedimenten, in mannichfaltigen Faciesbezirken einer Periode zu leben, muss verneint werden. Gerade hierfür bietet die Gegenwart so zahllose Belege, dass ich nur ein Beispiel herausgreifen möchte, welches in die Vergangenheit hinüberspielt. *Pecten islandicus* ist bekanntlich ein treffliches Leitfossil für marine Diluvial-Ablagerungen an den Küsten der Ostsee. Hier ist die Art fossil und bei Uddevalla in Menge zu sammeln. Wenn man im Firth

of Clyde dredgt, dann bringt das Netz nicht selten Schalen von *Pecten islandicus* mit herauf, die oberflächlich am Meeresgrund zwischen recenten Thieren herumliegen. Niemals wurde von Dr. MURRAY ein lebendes Exemplar gefunden, und wir können daraus schliessen, dass die Art hier subfossil ist. Dieselbe Art lebt aber jetzt noch in der arktischen und der borealen Provinz, und ein Geologe würde demnach Ablagerungen mit diesem Fossil unbedenklich für gleichalterig erklären müssen, die doch ganz verschiedenen Epochen angehören.

So scheint das Benthos der Flachsee keine leitenden Eigenschaften zu besitzen.

Die CHALLENGER-Expedition hat aber eine sehr weit verbreitete Tiefseefauna überall nachgewiesen und gezeigt, dass die Facies des Tiefseebodens über ungeheure Strecken völlig unverändert gefunden wird und mit ihr eine cosmopolitische Faciesfauna der Tiefsee. Seit Alters spielt die Tiefsee in der geologischen Litteratur eine grosse Rolle; jedes räthselhafte Gestein, jedes seltsame Fossil wurde als ein Product der Tiefsee betrachtet. Auch hierin haben sich neuerdings die Anschauungen wesentlich geändert. Der beste Kenner recenter Tiefsee-Ablagerungen, Dr. JOHN MURRAY, liess sich von vielen Geologen solche Gesteine zusenden, die man für Tiefsee-Ablagerungen hielt, und konnte feststellen, dass unter diesen Proben mit Ausnahme des Kalkes von Malta kein Sediment sei, das mit recenten Tiefsee-Ablagerungen übereinstimmt. Auf die Lehre von der Constanz der Tiefsee will ich hier nicht eingehen, aber ich möchte darauf hinweisen, dass die Tiefseethiere niemals derbe Skelete besitzen. Die wenigen Muscheln der Tiefsee haben durchsichtige, zarte Schalen, die Tiefsee-Korallen sind überaus zerbrechlich, die Fische der Tiefsee haben weiche, gallertartige Skelete, und unter den Tiefseethieren hat man keinerlei ausgestorbene Typen finden können. Aus allem dem geht hervor, dass man weitverbreitete Leitfossilien nicht als Tiefseethiere betrachten darf, denn gerade ihre Skelete sind es ja, die deren Diagnose gestatten.

2. Nachdem wir die Schwierigkeiten aufgedeckt haben, welche die Annahme gleichzeitiger Verbreitung der lebenden Formen bereitet, wollen wir untersuchen, ob die Verbreitung der Leitfossilien durch zufällige Verschleppungen des lebenden oder abgestorbenen Thieres erklärt werden könne.

Der Austernfischer schleppt erbeutete Muscheln oft mitten zwischen die sandigen Dünenberge, um sie hier zu öffnen und zu fressen; auf diesem Wege können Muschelschalen, deren Heimath der schlammige Meeresgrund war, in eine festländische Sandstein-Facies gelangen.

Spuren einer Brandung hat man auf dem 450 m unter Wasser liegenden Wyville-Thomson-Rücken beobachtet. Also können selbst in so grossen Tiefen leere Schalen vom Wasser bewegt und verschleppt werden.

Im Polargebiet frieren litorale Reste leicht in die Eisschollen ein und mögen unter Umständen weit ins Meer hinausgetrieben werden können.

Spirula findet man nicht selten im Magen der Kormorane, sie kann also durch diese Vögel weithin verschleppt werden.

Solche Beispiele dürften sich noch vermehren lassen, aber sie erklären wohl den sporadischen Fund eines seltenen Fossils, keineswegs aber die gesetzmässige Verbreitung so vieler leitender Formen, und es will mir scheinen, dass hier nothwendige, nicht zufällige Ursachen vorwalten.

Es geht nun wohl aus dem bisher Gesagten leicht hervor, dass die Frage nach der Verbreitung eines Leitfossils ein bionomisches und thiergeographisches Problem ist und dass die Lebensweise leitender Formen von fundamentaler Bedeutung für die Lösung desselben ist. Wenn es uns gelingt zu erkennen, warum ein Leitfossil für einen engen Bezirk leitend ist, ein anderes aber auf ungeheuere Strecken durch denselben Horizont verfolgt werden kann, dann werden wir auch in den Stand gesetzt, die Fehler zu vermeiden, zu denen eine dogmatische Handhabung der Leitfossilien-Methode unweigerlich führt. Nicht durch minutiöse Speciesbestimmungen, nicht durch lange Fossilisten und rechnerische Verhältnisszahlen können wir uns vor verhängnissvollem Irrthum bewahren, sondern nur durch eine biologische Betrachtungsweise und unter steter Rücksicht auf Thiergeographie und allgemeine Bionomie.

Um an concreten Beispielen zu zeigen, wie mannichfaltig das Problem der Leitfossilien ist, möchte ich zwei Thiergruppen hier herausgreifen, die mehr als alle anderen den Namen leitender Fossilien verdienen. Die Graptolithen treten leitend in silurischen Ablagerungen auf, und die umfassenden Untersuchungen von HOLM, LAPWORTH, MARR, NICHOLSON, TULLBERG u. A. haben gezeigt, dass auch die einzelnen Horizonte des Silur durch bestimmte leitende Graptolithen charakterisirt werden. Es erscheint daher nicht allein ein sehr verlockendes, sondern auch ein sehr wichtiges Problem zu sein, Aufschlüsse zu erhalten über die Lebensweise dieses räthselhaften ausgestorbenen Thierstammes.

7. Die Lebensweise der Graptolithen.

Die Graptolithen sind in ihrem geologischen Auftreten und Verschwinden, ebenso wie in ihrer Vertheilung innerhalb be-

stimmter Horizonte, ausgezeichnete Leitfossilien. Sie treten in gewissen schwarzen Schiefen in erstaunlicher Zahl auf und sind in Gesteinen von anderen Facies überaus selten.

Diese wohlbekannten Thatsachen ergeben seltsame Widersprüche, wenn wir es versuchen, sie bionomisch zu discutiren, und so oft ich mich mit Graptolithen-reichen Ablagerungen beschäftigte oder Gelegenheit nahm, mit Fachgenossen darüber zu sprechen, immer traten mir befremdende Thatsachen entgegen, die das Problem complicirten und vor raschen Schlüssen warnten.

Dass die Graptolithen Thiere waren, wird wohl von Niemand bezweifelt, obwohl der hohe Kohlegehalt der umgebenden Schiefer dann um so befremdender ist.

Im thüringischen Unter-Silur sind graue Schiefer weit verbreitet, in denen nur selten Fossilien gefunden werden, jedenfalls keine Graptolithen. Mit ¹⁾ jähem Gesteinswechsel lagert in Thüringen concordant über dem Unter-Silur eine Lagenfolge schwarzen, muschelig brechenden, fast ausnahmslos kurzweilig zusammengefalteten Kieselschiefers. Die Farbe ändert von Haus aus sehr selten in Grau oder Grauroth ab, verblasst aber selbstverständlich durch Verwitterung. So reich die geraden und gebogenen Graptolithen in diesen Schichten vertreten sind, so selten sind Reste anderer Thiere. Im Ober-Silur sind Graptolithen häufig in den schwarzen Alaunschiefen, sie fehlen in den zwischengelagerten Kalken.

Wenden wir uns dem Paläozoicum von Böhmen ²⁾ zu, so treten die ältesten Graptolithen in der Stufe 2a auf. In den schwarzen Schiefen dieser Etage sind sie immerhin noch sehr spärlich. *Didymograptus Suessi* scheint noch am häufigsten zu sein. Aus der folgenden, hellgefärbten Quarzitstufe 2b werden keine Graptolithen angegeben, obwohl die Fossilien darin ziemlich formenreich sind. Die Stufe 2c der glimmerreichen Grauwackenschiefer ist durch eine reiche Fauna ausgezeichnet, Graptolithen sind selten. Die Stufe 2d lieferte 54 Arten von Trilobiten, 9 andere Crustaceen, 11 Orthoceraten, 4 Gastropoden, 43 Arten Muscheln, 4 Conularien, 4 Hyolithen, 31 Brachiopoden, aber Graptolithen sind spärlich vorhanden. Es folgt die Zone 3a mit dunkelgrauen oder schwarzen Schiefen, und sofort findet man unzählige Graptolithen. Die so überaus fossilreiche Stufe 3b enthält auch Graptolithen, doch treten sie im Verhältniss zu anderen Fossilien sehr zurück. In dem concordant folgenden, fossilreichen Tentaculiten-Kalk Da ist nur ein nicht näher bestimmter *Monograptus* gefunden worden.

¹⁾ LIEBE, Uebersicht über den Schichtenaufbau Ostthüringens, p. 11.

²⁾ KATZER, Geologie von Böhmen, p. 859—1026.

Die angeführten Beispiele drängen uns zu dem Satz, dass die Graptolithen ausgesprochene Faciesthiere sind, deren häufiges Vorkommen an dünn-schichtige, kohlenstoffreiche Schiefer geknüpft ist.

Man könnte nun vermuthen, dass der Kohlenstoff der Graptolithen-Schichten von den Thieren selbst geliefert worden sei, allein gewichtige Gründe sprechen dagegen. Erstens liefern thierische Gewebe so wenig Kohlenstoff bei ihrem Zerfall, dass die so fossilreichen Kalksteine der verschiedenen Formationen nur selten schwarz gefärbt erscheinen. Ausserdem müsste man dann öfters bemerken, dass die Graptolithen selbst in dem Kohlenstoff des umgebenden Schiefers verfiessen. Bekanntlich heben sich aber die Graptolithen meist so scharf von dem Gestein ab und zeigen so markante Umrisse, dass eine ursächliche Beziehung zwischen dem Kohlenstoff des Gesteins und der Leibesmasse der Thiere nicht anzunehmen ist.

Die Verknüpfung der Graptolithen mit einer bestimmten Gesteinsfacies drängt nun zu dem naheliegenden Schluss, dass die Graptolithen als sessiles Benthos am silurischen Meeresboden angewachsen waren oder mit ihrer *Sicula* im Schlamme steckten, eine Auffassung, welche auch von JAEKEL¹⁾ begründet worden ist, — aber eine kritische Erwägung des geologischen Vorkommens widerspricht dieser Annahme auf das Entschiedenste. Denn wenn die Graptolithen auf oder im Meeresboden vertical orientirt gelebt hätten, so müsste man sie häufig noch in dieser Stellung senkrecht durch die Schichten hindurchgehen sehen. Ich habe nun daraufhin Graptolithen-reiche Schichten sorgfältig untersucht, habe erfahrene Paläontologen um Auskunft gebeten, und nur das eine Resultat erhalten, dass Graptolithen ausnahmslos auf der Schichtfläche liegen. So schreibt mir Professor G. LINDSTRÖM: die Graptolithen kommen im Silur von Schweden in schwarzen Schiefeln massenhaft vor, und nur der untere Graptolithen-Schiefer der Kinnekulle in Westergötland ist nach Dr. HOLM von heller Farbe. Obwohl nun in Schonen, in Westergötland, in Dalekarlien obersilurische Graptolithen-Schiefer identische Arten wie das Ober-Silur von Gotland führen, so sind sie doch hier ungemein selten. Sie treten ganz vereinzelt in Mergelschiefer, Sandstein und Kalkstein auf und liegen auch hier immer in der Schichtebene. Es kommt niemals vor, dass sie die Schicht durchsetzen.

Wenn man erwägt, dass viele silurische Schiefer Millionen von Graptolithen enthalten und dass die helle Farbe der Fossilien sie leicht von dem umgebenden Gestein unterscheiden lässt, so müssten die Fälle, in denen Graptolithen durch die Schicht setzen,

¹⁾ Diese Zeitschr. 1889, p. 663.

wenigstens vereinzelt vorkommen, falls diese Thiercolonien als sessiles Benthos da gewachsen wären, wo wir ihre Reste aufgehäuft finden. Ich muss gestehen, dass der Widerspruch beider Thatsachen, einerseits das Auftreten in einer charakteristischen Facies und der Kohlegehalt der Schiefer, andererseits das Vorkommen auf den Schichtenflächen, mir unlösbar erschien, bis ich bei einer Excursion in Cheshire durch Professor CH. LAPWORTH aufgeklärt wurde, dass diese scheinbar so widerspruchsvollen Thatsachen doch verständlich sind. Und der erfahrene Graptolithen-Forscher hatte die Güte, in einem ausführlichen Manuscript mir seine Ansichten auseinanderzusetzen, und mir zu gestatten, dessen Inhalt in Uebersetzung¹⁾ an dieser Stelle einzufügen:

„In allen Theilen Grossbritanniens, wo ich Graptolithen in situ sammelte, fand ich dieselben vorwiegend in den schwarzen oder dunkelgrauen Schiefen des Paläozoicum (welches Cambrium, Ordovician und Silur umfasst). Es kommt zwar gelegentlich vor, dass Graptolithen auch in hellgrauen, ja sogar weissen Schiefen auftreten, aber in solchen Fällen ist ausnahmslos anzunehmen, dass diese hellgefärbten Schichten einstmals eine beträchtliche Menge kohligter Substanzen enthielten.

Unter unseren englischen Gesteinen der protozoischen Periode lassen sich, allgemein gesprochen, zwei sehr verschiedene lithologische Facies unterscheiden: nämlich die Grauwacken-Facies unserer Hochlanddistricte und die Mergel- oder Kalkschlamm-Facies des englischen Tieflandes. Die Grauwacken-Facies herrscht in Süd-Schottland, Irland, dem Seen-District von England und in ganz Wales. Die Mergel-Facies trifft man weit verbreitet in West-England, Ost-Shropshire, Herfordshire, Worcestershire und in Central-England (wie bei Dudley, Walsall und anderen Localitäten). Demzufolge ist die Mergel-Facies der protozoischen Gesteine vorherrschend nur in dem Tiefland oder der südöstlichen Hälfte Süd-Englands. Die übrigen englischen protozoischen Schichten gehören zur Grauwacken-Facies, und man findet sie überall, wo protozoische Gesteine in den höheren Theilen der britischen Inseln auftreten.

Graptolithen sind zahlreich in den nichtkalkigen Gesteinen der Grauwacken- oder Hochland-Facies, besonders in Süd-Schottland, dem Seen-District, Irland, Nord- und Süd-Wales. Hier habe ich sie überall selbst gesammelt. Aber in den protozoischen Schichten der Mergel- oder Tiefland-Facies gehören Graptolithen zu den grössten Seltenheiten. Alle die gewöhnlichen Graptolithen, die ich selbst in diesen Mergelablagerungen des mittleren Englands

¹⁾ Ich habe mir erlaubt in dem Text an geeigneter Stelle die hier gebrauchte Terminologie anzuwenden.

(wo die Mergel- und Kalk-Schichten typisch entwickelt sind) sammelte, zusammen mit den Exemplaren, die meine Freunde fanden, lassen sich an den Fingern herzählen. Es ist wahr, dass in einigen Localitäten von West-Herfordshire, Ost-Shropshire und dem wallisischen Randgebiet Graptolithen in Gesteinen zu erscheinen beginnen, die zur Mergel-Facies gerechnet werden könnten — allein, das ist eine Zwischenzone, in welcher die Mergelgesteine mit den Grauwacken wechsellagern und alterniren.

Ich habe selbst in allen diesen Gesteinen der Grauwacken-Formation und in Gesteinen von allen Färbungen Graptolithen gesammelt, aber nach meinem Urtheil sind die Graptolithen hinsichtlich ihrer Häufigkeit darin sehr wechselnd verbreitet:

Graptolithen findet man selten oder gar nicht in den grobkörnigen Gesteinen, z. B. den Conglomeraten. Ueberaus wenige treten auf in den Sandsteinen und Grauwacken und dann nur, wenn solche Gesteine entweder eine beträchtliche Menge kohligter Substanzen enthalten oder sichtlich eingelagert sind in kohlige Schiefer. Graptolithen sind häufiger in den feinkörnigeren Gesteinen, aber unter ganz denselben Umständen. Sie kommen vielleicht etwas zahlreicher vor in den so oft feldspathreichen, grünen oder eisenschüssig rothen Schiefen, aber nur, wenn dieselben wechsellagern mit Schichten oder Säumen von kohligten Schichten.

Graptolithen sind dagegen häufig in allen schwarzen kohle-reichen Schiefen und Schlammgesteinen unserer, zu der Grauwacken-Facies gehörigen protozoischen Schichten. Es ist thatsächlich eine Ausnahme, in unserem Ober-Cambrium, Ordovician und Silur einen schwarzen Schiefer zu finden, der keine Graptolithen enthält, und die Graptolithen nehmen an Zahl zu in dem Maasse, wie die Schiefer schwärzer, dünn-schichtiger und feinkörniger werden.

Soweit also meine Erfahrung als Graptolithensammler in unserer englischen Grauwacken-Facies geht, lassen sich folgende Thatsachen feststellen: 1. dass unsere Graptolithen im Wesentlichen beschränkt sind auf Sedimente, die einen beträchtlichen Gehalt von kohligten Substanzen aufweisen, und 2. dass die Häufigkeit der Graptolithen in directem Verhältniss steht a. zu der vorhandenen Kohlensubstanz, b. zu der Feinkörnigkeit der damit verbundenen Sedimente. Oder um es anders zu fassen: das Graptolithen-reichste Gestein ist dasjenige, welches am kohle-reichsten und am feinkörnigsten ist. Mit anderen Worten: obwohl Graptolithen in allen Gesteinen vorkommen, so sind sie doch im Wesentlichen beschränkt auf dünn-geschichtete, kohlereiche Sedimente.

Es ist wahr, dass es in unseren protozoischen Schichten schwarze, kohlige Schiefer giebt, die keine Graptolithen enthalten,

z. B. die dunklen Schiefer der *Lingula flags* des mittleren und oberen Cambrium in West-Wales. Aber auch die dunklen cambrischen Schiefer, die besonders kohlereich sind (wie die tief-schwarzen Schiefer des Unter-Tremadoc = Ober-Cambrium von Merioneth), enthalten *Dictyonema*. Alle unsere Graptolithenreichen Schichten enthalten neben der Kohlesubstanz eine gewisse Menge von Eisen, und die Graptolithen sind meist in Eisenpyrit oder Gümbelit versteinert.

Die typischen Graptolithen-Gesteine Englands sind die wohl-bekannteren Moffat shales von Süd-Schottland. Die Mehrzahl dieser Schiefer sind bedeckt mit zahllosen Graptolithen. Die Moffat shales bestehen aus Schichten von schwarzen, kohligem, sehr feinkörnigen Schiefen, die mit gelben, grauen oder weissen, kohlefreien Schichten wechsellagern, in denen wenige oder keine Graptolithen vorkommen. Die farbigen, Graptolithen-freien Moffat shales sind vorwiegend gebildet aus vulkanischer Asche und mögen viel rascher abgelagert worden sein, als die schwarzen Schiefer. Die schwarzen Graptolithen-reichen Moffat shales selbst dagegen sind zweifellos sehr langsam zum Absatz gekommen. Denn die verhältnissmässig dünnen Schichten der Moffat shales, die eine Gesamtmächtigkeit von 300 Fuss besitzen, enthalten drei vollkommen verschiedene Graptolithenfaunen, die ganz allmählich in einander übergehen. Die älteste Moffat-Fauna ist von dem Alter des oberen Llandeilo, die mittlere Fauna gehört zur Balagruppe, während die jüngste Fauna der gesamten Fauna des Llandovery entspricht. Diese 300 Fuss Graptolithen-Schichten im Moffat-Gebiet sind äquivalent dem Upper Llandeilo, Bala und Llandovery von Girvan und West-Wales. Aber hier bestehen die zeitlich äquivalenten Ablagerungen aus gewöhnlichen, grobkörnigen Sedimenten, die eine Gesamtmächtigkeit von 5000 bis 7000 Fuss erreichen. Somit ist also die Graptolithen-reichste Schichtenserie in England dasjenige Sediment, das am reichsten an Kohle, vom feinsten Korn ist und am langsamsten abgelagert wurde.

Im Girvan-District von Süd-Schottland, Nord-England und West-Wales enthalten die den typischen Moffat-Schichten zeitlich entsprechenden gröberen Sedimente gelegentlich schwarze Zwischenschichten, die reich an Graptolithen sind. Diese schwarzen Schiefer treten in öfterer Wiederholung in dem Gesamtprofil auf und entsprechen dem einen oder anderen Horizont in der typischen Moffat-Serie. Solche gelegentlichen Graptolithen-Schichten wechsellagern mit Grauwacken und anderen Gesteinen und wurden durch dieselben Ablagerungsprozesse gebildet, aber ihr Gehalt an Graptolithen scheint wiederum in enger Abhängigkeit zu sein von:

- a. der Masse an Kohlensubstanz und Eisensalzen,
- b. der Feinkörnigkeit des Sediments,
- c. dem Fehlen von Beimengungen von Feldspath und Quarz.

Alle diese Thatsachen beweisen:

1. dass das Vorkommen von Graptolithen in einem Gestein gebunden ist an das Vorhandensein kohligter Beimengungen in dem Sediment,

2. obwohl Graptolithen in allen Sedimenten gefunden werden, so treten sie doch normal in typischer Weise in solchen Gebieten auf, wo viel kohlige Massen abgelagert wurden,

3. die relative Häufigkeit von Graptolithen in irgend einem Gestein steht in Zusammenhang mit

a. der Ruhe und Bewegungslosigkeit des Meeresbodens. auf dem die kohligten Massen abgelagert wurden (denn das die Graptolithen umschliessende Sediment ist gewöhnlich so feinschlammig, dass die geringste Strömung es mit sich gerissen hätte),

b. und die typischsten und reichsten Graptolithen-Schichten Englands sind diejenigen, welche am langsamsten abgelagert wurden.

Dass die Graptolithen, obwohl sie aus organischer Masse bestanden, nicht durch ihren Zerfall die kohlige Materie der schwarzen Schiefer- und Schlammgesteine lieferten, in denen wir sie jetzt finden, erscheint vollkommen klar, wenn wir die Thatsache berücksichtigen, dass die Graptolithen sich nie als theilweise zerstörte Polyparien in der umgebenden Kohlenmasse verlieren, sondern immer, sei es ganz oder als Bruchstück, sich als Fremdkörper erweisen, die umgeben und eingeschlossen sind von dem kohlehaltigen Schlamm, in dem sie begraben wurden.

Dass die Graptolithen nicht angewachsen (als sessiles Benthos) auf dem Meeresgrund lebten, der aus dem kohlehaltigen Schlamm gebildet wurde, erscheint ebenso sicher aus der Thatsache hervorzugehen, dass die Polyparien niemals senkrecht von einer Schicht zur anderen hindurchsetzen. Jedes erwachsene Graptolithen-Polyparium erscheint ausgebreitet auf der Schichtenfläche, gerade als ob es langsam von oben durch das ruhige Wasser herabgesunken wäre und sich dann natürlich am Meeresgrunde mit seiner breitesten Fläche auf die Oberfläche eines sehr feinen Schlammes aufgelagert hätte.

Aber obwohl die Graptolithen so eng verknüpft sind mit diesem kohlehaltigen Sediment, so nehmen sie doch keinen directen Antheil an der Bildung desselben. Sie treten auf als ein zufälliges Gemengtheil, sie sind kein wesentliches, sondern ein accessorisches Element. Sie sind nicht Einwohner, sondern Ein-

dringlinge. Allein die Zahl der Graptolithen steht dennoch in einem so directen Verhältniss zu der Menge von kohligter Substanz im Sediment, dass die kohlebildenden Organismen biologisch mit den Graptolithen auf's Engste verbunden sein mussten. Da nun auch die Graptolithen keineswegs in dem Sediment benthonisch lebten, sondern aus der Ferne hineingelangten, so scheint daraus mit grosser Wahrscheinlichkeit zu folgen, dass auch die kohlebildenden Organismen Fremdlinge waren.

Da also die Graptolithen-Schichten nicht das Sediment waren, auf dem die Graptolithen lebten, sondern nur das Feld, auf dem ihre Leichen zur Ablagerung kamen, so stellen diese schwarzen Schiefer wahrscheinlich auch keineswegs den Lebensbezirk der kohleliefernden Organismen dar, sondern vielmehr den Theil des Meeresgrundes, wo die von ihnen producirte organische Substanz abgelagert wurde.

Wenn wir die Lagerungsverhältnisse der typischen schwarzen Graptolithen-Schiefer Englands studiren, z. B. diejenigen von Moffat, Lakedistrict, Girvan, Wales oder Irland, so finden wir, dass sie ihre auffallend geringe Mächtigkeit und ihren feinschlammigen Charakter (als Beweis einer langsamen und ruhigen Ablagerung) auf enorme Entfernungen im Streichen von NO nach SW bewahren und dass dieselben schwarzen und buntgefärbten Zonen und Lager viele Meilen weit von NO nach SW verfolgt werden können. Wenn man aber die Graptolithen-Schichten in einer Richtung senkrecht dazu, also von NW nach SO verfolgt, dann gehen sie rasch in gröbere Sedimente und Grauwacken über. Hier waren also flacheres Wasser und oberflächliche Strömungen, und dem entsprechend verschwindet die Kohlensubstanz, während gleichzeitig die Graptolithen zu den seltensten Versteinerungen werden.

Wir haben nun Gründe zu der Annahme, dass diese NO-SW-Linie parallel verlief mit der Küstenlinie in West-Europa während der protozoischen Periode, ebenso wie mit der Faltungsrichtung der verfestigten Sedimente. Daraus folgt, dass unsere reichsten Graptolithen-Schichten in England in gewissem Sinne abhängig waren von der alten Küstenlinie dieser Periode. Sie müssen submarine Zonen weicher kohlehaltiger Sedimente gewesen sein, die mehr oder weniger parallel mit den damaligen Küstenlinien verliefen; aber doch so weit entfernt von den Küsten abgelagert wurden, dass gröbere Kiesel, Sande und Gerölle nicht so weit hinaustransportirt wurden. Nur freischwimmende Pflanzensubstanz wurde soweit hinausgetrieben. Sie mussten von so ruhigem und so tiefem Wasser bedeckt sein, dass diese Pflanzensubstanz, wenn sie als dünner Schlamm abgelagert war, ungestört liegen blieb

und weder durch Wellen, noch durch Strömungen aufgeregt werden konnte.

Es ist sicher, dass die Region der Moffat shales nicht nur parallel mit der alten Küstenlinie verlief, sondern gleichzeitig so weit von dieser Küste entfernt war, dass nur sehr wenig klastisches Material dahin gelangte, während andererseits die Ablagerung so langsam erfolgte, dass sich die Fauna innerhalb einer geringen Mächtigkeit vollkommen änderte. Dagegen wurden die schwarzen Graptolithen-Schiefer, welche in den gleichalterigen, grobkörnigen Gesteinen von Girvan und Wales abgelagert wurden (so reich sie auch local an Graptolithen sind), in einem viel schnelleren Tempo gebildet, als die von Moffat.

Daraus folgt, dass dieselben schwarzen, feinschlammigen Sedimente in tiefem und flachem Wasser gebildet wurden. Wesentlich für ihre Bildung war nicht so sehr die Tiefe, wie die Ruhe des Wassers. Nothwendig ist nur eine Drift von reiner Pflanzensubstanz und ein local oder regional vollkommen ruhiger Meeresboden für die Bildung und ungestörte Erhaltung des weichen Pflanzenmoders.

Wir haben nun festgestellt, dass die Graptolithen das Cellulosematerial für die kohlehaltigen Schiefer nicht selbst lieferten, und wir zeigten soeben, dass dieses Material (ebenso wie das terrigene Material der gewöhnlichen gröberen protozoischen Schichten) in Zonen vertheilt ist, welche der Küstenlinie parallel verlaufen. Unter solchen Umständen fragen wir uns natürlich, ob nicht das Material, welches die schwarzen Graptolithen-Schiefer bildete, ähnlich wie die Hauptmasse der anderen protozoischen Gesteine, ebenfalls von dem Lande oder der Küste her stammt?

Wir kennen als Quellen von Pflanzensubstanz nur Landpflanzen und Seetange. Dass die Cellulose von Landpflanzen stamme, wie die Kohle in späteren paläozoischen Perioden, ist zwar nicht ausserhalb der Grenzen der Möglichkeit, aber bei der bisherigen Seltenheit von Landpflanzen in dem älteren Palaeozoicum kann es als ausserhalb der Grenzen der Wahrscheinlichkeit betrachtet werden. Und so kommen wir zu dem unvermeidlichen Schluss: die Hauptquelle für die Pflanzensubstanz dieser schwarzen Graptolithen-Schichten in den Meeresgewächsen zu suchen.

Die Vermuthung, dass die schwarzen Graptolithen-Schichten zum Theil aus verwesten Seepflanzen bestehen, ist nicht neu. FORCHHAMMER hat es klar ausgesprochen, dass Seetange ein wichtiger Factor seien bei der Bildung altpaläozoischer Sedimente. Auch die Annahme, dass die Graptolithen ursprünglich echte Litoralthiere waren, ist nicht neu; denn WIMAN hat seine Ansicht

ausdrücklich dahin ausgesprochen, dass „die Graptolithen in der einen oder anderen Weise aufrecht standen und in den tieferen Litoralregionen zusammenhängende, wehende Rasen bildeten.“

Obwohl der Körper recenter Seealgen gelatinös erscheint, so ist er doch reich an Kohlenstoff und daher fähig, unter besonderen Bedingungen kohlige Schichten zu bilden. Heutzutage sind die grösseren Seealgen auf die Nähe der Küstenlinie beschränkt. Die Mehrzahl lebt in der Litoralregion zwischen Fluth- und Ebbelinie und in der Laminarienregion von der Ebbelinie bis zu 30 — 60 Fuss Tiefe. Aber es ist wohl bekannt, dass manche Algen, wie *Chorda filum*, in grössere Tiefen hinabsteigen und hier (z. B. in der Nordsee) dichte Rasen von 24 bis 30 km Ausdehnung bilden. *Macrocystis* wächst massenhaft in ausgedehnten Wäldern, und in einzelnen Fällen erreichen die Individuen eine Länge von 1500 Fuss. Obgleich nun die meisten recenter Seealgen am Meeresgrund, auf Felsen oder Steinen angewachsen, leben, so werden sie dennoch häufig losgerissen und an der Oberfläche oder unter dem Wasserspiegel auf enorme Entfernungen von ihrer Heimath in's Meer hinausgetrieben, und in dieser Hinsicht steht das Golfkraut *Sargassum* an erster Stelle. Seine abgerissenen Zweige findet man zu Myriaden schwimmend in ruhigen Gebieten des Atlantic, Pacific und Indischen Oceans, und sie werden nicht allein bis zu den englischen Küsten, sondern in alle jetzigen Meerestheile, vielleicht mit alleiniger Ausnahme der Polarmeere, transportirt. Man kann daher sagen, dass *Sargassum* als Pseudoplankton eine weltweite Verbreitung besitzt, obwohl es ursprünglich in dem flachen Wasser der Küstenzone gewachsen ist. Freilich bilden heutzutage weder die *Fucus* und die Laminarien der Litoralzone, noch das pseudoplanktonische *Sargassum* irgendwie bemerkenswerthe kohlige Meeresablagerungen.¹⁾ Denn das Gewebe der Lufträume in den Blättern scheint so fest zu sein, dass die gesammte Pflanze zerfällt, ehe genügend Luft aus den Blasen entwichen ist, und die Blätter zum Meeresgrund hinabsinken konnten.

Nichtsdestoweniger ist es möglich, dass in früheren geologischen Perioden Seepflanzen existirten, welche unseren litoralen Algen oder dem pseudoplanktonischen *Sargassum* entsprachen, und die entweder weniger Lufträume enthielten oder leichter zerstörbare Wandungen besaßen. Unter dieser Annahme ist es leicht einzusehen, dass solche zarte Pflanzen rasch ihr Schwimmvermögen einbüssten und zum Meeresgrund hinabsanken, wo der

¹⁾ Die wenigen beobachteten Fälle sind in J. WALTHER, Einleitung in die Geologie, III, p. 854, zusammengestellt.

Vermoderungsprocess weiterging und eine kohlige Ablagerung bildete. Dann würde sich der Boden der protozoischen Meere, welche unserer heutigen *Sargassum*-See entsprachen, mit einem kohlereichen Sediment, herrührend von schwimmenden pelagischen Algen, bedeckt haben. Und die küstenferneren, ruhigen Meerestiefen würden ebenfalls mit einer Schicht von Pflanzenmoder überzogen worden sein, der von zerstörten litoralen Algen stammte. Die Leichtigkeit von Seealgen und Pflanzenmoder würde erlauben, dass solche Sedimente viel weiter in die See hinaus getragen wurden, als die feinsten klastischen Substanzen, und es ist leicht, sich eine Zone parallel der Küste vorzustellen, in der nur solches Material zur Ablagerung kam. Innerhalb dieser Zone würde so wenig Kohlenstoff abgelagert werden, dass er durch einen Ueberschuss von klastischen Sedimenten maskiert würde, und ausserhalb dieser Zone würden ausschliesslich die Reste pelagischer Seepflanzen zur Ablagerung gelangen. Demgemäss würde dieses Band von Kohlenstoffen ein Grenzgebiet darstellen zwischen dem von Strömungen vielbewegten Boden gröberer Sedimente und dem toten Wasser der Tiefsee mit ihren rein pelagischen Absätzen.

Obwohl die Existenz einer solchen kohlereichen Zone an der Grenze der terrigenen Ablagerungen als eine allgemein verbreitete typische Erscheinung gefordert werden muss, so kann man doch auch leicht verstehen, dass selbst innerhalb der terrigenen Region einzelne kleinere Gebiete existirten, wo das Wasser, sei es infolge grösserer Tiefe oder der Abwesenheit von Strömungen, geradezu stagnirte. Und in solchen engeren Gebieten mussten sich ebenfalls kohlehaltige Schichten bilden, welche sich nach allen Seiten in die terrigenen Ablagerungen ganz allmählich verloren.

Nun sind die recenten litoralen Algenwälder ebenso wie die Blätter des pseudoplanktonischen *Sargassum* ein Lieblingswohnplatz für Colonien sessiler Hydroiden mit chitinösen Skeleten Sertularien und Plumularien trifft man überall angeheftet auf *Fucus* und litoralen Tanggewächsen. „Vielleicht nirgends ist die Campanularien-Fauna¹⁾ reicher als auf den schwimmenden Tangen des Golfstromes.“ Von einem theoretischen Standpunkte aus ist es also nicht allein möglich, sondern geradezu höchst wahrscheinlich, dass die entsprechenden litoralen und pelagischen Tangwälder der protozoischen Zeit der Wohnort der charakteristischen protozoischen Zoophyten, der Graptolithen, waren. Da alle typischen Formen der recenten Zoophyten-Colonien, welche wie die Grapto-

¹⁾ Hicks, *Hydroid Zoophytes*, I, p. 180.

lithen mit einem chitinösen Polyparium versehen sind, durch einen Hydrocaulus auf dem sessilen oder pseudoplanktonischen Seetang, auf Felsen, Steinen, dem Meeresboden oder freischwimmenden Fremdkörpern angeheftet sind, so können wir es als wahrscheinlich bezeichnen, dass mit ihren homomorphen protozoischen Verwandten, den Graptolithen, dasselbe der Fall war.

Ob das Gonosom gewisser Graptolithen vorübergehend durch ein medusenähnliches Stadium hindurchging, oder ob der Graptolithen - Embryo zeitweise ein planktonisches *Planula* - Stadium durchmachte, das kann uns hier nicht weiter beschäftigen. Für ihren typischen erwachsenen Zustand, als einer Thiercolonie, umgeben von einer chitinösen Hülle, ist es jedenfalls höchst wahrscheinlich, dass die Graptolithen auf einem Gegenstand angeheftet waren. Und wenn wir das ausschliessliche Vorkommen zahlreicher Graptolithen in kohlereichen, marinen Ablagerungen berücksichtigen, so liegt die Vermuthung nahe, dass die typischen Graptolithen oder *Rhabdophora* normal auf sessile oder treibende Seealgen aufgewachsen waren. War aber solches der Fall, dann haben wir sofort eine natürliche Erklärung für die Thatsache: dass Graptolithen (*Rhabdophora*) zwar in allen marinen Sedimenten vorkommen, aber doch in kohligten Ablagerungen am häufigsten sind, und für die noch bemerkenswerthere Erscheinung, dass sehr viele Arten eine weltweite Verbreitung besitzen. Dieselben Formen leiten gleichalterige Horizonte in England, Europa, Asien und Australien. Und wie das moderne Golfkraut durch die Strömungen in alle Breiten getrieben wird, behaftet mit seinen darauf lebenden Zoophyten, so mögen protozoische Seealgen die Graptolithen, welche auf ihnen angeheftet waren, in alle Sedimente getragen haben. Wo wenig Seetang zum Meeresgrund hinabsank, da wurden die Graptolithen natürlich seltene und zufällige Fossilien. Wo aber unter localen Umständen (sei es in einem centralen, ruhigen Tiefseebecken, oder in ruhigen Wannen längs der Küste) so viele Pflanzen zum Meeresgrund hinabsanken, dass sie den grösseren oder wenigstens wesentlicheren Theil der localen Ablagerung bildeten, da mussten in den kohlereichen Schichten die angehefteten Graptolithen als häufige und charakteristische Fossilien erhalten bleiben.

Seit langem haben die Paläontologen festgestellt, dass unter den Graptolithen zwei wesentlich verschiedene Typen vorhanden sind:

- A. die *Cladophora* oder dendroide Graptolithen, bei denen das Polyparium mehr oder weniger baumförmig ist und einen besonderen Stamm oder Hydrocaulus besitzt.

B. die *Rhabdophora* oder virgulate Graptolithen, bei denen das Polyparium keinen gesonderten Stamm, sondern meist ein hohles, horniges Stützorgan, die sogenannte „solide Axe“ oder Virgula besitzt, die sich an einer oder an beiden Seiten über die Colonie hinaus verlängert.

Dass die steifen, baumförmigen Formen der Dendroiden auf einem Träger festgewachsen waren, wird allgemein angenommen. Diese Lebensweise wird nicht nur durch ihren Bau und ihren Habitus wahrscheinlich gemacht, sondern bisweilen kann man noch Wurzelfasern (Hydrorhizen) oder Haftscheiben an ihnen erkennen; in einem Fall ist durch HOPKINSON sogar die Anheftung des Polypariums direct beobachtet worden. Und wirklich sind die Polyparien der typischen Dendroiden in ihrem allgemeinen Habitus den recenten *Thecophora* so ähnlich, dass in einigen Lehrbüchern die Dendroiden ohne Bedenken als *Thecophora* bezeichnet und mit den Sertularien und Campanularien in eine Reihe gestellt werden.

Die Mehrzahl der dendroiden Graptolithen mag an Felsen, Steinen und Conchylien wie die recenten *Thecophora* angeheftet gewesen sein, aber daneben giebt es Anzeichen dafür, dass einige Dendroiden, gerade wie gewisse lebende *Thecophora*, auf schwimmendem Seetang oder anderen Treibkörpern aufsassen. In jedem Fall aber ist die Anheftung der Dendroiden auf fixe oder treibende Gegenstände allgemein anerkannt.

Anders ist es mit den *Rhabdophora* oder virgulaten Graptolithen. Keine Form besitzt einen gesonderten Stamm, und mit Rücksicht auf ihre Entwicklung erscheint es auf den ersten Blick unmöglich zu verstehen, wie eine Anheftung auf Fremdkörper überhaupt geschehen konnte.

Bei den Graptolithen beginnt das Polyparium normaler Weise als ein kleiner, kegelförmiger Körper (die Sicula), von dessen Spitze ein zarter Faden (Nema) sich ausstreckt. Dieses Nema ist neuerdings (1895) von RÜDEMANN bei einer Gattung (*Diplograptus*) als ein bleibender Anheftungsfaden (Nemacaulus) an ein „Centralorgan“, das er als Schwebevorrichtung betrachtet, erkannt worden. In den ausgezeichneten Abhandlungen von WIMAN (1893) und HOLM (1895) wurde nachgewiesen, dass die Virgula anderer Gattungen von Rhabdophoren identisch ist mit dem Nema der Sicula. Vor längerer Zeit (1886) hat der Verfasser festgestellt, dass bei einigen Formen der dendroiden Gattung *Dictyonema* nicht nur das Polyparium mit einer Sicula beginnt (vide BRÖGGER 1882), sondern dass diese Sicula mit einem Nema wie bei den Rhabdophoren versehen ist und dass dieses Nema persistirt als ein dauerndes Befestigungsmittel an Fremdkörper oder an ein

centrales Netzwerk von Fäden (Hydrorhiza) durch das ganze Leben des Polypariums.

Das Anfangsstadium eines typischen virgulaten Graptolithen stellt also einen kleinen Kegel, die Sicula, dar, von welchem ein zarter Faden (Linea oder Nema) ausgeht. Diese Sicula wird zur ersten Hydrotheca (Graptotheca) des wachsenden Polypariums. Die ganze Colonie entwickelt sich nun durch Reihenknospung aus der Anfangssicula, und die Gesamtstructure ist thatsächlich nichts weiter, als eine einfache oder verästelte Colonie von einzelnen Zellen, die mehr oder weniger der Sicula ähneln, und deren erste die Sicula selbst ist. Bei der Gattung *Monograptus*, welche zur geologisch letzten Gruppe der Graptolithen gehört und augenscheinlich die einfachste Form darstellt, hat die zweite Theca des Polypariums (obwohl sie sonst genau so gebaut ist, wie die erste Zelle oder Sicula) eine verkehrte Stellung, denn sie ist mehr oder weniger nach oben geöffnet, während die Sicula ausnahmslos nach unten offen erscheint. Diese umgedrehte Theca setzt sich selbst auf die ursprüngliche Sicula auf und wächst parallel mit ihr weiter. Das Polyparium entwickelt sich nun als eine einreihige Colonie und verlängert sich durch die Bildung neuer Zellen (Thecen), indem jede neue Theca aus der vorhergehenden hervorsprosst und in ihrer Anordnung und Stellung der zweiten Theca folgt und sich selbst (mit Ausnahme der zweiten oder dritten) an das Nema ansetzt. Das Nema verlängert sich in dem Maasse, wie das Polyparium wächst, und wird eingesenkt in die dorsale Seite des Reihenpolypariums. Dieses verlängerte und verfestigtere Nema stellt die Virgula oder „solide Axe“ des erwachsenen *Monograptus* dar.

Bei anderen und älteren Formen der *Rhabdophora*, wie *Diplograptus*, verläuft die Entwicklung ähnlich, aber das Polyparium ist biserial; beide Reihen der Thecen setzen sich an das verlängerte Nema oder die Virgula an, welche dementsprechend eine centrale Lage in der Mitte der Längsaxe einnimmt, während die Sicula zum Theil eingesenkt ist in den Anfangstheil der Colonie. Bei anderen, noch älteren Formen, wie *Didymograptus*, ist jedoch die zweite Theca nicht umgekehrt, sondern sie wächst in derselben Richtung wie die Anfangstheca oder Sicula selbst, und das Nema der Sicula bleibt vollkommen frei und blosgelegt, so dass, wenn eine Sicula hier vorhanden ist, dieselbe nicht gebildet wird von dem ursprünglichen Nema oder der Linea der Sicula. Wiederum wächst bei anderen Rhabdophoren, die eine geologisch vermittelnde Stellung haben, wie *Coenograptus* und *Leptograptus*, die zweite Theca rechtwinklig zur Axe der Sicula weiter und nimmt also hier eine vermittelnde Stellung zwischen

Monograptus und *Didymograptus* ein. Innerhalb der Rhabdophorengruppe wird also von der zweiten Theca und den daraus hervorsprossenden Aesten eine jede beliebige Richtung eingenommen zwischen den beiden extremen Fällen von *Didymograptus* und *Monograptus*.

Dass der Anfangstheil des Polypariums (wie es die Sicula selbst darstellt) nicht am Meeresgrund oder auf Fremdkörpern mit ihrem breiten Ende angewachsen sein konnte, ist zweifellos, da die Sicula immer nach dieser Seite frei endigt. Dass sie nicht mit ihrem dünnen Ende angewachsen sein konnte, ist ebenso klar, denn dieser Theil wird ja bei *Diplograptus* und ähnlichen Formen in den Körper des Polypariums aufgenommen. Dass das ganze Polyparium ebenso wenig auf Fremdkörpern ganz oder zum Theil aufsass, geht aus der Structur von Gattungen mit kreuzförmigem Querschnitt, wie *Phyllograptus*, oder spiralen Formen, wie *Monograptus turriculatus*, deutlich hervor. Infolge dieser Schwierigkeiten neigen sich manche Paläontologen der Annahme zu, dass die Rhabdophoren in einer geheimnißvollen Weise ihr ganzes Leben hindurch als nicht angewachsene oder freischwimmende Organismen nothwendig gelebt haben müssten. Scheibenförmige Körper, mit denen manche Gattungen versehen sind, wurden als hydrostatische Organe beschrieben und mit den Schwimglocken der Physophoren verglichen. Ganz neuerdings wurde von RÜDEMANN¹⁾ in einem wichtigen und interessanten Aufsatz so ein centraler Schwimmapparat abgebildet und beschrieben, als ein „Centralorgan“ für das Schweben im Wasser. An dieses „Centralorgan“ ist eine radiär angeordnete Gruppe von *Diplograptus*-Polyparien angeheftet, jedes derselben mit ihm verbunden durch die freie Verlängerung seiner Virgula.

Aber abgesehen von der wichtigen Entdeckung des „Centralorgans“ und seines Zusammenhangs mit den Diplograptiden ist in RÜDEMANN'S Arbeit der Nachweis von besonderem Interesse: dass das Nema der Sicula identisch ist mit der Virgula des erwachsenen *Diplograptus*. Aus RÜDEMANN'S Entdeckung folgt sodann auch, dass bei den Diplograptiden das Nema der Sicula nicht allein morphologisch, sondern auch physiologisch übereinstimmt mit der Virgula des erwachsenen Polypariums. In allen Stadien seines Wachstums ist dieser Faden ein Funiculus oder ein Ankerseil, mit welchem das Polyparium (Rhabdosom) der Diplograptiden (monotheal als Sicula, oder polytheal als wachsendes und fertiges Polyparium) angeheftet ist an das „Centralorgan“

¹⁾ Americ. Journal of Science 1895, p. 453.

oder den tragenden Körper, welcher Art derselbe auch gewesen sein mag.

Unter solchen Umständen ist es nicht allein möglich, sondern es wird sogar wahrscheinlich, dass das Nema jeder Sricula ursprünglich ein Haftapparat war und dass mithin das Polyparium entweder an ein „Centralorgan“ oder an einen anderen Fremdkörper angeheftet war. RÜDEMANN nimmt freilich nur die erste Hypothese an; aber die letztere ist für viele Graptolithen wahrscheinlicher, wie ich seit langen Jahren aus folgenden Gründen vermuthe:

Am häufigsten, geographisch am weitesten verbreitet und geologisch am längsten ausdauernd von allen Graptolithen ist die Gattung *Dictyonema* oder *Dictyograptus*. Dass diese Gattung zu den dendroiden und nicht zu den rhabdophoren Graptolithen gehört, ist in den Abhandlungen von HOLM und WIMAN ausführlich bewiesen worden. Aber wie zuerst 1882 BRÖGGER zeigte, und wie ich es seit 1885 an zahlreichen Exemplaren von Dictyonemen bestätigen konnte, beginnt das Polyparium bei einigen Arten dieser Gattung, wenn nicht bei allen, mit einer Sricula. Diese Sricula scheint aller Beobachtung nach identisch zu sein, nach ihrer Form, wenn nicht nach ihrer Structur, mit der Sricula der *Rhabdophora* und ist gleicherweise mit einem Nema an ihrem Endpunkt versehen. Bei den erwachsenen Formen der verschiedenen dendroiden Gattungen, zu denen auch *Dictyonema* gehört, finden wir nun alle Uebergänge in dem Ansatz des Polypariums von dem Stamm der typischen Dendroiden bis zu dem Nema oder Funiculus der typischen Graptoloiden. Gewisse Formen von *Dictyonema* haben einen kurzen Stamm, andere haben eine Haftmembran, wieder andere haben eine sogenannte Haftscheibe. Andere endlich sind mit einem zarten Funiculus oder Haftfaden versehen, der (jedenfalls in den ersten Wachstumsstadien des Polypariums) ebenso lang und zart ist, wie das Nema eines jungen Graptoloiden. In dem letzten Fall ist aber das Nema des jungen *Dictyonema* sichtlich ein Haftapparat, welcher das Polyparium entweder mit der Haftscheibe selbst verbindet oder mit einem Netzwerk zarter Fasern, die möglicher Weise mit den Hydorrhizen übereinstimmen.

Daher scheint es, dass das Nema des jungen *Dictyonema* nicht allein in seiner Form, sondern ebenso in seiner Function identisch ist mit dem Funiculus oder dem Haftfaden des erwachsenen Polypariums selbst. Dann aber kann das ursprüngliche Nema bei jedem Graptoloiden auch die Function eines Haftorgans erfüllt haben, wenigstens in den frühesten Jugendstadien des Polypariums. Und so wird es nicht sehr wahrscheinlich, dass diese

Anheftung während der weiteren Entwicklung der zusammengesetzten Colonie hinfällig geworden wäre. Ob das Nema zu einem Stamm, einer Scheibe, einer Membran oder einem Funiculus auswuchs, ist vielleicht systematisch nicht so wesentlich, wie es auf den ersten Blick erscheinen möchte. Alle diese Bildungen sind doch nur Varianten des Hydrocaulus, unter denen der Funiculus oder Nemacaulus nur ein Typus innerhalb der Reihe ist. Dagegen verbietet die zarte, biegsame Beschaffenheit des Nema, besonders bei den Dictyograptiden und Dichograptiden, die Annahme, dass das Polyparium der Graptoloiden von ihm so starr fixirt werden konnte, wie von einem Stab. Im Gegentheil, das Polyparium musste mit dem Nema oder dem Funiculus von dem tragenden Object herabhängen wie eine Glocke am Ende eines Strickes.

Diesen Betrachtungen zufolge scheint es wahrscheinlich, dass viele Polyparien der siculaten oder virgulaten Graptolithen ihr ganzes Leben hindurch an Fremdkörpern befestigt waren, aber sie waren nicht aufrecht, sondern hängend daran fixirt. Sie konnten also normaler Weise nicht an Felsen oder Steinen befestigt sein (wie es wahrscheinlich bei den typischen Dendroiden der Fall war), sondern sie waren an schwimmenden Objecten, wie Seepflanzen, angeheftet, und hierin liegt die einfache und natürliche Erklärung für ihr constantes Auftreten in kohlehaltigen Sedimenten und ihre weltweite Verbreitung.

In voller Harmonie mit dieser Schlussfolgerung finden wir zahlreiche Graptolithen zum ersten Mal in den schwarzen Schiefern des oberen Cambrium von England, Skandinavien, Amerika, Belgien u. s. w., und zwar siculate, mit einem Nema versehene Formen von Graptolithen. Und sonderbar genug sind diese ältesten siculaten und funiculaten Formen keineswegs Graptoloiden, sondern dendroide Dictyonemen. Graptoloiden sind zwischen ihnen ausserordentlich selten, und die Formen sind sehr einfach und primitiv. Es giebt manche kohlereichen Ablagerungen von höherem Alter, wie z. B. die Alaunschiefer von Skandinavien, die schwarzen Schiefer des Menevian in England u. s. w., aber diese enthalten wenige oder keine Graptolithen, obwohl Dendroiden damals sicher existirten. Wiederum giebt es viele Graptolithen, die zu den sessilen Dendroiden gehören, in späteren Graptolithenschichten über die ganze Welt verbreitet; aber sie sind keineswegs häufig. Nur die siculaten und funiculaten Graptolithen, besonders die *Graptoloidea*, schwärmten so massenhaft über die ganze Welt und finden sich so zahlreich in den kohlereichen Schiefern des Cambrium, Ordovician und Silur mit so ausserordentlich weiter geographischer und geologischer Verbreitung.

Wenn nun die mit einem Nema versehenen Graptolithen, wie wir oben gezeigt haben, hängende Formen waren, so erscheint es wahrscheinlich, dass wir in solchen obercambrischen Dictyonemen, welche eine Sicula und ein Nema besaßen, diejenigen Typen zu erblicken haben, bei denen die anfangs benthonische Lebensweise in eine pseudoplanktonisch hängende überging. Wahrscheinlich war dieser Wechsel für sie von grossem Vortheil. Vielleicht lebte ein kriechender Feind (eine Trilobiten- oder Phyllopoden-Art?) auf den Steinen oder Blättern, auf denen sich die ältesten Graptolithen festsetzten, der dann die hängenden Individuen weniger leicht erreichen konnte. Jedenfalls werden die fadentragenden siculaten Formen bald nach ihrem ersten Auftreten wunderbar reich an Familien und Arten. Die Dendroiden treten ihre Stellung den Graptoloiden ab. Auf die schwarzen Schiefer des oberen Cambrium mit ihren siculaten Dictyonemen folgen die schwarzen Schiefer des Arenig mit siculaten Dichograptiden und Phyllograptiden; dann kommen die schwarzen Schiefer des Llandeilo mit siculaten Leptograptiden, Dicellograptiden und Dicranograptiden; darauf treffen wir die schwarzen Schiefer des Bala mit zahlreichen biserialen Diplograptiden und Climacograptiden und endlich die schwarzen Schiefer des Llandovery und Wenlock mit ihren uniserialen Monograptiden, den letzten und äusserlich einfachsten aller Geschlechter der Graptolithen.

Wir können (vielleicht mit Ausnahme jener von RÜDEMANN erwähnten Fälle) nicht nachweisen, dass der ursprüngliche Funiculus oder das Nema der Sicula an schwimmenden Körpern lebenslang angeheftet blieb und dass dieser Funiculus die Colonie trug und mit ihr in die Länge wuchs. Aber die oben skizzierte zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Graptolithen-Familien giebt jedenfalls nach dieser Richtung deutliche Fingerzeige. Das Herabhängen der Colonie, das zuerst von den siculaten Dictyonemen erworben und dann auf alle Rhabdophoren vererbt wurde, war natürlich verbunden mit einer vollkommenen Umdrehung der Lage des ganzen Polypariums. Die Kelche der Einzelpersonen richteten sich nun infolge dieser Umdrehung nicht mehr aufwärts, dem Lichte entgegen, sondern abwärts nach dem Meeresboden. Dass aber diese Umkehrung gewissermaassen ein bedenklicher Fehler war, erkennen wir daran, dass zwar der Vortheil der hängenden Lebensweise unverändert von allen folgenden Graptolithen beibehalten wird, dass aber daneben im Laufe der weiteren Entwicklung die ursprünglich aufwärts gerichtete Axe der Einzelpersonen wiederhergestellt wird. Bei den meisten typischen Arten der ältesten Familie der *Rhabdophora*,

nämlich den Dichograptiden, wachsen nicht allein die Siculae, sondern auch alle Kelche abwärts, und ebenso wachsen alle Zweige des Polypariums in der Richtung des Nema selbst nach unten.

Aber gerade innerhalb dieser ältesten Graptoloiden-Familie biegen sich bei einigen Arten die Zweige, obwohl die normale Abwärtsrichtung der Zellen dieselbe bleibt, allmählich rückwärts und aufwärts um, in die Richtung des Nema, bis sie sich bei einigen Arten an ihrem Ende wieder vereinigen und ihre jüngeren Zellen mehr oder weniger nach oben öffnen (z. B. bei *Tetragraptus Bigsbi*).

Bei den Familien, welche für die folgende geologische Periode charakteristisch sind, wird diese Entwicklungsrichtung weiter eingeschlagen. Bei der Familie der Leptograptiden wachsen die primären Aeste bald nach ihrer Anlage rechtwinkelig zur Sicula nach aussen und wenden sich lebenslang entgegen der theoretischen Richtung des Funiculus. Wiederum biegen sich bei der Familie der Dicranograptiden und der Gattung *Dicellograptus* die zwei Arme nicht nur lebenslang rückwärts und aufwärts, sondern bei einigen Arten kreuzen sie sich hinter der Sicula auf der nemalen oder funicularen Seite und bilden so eine 8.

Bei der Familie der Diplograptiden, die in späteren Zeiten vorwiegend wird, öffnet sich zwar die Sicula nach abwärts, aber die zweite Theka nimmt eine aufrechte Stellung innerhalb der ersten Hälfte ihrer Länge an, und alle Zellen, welche das biserial Polyparium in dieser Familie bilden, wachsen aufwärts und setzen sich dicht aneinander längs der Richtung des ursprünglichen Nema. Allem Anschein nach wächst das Nema mit dem Polyparium und bildet dabei die Virgula.

Endlich bei der letzten Familie (vom Typus des *Monograptus*) sind alle Zellen des ganzen Polypariums mit Ausnahme der Sicula mehr oder weniger aufwärts gerichtet, und das Polyparium wächst von Anfang an entlang dem Nema oder der Virgula.

Noch manches bleibt zu thun übrig, bis wir mehr als vermuthen können, dass die Mehrzahl der mit Sicula und Nema versehenen Graptolithen hängende Zoophyten waren, oder wenigstens sich anhefteten an festsitzende oder schwimmende Seepflanzen. Manche Schwierigkeiten der Form und der Structur harren noch einer Erklärung. Wenn aber, wie wir vermuthen, das Anfangsnema der Sicula einen Haftapparat darstellt zur Befestigung an festgewachsene oder treibende Seepflanzen während des ganzen Lebens des Polypariums, dann können wir folgende verschiedenartige Thatsachen vereinigen und einheitlich erklären:

1. Die rhabdophoren Graptoloiden oder typischen Graptolithen finden sich in allen Sedimenten.

2. aber sie sind am häufigsten in solchen Ablagerungen, welche einen beträchtlichen Gehalt an kohligem Beimengungen besitzen.

3. Die Zahl der Gattungen, Arten und Individuen nimmt zu in directem Verhältniss: a. zur Menge der Kohlesubstanz, b. zu der Feinkörnigkeit des Sediments und c. der Länge der Ablagerungszeit.

4. Die Graptolithen lebten nicht in situ auf dem Meeresboden, den die kohlereichen Gesteine darstellen, sondern sanken aus dem Wasser hinab.

5. Die Mehrzahl der Gattungen, Arten und selbst der Varietäten besitzt eine ausserordentlich weite geographische Verbreitung, und dieselben Formen finden sich von Central-Schweden bis nach Süd-Frankreich und Sardinien, ja selbst in England, Amerika und Australien.

6. Diese weite geographische Verbreitung geht Hand in Hand mit einer ausserordentlich eng begrenzten geologischen Vertheilung. Jeder grössere Abschnitt der protozoischen Zeit ist markirt durch leitende Graptolithen-Familien und leitende Arten, so dass die Graptolithen zu den besten Merkmalen der geologischen Horizonte gehören, in deren Gesteinen sie eingebettet sind.

7. Die Graptolithen treten zum ersten Mal zahlreich auf in den kohlereichen Sedimenten der protozoischen Zeit, wenn einzelne dendroide Gattungen zum ersten Mal an ihrer Sicula ein Nema gebildet haben, und gerade diese fadentragenden Gattungen erscheinen so massenhaft.

8. Die Familien und Gattungen der älteren Graptoloiden richten ihre Arme und Zellen direct nach unten in der natürlichen Verlängerung ihres ursprünglichen Nema oder Fadens, der Sicula oder der ersten Theka der Colonie. In späteren Perioden wird diese Stellung vollkommen umgekehrt, bis bei den geologisch letzten Familien die Zellen und Arme aufwärts und rückwärts längs des Nema wachsen.¹⁾

Es kann als sicher gelten, dass manche Graptolithen, besonders die Dendroiden lebenslang auf festgewachsenen Organismen aufwachsen; daher kommt ihre Seltenheit und ihr locales Auftreten. Dass manche Gattungen von Graptoloiden andererseits zum echten Plankton gehörten, ist möglich. Aber dann müssten sie in allen Facies gleichmässiger vertheilt vorkommen, was keineswegs der Fall ist. Dass aber die Mehrzahl der typischen Graptoloiden

¹⁾ Ich möchte darauf hinweisen, dass G. GÜRICH im letzten Jahrgang dieser Zeitschrift p. 954 sowie in „Palaeozoicum im Polnischen Mittelgebirge“, p. 476 zu überraschend ähnlichen Schlüssen kommt, wie solche von Prof. LAPWORTH hier gezogen werden.

als Pseudoplankton lebte, kann man nicht allein theoretisch aus der Entwicklung der einzelnen Colonien und aus ihren verschiedenen, sonderbaren Wachthumsstadien schliessen, sondern diese besondere Art der Lebensweise erklärt in einheitlicher Weise ihre weltweite Verbreitung, ihre ausserordentliche Häufigkeit in kohle-reichen Sedimenten und sogar den Mangel aller directen Beweise für ihre Anheftung an Fremdkörper.

Die Polyparien der Graptolithen nahmen naturgemäss Antheil an allen Schicksalen der pseudoplanktonischen Seepflanzen, an die sie gebunden waren. Manche wurden durch die Strömungen über alle darunter liegenden Sedimente hinweggetrieben, und nur, wo eines dieser wandernden Seegewächse zu Boden sank, da finden wir vereinzelte Graptolithen. Die Mehrzahl der Tange kam zur Ablagerung in ruhigem Wasser des tieferen Meeres oder auf enger begrenzten Bezirken der Flachsee, und mit ihnen sanken massenhaft die Graptolithen hinab, welche an sie angeftet waren.“

8. Ueber den Transport der Ammonitenschalen.

Die Ammoniten sind ausgestorben, und daher ist es unmöglich, directe Beobachtungen über ihre Lebensweise anzustellen. Nur aus der Form ihrer Schale, aus deren Erhaltungszustand und ihrem geologischen Vorkommen lassen sich gewisse Anschauungen gewinnen und durch den Vergleich mit lebenden Cephalopoden wahrscheinlich machen.

Es giebt gegen 5000 Arten von Ammoniten, die sich auf einen langen geologischen Zeitraum vertheilen und vielfach eine sehr grosse geographische Verbreitung besitzen. Betrachten wir die äussere Form der zahllosen Gattungen, Arten und Varietäten, so fällt uns ihre überaus grosse Mannichfaltigkeit besonders auf. Ein *Pinacoceras Metternichi* oder gar ein *Pachydiscus seppenradensis* unterscheidet sich in seiner Grösse so sehr von den Cassianer Schälchen eines *Clydonites nautilinus* Msr., ein glatter *Arcestes* ist so unähnlich einem *Stephanoceras*, die Gattungen *Lytoceras*, *Hamites*, *Turrulites* und *Baculites* haben trotz ihrer systematischen Zusammengehörigkeit eine so grundverschiedene Form, dass man mit grosser Wahrscheinlichkeit behaupten kann, dass diese verschiedenen Gattungen ihre äussere Form durch Anpassung an verschiedene Lebensweise erworben haben.

Zu demselben Schluss werden wir gedrängt, wenn wir das geologische Vorkommen der Ammoniten in's Auge fassen. Die Hallstätter Kalke sind erfüllt mit zahllosen Individuen, eine reiche Zahl verschiedener Gattungen lebte hier mit einander. Im germanischen Muschelkalk ist nur *Ceratites nodosus* häufig, und wenn auch diese Art einen gewissen Formenkreis umfasst, der noch

der Specificirung harrt, so ist doch die Fauna unseres oberen Muschelkalkes durch die eine Gattung charakterisirt.

Bei Dörlach¹⁾ am Donau-Mainkanal und bei Wasseralfingen giebt es Stellen, wo man in wenigen Stunden Dutzende sogenannter Falciferen-Species zusammenlesen kann, da vergeht einem bald aller Muth zum Namen machen. Hier findet offenbar ähnliche Racenbildung statt, wie bei unseren Hausthieren.

Wir kennen nicht die Weichtheile der Ammoniten, und bei der zahllosen Menge so trefflich erhaltener Schalen ist diese Thatsache sehr auffallend. Wenn man bedenkt, dass der Körperumriss von Belemniten, von *Phragmotheutis*, *Ostracotheutis*, *Belemnotheutis*, *Plesiotheutis* und anderen leicht vergänglichen Gattungen mehrfach beobachtet wurde, so ist das absolute Fehlen des Umrisses der Weichtheile von Ammonitenthieren sehr bemerkenswerth.

Rüst²⁾ erwähnt, dass er in Steinkernen von *Arcestes subtridentinus*, *Trachyceras Archelaus*, *Ptychites angusto-umbilicatus*, *Ammonites latidorsatus*, *A. inflatus*, *A. Beudanti*, *A. Milletianus* und *A. regularis* eine Menge von Radiolarien gefunden habe, die mit der Zusammensetzung von Koproolithen aus denselben Schichten übereinstimmen. Hier scheint also ein Theil der Eingeweide in der Schale noch vorhanden gewesen zu sein, falls dieses Verhalten nicht zufällig ist — aber über den Umriss des Ammonitenthieres geben auch diese Funde keinen Aufschluss. Entweder waren die Weichtheile so rasch vergänglich, dass sie selbst unter den günstigsten Umständen keine Spur hinterlassen konnten, oder die Weichtheile trennten sich sehr leicht von der Schale und blieben deshalb nicht in Zusammenhang mit derselben.

Nautilus schwimmt nicht, wie man vielfach angenommen hat, als Nekton im offenen Meer, noch treibt sich das Thier als Plankton an der Oberfläche umher. Vielmehr ist *Nautilus* ein benthonisches Thier, das am Meeresboden umherkriecht und gelegentlich den Fischern in das Grundnetz geräth.

Diese von mir zuerst in meiner Einleitung in die Geologie³⁾ hervorgehobene Thatsache kann nicht bestritten werden, ebenso wenig wie die zweite von mir betonte Thatsache, dass leere *Nautilus*-Schalen an der Wasseroberfläche schwimmen.

Noch viel bemerkenswerther sind die Verhältnisse bei *Spirula*. Auch diese Gattung gehört zum Benthos und ist sogar sessil, indem sie wie eine Aktinie am Felsen haftet und ihre

¹⁾ QUENSTEDT, Handbuch der Petrefactenkunde, Tübingen 1852, p. 362.

²⁾ Palaeontographica, XXXIII, p. 182.

³⁾ Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft, II, p. 513.

Arme kranzförmig ausbreitet. Während nun das *Spirula*-Thier sessil benthonisch lebt, ist wiederum die leere Schale so gebaut, dass sie an der Wasseroberfläche schwimmt.

Spirula gehört zu den allergrössten zoologischen Seltenheiten, aber ihre leeren Schalen sind an den Küsten der tropischen Meere geradezu ein charakteristisches Vorkommniss. Sie liegen überall herum, ich habe sie auf meinen Reisen oft gesammelt, und an der Thatsache, dass die leeren Schalen von *Spirula* eine viel weitere Verbreitung besitzen als das lebende Thier, kann überhaupt kein Zweifel bestehen. *Spirula* ist sogar an den Küsten von England und Neufundland gefunden worden, also weit von ihrer Heimath. und wir betonen daher, dass *Spirula* als Pseudoplankton ein ausgezeichnetes Leitfossil sein würde, wenn sich ihre Schale zur Fossilisation eignete, obwohl die Lebensweise des *Spirula*-Thieres hierfür keinerlei Veranlassung giebt.

Ganz dasselbe trifft aber auch für *Sepia* zu. Man könnte vielleicht *Sepia* zum Nekton rechnen, aber richtiger ist es wohl, sie als vagiles Benthos zu bezeichnen. Denn der schildförmige Körper kriecht am Meeresgrunde umher und hat sogar die Fähigkeit, durch Contraction gefärbter Hautzellen die Farbe so zu ändern, dass sie auf hellem Grunde grau, auf buntem Boden grüngefleckt erscheint. Der *Sepia*-Schulp aber schwimmt an der Meeresoberfläche und wird leicht an die Küste geworfen, sodass man gelegentlich den Meeresstrand mit einer Menge von *Sepia*-Schulpen bedeckt sieht.

Nautilus, *Spirula* und *Sepia* sind nun systematisch sehr verschiedene Thiere, sie bewegen und nähren sich in ganz verschiedener Weise, aber das Schicksal ihrer Skelete nach dem Tode des Thieres ist in allen drei Fällen dasselbe: Die Schale gehört zum Pseudoplankton.

Aus den über *Nautilus* und *Spirula* mitgetheilten Thatsachen habe ich den Schluss gezogen, dass Schalen von *Nautilus* und *Spirula* an solchen Lokalitäten gefunden werden, wo das lebende Thier nicht auftritt, und diese Auffassung stimmt mit den thatsächlichen Verhältnissen überein.¹⁾

Wir übertragen nun die soeben gewonnenen Thatsachen auf die Ammoniten. Wir hatten es als höchst wahrscheinlich hingestellt, dass die Weichtheile der Ammoniten sich sehr rasch von der Schale ablösen, und fragen uns jetzt, ob die leeren Schalen geschwommen haben können?

¹⁾ Es ist mir leider versagt, auf die Einwürfe, welche A. ORTMANN, A. TORNUST u. A. gegen meine Ansichten in anderen Zeitschriften geltend gemacht haben, hier in entsprechender Weise zu antworten.

Es ist nun wohlbekannt, dass die Ammoniten-Schale sehr dünnwandig ist und meistens im Gegensatz zu den *Nautilus*-Schalen sehr wenig Kalkmasse enthält. Dabei besteht die Ammoniten-Schale wie jene aus luftgefüllten Kammern, die durch den engen Siphonalkanal verbunden sind. Während die Wohnkammer mit Sediment erfüllt ist, finden wir oftmals jetzt noch, nach so viel Millionen Jahren, die Luftkammern leer oder ausgefüllt mit Mineraldrusen. Es ist also höchst wahrscheinlich, dass viele Ammoniten-Schalen nicht allein schwimmen konnten, sondern thatsächlich eine kürzere oder längere Zeit pseudoplanktonisch geschwommen sind, ehe sie in die Sedimente eingebettet wurden.

Es freut mich, dass A. ORTMANN¹⁾ in einer jüngst erschienenen Abhandlung wenigstens diese meine Auffassung bestätigt, indem er schreibt: „by far the greatest number of Ammonites lived as benthonic animals in the moderate depth.“ und dann: „It may be, that the empty shells could be transported in the manner mentioned. . . .“

In meiner oben citirten Abhandlung hatte ich gesagt: „Was die Ammoniten zu so ausgezeichneten Leitfossilien macht, ist vornehmlich die Thatsache, dass wir dieselbe Art in Ablagerungen der verschiedensten Typen wiedersehen, dass Faciesunterschiede für die Mehrzahl der Ammoniten nicht zu bestehen scheinen. . . .“

Die Verbreitung der gekammerten, luftgefüllten Cephalopoden-Schalen ist unabhängig von der Lebensweise der sie bewohnenden Weichthiere. . . .

Der Reichthum einer Ablagerung an gekammerten Cephalopoden-Schalen ist unabhängig von der Verbreitung und den Lebensbedingungen der lebenden Thiere. . . .

Die Form und Gestalt der gekammerten Cephalopoden-Schalen erlaubt als solche keinen sicheren Schluss auf die Organisation des Thieres. . . .

Die Verbreitung der gekammerten Cephalopoden-Schalen ist unabhängig von dem wechselnden Charakter der sie umhüllenden Sedimente und von der Meerestiefe. . . .

Die beiden lebenden Cephalopoden mit gekammerter Schale (*Nautilus* und *Spirula*) lehren uns Folgendes über ihre ausgestorbenen Verwandten: die Ammoniten waren Cephalopoden, die keineswegs alle nektonisch lebten (man bezeichnet die Ammoniten bekanntlich meist als „gute Schwimmer“), sondern welche, wie Solches aus dem mannichfachen Bau der Schalen hervorgeht, jedenfalls eine sehr verschiedenartige Organisation und Lebens-

¹⁾ Americ. Journ. of Science, 1896, p. 260.

weise zeigten. Es ist wahrscheinlich, dass die Mehrzahl derselben benthonisch am Meeresboden lebte und dass die einzelnen Arten ein relativ enges Lebensgebiet bewohnten. Die Mannichfaltigkeit der Existenzbedingungen in den Litoral- und Flachseegebieten, welche sie bevölkerten, fand ihren Ausdruck in einer grossen Mannichfaltigkeit der Artentfaltung. Es ist unwahrscheinlich, dass die Ammoniten lebend grössere Wanderungen unternehmen konnten, ohne ihre Artcharaktere unter wechselnden äusseren Umständen durch Anpassung an neue Existenzbedingungen zu verlieren. . . .

Dagegen wurden die Schalen der local entstandenen und local individuenreichen Arten infolge ihrer Luftkammern nach dem Tode der Thiere planktonisch, wurden passiv lange Zeit hindurch schwimmend erhalten, von Meeresströmungen verfrachtet und je nach den Umständen bald Ablagerungen tiefen Wassers, bald Absätzen des Litoralgebietes einverleibt. Jede noch so local lebende Art wurde nach ihrem Tode kosmopolitisch verbreitet, und die gesetzmässige Aufeinanderfolge, das unvermittelte Auftreten, das sogenannte Einwandern neuer Typen entsprach keineswegs dem geschichtlichen Auftreten neuer Arten, sondern war wesentlich abhängig von den mechanischen Transportverhältnissen der damaligen Meere.“

Die hier gesperrt gedruckten Worte des letzten Satzes haben zu dem Missverständniss Anlass gegeben, dass ich alle Ammonitenfunde für pseudoplanktonisch verschleppte Schalen halte. Allein im weiteren Verlaufe meiner citirten Arbeit unterscheide ich scharf zwischen localen Ammonitenfunden an primärer Lagerstätte und vereinzelt verschleppten Schalen auf zweiter Lagerstätte, so dass daraus meine Auffassung mit aller Deutlichkeit hervorgeht:

Viele Ammoniten-Arten besitzen ein relativ enges Verbreitungsgebiet, und ihre Schalen finden sich nur innerhalb einer bestimmten Facies. Ich betrachte solche Fundorte als die Heimath der betreffenden Fauna benthonisch oder nektonisch lebender Ammoniten.

Andere Ammoniten-Arten treten vereinzelt oft an weit entfernten Lokalitäten mit denselben Artcharakteren auf und verschwinden daselbst ebenso unvermittelt, wie sie gekommen sind. Herr ORTMANN hält diese für migratorisch eingewanderte Formen, die dann katastrophenartig überall ausstarben. Ich sehe dagegen in solchen Thatsachen ein schwer zu erklärendes Problem, denn ebensowohl die Wanderung wie das katastrophenartige Aussterben scheinen mir nicht im Einklang zu stehen mit den Grundsätzen moderner Biologie. Um diese Schwierigkeiten aus dem Weg zu räumen, habe ich darauf hingewiesen, dass wir bei den Ammo-

niten nicht immer an active Wanderungen des lebenden Thieres und an ein katastrophenartiges Aussterben zu denken haben, sondern dass auch leere Ammonitenschalen unter günstigen Verhältnissen weit transportirt werden können und dass solche todte, leere Schalen das „sprunghafte Auftreten“ eines „versprengten“ Ammoniten ebenso einfach erklären, wie das „plötzliche Aussterben“ solcher Irrgäste.

Diese meine Theorie hat nun mehrfachen Widerspruch gefunden, aber es scheint mir, dass meine Opponenten das Ziel meiner Schlussfolgerung nicht ganz richtig aufgefasst haben. Es ist mir nie in den Sinn gekommen, jede Ammoniten-Fauna für eine Drift weither transportirter Schalen zu halten, ebensowenig wie ich leugne, dass es auch nektonische Ammonitenthier gegeben habe. Mein Problem beginnt erst, wenn ein versprengter Ammonit plötzlich auftritt und plötzlich wieder verschwindet. Und wenn die von mir gewählten Worte anders verstanden worden sind, als sie im Zusammenhang meiner Abhandlung verstanden werden sollten, so hat mich das in einigen Fällen befremdet.

Ich hatte darauf hingewiesen, dass das *Nautilus*-Thier zoologisch sehr selten ist, während die *Nautilus*-Schale sehr häufig gefunden wird. Jeder Fachgenosse dürfte in der Lage sein, einmal den leicht anzustellenden Versuch zu machen und in ein bewegtes Wasserbecken eine *Nautilus*-Schale, eine *Spirula*-Schale und einige Gastropoden-Schalen zu legen. Man wird sofort erkennen, dass nach kurzer Zeit die Schneckenschalen untersinken, während *Nautilus* und *Spirula* an der Wasseroberfläche schwimmen.

Wenn man nicht nachweist:

1. dass die Ammoniten-Schalen nicht lufteerfüllte Kammern besaßen,
2. dass die Ammoniten-Schalen nicht schwimmen konnten,

halte ich meine Theorie aufrecht, wonach der Fund einer Ammoniten-Schale kein Beweis dafür ist, dass an der betreffenden Lokalität das Thier auch gelebt haben muss und dass ein versprengter Ammonit lebend dahin gewandert sein muss, wo wir seine Schale finden.

Wenn meine Theorie über die passiven Wanderungen todter Ammoniten-Schalen zu Recht besteht, dann ergeben sich aber überaus interessante und wichtige geologische Consequenzen:

So lange man daran festhält, dass jeder Ammonit da gelebt hat, wo wir seine Schale finden, wird man erstens zur Annahme von unerklärbaren Wanderungen gedrängt, und je weiter zwei Ammoniten-Funde auseinanderliegen, desto grösser muss der Zeit-

intervall in der Bildung der beiden Ablagerungen sein. Die relative Gleichalterigkeit der durch identische Arten ausgezeichneten Schichten würde sich dann innerhalb der mesozoischen Formationen zu überaus grossen Zeiträumen summiren.

Nach unserer Auffassung entsprechen aber gleiche Ammoniten-Funde einer absoluten Gleichalterigkeit der Schichten; statt vielverschlungener Wanderungen sehen wir verschleppte todte Schalen in gleichalterigen Ablagerungen zufällig eingebettet, und neue Fragen warten auf Antwort: die Heimaths-Facies der lebenden Art, die Lebensweise der dort geschaarten Individuen, die Strömungen und Transportwege der todten Schale. — Alles wird Gegenstand neuer Untersuchungen und erdgeschichtlicher Folgerungen.

Das oben angeführte Beispiel von QUENSTEDT führt uns in den dauernden Wohnsitz einer Falciferen-Familie. Dort lebten sie, und dort variierten die Formen. Viele Schalen blieben liegen, einige Schalen wurden pseudoplanktonisch an die Meeresoberfläche emporgetragen und begannen ein mehr oder minder langes Wanderleben, bis die Luftkammern undicht wurden und die Schale zu Boden sank, nah oder fern vom Heimathsgebiet.

Andere Ammoniten besiedelten eine grössere Meeresprovinz, und gelegentlich wurde eine vereinzelt Schale hinaus in das Weltmeer getrieben. Wohl das beste Beispiel sporadischen Auftretens bietet *Ceratites nodosus*, das Ammonshorn, dessen Häufigkeit auf den Bergen bei Weimar und Jena Schiller so wohl bekannt war, jenes Fossil, von dem L. von BUCH sagt, es müsse das deutsche Wappen schmücken, weil es in seiner Verbreitung auf die germanische Provinz der Trias beschränkt sei. Trotzdem viele Hunderte von Trias-Ammoniten aus den Kalkablagerungen der Alpen beschrieben wurden, fehlte darunter dieses häufige und charakteristische Leitfossil des deutschen oberen Muschelkalkes.

Eine Anzahl benthonischer Muscheln, wie *Myophoria Kefersteini*, hatte bewiesen, dass meroplanktonische Wanderungen zwischen beiden Gebieten stattgefunden haben müssen. Wenn also *Ceratites nodosus*, der allgemeinen Annahme entsprechend, ein guter Schwimmer war, warum hatte er seine Wanderungen nie über die alpine Grenze ausgedehnt, warum schwamm er nur von Schlesien bis Belgien und von Rüdersdorf bis Toulon? Da entdeckte A. TORNQVIST¹⁾ die unzweifelhaften Ueberreste dieser Art im Buchensteiner Kalk der vicentinischen Trias bei San Ulderico.

¹⁾ Nachrichten d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-physik. Klasse 1896, Heft 1.

Aus der weiten Verbreitung des *Ceratites nodosus* innerhalb der germanischen Triasprovinz und seinem vollkommenen Fehlen in gleichalterigen Ammoniten-reichen Ablagerungen der Alpen darf man schliessen, dass er zum vagilen Benthos gehörte, ebenso wie *Nautilus pompilius*, und die dornige Oberfläche seiner Schale lässt die Annahme von Nekton oder Plankton ausgeschlossen erscheinen.

Demnach wäre wohl bei dem sporadischen Fund von San Ulderico die erste Vermuthung die, dass es sich um eine migratorische Einwanderung des lebenden Thieres handele; aber warum tritt mit ihm nicht auch eine andere benthonische Fauna des deutschen Muschelkalkes auf? In den liegenden Diploporen-Kalken fand TORNQUIST:

<i>Myophoria elegans.</i>	<i>Spiriferina fragilis.</i>
<i>Pecten Albertii.</i>	<i>Natica gregaria.</i>
<i>Pecten discites.</i>	<i>Chemnitzia obsoleta.</i>
<i>Gervillia costata.</i>	<i>Enerinus liliiformis (?)</i> .

Also hier tritt eine zweifellos benthonische Fauna plötzlich auf, die im deutschen Muschelkalk weit verbreitet ist, und Niemand wird wagen, die genannten Thiere für „gute Schwimmer“ zu halten; in den darüber liegenden Gesteinen fehlen die benthonischen Thiere, und eine einzige Art der germanischen Provinz findet sich bei San Ulderico mitten zwischen alpinen *Arpadites* und *Trachyceras* als seltene Ausnahme. Wenn wir alle diese Thatsachen zusammenhalten, liegt die Vermuthung überaus nahe, dass nicht der lebende *Ceratites nodosus* bis nach Ober-Italien wanderte, sondern dass ein paar leere Schalen auf dem deutschen Triasmeer umhergetrieben wurden, bis sie fern von der Heimath zu Boden sanken und als kostbares Dokument die Gleichalterigkeit eines schmalen Horizontes bestimmen.

In den permo-carbonischen Schichten des Saltrange-Gebirges finden sich die ältesten Vertreter der Gattung *Arcestes*. Die gleichalterigen Schichten Europas sind frei von ihnen. In der folgenden Triasperiode erscheint die Gattung mit 120 Arten in den Alpen, im Himalaja, auf Spitzbergen und in Californien, und mit dem Schluss der Triaszeit sind alle *Arcestes* ausgestorben. Die Verbreitung der Gattung in der Triaszeit liesse sich leicht erklären durch die Annahme cosmopolitischer Wanderungen eines nektonischen Thieres. Aber das gleichzeitige Aussterben an so verschiedenen Punkten der nördlichen Halbkugel widerspricht allen Grundsätzen moderner Biologie. War dagegen *Arcestes* auf eine engere Heimath beschränkt, von der aus seine todten Schalen nach allen Meerestheilen getrieben wurden, so wurden durch ein

lokales Aussterben im Wohngebiet noch einmal eine grosse Zahl von Schalen nach allen Seiten ausgesandt, dann aber versiegte die Quelle so vielfacher Driften.

Ganz ähnlich, wenn auch nicht so drastisch, ist das Auftreten von *Lytoceras* und *Phylloceras*. „In sechzehn Zonen des mitteleuropäischen Jura fehlen sie ganz, jede von beiden kommt nur einmal auf die Dauer von fünf bis sechs Zonen zur Ansiedelung. Dagegen treten die Angehörigen von *Lytoceras* und *Phylloceras* in allen Cephaloden-führenden Ablagerungen der mediterranen Juraprovinz¹⁾ in grosser Masse auf und bilden in der Regel das häufigste und dominirende Element der Fauna.“

Wir erblicken in dieser Thatsache nur den Ausdruck dafür, dass *Lytoceras* und *Phylloceras* in dem mediterranen Jurameer lebten und continuirlich sich entwickelten. Die Mehrzahl der abgestorbenen Schalen wurde in den heimathlichen Ablagerungen eingebettet, aber vereinzelte blieben längere Zeit als Pseudoplankton treibend an der Meeresoberfläche. Wind und Wellen verfrachteten sie weit umher, und so gelangten sporadische Funde in Gesteine, auf denen ganz andere Faunen wohnten.

An dem Beispiel des *A. margaritalus* haben wir schon p. 232 gezeigt, dass es migratorisch wandernde Ammoniten giebt. Aber gerade hier ist die Wanderung in einem langen Zeitraum erfolgt.

Eine theoretische Schwierigkeit liegt aber in den unvermittelt auftretenden und in den plötzlich aussterbenden Formen. Diesem Problem hat NEUMAYR eine besondere Abhandlung²⁾ gewidmet und darin eine Lösung zu geben versucht. Aber er nahm an, dass das Ammonithier überall da gelebt hat, wo wir seine Schale finden.

Dass Wohnort und Grab der Ammoniten oft identisch war, ist ganz zweifellos. Aber der Fund einer Ammoniten-Schale ist mir kein Beweis dafür, dass das Thier an der betreffenden Stelle gelebt hat, und damit erledigen sich viele Schwierigkeiten, die NEUMAYR in der Verbreitung unvermittelt auftretender Cephalopoden-Typen sah. Wenn wir im Auge behalten, dass die Ammoniten-Schale nach dem Tode des Thieres als Pseudoplankton herumgetrieben werden konnte, dann verstehen wir viel leichter die folgenden, von NEUMAYR hervorgehobenen Thatsachen:

1. „Unter den unvermittelt auftretenden Formengruppen lassen sich nach der Art ihres Vorkommens verschiedene Kategorien

¹⁾ NEUMAYR, Jahrb. k. k. geol. R.-A. Wien 1871, p. 521. — Verhandl. k. k. geol. R.-A. Wien 1872, p. 54.

²⁾ Jahrb. k. k. geol. R.-A., Wien 1878, Heft 1.

unterscheiden; eine erste Abtheilung umfasst diejenigen Sippen, welche plötzlich erscheinen, eine sehr grosse Entwicklung erreichen und dann nach kurzer Zeit wieder verschwinden. Den ausgezeichnetsten Fall dieser Art bildet das Auftreten der *Clymenia* im obersten Devon. Das einzige Beispiel im mitteleuropäischen Jura bilden hierfür die Macrocephalen, während die Gattung *Arietites* im unteren Lias zwar von ihrer rasch erreichten Massentwicklung sehr schnell herabsinkt, dann aber als untergeordnetes Element der Fauna sich noch durch eine Reihe von Zonen erhält.“

Ich würde mit NEUMAYR die Macrocephalen und Arietiten für nektonische Thiere halten, wenn nicht ihre reich gerippte Schale so sehr ungeeignet erschiene für ein freischwimmendes Thier. Die plumpen Macrocephalen und die flachscheibenförmigen Arietiten stehen hierin in vollem Gegensatz zu den meist glatten Clymenien und dem ähnlich gebauten *Arcestes* der alpinen Trias. Wenn man aus der Form der Schale einen Schluss auf die Lebensweise ziehen darf, so könnte vielleicht das unvermittelte Auftreten von *Clymenia* und *Arcestes* auf active Wanderungen nektonischer Thiere zurückgeführt werden. Doch mag dem sein, wie ihm wolle, die weite Verbreitung dieser Formen ist viel mehr ein mechanisches Problem der Meeresströmungen, als ein biologisches Problem der Thiergeographie, und die Schalen haben als Pseudoplankton eine ganz andere Verbreitung als die lebenden Thiere gehabt. *Clymenia*-Schalen konnten von einer local umgrenzten Heimath über Deutschland, Oesterreich, England, Nordamerika und Russland verbreitet werden, ohne dass die Thiere selbst überall lebten.

2. „Eine beträchtliche Anzahl unvermittelt auftretender Typen bildet eine zweite Abtheilung, die man als sporadische Gattungen bezeichnen kann. Angehörige dieser finden sich in sehr vielen Jurazonen, jedoch meistens in der Weise, dass Repräsentanten derselben erscheinen, dann findet eine bald grössere, bald geringere Entwicklung statt, die aber in der Regel nur kurz dauert. Das Genus verschwindet, um nach einiger Unterbrechung wieder zu erscheinen, jedoch sehr oft in Arten, die mit den früheren wenig Verwandtschaft zeigen, auf diese nicht zurückgeführt werden können, und ganz anderen Formenreihen angehören. Hierher gehören die Gattungen *Amaltheus*, *Lytoceras* und *Phylloceras*.“

In solchen Fällen scheint mir je nach der geringeren oder grösseren geographischen Verbreitung und je nach den Faciesverhältnissen des umhüllenden Gesteins sowohl eine Wanderung wie ein mechanischer Transport todter Schalen denkbar.

3. Eine dritte Abtheilung bilden jene Ammoniten, „die nach ihrem unvermittelten Erscheinen sich stark ausbreiten und nicht wieder verschwinden, sondern dauernd im mitteleuropäischen Jura als ein wesentliches Element der Cephalopoden-Fauna verbleiben.“

In diesen Fällen handelt es sich wahrscheinlich um migratorische Einwanderungen geschlechtsreifer Thiere oder eine meroplanktonische Invasion treibender Larven. Ueberall wo wir die Verbreitung einer Ammoniten-Fauna von Schicht zu Schicht in der Weise verfolgen können, dass in tieferen Horizonten die Fauna hier, in höheren Etagen oder dort häufig erscheint, ist an eine solche active Wanderung zu denken.

Aber auch in diesen Fällen ist zu bedenken, dass jede Ammoniten-Schale passiv schwimmen konnte und dass das Ammoniten-Thier nicht da gelebt haben muss, wo wir seine Schale finden. Ich bezweifle nur, dass Wohnort und Grab nothwendig und immer zusammenfielen. Und wenn die Ammoniten-Schalen als Pseudoplankton hydrostatisch schwimmen konnten, und wenn die Verzierungen der Schalen so oft verletzt sind, so würde ich in allen Fällen,

wo ein Ammonit unvermittelt auftritt,
 wo ein Ammonit vereinzelt gefunden wird,
 wo ein Ammonit plötzlich verschwindet,

lieber an pseudoplanktonische Drift als an migratorische Wanderungen denken, und lieber das locale Aussterben einer local lebenden Sippe annehmen, als das universelle, katastrophenartige Aussterben weitverbreiteter Geschlechter.

9. Die Zusammensetzung fossiler Faunen.

Jedes marine Gestein ist ein versteinertes Meeresboden, und die darin enthaltenen Fossilien stammen

von dem vagilen und sessilen Benthos, das auf diesem Meeresgrund gelebt hat,
 von dem Nekton, das in den darüberstehenden Wasserschichten schwamm,
 von dem Plankton, Meroplankton und Pseudoplankton, das darüber schwebte.

Diese drei Elemente sind vielfach mit einander gemengt und bilden den Fossilgehalt eines marinen Gesteins. Wenn es nun für die systematische Bestimmung einer fossilen Fauna auch genügt, die einzelnen Formen nach den anatomisch wichtigen Merkmalen in die verschiedenen Classen und Ordnungen des Thierreichs einzuordnen, so ist nach dem früher Gesagten leicht einzusehen, dass eine derartig systematische Analyse für strati-

graphische und erdgeschichtliche Probleme nicht ausreicht. Während eine planktonische *Globigerina* und eine benthonische *Textularia* systematisch ebenso nahe verwandt sind, wie eine planktonische *Saccocoma* mit einem benthonischen *Apicrinus*, oder ein nektonischer Hai mit einem benthonischen Rochen, so sind diese Formen bionomisch auf das schärfste geschieden; und wenn ihre Reste auch in derselben Schicht eingebettet sind, so entstammen sie doch ganz verschiedenen Lebensbezirken. Die ältere Paläontologie begnügte sich damit, die versteinerten Reste in das System der lebenden Thiere und Pflanzen einzuordnen, aber die moderne Wissenschaft hat den Inhalt paläontologischer Arbeit vielfach erweitert. Und während wir auf der einen Seite nach den phylogenetischen Beziehungen der Arten und Gattungen forschen, dienen uns andererseits die Fossilien als Documente früherer Erdperioden und klimatischer Verhältnisse. Mögen wir nun chronologische Stratigraphie treiben oder die Faunenbezirke vergangener Perioden erforschen wollen, in jedem dieser Fälle müssen wir eine Scheidung der gesammelten Fauna nach ihrer allgemeinen Lebensweise vornehmen, ehe wir diese Reste für weitere Schlussfolgerungen verwenden.

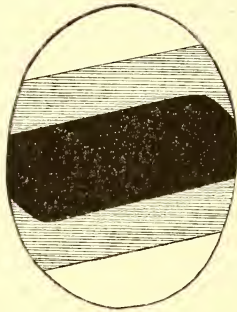
Es ist wohl das wichtigste Ergebniss der modernen Oceanographie, dass die Vertheilung der Meeresthiere nicht so sehr durch die Tiefe, als durch die Temperatur des Wassers regulirt wird. Ich habe in meiner „Einleitung in die Geologie“ diese Frage so vielfach behandelt, dass ich mich hier mit diesen kurzen Worten begnügen kann. Aber auf einen wichtigen Punkt muss ich an dieser Stelle noch eingehen, nämlich auf die Vertheilung der Temperatur im Meere selbst.

Wir sind als Bewohner des Festlandes mit der Thatsache vertraut, dass die Temperaturzonen breite Gürtel bilden, welche dem Aequator ziemlich parallel und senkrecht zur Erdaxe ein harmonisches System von Klimazonen darstellen. Gebirge und andere erhabene Theile der Erdrinde trennen Floren und Faunen und bilden oft unübersteigbare Hindernisse selbst für Thiere mit hohem Bewegungsvermögen. Ganz unwillkürlich übertragen wir diese Vorstellungen auch auf das Meer, ohne zu bedenken, dass hier die Verhältnisse ganz anders liegen. Ich habe, um diesen Gegensatz klar zu legen, zwei grosse thermische Karten des Atlantic gezeichnet, deren Publication aber mir zu umständlich erschien für die hier nothwendigen Erörterungen, daher will ich versuchen, an einem schematischen Beispiel das Wesentliche dieser Karten hier zu erläutern.

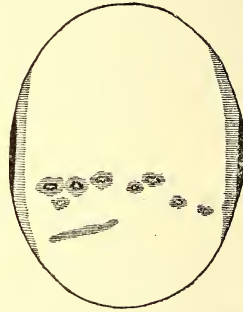
Die eine Karte (s. Figur 1) stellt die Wärmevertheilung an der Oberfläche des Meeres zur Zeit des jeweilig kältesten Monats

dar. Als Grundlage für meine Originalkarte diente mir die im Jahre 1853 von DANA ¹⁾ veröffentlichte Seekarte, sodann die neueren Publicationen von KRÜMMEL und der deutschen Seewarte. Ganz wie auf dem Festland ziehen die Wärmezonen an der Oberfläche des Meeres von Küste zu Küste, parallel dem Aequator, und nur die Meeresströmungen verschieben von SW nach NO auf der nördlichen Halbkugel und von NW nach SO im Süden des Aequators die Breitenausdehnung der Klimazonen. Ich will eine derartige Darstellung der Temperaturvertheilung an der Meeresoberfläche eine akrothermische Karte ²⁾ nennen. Denn die Lebewelt der Meeresoberfläche wird in ihrer Verbreitung bestimmt durch die hier charakterisirten Zonen. In ganz schematischer Weise ergibt sich

Figur 1.



Figur 2.



also beistehendes Bild, worin die schwarze Zone das tropisch warme, die weissen Zonen das kalte polare Wasser und die schraffirten Bänder mittlere Temperaturen darstellen.

Indem wir aber auf einer zweiten Karte (s. Figur 2) des Atlantischen Oceans die Temperaturen des Meeresbodens eintragen und Gebiete gleicher Temperatur mit denselben Farben bezeichnen, erhalten wir eine benthothermische Karte, die von der ersten so grundverschieden ist, dass wir kaum glauben möchten, dasselbe Meer vor uns zu sehen.

Das Meerwasser ist aus Wärmeschichten aufgebaut, deren Mächtigkeit von oben nach unten rasch zunimmt. Während die Schichten des Wassers bis zu einer Temperatur von 5° C. im Allgemeinen etwa 50—200 m dick sind, haben die Wärmeschichten der niederen Tiefseetemperaturen eine Mächtigkeit von ungefähr

¹⁾ On an isothermal Oceanic chart, illustrating the geogr. distribution of marine animals. Americ. Journ. of Science, 1853, XVI, p. 153.

²⁾ ακροος die Höhe.

500—1000 m, und trotz der ungemeinen Variabilität der Temperaturen verschiedener Meere ist der Gegensatz dünner warmer oberer Wasserschichten und mächtiger kalter Unterschichten überall zu erkennen.

Eine ganz schematische Darstellung der benthothermischen Verhältnisse, welche dem oben eingefügten akrothermischen Schema entsprechen, ergibt nun folgendes Bild: Wir sehen, dass die Temperaturen des Meeresbodens nicht wie die Klimazonen des Festlandes in Bändern parallel zum Aequator vertheilt sind, sondern dass im Gegentheil die Wärmezonen in Bänder zerfallen, die parallel der Erdaxe an der Küste sehr schmal und rasch aufeinanderfolgend, in der Tiefsee durch einen breiten Streifen kalten Polarwassers getrennt werden. Ein in so kleinem Maassstab gezeichnetes Schema ist nicht entfernt im Stande zu erläutern, was ein Blick auf meine Originalkarte sofort lehrt, dass die wärmeren Wasserschichten sich nur mit ganz kurzen und schmalen Rändern auf den randlichen Meeresgrund projiciren, während mit jeder kälteren und tieferen Schicht das Projectionband länger wird; und ebensowenig die Thatsache, dass die Summe der Temperaturzonen von 30 bis 5° C. einen ganz schmalen Rahmen für die breite Fläche des kalten Tiefseewassers bildet.

Aber das kleine Schema, verglichen mit dem vorhergehenden Bild, bringt uns zum klaren Bewusstsein, dass die Gesetze, welche die Temperatur an der Oberfläche des Oceans regeln, ganz andere sind als diejenigen, welche die Temperatur des Meeresbodens bestimmen. Die akrothermischen Verhältnisse entsprechen den festländischen Klimazonen, die benthothermischen Zonen sind von diesen grundverschieden.

Aber auch in einer anderen Hinsicht ähneln sich die Klimazonen des Festlandes und der Meeresoberfläche. Jedes höhere Gebirge unterbricht die Zusammenhänge festländischer Floren und Faunen, und wenn wir die thiergeographischen Provinzen in R. WALLACE'S grundlegendem Werk vergleichen mit der Vertheilung der Küsten und Gebirge, sehen wir überall zwischen beiden innere Zusammenhänge. So wirken auch Festländer trennend auf die Wärmezonen der Meeresoberfläche und mithin auf die Vertheilung der litoralen und planktonischen Fauna.

Anders ist es am Grunde des tieferen Meeres. Je ebener hier der Meeresboden ist, desto schärfer trennt sein kaltes Wasser die benthonischen Organismen der seichteren und wärmeren Flachseegebiete. Je mehr der Tiefseeboden (vergl. den unteren Theil von Fig. 2) mit Unebenheiten und Inseln besetzt ist, desto leichter kann die Flachsee fauna einer Küste zur anderen hinüberwandern mit Hilfe ihrer meroplanktonischen Larven.

Daraus ergibt sich aber, dass benthonische Faunen grösserer Meerestiefen nicht durch topographische Barrieren getrennt werden, sondern im Gegentheil durch weite, ebene Tiefseegebiete. Je unebener ein Meeresboden ist, desto einheitlicher kann seine Fauna sein, und die vielfach von Geologen angenommenen „submarinen Grenzgebirge“ zwischen verschiedenen benthonischen Faunen widersprechen den thatsächlichen Verhältnissen. Wo zwei gleichalterige Faunen eine ganz verschiedene Zusammensetzung zeigen, da sollte man nicht nach Analogie des Festlandes einen submarinen Höhenzug als trennende Mauer erwarten, sondern ein weites, ebenes Zwischengebiet, bedeckt mit heteropischen Sedimenten. Und so viel ich die einschlägigen Verhältnisse kenne, entspricht diese Annahme viel mehr den Thatsachen, als jene so vielfach construirten Trennungshöhenzüge.

Wir kehren zum Ausgangspunkt dieses Abschnittes zurück, wo wir festgestellt hatten, dass jede fossile Fauna von ganz verschiedenen Elementen zusammengesetzt wird und aus ganz verschiedenen Lebensbezirken stammt. Plankton, Nekton, Benthos und Pseudoplankton sammeln wir durcheinander gemischt an demselben Fundpunkt, und jedes dieser Elemente muss nach anderen Gesichtspunkten beurtheilt werden.

1. Das Plankton lebt vorwiegend an der Meeresoberfläche und wird mithin thiergeographisch vertheilt von den akrothermischen Klimazonen und den Meeresströmungen. Es kann in Ablagerungen jeder Tiefe und jeder Facies gefunden werden und wird, falls nicht secundäre Driften und Strömungen die abgestorbenen Schalen weitertreiben, nach Zonen angeordnet sein, die den festländischen Klimazonen entsprechen und parallel dem Aequator verlaufen.

2. Das Meroplankton ist denselben Gesetzen unterworfen, doch sind die meroplanktonischen Larven meist so klein und zart, dass sie in den Fossilisten keine Rolle spielen.

3. Das Nekton stimmt, sofern es nicht am Meeresgrunde schwimmt, mit dem Plankton vollkommen überein, scheint aber meist engere Verbreitungsgebiete zu haben.

4. Das Pseudoplankton wird nicht so sehr von der Temperatur beeinflusst, als von den Meeresströmungen und der Winddrift. Eine reichere Anhäufung von Pseudoplankton wird sich da finden, wo eine Strömung an einer Küste oder in einer Halistase endet.

5. Das Benthos unterscheidet sich von den bisher betrachteten Gruppen grundsätzlich. Denn seine Vertheilung wird weder von den akrothermischen Klimazonen, noch von den Strömungen beeinflusst. Migratorische Wanderungen des Benthos

erfolgen zwar durch die meroplanktonischen Larven, aber die Vertheilung einer benthonischen Fauna wird bestimmt durch die Facies des Meeresgrundes und die benthothermischen Verhältnisse.

Es dürfte zweckmässig sein, das Benthos der obersten Wasserschichten von dem Benthos der tieferen Zonen zu trennen, denn das erstere steht, wie das Beispiel der Korallenriffe lehrt, unter dem Einfluss akrothermischer Verhältnisse. Und in dieser Thatsache liegt wohl auch der Grund dafür, dass man bisher eine Trennung fossiler Faunen nicht für nöthig hielt. Aber mit jedem 50 m tieferen Wassers entfernt sich die geographische Verbreitung des Benthos von der geographischen Anordnung der Klimazonen des Festlandes. Je tiefer das Wasser, desto mehr herrschen benthothermische Faunenbänder, die parallel der Küste verlaufen und von den festländischen Klimazonen grundverschieden sind.

Unter solchen Umständen glaube ich wohl mit Recht darauf hinweisen zu dürfen, dass eine fossile Fauna nur dann stratigraphisch und erdgeschichtlich zur Grundlage weiterer Schlüsse dienen kann, wenn sie in Benthos, Plankton und Nekton wohl geschieden ist. Aber auch die Frage, ob Pseudoplankton vorliege, bedarf einer ausgiebigen Discussion. Es ist gewiss nicht zufällig, wenn CH. LAPWORTH durch ein genaues Studium der Verbreitung der Graptolithen zu derselben Auffassung gelangt, die ich in Betreff der Ammoniten ausgesprochen habe. Denn die Vertheilung gerade dieser Reste muss jeden biologisch denkenden Paläontologen und Geologen frappiren und ihn veranlassen, nach den Gründen des unvermittelten Auftretens und Verschwindens neuer Formenkreise zu suchen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Walther Johannes

Artikel/Article: [Ueber die Lebensweise fossiler Meeresthiere. 209-273](#)