

# Das Vikariieren der Organismen in der geologischen Vergangenheit.

Von Herrn W. DEECKE in Freiburg i. Br.

## Einleitung.

Im Folgenden soll der Versuch gemacht werden, auf paläontologischem Gebiete die Erscheinung zu besprechen, welche man in der faunistischen Biologie als *Vikariieren* bezeichnet. Unter „Vikariieren“ versteht man die Vertretung einer Organismengruppe durch eine andere in zwei bestimmten Faunen- und Florengebieten. Solcher Ersatz kann in zwei sonst sehr ähnlichen und unter annähernd gleichen Verhältnissen stehenden Land- oder Wassermassen ein rein örtlicher sein, es kann aber auch in zwei unter ganz verschiedenen Bedingungen gedeihenden Organismengesellschaften ein bestimmter Wohnplatz von gleichem Charakter durch verschiedene Lebewesen eingenommen werden. Bedeutungsvoll ist, daß in beiden Fällen durch Fortfallen einer Tier- oder Pflanzensippe sonst eine Lücke in der Gesamtheit der Fauna oder Flora entstände, welche die vikariierenden Formen schließen.

Die Art des Vikariierens ist sehr verschieden in der Spannweite; denn erstens vertreten sich Spezies derselben Gattung, was wohl das Häufigste ist, zweitens tun es Gattungen derselben Familie oder Ordnung, drittens Angehörige verschiedener Stämme, schließlich sogar Pflanzen und Tiere, wenn sie auf charakteristische Wohnplätze angewiesen sind z. B. rasenbildende Algen und ebenso wuchernde Bryozoen, Korallen und Schwämme.

Diese in der Gegenwart erkannten und erforschten Erscheinungen lassen sich in der Vergangenheit an fossilem Material nachweisen und zwar sind dabei gleich zwei Momente unterscheidbar, nämlich erstens eine der rezenten entsprechende Vertretung innerhalb eines einzelnen bestimmten geologischen Zeitraumes, zweitens das Gleiche im Wechsel der Zeiten, hervorgerufen dadurch, daß eine reiche

Organismengruppe ausstarb und dann natürlich in irgend einer meist sehr wechselnden Weise durch eine oder mehrere andere neue ersetzt wurde. Das ist die paläontologische Seite dieser biologischen Erscheinung, welche also einen Abschnitt der Paläobiologie darstellt. Aus diesem Grunde habe ich mich schon früher mit solchen Fragen befaßt und manches von dem, was auf diesen Seiten gesagt werden wird, in meinen „Paläontologischen Betrachtungen“ und ähnlichen Artikeln angedeutet oder kurz behandelt. Auch DACQUÉ hat in seiner Paläobiologie darauf hingewiesen und ABEL in mehreren Arbeiten für die Säugetiere die entsprechenden Beispiele aufgeführt, vor allem in dem Buche: Eroberungszüge der Wirbeltiere in den Meeren der Vorzeit.

Wie bei sehr vielen paläontologischen Erörterungen macht wieder die lückenhafte Überlieferung allerlei Schwierigkeiten, nicht nur, weil wir gar nichts über die ältesten Organismen wissen, sondern auch deshalb, weil wir von vielen, teilweise sehr wichtigen Gruppen nur die Hartteile haben und drittens oft genug nicht mit Bestimmtheit sagen dürfen, daß die Tiere dort wirklich lebten, wo wir ihre Reste heute eingebettet finden. Die Paläobiologie, welche erst das wahre Verständnis der vorzeitlichen Lebenswelt erzeugt, ist heute noch in den Anfängen und wird nur langsam weiterkommen, da ihr Fortschritt durchschnittlich von Zufallsfunden abhängt. Nur vortreffliche Erhaltung ausgestorbener Familien und Ordnungen vermag über deren eigentliche Organisation uns zu belehren, hängt aber ihrerseits durchaus von einer Summe lokaler Faktoren der Vergangenheit und ebenso der Gegenwart ab, daß mit Bestimmtheit auf deren regelmäßiges Zusammentreffen nicht zu rechnen ist. Aber selbst bei Organismen, deren Vertreter wir heute noch lebend und unter bestimmten Bedingungen gedeihend beobachten, können früher wie z. B. die Crinoiden andere Lebensweise und Existenzmöglichkeiten besessen haben, so daß keineswegs immer ein Rückschluß aus der heutigen Art des Vorkommens auf die Vergangenheit zwingenden Wert besitzt.

Aber gerade wegen aller dieser Schwierigkeit hat das hier aufgerollte Problem einen gewissen Reiz und erst an einem abgeschlossenen Bilde läßt sich erkennen, welche Linie etwa falsch gezogen, welche Farbe falsch gewählt worden ist, wo das Licht oder der Schatten richtiger verteilt werden müssen. Bei einer solchen Zusammenfassung

stellt sich meistens erst heraus, nach welchen Seiten hin die Aufmerksamkeit zu richten ist und welche Beziehungen sich zu anderen Fragen und Verhältnissen gewollt oder ungewollt ergeben. So mag ein solcher Versuch gemacht werden! Derselbe ist um so mehr berechtigt, als diese Fragen zwar oft gestreift worden, jedoch niemals in toto für sich behandelt wurden. Ich verweise auf DACQUÉ, Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere 1921; JOH. WALTHER, Allgemeine Paläobiologie, Geologische Probleme in biologischer Betrachtung, 1919 bis 1923; C. DIENER, Grundzüge der Biostratigraphie 1925.

### I. Gleiche Zeit, aber verschiedene Fazies.

Die einfachste Art der Stellvertretung oder des Ersatzes findet statt bei Organismen, welche gleichzeitig oder annähernd gleichzeitig leben bzw. lebten, aber an verschiedene Existenzbedingungen, vor allem an verschiedene Medien gebunden sind. Diesen Fall nenne ich deswegen den einfachsten, weil wir die Gegenwart mit einbeziehen dürfen und deshalb die Ursachen des Vikariierens am besten, selbst mit Versuchen zu studieren in der Lage sind. Es stehen uns die Resultate der Tier- und Pflanzengeographie zur Verfügung, aus denen ja überhaupt dieser Begriff erwachsen ist. Man spricht bei der Verteilung der Lebewesen in der Gegenwart von Tier- und Pflanzenreichen, in denen sich, wie in Staaten spezielle Kulturen, so bestimmte Faunen und Floren ausbilden, aber derart, daß die einen die Stellung der anderen einnehmen und innerhalb der einzelnen Reiche auch deren Funktionen erfüllen. Denken wir an den großen Gegensatz von Meer und Festland, so prägt sich die Auffassung schon in dem Sprachgebrauche aus, sobald wir sagen, ein Meeresboden sei mit Algenrasen oder mit Tangwäldern überzogen. Dabei bleiben wir zunächst noch beide Male im Bereich der Flora. Von den Algen gelangt man aber sofort zu den oft weithin oder streckenweise im Meere sie ersetzenden, auch auf dem Untergrunde festgewachsenen Tierformen und redet deshalb bei den algenartigen Alcyonarien und Bryozoen, schließlich sogar bei verzweigten Korallen oder gar Schwämmen von Bryozoen-, Korallen- und Schwammrasen. Das ähnliche Aussehen und die Lebensweise verlieh ja den Bryozoen ihren Namen der „Moos“tiere, welche wirklich ebenfalls oft polsterartig sich ausbreiten.

Zahlreichere Beispiele als die Flora von Meer und Land liefert für unseren Zweck die Tierwelt. Mit Recht gelten die Haie als die Raubtiere des salzigen Wassers und gliedern sich in ebenso mannigfaltige Gestalten wie sie auf dem Lande von der kleinen Katze bis zum Tiger führen, nämlich vom Katzen- bis zum Riesenhai. Die Seehunde ersetzen, wie der Name sagt, die andere Carnivorengruppe des Landes und leben gerade so gesellig in Rudeln. Die Seekühe nehmen die Stelle der pflanzenfressenden Säugetiere ein, mit denen sie wahrscheinlich sogar blutsverwandt sind. Die Raubtiere des süßen Wassers sind heute wie schon lange Zeiten die Krokodile. In kälteren Gegenden werden diese Reptilien durch die vielen fischfressenden Vögel und vereinzelt durch den Fischotter vertreten. Ein gewaltiger Teil des organischen Abfalls verzehren im Meere die Crustaceen, auf dem Lande mannigfaltige Insektengruppen vom Silberfischchen über Fliegenlarven bis zum Mistkäfer und Totengräber. Im flachen Wasser haben wir die gründelnden Schwimmvögel, im tiefen Meere die mit harten Kiefern versehenen Fische, welche den Bodenbelag ebenso abknabbern, abweiden und ausnutzen.

Nach diesen allgemeiner gehaltenen Beispielen nehmen wir eine Gruppe, die Ordnung der Gastropoden vor, bei denen wir marine, limnische und terrestrische Vertreter haben. Am buntesten sind die marinen Typen entwickelt, die anderen merklich einförmiger in der Gestaltung der Gehäuse. Trotzdem sind auch bei diesen die Haupttypen der kugligen, napfförmigen, flachen und spitzen Schale vorhanden. Da nun das Haus mitgeschleppt wird und die Bewegung, damit auch die Nahrungssuche bedingt, so müssen sicher, selbst wenn wir biologisch in die Einzelheiten nicht eindringen können, Gründe tieferer Art existieren, warum gerade die eine oder andere Gehäuseform der Familie eigen ist. Im Meere lebt die napfförmige *Patella*, in den Aestuarien die ähnlich aussehende *Gadimia*, im Süßwasser *Ancylus*; alle drei sitzen flach auf Steinen und weiden deren Algenbelag und was darin lebt ab. Auf dem Lande haben wir die Testacellen und die Limaciden, bei denen das Tier über die napfförmige Schale hinaus wuchs, das tritt auch bei marinen Formen ein. Die Gruppen mit kugeligen Gehäusen stellen am besten Naticiden und Heliciden dar, bei denen weit- und engnabelige, höhere und flachere Formen in beinahe jeder Abart nebeneinander gelegt werden können; beide sind bewegliche Geschöpfe, welche lebhaft auf

Nahrungssuche ausgehen; es fehlt eine entsprechende Gruppe im Süßwasser. Die im letzten tausenden Paludiden, zu denen als terrestrisches Äquivalent *Cyclostoma* gesellt werden mag, wären als Vikare der marinen Littoriniden oder Turbiden zu betrachten. Alle haben ein mäßig turmförmiges Haus, einen Deckel und neigen bei Entwicklung von Verzierungen zu ganz ähnlichen spiralen Verdickungen und Knoten. In gleicher Weise vertreten sich im Formenschatz der drei Medien die Cerithien, Melanien und Clausilien. Die plumpen, dickschaligen Auriculiden wären mit Purpuriden, mit *Cassis* und *Ranella* zusammenzustellen, *Glandina* und *Physa* mit einigen Bucciniden (*Eburna*) und die *Limnäus* mit der großen Gruppe der Melaniden. Ich will hiermit keineswegs eine Verwandtschaft behaupten, sondern nur zeigen, welche Formenkreise in den verschiedenen Lebensgebieten sich ersetzen. Dabei fällt sofort auf, was später auf weiterer Basis behandelt werden muß, daß wichtige marine Typen, nämlich alle Gattungen mit langem Siphon, mit ausgebildeten Flügeln des Mundrandes, ferner solche mit verkürztem Gewinde und stärkster Einrollung (Coniden, Cypräiden) dem limnisch-terrestrischen Bereiche vollkommen fehlen; sie sind die jüngsten Glieder der Gastropoden. Dafür gehen die Planorboiden dem heutigen Meere ab, hatten jedoch einst mit den Euomphaliden ihre Repräsentanten. — Daß zu dieser Auseinandersetzung die Schnecken gewählt wurden liegt daran, daß es unter allen Organismen nur ganz wenige Ordnungen gibt, welche in allen drei Medien leben und trotzdem charakteristische Merkmale beibehalten, die sie auch für den Paläontologen verwendbar und vergleichbar machen. Die Würmer muß man in dieser Hinsicht unbedingt nennen; denn die Lumbriciden und die Arenicoliden sind typisch vikariierende Familien. Für die Gegenwart haben bei diesen hier behandelten Fragen die Vermes gewiß eine Bedeutung, nicht für die Vorzeit. Eine dritte Ordnung wären die Säugetiere. Das Gemeinsame liegt dort nicht in der Form, sondern ausschließlich in der Organisation. Außerdem findet die Stellvertretung dieser jüngsten Tiere wenig untereinander, sondern mit anderen Wirbeltieren statt, was ABEL ausdrückte, als er von ihren „Eroberungszügen“ redete, womit die Gleichzeitigkeit schon ausgeschlossen ist, welche in diesem Kapitel das Maßgebende sein sollte.

So müssen wir uns auf Wasser und Land als getrennte Lebensräume beschränken, oft genug sogar auf eine Art

von Wasser, nämlich marin oder limnisch. Dann gibt es mehr Beispiele.

Die Lamellibranchiaten sind zwar ganz vorzugsweise an das Meer gebunden, entfalten jedoch in den wenigen dem Süßwasser eigenen Familien einen erstaunlichen Formenreichtum. Die Nayadiden ahmen verschiedene Meeresmuscheln nach, sehen wie Trigonien, Astartiden, Aviculiden und Arciden aus, was ja STEINMANN veranlaßte, ihnen einen polyphyletischen Ursprung zuzuschreiben. Ich bin eher der Ansicht, daß Anpassung an ähnliche Lebensweise und ähnliche Einwirkungen von außen den nahestehenden Habitus bedingten, daß also Convergenzen vorliegen und damit auch ein Vikariieren. Klarer als bei den Unioniden liegen die Verhältnisse bei den Fischen. Gleich das Extrem des Aaltypus tut dar, wie gleiche Lebensweise im Schlamm die gleiche Form bei den verschiedensten Familien schafft und sich vom Meer auf das Süßwasser verbreitet. Bei uns ersetzen z. B. die Flußhechte die Raubfische des Meeres (Gadiden), die Cyprinus-Sippe mit ihrer Variabilität die Clupeiden der See und die Störe gleichsam die Haie. Aber selbst bei dieser Art des Vikariierens sind die Beispiele beschränkt, da ja weder Foraminiferen, noch Coelenteraten, Echinodermen, Molluscoiden, Cephalopoden usw. vom Meer ins Süßwasser gehen und die wenigen Gattungen (*Spongilla*, *Hydra*, Brackwasser-Bryozoen und *Astacus* usw.) zweifellos in jüngerer Zeit sich in dem anderen Medium ansiedelten und zu keiner vielseitigen Entwicklung gelangten. Natürlich muß man alle diese Formen für Vertreter ihrer Geschlechter und Stämme im Süßwasser ansehen, in welchem sie den Platz wirklich einnehmen, den ihre üppiger gedeihenden Verwandten in der See besitzen. — Unter den Pflanzen ist ein gutes Beispiel, das Seegras (*Zostera marina*), welches den Gramineen, ohne zu ihnen zu gehören, in Habitus und Verbreitung gleicht, aber auf dem Meeresboden heimisch ist; ein anderes sind die Torfmoose im Süßwasser oder die Characeen, welche den biologischen Posten der terrestrischen Heidekräuter subaquatisch ausfüllen. Da jedoch sich so sehr wenig Phanerogamen an das Meer angepaßt haben und Bäume oder Sträucher überhaupt dauernd untertaucht nicht auftreten, ist auch bei den Pflanzen diese Art der Vertretung selten.

Dafür bieten die einzelnen Familien und Gattungen der Pflanzen, also gewissermaßen der engste Kreis, viele Beispiele der Anpassung an besondere Lebensweise und da-

mit für eine Vertretung der Arten in lokalen Verhältnissen, nämlich an Sumpf und Wüste, an Kälte und Wärme. Das ist alles so bekannt, daß ich darauf des Näheren nicht einzugehen brauche; Hinweise auf die Wasserranunkeln und die Vertreter dieses Genus im alpinen Hochgebirge, ferner auf die Nymphäen der verschiedenen Klima genügen. Es wird später noch mancherlei derartiges zur Sprache kommen müssen.

Damit sind wir bei dem angelangt, was man die *Fazies* im besonderen nennt, die Summe der Verschiedenheiten im gleichen Medium und die Ähnlichkeiten, welche sich innerhalb desselben bei verschiedenen Gruppen als Folge gleicher Lebensbedingungen einstellen. Exempel bieten die Kletterpflanzen der Wälder, die Succulenten aller Trockenländer, arktische und alpine Floren. Dahin gehört die Vertretung der europäischen Tannen durch die Araukarien im südlichen Südamerika, der europäischen Weiden durch die australischen Eukalyptus, der Buchen durch die mediterranen Kastanien, Pappel durch die Cypresse usw.

In der Tierwelt ist es ebenso. Man denke an die Strauße der alten und neuen Welt, an die Krokodile und Alligatoren, an Kamel und Lama und vor allem bei Australien an die Marsupialia, welche in ihrer Lebensweise und infolgedessen auch im Aussehen die Ratten, Füchse, Dachse, Wölfe noch heute dort ersetzen und im Diluvium sogar löwen- und elefantenartige Geschöpfe umfaßten. Raben und Papageien, Störche, Reiher und Kraniche einerseits, Flamingos, Marabus andererseits sind korrespondierende, sich in den verschiedenen Gebieten ablösende Vogelgruppen.

Unter den Wassertieren sei aus Süßwasser an die Limnänen der gemäßigten Klimate und die Melanien der wärmeren Gegenden erinnert, an die Lungenfische, welche auf verschiedene Kontinente verstreut sind, an die *Coregonus*-Arten, welche sich oft schon in Nachbarseen mit besonderen Abarten vertreten.

Im Meere verhalten sich ähnlich die riffbauenden Korallen der warmen flachen Uferzonen und die Einzelkorallen nebst Actinien der kalten, sowie der tiefsten Gewässer, ferner die Horn- und Kalkschwämme der Flachsee und die Kieselpongien der tieferen Regionen oder die auf weichem Boden ansässigen Seefedern und Sertularien. Bei den Zweischalern lassen sich einerseits die Austerbänke, andererseits die *Mytilus*zone des Littorals, drittens die von Sand- und Schlammbewohnern (*Solen*, *Solecurtus*, *Mya* usw.) voll-

-steckenden Bodenstreifen hier anführen; man spricht von *Tapes*-, von *Cardium*-Gründen, welche s. Zt. von den Leuten der Kjökkenmöddingkultur aufgesucht und ausgefischt worden sind. Hierher sind vor allem die planktonischen Glieder der sonst festsitzenden Organismen zu nennen, die sich vom Meeresboden her den Meeresraum eroberten, also die Pteropoden im Vergleich zur Hauptmasse der Gastropoden, die Salpen im Vergleich zu den Ascidien, die freischwimmenden Foraminiferen zu den Agglutinantien und Milioliden, die Quallen und Siphonophoren zu den Actinien, viele Gruppen der schwebenden Krebse im Gegensatz zu den schreitenden, schließlich frei im Wasser gedeihende Diatomeen gegen die mit Gallertstielen befestigten Gattungen.

Sind somit die wichtigsten Fälle der Vertretungen nach Gruppen geordnet besprochen, so möge auch gesagt sein, daß es erstens Kosmopoliten gibt, und zweitens, daß das heutige Verhalten einzelner Tiere, welche gleichzeitig verschiedenen Lebensverhältnissen sich anzupassen vermögen, uns über die Entstehung der später scharf geschiedenen Biologie verwandter Typen aufklärt. Kosmopoliten sind die Echinodermen mit Holothuriern, Seesternen und Seeigeln im Meere, ferner die Radiolarien, die Brachiopoden, die Bryozoen; bei allen diesen lassen sich wesentliche Unterschiede in der Verteilung auf Flach- und Tiefsee, auf warme und kalte Regionen nicht feststellen. Sie sind zugleich sämtlich sehr alte Tiergruppen.

Die andere Reihe mit wechselnden Wohnräumen stellen uns die meisten Amphibien dar, die ja erst im Wasser, dann auf dem Lande leben oder erst durch Kiemen, später durch Lungen atmen. Zweitens seien die Crinoiden genannt, von denen die Comatuliden nach kurzem Anwachstadium frei werden. Das dritte Beispiel der Schildkröten zeigt, daß diese Reptiliengattung heute auf dem Lande, im Fluß- und Littoralwasser, sowie als Seeschildkröten im offenen Meere fortkommt, also alle Medien bewohnt mit Ausnahme der Luft, während die Schlangen außer dem Lande nur noch das Süßwasser vorübergehend aufsuchen können. In der Juraformation gesellen sich zu den amphibisch lebenden Krokodilien zeitweilig die marinen Geosaurier, wie heute zu den Carnivoren der Säugetiere die Seehunde. Von den niederen Tieren reichen die Balaniden ins Brackwasser und die Mytiliden mit *Dreissensia* bis in die Flüsse hoch hinauf. Die kurzschwänzigen Krebse gehen ebenfalls in die Flüsse und in den feuchten Tropen sogar ans Land,

wie umgekehrt Spinnen und Milben sich an den Aufenthalt in Teichen und Tümpeln gewöhnten, von den vielen Wasserinsekten ganz zu schweigen. So weitgehend bei den vielen dieser Wasserbewohner die Anpassung geworden, es fehlt immer die eine oder andere Eigenschaft; denn zum Werfen der Jungen, zur Eiablage müssen Seehunde und Schildkröten ans Land, was E. FRAAS auch von den Geosauriern vermutete, und die Insekten haben den Hochzeitsflug nötig. Vorgeschnittener sind die Wale und Delphine und in der Vergangenheit die Ichthyosaurier gewesen, die im Meere lebendig gebären oder ovovivipaar waren.

Die gründlichste Umwandlung hätten die Fische erfahren, wenn sie wirklich, wie viele Paläontologen meinen, von land- oder sumpfbewohnenden Tieren mit vier Beinen abstammen.

Die Ursache dieser Expansion liegt darin, daß kein Raum der Erdoberfläche, in welchem durch Sonnenenergie und Feuchtigkeit organisches Leben möglich ist, leer bleibt. Wo niedere Pflanzen noch gedeihen, ist auch irgendwelches Tierleben vorhanden und, wie sich das eine steigert, entfaltet sich das andere, und beide befruchten dann sogar in der Tiefsee indirekt Regionen, in denen ohne das ständig niedersinkende abgestorbene Plankton absolute Öde herrschen müßte. Die tieferen Meeresräume sind, abgesehen von Bakterien nicht mehr von Pflanzen besiedelt, die Tierwelt reicht also dort weiter und vertritt jene. Abgesehen von den absoluten Wüsten, unter denen die Eiswüste die verbreitetste ist, gibt es an der Erdoberfläche keinen organismenleeren Raum. Entsteht ein solcher, wie auf der Krakatauinsel durch den gewaltigen Ausbruch von 1883, der dort alles Leben vernichtete, so wirken die verschiedensten Faktoren (Wind, Meeresströmungen, Vögel, Insekten) dahin, daß er bald wieder vollkommen besetzt ist. Das großartigste Beispiel für diese Erscheinung liefert uns die Belebung der weiten vom diluvialen Inlandeis freigelassenen Flächen, in die sofort glaziale Pflanzen und arktische Tiere nachrückten und auf dem jungfräulichen Boden sich üppig vermehrten, bis mit der weitergehenden Klimaänderung sie von anderen schrittweise verdrängt wurden.

Solche tiefgreifenden allgemeinen Umwälzungen schildert uns die historische Geologie in ununterbrochener Reihenfolge. Das Meer dringt vor und weicht zurück, Inselketten und Festländer steigen auf, Vulkanberge werden aufgeschüttet, das Klima wechselt, Meeresströmungen und

Winde verändern die Lebensbedingungen in weiten Gebieten. Immer wieder paßt sich das organische Leben den neuen Zuständen an. Aber nicht alle Tier- und Pflanzengruppen besitzen die Fähigkeit weitgehender Nachgiebigkeit oder organischer Plastizität, um so große Eingriffe in ihr Leben oder schlimme neue Feinde zu ertragen. Sie sterben aus und ihren Platz nehmen andere Formen ein, nicht immer verwandte, wohl aber solche, die den neuen Bedingungen Stand halten und schließlich ausharrend durch fortgehende Konvergenz den verdrängten alten Besitzern der Räume ähnlich werden können. Gerade auf Neuland oder überhaupt im neuen oder lebensarm gewordenen Raum entwickelt sich zwischen Einheimischen und Zugewanderten, sowie unter diesen letzten allein ein erbitterter Kampf. Irgendwie gealterte Typen kommen gegen die lebenskräftigeren nicht mehr auf, andere bleiben mit geringen Modifikationen bestehen. Dies ist der Inhalt des zweiten und für diese Arbeit wichtigsten Abschnittes.

## II. Das Vikariieren in den geologischen Zeiten.

Bei Beginn des Kapitels ist zu wiederholen, daß wir von der organischen Welt der vorzeitlichen Perioden oder der geologischen Formationen nur Trümmer haben, ferner daß uns die Lebensweise vieler ausgestorbener Gruppen unbekannt bleibt, daß wir ihre Bedeutung in dem Haushalte der Natur nur aus ihrem Vorkommen, sowie aus der Vergesellschaftung mit anderen Formen, also aus Analogie erschließen. Wenn wir dann umgekehrt den Schluß auf Vertretung machen, kann oft ein Schluß daraus werden, der uns in gefährlicher Weise auf verkehrte Bahnen ablenkt oder überhaupt als Kreisschluß beweisunfähig ist.

Deshalb muß als Einleitung erörtert werden, was wir für Möglichkeiten haben, diese Klippen zu vermeiden. Das wichtigste Hilfsmittel ist zweifellos die Natur des Sedimentes, welches die fossilen Reste umschließt, und dessen Verband mit Hangendem und Liegendem. Ein zweites stellt die Erhaltungsart dar, ein drittes, das aber mit Vorsicht benutzt werden muß, die Vergesellschaftung. Oft geben erst zwei oder alle drei zusammen den richtigen Aufschluß.

Die Frage nach der Natur des Sedimentes sei durch einige charakteristische Beispiele erörtert. Die weiße Schreibkreide ist ein Kalksediment mit 98%  $\text{CaCO}_3$ , in wel-

chem abgesehen von den organischen Schwammnadeln und deren Umwandlungsprodukten bis auf wenige winzige Mineralkörner jeglicher terrestrischer Einschlag fehlt. Sie muß daher weit vom Lande weg und bei ihrer mehrere Hundert Meter Dicke auch in einer lange dauernden Vertiefung der Erdoberfläche abgelagert sein. Für die in ihr enthaltenen marinen Versteinerungen ergibt sich daraus ein bestimmtes Milieu der Lebensweise ganz klar; nämlich das eines tiefen offenen Meeresteils.

In den mit der Schreibkreide gleichaltrigen Hippuriten- und Korallenkalken beobachten wir nicht selten Einlagerungen von Konglomeraten, zahlreiche abgerollte oder verkehrt liegende Stöcke der Korallen, Bänder von Ton oder gar von brackischen Einlagerungen. Bewegtes Wasser des Litorals ist hier der richtige Schluß auf die Standortverhältnisse.

In einer ähnlichen Kalkmasse, dem Hauptoolith, geben Kreuzschichtung, Bohrlöcher und Trockenlegungsflächen ebenfalls die Entstehung in flachem Meere als sicher an, die erhebliche Dicke aber dazu, daß langsame gleichzeitige Senkung des Bodens den Auffüllungsprozeß ausglich und deshalb lange gleichbleibende biologische Verhältnisse schuf. Mächtige Konglomerate sind stets in Landseen oder am Meeresrande entstanden, ausgedehnte Quarzsande auf einem ebenso ausgedehnten Schelf oder in Senken des Festlandes. Kohleführende Sedimente sind nie rein marin. Umgekehrt kennen wir bisher keine glaukonitführenden Brack- oder Süßwasserbildungen. Da ja jeder mit der historischen Geologie Vertraute sich weitere Belege selbst zusammenfinden kann, mag es mit diesen genug sein.

Die Erhaltungsart spielt eine Rolle bei der für uns sehr wichtigen Grundfrage der Autochthonie. In einem gewissen Lebensbezirk können sich nur solche Organismen vertreten, welche dort beide wirklich leben oder gelebt haben. Daher sind Abrollung, trümmerartige Erhaltung, Annagung und Ähnliches zu beachten. Aus dem mit *Teredo* durchsetzten Holz darf man keine Lokalflora konstruieren, gerollte Säugetierknochen in tertiären Ufersedimenten oder die zusammengefügten, abgeriebenen Knochen, Zähne, Schuppen des rhätischen Bonebeds eignen sich nicht zur Entwicklung einer Fauna, da das jeweils transgredierende Meer ja sehr verschiedenaltrige Schichten aufgearbeitet und ihre härteren Teile zusammengefügt haben kann. Am wichtigsten ist die Erhaltungsart bei den Pflanzen, weil für deren biologische Beurteilung der Standort oft maßgebend

wird und wir bei sehr vielen Schichten kaum festzustellen vermögen, ob die von ihnen umschlossenen Blätter, Stämme, Früchte autochthonen Gewächsen entstammen oder irgendwie verfrachtet auf sekundärer Lagerstätte ruhen.

Das dritte Merkmal, die Vergesellschaftung, gibt unter Umständen allgemeine Hinweise. Im Falle eines Fundortes, an dem nur marine Tiere vorkommen, liegt es zunächst nahe, auch Formen, deren Lebensart zweifelhaft ist, zunächst für marin zu halten, soweit die Organisation des Stammes oder der Ordnung nicht dagegen spricht. Die wahrscheinlichste Lösung wird durch eine häufige Wiederkehr der gleichen Beobachtung gegeben. Wichtig ist die Zusammenstellung der Genera und Arten bei Brackwassersedimenten, während für Süßwasser dasselbe gilt wie für das Meer. Hierbei kommt ferner die Organisation der Tiere und Pflanzen in Betracht. Alle höheren Pflanzen, und von den Kryptogamen die Flechten und Lebermoose, sind an das Land und an die Luft geknüpft, müssen daher auch im fossilen Zustande anders behandelt werden als die Algen, die durchschnittlich auf das Wasser beschränkt sind. Finden wir in einer Schicht einen primären Rest, welcher die Organisation der Echinodermen aufweist, so handelt es sich mit größter Wahrscheinlichkeit um Ablagerungen eines früheren Meeres; dasselbe gilt von Korallen und Brachiopoden. Zweischalerreste geben zwar Wasserbildung an, geradeso wie Fische, weil die Organisation dieser Tiere kein Gedeihen auf dem Lande oder der Luft erlaubt, aber von vornherein sind die Art des Wassers und die näheren Lebensbedingungen nicht bestimmt. Bei den Hippuriten hat uns die Organisation endlich gelehrt, daß es Mollusken sind, bei den Tabulaten, daß sie zu den Coelenteraten gehören, aber beide wurden als marine Lebewesen erst durch die Vergesellschaftung und ihr absolutes Fehlen in Süß- und Brackwasser erkannt. Wo Flugapparate nachweisbar sind, steht Land- und Luftaufenthalt außer Frage, und zwar gilt dies absolut, weil ohne solche Organe kein Tier fliegen kann. Bei Schwimmorganen sind wir zwar sicher, daß Bewegungen aktiv oder passiv (Schwimmblasen der Graptolithen) im Wasser erfolgten, aber bei weitem besitzen nicht alle schwimmfähigen Tiere und Pflanzen ausgesprochene Schwimm- und Schwebevorrichtungen (Krokodile, Wasserschlangen, Trachodonten unter den Dinosauriern), so daß bei der Beurteilung für unsere Zwecke Vorsicht geboten ist. — Den Boden und dessen Beschaffenheit bringen alle

festgewachsenen Tiere und die Pflanzen zum Ausdruck, selbst solche, deren Analoga wir heute nicht mehr haben (Cystideen, Blastoiden, Stromatoporen), und oft läßt sich daneben bestimmen, ob der Boden hart, weich, beweglich, locker war; denn wenn wir zahlreiche Wurmsspuren finden, kann er nur nachgiebig und durchwühlbar gewesen sein, während Pholaden auf festere Unterlage hinweisen. Alle agglutinierenden Formen, wie die Foraminiferen, manche Serpuliden und die Xenophoren, bezeichnen durch ihr Vorkommen und die aufgelesenen Mineralkörper ebenfalls eine bestimmte Gruppe allgemeiner Merkmale ihres Lebenskreises.

Aus dem Sediment, aus der Erhaltungsart, der Vergesellschaftung und der Organisation der fossilen Formen sind wir also meistens in der Lage, uns ein Bild von den jeweils in den einzelnen Gebieten zu verschiedenen Zeiten herrschenden allgemeinen Lebensbedingungen zu machen, nicht so vollständig wie in der Gegenwart, jedoch in ausschlaggebenden großen Zügen. Wir kennen allmählich in lapidarischem Stil den Wechsel von Umwelt und Mitwelt, das Kommen und Absterben von Faunen und Floren, von artenreichen Organismengruppen in allen Graden der Lebensdauer und mit mannigfacher Anpassungsfähigkeit.

Deshalb ist man wohl berechtigt, nicht nur für die heutige Zeit von einem Vikariieren zu sprechen, sondern auch für die geologischen Zeiträume den Versuch zu machen, diese Erscheinung im Dasein der Organismen aufzusuchen und zusammenzustellen.

Dabei soll zunächst nur statistisch, d. h. nur mit Tatsachen, vorgegangen werden. Inwieweit wir in der Lage sind, den Ursachen des Platzwechsels im Haushalte der Natur näher zu kommen, wird sich erst am Schlusse aus dem Material selbst ergeben.

Dies Material läßt sich in zwei Gruppen, allgemeine und spezielle Beispiele zerlegen.

Die allgemeinen Vertretungen geben nur den allbekannten Wechsel der großen Organismenkreise wieder, nämlich die Ablösung der Gefäßkryptogamen des älteren Paläozoikums durch die Gymnospermen von dem Oberkarbon bis zum Neokom und deren Rückgang durch die Angiospermen seit der mittleren Kreide. Analog ist das Verdrängen der Ganoiden durch die Teleostier seit dem Mesozoikum, der Eroberungszug der Säugetiere, wie ABEL es nennt, auf Kosten der mesozoischen Reptilien. Hinzunehmen kann man die steigende Ausbreitung der Lamelli-

branchien auf Kosten der Brachiopoden, der karbonisch-triadischen großen Amphibien durch die Reptilien und der kleinen Reptilien durch die Vögel. Es sind dies alles so bekannte Dinge, daß eine besondere Schilderung nicht erforderlich scheint. Bei den speziellen Vertretungen kann man wieder gliedern in solche, in denen sich Angehörige eines bestimmten Kreises, also Verwandte, zeitlich ablösen und in solche, wo der bisher eingenommene Platz von ganz anderen Formen neu besetzt bzw. den alten, darauf zugeschnittenen Typen streitig gemacht wird.

Unter den Algen beobachten wir, daß die im Paläozoikum und Mesozoikum vor allem herrschenden kalkabsondernden, vertizillaten Siphoneen verdrängt werden von den zu den Florideen gehörigen Lithothamnien, welche, in der oberen Kreide zahlreicher werdend, gleich im Alttertiär eine explosive Entwicklung erfahren. Sie sind nicht die ersten, die mit den Siphoneen den Kampf aufnehmen, vorher versuchten es an geeigneten Plätzen die Girvanellen (Obersilur und Karbon) und deren Verwandte oder Nachkommen in der Trias und Juraformation, wodurch die „Mumien“bildungen entstanden. Die Üppigkeit der triadischen Siphoneen ist auf die Tethys begrenzt, in der sie zur oberen Trias ihren Höhepunkt erreichen und im Malm wie Unterkreide immer wieder versuchen, sich auszubreiten. In den Schelfmeeren treten dafür erst die Girvanellen, später die Lithothamnien ein nebst zahlreichen anderen tierischen Organismen, was nachher zu besprechen sein wird.

In der eigenartigen Fazies der germanischen Trias versuchen mehrfach die Siphoneen heimisch zu werden, was aber mißlingt. Dagegen erreichen einmal (Oberer Hauptmuschelkalk) die Girvanellen eine lokale üppige Blüte (Mittleres Württemberg) und wirken dann wie die Algen der Tethys oder die tertiären Florideen sofort gesteinsbildend. Im Süßwasser stellen sich seit dem Tertiär die Steine und Schalen inkrustierenden Formen (*Schizotrix* usw.) ein, welche Klumpen bilden, eigentümliche knollige Süßwasserkalke erzeugen und noch rezent in vielen Seen kalkige Flachwassersedimente hervorbringen (Schneckelisande und Furchensteine mitteleuropäischer Seen).

Unter den höheren Kryptogamen sei an die Ablösung der Calamarien durch die Equiseten seit der Untertrias erinnert, wobei freilich seit dem Dogger überhaupt ein Rückgang der Schachtelhalmgewächse in der Größe bemerkbar wird, ferner an die lebhaftere Konkurrenz, die von

den Sigillarien im Oberkarbon und Unterperm den Lepidodendren gemacht wird, bis beide in der Trias den Gymnospermen erliegen.

Mit der im Tertiär einsetzenden Ausbildung der Klimazonen erfolgt in den polaren und gemäßigten Regionen ein deutliches Ersetzen der Cycadeen durch die Coniferen, nachdem im ganzen Mesozoikum bis zum Cenoman beide zusammen die Charakterpflanzen der Länder gewesen waren und von der Antarktis bis zum Nordpol reichten.

Aus denselben Gründen werden im Tertiär die Palmenwälder in den gemäßigten Klimaten von den Amentaceen verdrängt, seit dem Miocän in Europa die mediterrane Flora von einer atlantischen oder pontischen, darauf diese von einer kälteliebenden und die arktische schließlich wieder von den zurückwandernden, eben genannten Angiospermengruppen.

Bei den Foraminiferen haben wir ein ganz auffallendes Beispiel in den Fusulinen und Alveolinen. Diese einander so ähnlich sehenden Tiere erfahren jene im Permokarbon, diese im Alttertiär eine weltweite Verbreitung in marinen Sedimenten, so daß sie gesteinsbildend werden. Beide beginnen mit kleinen spindelförmigen Gehäusen, wachsen in die Länge, werden dann in den höheren Schichten gleichartig kugelig und erlöschen darauf plötzlich. Für das Mesozoikum fehlen uns diese Typen, wenn man nicht in den oberkretazischen Lakazinen und Idalinen eine homologe Gruppe erblicken will, welche jene Lücke ausfüllt. Allen drei Gattungskomplexen ist die Hauptverbreitung in kalkigen Sedimenten der offenen See und gelegentliches Eindringen in sandige Sedimente des Schelfgürtels gemeinsam, sei es, daß sie in diesem wirklich lebten, sei es, daß sie durch Meeresströmungen dorthin verschleppt wurden.

Die Spongien bieten als Hauptänderung, daß an Stelle der Silicospongien in jüngeren Zeiten die flachen Meeresräume in zunehmendem Maße von Kalzispongien und wahrscheinlich auch von Hornschwämmen besiedelt werden, während sich die ersten ausschließlich in die tiefen Gründe hinabziehen. Außerdem scheinen die Spongien zeitweise durch die ausgestorbenen, ihnen nahestehenden Archäocyathiden und Receptaculiten nebst Ischaditen vertreten worden zu sein, wenn sie nicht ihrerseits seit dem Silur in immer größerem Maße jene älteren Gruppen verdrängten und zum Untergange brachten.

Bei den Korallen beobachten wir den Ersatz der Tetracoralla und Tabulaten von der Trias an durch die

Hexacoralla und vermögen bei dieser Tierklasse dank der vielen erhaltbaren charakteristischen Hartteile weit in Einzelheiten des Vikariierens auf den Riffen einzudringen. Jede Form eines Korallentieres oder Stockes hängt innigst mit der Lebensweise zusammen, da ja lockere und feste Formen von Brandung und Wasserbewegung, flache und kugelige von der Art der Unterlage, ebenso Einzeltiere und Stöcke von der Befestigungsmöglichkeit weitgehend abhängen. Dadurch entstehen Konvergenzen im Habitus, welche vor zwei Jahrzehnten STEINMANN veranlaßten, bei den Gattungen mit gleichem Habitus genetische Zusammenhänge zu vermuten. — Die im Paläozoikum so häufigen großen Einzelkorallen aus den Gattungen *Streptelasma*, *Cyathophyllum*, *Cystiphyllum*, *Zaphrentis* werden in Trias und Jura durch die Thecosmilien und Montlivaultien, in der Kreide durch *Trochosmilium*, *Coelosmilium* usw. und in der Gegenwart im wesentlichen durch die Actinien vertreten. Freilich wissen wir nicht, ob die letzten nicht schon lange vorhanden waren. Aber so viel ist sicher, die Actinien sind heute in den Regionen des Meeres so zahlreich, wie es in den ältesten Zeiten die genannten Tetrakorallen-Genera waren, und der Gesamttypus der großen röhrenförmigen kalkigen Einzelkoralle geht seit dem Jura zurück und ist in Tertiär wie Gegenwart fast gar nicht mehr vorhanden. — Auf die Analogie der oberkretazischen Cycloliten und der rezenten Fungien wurde schon oft hingewiesen. — Saßen diese Formen auf festerem Boden, so haben wir auf nachgiebigem die sich zeitlich in den Faunen vertretenden flachen, kreisrunden, wenig hohen Kelche der *Microcylus* und *Paläocylus*, dann der flachen Montlivaultien, Anabacien und *Thecocyathus* in Jura und Trias, der *Microseris* in der Kreide, der tertiären Stephanophyllien und rezenter Gattungen.

Unter den kugeligen, dichten, stockförmigen Kolonien stelle ich in Parallele *Acervularia*, *Stauria* und *Favosites-Michelinia* mit *Isastrea*, *Astraea* nebst den zu den genannten hinzugehörigen ähnlichen verwandten Formen. Der Typus der blattförmigen, dichten Stöcke ist durch *Phillipsastraea*, *Thamnastraea*, *Cosmoseris* durch die Formationsreihe vertreten, diejenige der kleinen dichten Stöcke durch *Plasmopora*, *Heliopora*, *Astrocoenia*, *Actinacis*, *Stylophora*, *Porites*.

Die hochstrebenden ästigen Typen repräsentieren nacheinander die Calamophyllien nebst Verwandten in Trias und Jura, die Dendrophyllien in der Kreide (Faxekalk)

und die seit dem mittleren Tertiär üppig sich entfaltenden Madreporiden. Im Paläozoikum fehlt dieser Formenkreis, höchstens daß einige Pachyporen des Devons ihm nahekommen.

Die lockeren, ästigen Riffkorallen liefern im Paläozoikum die Cyathophyllen aus den Sippen des *C. quadrigeminum* und *C. caespitosum*, in Trias und Jura die Thecosmilien und Calamophyllien, in der Kreide die Dendrophyllien und rezent die Madreporiden. Röhrengenerationen, welche von Zeit zu Zeit durch horizontale Kalkblätter verbunden sind, wodurch der Stock gefestigt wird, besitzen *Syringophyllum*, *Galaxea*, *Heterocoenia provincialis* aus dem Senon der Provence und die rezente *Tubipora*, welche genetisch gewiß nicht zusammenhängen, aber in den Riffen die gleiche Rolle spielen.

Man darf bei den Hydrozoen an *Dictyonema*, welche weithin den Meeresboden des Cambrium überzog und an die rezenten Sertularien und Campanularien als homologe Gebilde denken, ferner an die knollenförmigen, sich im Mesozoikum der Tethys ablösenden Gattungen *Heterasteridium*, *Ellipsactinia*, *Sphaeractinia*, *Loftusia* und *Parkeria*, drittens auf die im Paläozoikum sich vertretenden Angehörigen der Stromatoporidae mit ihren allmählich im Mesozoikum aussterbenden dürftigen Nachkommen (*Actinostromaria* im Cenoman).

Bei den Echinodermen begegnen wir wenigen Beispielen für unsere Zwecke. Man mag die Gesamtheit der paläozoischen Crinoiden denen der mesozoischen Ära gegenüberstellen, in die Einzelheiten ist nicht einzudringen. Ebenso vertreten die paläozoischen *Melonites* und *Archaeocidaris* zweifellos die jüngeren Echiniden und Cidariten. Aber das ist so ziemlich alles; denn einerseits fanden Cystideen und Blastoiden keinen Ersatz, andererseits leben die Seesterne, Holothurien seit ältester Zeit unverändert fort, und die meisten Seeigelfamilien existieren ebenso seit der Juraformation. Anführen ließe sich, daß die jurassischen und unterkretazischen *Clypeus*, *Pygaster*, *Pygurus* in den an Nährstoffen reichen Oolithsanden und Strandsedimenten ebenso saßen, wie im Tertiär und in der Gegenwart die flachen Clypeasteriden (*Scutella*, *Encope* usw.). Nach Lebensweise und Gestalt darf man auch wohl *Collyrites*, *Pygaulus*, *Pyrina* und manche tertiären Echinolampiden zusammenordnen, sowie selbstverständlich die kretazischen *Micraster* und die känozoischen Spatangen oder *Nucleolites* im Jura und

*Toxaster* in Unterkreide. So große Formen wie *Pileus* im Malm, *Holasteropsis* aus dem Turon, *Conoclypeus* aus dem Ober-Eocän und *Clypeaster* im Neogen lösen sich ebenfalls serienartig ab.

Auch die Brachiopoden erwiesen sich untereinander für unsern Zweck wenig günstig. *Lingula*, *Obolus*, *Crania* leben im gleichen Medium und bei gleicher Fazies seit dem Cambrium, *Terebratuliden* und *Rhynchonellen* nur wenig kürzer; alle anderen Familien sind ausgestorben und durch neue Brachiopoden nicht ersetzt worden. Wenn man etwa nach solcher Ablösung suchen will, mag man sagen, daß die Spiriferiden durch die Rhynchonellen, die Pentameren durch die kugeligen Terebrateln vertreten worden sind. Für die flachen Strophomeniden, die Productiden u. a. haben wir jedoch keinerlei Ersatz, eine Erscheinung, welche uns später nochmals beschäftigen soll.

Nunmehr gelangen wir zu den Bivalven unter den Mollusken, wo die Belege wieder klarer und eindeutiger sind. Niemand wird bezweifeln, daß die Modiolopsiden den eigentlichen *Modiola*-Formen den Platz räumten, daß die paläozoischen Aviculiden, vor allem *Pterinea* und *Aviculopecten* den *Perna*- und *Avicula*-Arten seit der Trias den gleichen Wohnraum abtraten und desgleichen die Grammysien den rasch aufblühenden Myen. Unter den letztgenannten ist sehr deutlich die Ersetzung der jurassischen Gattung *Goniomya* durch die recht ähnlich gestaltete *Ptychomya* in der Kreide. Im Brackwasser lösen sich *Anthracosia* und *Anoplophora* nebst ihren jeweiligen Verwandten ab, ja man könnte auch *Anatina* hinzunehmen, welche in schwaches Salzwasser hinausgeht. Die Aucellen und Inoceramen bestehen in der Jurazeit nebeneinander, aber die einen in dem russisch-sibirischen Becken, die anderen in der ostasiatischen Tethys. Beide stoßen abwechselnd vom Lias an in das europäische Meer vor, bis seit dem Cenoman die Inoceramen Alleinherrscher werden und selbst in der osteuropäischen Kreide die anderen vertreten. Die jurassischen Tancredien werden durch *Tellina* und *Donax* verdrängt. Die dickschaligen liasischen Cardinien haben in Verbreitung und Vergesellschaftung die Trigonien als Nachfolger und diese wieder die tertiären Crassatellen. Oft nehmen wohl mit der Lebensweise einzelne Spezies anderer Gattungen fremde Formen an, z. B. die Trigonien die Gestalt und Skulptur der Goniomyen, der Crassatellen, Cardinien, Cardien und sogar die Skulptur von Austern,

ferner wird *Gervillia* im Malm Solen-artig, der dänische Kreide-*Inoceramus* erhält Umriß und Querstreifen wie *Pholadomya*, deren Stelle *Inoceramus* überhaupt zu erobern sucht, weil jenes Geschlecht seit dem Cenoman in deutlichem Rückgange sich befindet. In den Binnengewässern des pontischen Meeres haben wir aufgeblasene dickschalige Cardier an Stelle von großen Arciden und flache, breite an Stelle von Tellinen und Astarten, so daß gewisse allgemeine Formen des Habitus gleichsam stabil sind, gleichgültig, welche Tiere ihre Träger sind. Am leichtesten schmiegen sich so junge lebenskräftige Gattungen (*Cardium*, einst *Trigonia* und *Pholadomya*) dem Milieu an. — Umgekehrt ersetzen ganze Gruppen neuer Familien ältere. Ich denke an die Limen der Trias und des Jura, die vielleicht die paläozoischen Genera *Puella*, *Panenca*, *Dualina*, *Dalila* in der Gesamtfauna ablösen, ferner an die Myaciten und die dafür eintretenden *Mactra*, *Tellina*, *Mya*, an *Pholadomya* und *Panopaea*, ja noch weiter greifend an die Cardien und Veneriden, welche die Trigonien, Pachy- und Cypricardien des Mesozoikums in den Schelfmeeren verdrängen und zwar im wahren Sinne des Wortes. Den gleichen Platz, nämlich auf Riffen am Rande der Tethys, nahmen nacheinander ein die Megalodonten, Dicerocardien, Diceraten, Requienien nebst Monopleuren, Capriniden und Hippuriten, und heute leben *Hippopus*, *Tridacna* ebenso.

Auch die Schnecken sind, was schon im Anfang geäußert wurde, für die hier gestellte Aufgabe brauchbar. Es drängen sich gewissermaßen gleich die langgestreckten Murchisonien, Chemnitzien, Loxonemen, Nerinäen und Mitren als homologe Gebilde auf, zweitens Actaeoninen Actaeonellen und Coniden, drittens *Naticopsis*, *Naticella* und *Natica*, viertens *Purpuroiden* und *Strombus*, fünftens die mannigfaltigen *Trochus*- und *Turbo*-artigen Pleurotomarien des Paläozoikums und der alpinen Trias im Verhältnis zu den beiden genannten, sie ablösenden jüngeren Schneckenfamilien. Falls man das Schlitzband nicht sieht, sind viele Arten und Gattungen nicht von *Turbo*, *Trochus* oder manchen Delphinuliden zu trennen, gerade so wie Pleurotomen von Fusiden, sobald die Mündung unvollständig ist. Im Brack- und Süßwasser haben wir statt der mannigfaltigen Cerithien seit der Kreide die ebenso formenreichen Melanien und in marinen triado-jurassischen Sedimenten statt der damals noch klein und kümmerlich aussehenden Cerithien die Pseudomelanien. Im Süßwasser leben *Paludina*,

auf dem Lande dafür *Cyclostoma* und in der See *Litorina* als gleichwertige Gattungen. Die Gruppe der Capuliden zeigt in den paläozoischen Schichten alle Übergänge von *Platyceras* zu *Orthonychia*, in jüngeren Bildungen von *Galerus* (*Calyptraea*) bis zu *Capulus* und *Crepidula*. Außerdem sei auf die im ersten Kapitel genannten Beispiele verwiesen.

So zahlreich die fossilen Cephalopoden mit Ammonoiden und Belemnoiden vorkommen, so schwer ist es, bei dem Fehlen aller Tiere und der bedauerlichen Unklarheit über ihre Lebensweise in der Frage des Vikariierens zu sicheren Schlüssen zu gelangen. Wir dürfen uns nur an einige allgemeine paläontologische Tatsachen halten, wie die, daß die Nautiloiden seit dem Jura gegen die Ammoniten zurücktreten, zweitens, daß die Goniatiten durch die Ceratiten und echten Ammoniten ersetzt, daß ferner die Belemniten durch die Sepien abgelöst werden. Auffallend ist, daß die hochentwickelten Nautiloiden ebenso wie die Ammoniten von glatten Gehäusen zu stark berippten, ja knotigen und von normal aufgerollten zu Nebenformen übergehen; es macht den Eindruck, als ob beide Ordnungen je für sich, aber zu verschiedenen Zeiten eine neue, gleiche Lebensweise begonnen hätten, dem sich die Form des Tieres hätte anpassen müssen. Auch die Ceratitenlobierung der Buchiceraten und die orthocerate Gestalt der Baculiten wäre aufzufassen als mißglücktes Bestreben in der oberen Kreide die Lebensweise erloschener Formen wieder aufzunehmen, also diese im damaligen Haushalt des Meeres zu vertreten. Es ist weiter bemerkenswert, wie manche triadischen Ammonitengenera Typen gleichsam vorwegnehmen, welche erst in der Jurazeit zu voller Blüte gelangten durch die rasche Entwicklung neuer Stämme, ja ein gutes Exempel liefert *Choristoceras* des Rhäts im Vergleich zu *Crioceras* in der Unterkreide. Dies wiederholt sich allerdings mit umgekehrter Stellung der Blüte bei den Arieten des Lias und *Mortoniceras* in der oberen Kreide. Durch einzelne Formationen gehen gewisse Typen durch z. B. *Coeloceras* — *Stephanoceras* — *Reineckia*, ferner *Schlotheimia* — *Parkinsonia* — *Perisphinctes*, drittens *Oxyntoceras*, *Amaltheus* — *Cardioceras* und *Schlönbachia*, oft sogar mit gleicher Ausbildung von Nebenformen mit stärker involuten oder knotigen Gehäusen. Die Auflösung der Rippen in zahlreiche Knoten ist die gleiche bei *Trachyceras* der Obertrias und *Douvilleiceras* der Mittelkreide. Sind die beiden

jüngeren mesozoischen Formationen dadurch enger verbunden, so die Trias mit dem Paläozoikum; denn Clymenien oder Prolecaniten sind äußerlich den *Monophyllites* gleich, wie *Arcestes*, *Cladiscites*, *Ioannites* den involuten Goniatiten durch Aufrollungsart und Mangel an gröberer Skulptur. — Wir wissen leider nicht, welche Bedeutung das Gehäuse der Ammoniten und dessen Skulptur für das Tier besaß. Entweder haben wir es mit einer enormen Variation zu tun an einem gleichgültigen Organ, oder es erfuhr auch die Schale durch Schwimmen, Kriechen, Feinde usw. eine bestimmte Umbildung. Obwohl ich in diesem Falle keinen Beweis dafür zu erbringen im Stande bin, hege ich die letztgenannte Ansicht, weil die Natur immer zweckmäßig arbeitet. Deshalb halte ich auch bei den verschiedenen Ammoniten gleiche Schalenskuulptur für den Ausdruck gleicher, uns aber unbekannter Funktionen und habe deshalb trotz der Schwierigkeiten die Cephalopoden an dieser Stelle besprochen. Ob man nun die gerade gestreckten Orthoceren des Silurs und Devons als den mesozoischen Belemniten homolog ansehen will, ist aber die Frage. Phylogenetisch sind sie verknüpft und lösen sich auch zeitlich ab. Dagegen will mir die Lebensweise doch recht verschieden dünken. Bei den zweifellos frei schwimmenden Belemniten lag das schwere Rostrum hinten, bei den Orthoceren aber der durch die Luftkammern leichtere Teil, der also stets Auftrieb hatte, so daß eher auf ein Kriechen an Meeresboden und eine ruckweise Platzänderung als auf ein wirkliches Schwimmen geschlossen werden darf.

Die folgende Klasse der Crustaceen läßt die seit dem Mesozoikum häufigen, in und auf dem Schlamm des Meeresbodens hausenden Isopoden als Ersatz für die ausgestorbenen Trilobiten auffassen; ebenso kann man die paläozoischen Ceratiocariden mit den seit der Jurazeit vorhandenen Garneelen in solche Verbindung bringen. Wie heute die Brachyuren über den Boden hinlaufen oder die langschwänzigen Krebse schwimmen, stelzten und ruderten einst die Eurypteriden und Pterygoten, knackten und zerspalteten, was ihnen vors Maul kam. Sie vereinigten noch die verschiedenen, später schärfer getrennten Bewegungsarten, aber es kommen ausgesprochene Scheren bei ihnen vor und auch der Schwanzstachel zeigt gelegentlich Verbreiterung, was auf Schlagen des Wassers, also ein ruckweises Schwimmen, hinweist.

Bei den Insekten dürfen wir unbedenklich annehmen, daß die vielen paläo-mesozoischen Blattinen nicht nur unsere

heutigen Zikaden und Blattwanzen, sondern auch andere Gruppen, z. B. Fliegen und Blattkäfer, in Aufenthalt, Nahrungsaufnahme und Lebensweise überhaupt vertreten; außerdem kann man an gesellig lebende Tiere, wie Ameisen und Termiten, denken, weil deren zahlreiche Reste (Hunderte von abgeworfenen Flügeln nach dem Hochzeitsfluge) am meisten Aussicht haben, in Tümpel verweht oder abgeschwemmt und damit erhalten zu werden.

Die Wirbeltiere wurden in der hier behandelten Richtung schon oft betrachtet und gruppiert, so daß ich mich auf Weniges beschränken darf. Bei den Fischen ist vor allem der generelle Wechsel von Ganoiden zu Teleostieren zu nennen, im Speziellen die Reihe der paläozoischen Crossopterygier und der späteren *Ceratodus* nebst den rezenten Dipnoern. Ferner darf man die Paläonisciden wohl als die Salmen des jüngeren Paläozoikums und die Semionoten und Lepidotusarten als die Cyprinoiden der Trias- und Liaszeit bezeichnen. *Platysomus*, *Dapedius* und *Gyrodus* entsprechen den hohen schmalen Fischen mit Papageischnäbeln, wie wir sie unter den Acanthopterygiern seit dem Eocän bis zur Gegenwart beobachten. *Aspidorhynchus* und *Pachycormus* sind hechtartige, *Caturus* dorschartige Tiere, die vielen kleinen *Pholidophorus*-Arten gleichsam Sprotten gewesen und deshalb den mit vorkommenden *Leptolepis* äußerlich recht ähnlich. In den Süßwasserschichten des Oldred finden sich die Panzerfische, freilich ohne auf dies Medium beschränkt zu sein; es liegt nahe, wie es STEINMANN tat, die südamerikanischen Panzerwelse als Homologa anzusehen, wozu als Bindeglied die mächtigen alttertiären ägyptischen Gattungen sich hinzugesellen. Aber im Mesozoikum fehlen bisher Vertreter. Auffallend ist bei den Siluriden der oft flache und verbreiterte Kopf mit der langen Mundspalte auf der Unterseite sowie das Auftreten von Flossenstacheln. Einen anderen immer wiederkehrenden Typus geben uns die langen schmalen Tiere mit spitzem Kopf und verlängerter Schnauze an, als deren Vertreter *Saurichthys* in der Trias, *Rhinellus* in der Kreide, *Belone* in der Gegenwart dienen können. Nach ABEL waren Flugfische in den verschiedenen Zeiten des Mesozoikums, z. B. *Thoracopterus*, in der oberen Trias auch unter den Ganoiden vorhanden, wie unter den Teleostiern der Jetztzeit.

Von den Amphibien ist bei der mangelhaften Kenntnis dieser Tiere wenig zu sagen, denn die großen Tiere scheiden aus, weil sie chronologisch die Reptilien ersetzen. Daß

*Protriton* und Genossen den Salamandern in allem gleich waren und in der Permfauna deren Stelle einnahmen, ist ja unbezweifelbar.

Bei den Reptilien ist die Entwicklung so mannigfaltig und so divergent, daß Beispiele nicht gerade in großer Auswahl vorliegen. Das bekannteste ist die Verdrängung der Ichthyosaurier und Plesiosaurier durch die Pythonomorphen in der oberen Kreide, denen gelang, was im Malm die Geosaurier vergebens versuchten und daran selbst zugrunde gingen. Ein anderes sind die triadischen Placodontier, deren Einwandern von Land in die See in der oberen Juraformation von den Schildkröten mit Erfolg wiederholt wird. Im Perm und bis in die Kreide spielten die Sphenodontiden mit *Palaeohatteria*, *Homoeosaurus* usw. die Rolle unserer heutigen Lacertilien und Ophidier und die ältesten plumpen Theromorphen, wie *Pareiasaurus* diejenige der ihnen folgenden Crocodilier oder Dinosaurier.

Von den Vögeln wissen wir zu wenig; man hat *Archaeopteryx*, der am Meeresufer den trockengelegten Schlamm absuchte, mit Krähen, die kretazischen *Ichthyornis* mit den heutigen Tauben und *Hesperornis* mit *Didus* oder entfernter mit den Pinguinen verglichen.

Bei den Säugetieren mag nochmals auf die parallele Spezialisierung der Marsupialia und Mammalia hingewiesen sein, im einzelnen sei auf die Dinocerata und Titanotherien aufmerksam gemacht, welche im älteren Tertiär regional die Rhinoceroten und Elefantentypen vorwegnehmen, auf das gleiche Verhältnis von *Oreodon* zu den Suiden und bei näherer Verwandtschaft von den Zeuglodonten zu den echten Cetaceen. Ob wir die mitteltertiären Anthropomorphen dem diluvialen *Homo* in den Faunen äquivalent betrachten dürfen, ist noch nicht sicher.

Nach diesem kurzen Überblick über die Vertretungen der Angehörigen gleicher Stämme und Klassen im Laufe der geologischen Zeitalter wenden wir uns der zweiten interessanten Gruppe des Vikariierens zu, in welcher ganz verschieden gebaute Organismen sich ablösen, ohne daß irgendwelche mittel- oder unmittelbare Verwandtschaft oder Abstammung dabei in Frage kommt. Die neuen Formen nehmen wirklich erobend den Platz der älteren ein, sei es, daß diese ausstarben oder nach einem Kampfe den anderen Raum zu geben gezwungen wurden und dann teils verschwanden, teils erheblich zurückgedrängt

wurden. Die fortschreitende Anpassung modelt die jüngeren Gruppen so um, daß sie den älteren in vielen Äußerlichkeiten ähnlich werden. Man nannte diesen Vorgang bisher *Konvergenz*, und zwar biologische Konvergenz. KLÄHN hat dafür den Ausdruck „Isophänie“ vorgeschlagen, die jedoch keineswegs mit der ersten identisch ist.

An der Spitze dieser Art von Vertretungen mögen die krustenartigen, im flachen Wasser auf fester Unterlage einst wuchernden Stromatoporidae zusammen mit den ihnen ähnlichen Hydrozoen stehen. Sie gehen mit dem Mesozoikum endgültig zugrunde und werden im Känozoikum in stets steigendem Maße von den Lithothamnien ersetzt, so daß die heutigen Korallenriffe genau so von diesen Kalkkrusten durchzogen und verfestigt werden, wie früher von den Stromatoporen die paläozoischen. Es handelt sich hierbei um aufgewachsene Organismen, und deshalb möge bei solchen zunächst geblieben sein. Wie im Meere früher die Hydrozoen (*Ellipsactinia*, *Parkeria* usw.) und rezent *Hydractinia* andere Gegenstände überwucherten, so tun es im Känozoikum im Meeresbereich *Lithothamnium* und im Süßwasser die kalkabsondernden Algen. Jeweils haben nacheinander diese Organismen so geblüht, daß sie zu Gesteinsbildnern werden konnten, aber niemals zusammen, sondern sich ablösend. Auf den Riffen der alpinen Trias werden die kleinästigen Tetrakorallen ersetzt durch die vertizillaten Siphoneen, die alles überwuchern und schließlich fast vorherrschend die Dolomitklötze erzeugen. Sie werden später in ihrer Funktion einmal durch die jüngeren ästigen Florideen, vor allem aber von Bryozoen und Milleporiden an denselben Stellen nach Wohnraum und Zeit abgelöst. Zu Millionen bedecken als Rasen die „Fucoiden“ den Meeresboden. Obwohl wir nicht genau wissen, was sie eigentlich waren, dürfen wir doch sagen, daß heute die Kalkspongien, die Alcyonarien und Actinien oder die derben Tange an ihren Plätzen hausen. — Als runde Körper saßen auf mergeligem Untergrunde im Silur die *Cyclocrinus*, *Coelosphaeridium*, *Mastopora* und sie ablösend bis in das Karbon die Monticuliporen, später die ebenso gestalteten, feinporigen Bryozoen aus der Gruppe der Cerioporen sowie die Kalkspongien vom Habitus der *Stellispongia* und *Porosphaera* von Trias bis Oberkreide, im Malm auch *Goniolina*.

Es ist bemerkenswert, daß z. B. in den devonischen Haliseritesschiefern, wo also Tange vorwalten, keine Crinoiden

den auftreten, daß ebenso in den Posidonienschiefern des Lias  $\epsilon$  mit den vielen *Chondrites bollensis* und *Phymatoderma* nur treibende Pentacriten (Medusenhaupt) gefunden sind. Auch die Graptolithen- und Dictyonemaschiefer des Silurs führen kaum Crinoiden, entweder weil es damals keine oder sehr wenig flottierende Formen gab oder weil festsitzende Hydrozoenrasen diese Echinodermen nicht zwischen sich aufkommen ließen.

Eine andere Reihe bilden becherförmige Einzelkorallen des Paläozoikums, bei deren Rückgang sich die Coralliopsiden unter den Brachiopoden auf die leer gewordenen Stellen setzen und den bestimmten Typus erwerben. Als im oberen Jura auch die großen Becher- oder Säulenkorallen weniger werden, erobern erst die zylindrischen Kieselspongien, dann die Monopleuren und Rudisten in der unteren Kreide diese Meeresregionen; in der Jetztzeit sitzen dort die Actinien und Ascidien, welche übrigens den ausgedehntesten Verbreitungsbezirk von allen diesen Gruppen, nämlich sogar bis in die Tiefsee, haben. Die Rudisten und Kieselschwämme als Konkurrenten trennen sich sehr bald, da die ersten mehr die harten Sedimente der Flachsee, die zweiten die weicheren Gründe vor allem der tieferen See bevorzugen, also ebenfalls nach kurzem gemeinsamen Auftreten, vikariierend in verschiedenen Regionen sitzen. Hingedeutet sei auf die trichterförmigen *Dictyonema* des Oberkambrium, die ebenso gestalteten Kolonien der permokarbonischen Fenestellen und auf die jung-mesozoischen Reteporen.

Ähnlich ergeht es mit Crinoiden und Serpeln; denn anfangs herrschen im flachen Wasser und auf den Riffen die Crinoiden im weitesten Umfange allein, im Mesozoikum sitzen auf den Schwamm- und Korallenrasen in Menge die Würmer mit den allein noch erhaltenen echten Haarsternen, im Mesozoikum nur noch die Serpulinen, d. h. sessile Würmer, aber schon mit den Vermetiden in Menge untermischt, während die freigewordenen Comatuliden auf ihnen, nicht mehr neben ihnen sich aufhalten. Höchstens in der Tiefsee hat sich der frühere Zustand erhalten, der seit dem Oberen Malm in den Flachmeeren zu verschwinden begann.

Aufgewachsene Brachiopoden, wie *Productus* und *Davidsonia* oder *Crania*, werden abgelöst im Mesozoikum von *Spondylus*, der sich ebenfalls mit Schalenstacheln befestigt, ferner sind gerade so, wie die *Davidsonia* im Devon auf

derben Körpern aufsitzt, in der Schreiekreide junge Spondyliden und Dimyiden auf Seeigeln flächenförmig aufgewachsen oder überhaupt oft die jungen Austern. In dichten Trauben hingen die paläozoischen Brachiopoden in mäßig tiefem Wasser an Steinen oder waren mit den Stielen im Mergel eingegraben; dasselbe Bild liefern im Mesozoikum und Neuzeit die Mytiliden, welche sich mit Byssusfäden anspinnen oder den weichen Boden durchspinnen. In Trias und Jura spielt sich der Kampf ab, in welchem die Brachiopoden unterliegen. Im Tertiär ziehen sich die letzten in die Sandregionen (Terebratelsande) zurück, wobei ihnen die Mytiliden nicht so leicht folgen konnten, aber das Schicksal scheint für die Zukunft besiegelt. Auch haben sich die Mytiliden schon Brack- und Süßwasser mit *Congerina* und *Dreissensia* erobert. — Unter den Serpulinen wird heute derselbe Streit zwischen den älteren Röhrenwürmern und den Vermetiden ausgefochten; denn diese sind eine jüngere, erst seit der Oberkreide auftretende Erscheinung, während die Serpuliden seit der Jurazeit in reichem Maße als Inkrustationen innerhalb der Ebbe- und Flutgrenze, sowie auf Riffen nachweisbar sind und umgekehrt bisweilen das Aussehen von Schneckenhäusern annehmen (*Serp. spiruläa*). Vielleicht darf man in solchem Sinne auch Conularien und Dentalien vergleichen; das Aufblühen der Dentalien erfolgt, sobald diese und andere bodenständige Pteropoden den Höhepunkt überschritten hatten. Ähnliches gilt von den planktonischen Tentaculiten und den Pteropoden, wobei leider im Mesozoikum eine große Lücke klafft. — Bei den Ammoniten und Belemniten sind wir wieder nicht in der Lage, bestimmte, einigermaßen wahrscheinliche Lebensweisen aufzuführen. Für meine Person habe ich mir gedacht, daß die auf dem Boden kriechenden Ammonitengattungen vom Devon bis zur Kreide etwa die Decapodenkrebse ersetzen, indem sie die Gassenkehrer des Meeres waren, alles Aas beseitigten und von jeder irgendwie zugänglichen organischen Substanz lebten. MARTIN SCHMIDT ist freilich anderer Meinung und läßt die Ammoniten vom Plankton leben. Sicher ist, daß die harten Kiefer ihnen fehlten, so daß sie auf weiches Futter angewiesen waren, an dem es ja bei sehr vielen toten Tieren und bei Pflanzen nicht fehlte. Die in Jura und Kreide so zahlreichen Belemniten mögen es unseren heutigen Teleostiern, d. h. den gutschwimmenden Fischen, in der Lebensweise gleich getan haben. Sobald

die Krebse sich rasch entwickelten und die Fische in zunehmendem Maße alle Teile des Meeres bevölkerten, war es mit diesen beiden Cephalopodenordnungen zu Ende, weil die neuen Gruppen viel gewandter sind und auch den älteren Formen mit Scheeren und kräftigem Gebiß wohl zu Leibe gehen konnten. Dadurch würde das Aussterben jener Cephalopoden gerade seit der mittleren Kreide etwas erklärlich werden. Vorher machen jedoch die Ammoniten mit ihren Nebenformen (*Turrilites* usw.) noch den vergeblichen Versuch, es mit den Schnecken aufzunehmen, sogar festgewachsene Formen hervorzubringen, was aber rasch mißlingt.

Damit sind wir schon langsam zu den freischwimmenden Typen gelangt und haben unter diesen die Graptolithen zu nennen im Vergleich zu den Siphonophoren. Beide sind an Schwimmblasen aufgehängte Kolonien mit starker Differenzierung der Individuen und treiben schwarmweise mit Quallen durch die offene See des Silurs wie der Gegenwart. — Frei sind vor allem die Vertebraten, und bei diesen zeigen sich ja nun bekanntermaßen die weitgehendsten paläobiologischen Vertretungen mit Konvergenzen im Habitus.

In den bituminösen permischen Schlammen lebte *Dolichosoma* nach Art der aalartigen Fische. Die großen Labyrinthodonten des Permokarbons und der Trias lagen am Rande der Sümpfe und am Meeresufer wie heute die Krokodilier, von denen sie direkt in der Zeitfolge abgelöst wurden. Die Ichthyosaurier besitzen den Delphinhabitus und wohl auch deren Lebensweise bis sogar zum Gebären lebendiger Jungen. Umgekehrt verschwinden die Sauropterygier, sobald die Pythonomorphen aufkommen. Ob für die letzten die Zeuglodonten und später die Phyteteriden als die in der tertiären Fauna platzhaltenden Formen anzusehen sind, wäre möglich. Die großen Landschildkröten, welche bis zur Trias zurückreichen, erhielten in den Gürteltieren zeitweilig und regional ihre Konkurrenten. Die Dinosaurier erinnern in Größe, Plumpeheit und Lebensweise an die Megatherien und Mylodonten, wenn wir an *Ignanodon* und seine Vorfahren denken. Andererseits ist mit *Triceratops* der Boviden-Rhinocerotstypus, mit den afrikanischen *Brachiosaurus* der Giraffentypus in der Kreide vorhanden. Die im Wasser lebenden, von Pflanzen sich nährenden Trachodonten ließen sich etwa mit den Sirenen vergleichen und stehen zu den

übrigen pflanzenfressenden Dinosauriern ähnlich wie die Sirenen zu den Huftieren. Unterschiede sind natürlich eine Menge zwischen den genannten Gruppen; hier kommt es nur darauf an, daß sie in den Zeiten vikariieren, und dies darf man wohl behaupten. Deshalb gehören hier Pterosaurier, Vögel und Fledermäuse als die entsprechenden dem Luftleben angepaßten Tiere zusammen, und daß die Vögel die Flugeidechsen verdrängen, ist unbezweifelbar, ebenso daß die so überaus anpassungsfähigen Vögel — man denke nur an die zahllosen Meeres- und Wasservögel — vorläufig die Fledermäuse auf einer mäßigen Entfaltung festhalten.

Fügen wir nun noch etwas von Pflanzen an. Die heutigen mit ihren Blättern auf der Wasseroberfläche schwimmenden Potamogeton, Wasserrosen u. a. m., hatten nach mancher Paläobotaniker Ansicht in dieser Vegetationsform Vorläufer in den karbonischen Sphenophyllen, ferner besitzen die rankenden Lianen, welche wir seit dem Alttertiär kennen, solche in kletternden Formen der Cycadofilices. Die Gestalt, Verbreitung und Vegetationsart sind dieselben bei den Baumfarne des Karbons und Mesozoikums, den Cycadeen des mittleren Zeitalters und den Palmen der Neuzeit. Die Lepidophyten des Paläozoikums werden durch die Koniferen ersetzt, ja direkt verdrängt.

Aber noch ein ganz anderer Kampf um den Platz ist von Pflanzen wahrscheinlich ausgetragen, der zwischen Meeresalgen und Crinoiden. Es ist sehr wohl möglich, daß die derben, weite Rasen bildenden Algen erst im Laufe der geologischen Perioden zu ihrer heutigen Entwicklung gelangten. Viele von ihnen sind so derb, daß wir eigentlich mehr Reste finden sollten, als es wirklich der Fall ist. Ferner ist ja klar, daß dort, wo die Cystideen, Blastoiden und Crinoiden den Meeresboden dicht bedeckten, für Algenteppiche kein Platz war. In dem germanischen Muschelkalk z. B. sind Quadratmeilen mit *Encrinus* besetzt gewesen, ebenso im marinen nordamerikanischen, belgischen Unterkarbon, im Silur mit Cystideen und Crinoiden. Umgekehrt ist auffallend, daß wir in der alpinen Trias so wenig Crinoidenkalken begegnen; in den Riffen der Gyroporellen und Diploporen fehlen sie mitunter ganz oder bleiben, falls sie auftreten, untergeordnet (Mte. Salvatore bei Lugano), während andererseits diese Pflanzen es in dem Binnenmeere zu keiner Blüte bringen. Im Mesozoikum beobachten wir diese Echinodermen noch zahlreich

an Riffen aller Art und in flachen Küstengewässern (Echinodermenbrekzien des Lias und Doggers). Dann aber werden sie entweder freischwimmend oder sie wandern in die tiefen Wasser ab, d. h. sie erheben sich über die mehr und mehr von den Algen besetzten Flächen und sitzen auf den Pflanzen oder sie erhalten sich in den Meeresregionen, wo durch Mangel an Licht die Konkurrenten nicht zu gedeihen vermochten. Mit den Schwämmen mag ein analoger Prozeß sich abgespielt haben, so daß auch die Kieselspongien in die Tiefe abgeschoben wurden. Spongien und Crinoiden kommen zusammen in dem Malm noch reichlich innerhalb der flachen Gewässer vor, sind in der Schreibkreide schon beide deutlich der tieferen Zone angehörig und jetzt vorzugsweise in ganz tiefen Regionen vorhanden. Wo heute Laminarien und Fucaceen wachsen, war einst die Hauptblüte der beiden genannten Tiergruppen. Nehmen wir das allererste Beispiel der Stromatoporen und Lithothamnien hinzu, so darf man vielleicht auch von einem Eroberungszuge der Meeresalgen sprechen.

Falls wir nun noch einen Schritt weitergehen und die Bereiche der verschiedenen Medien ins Auge fassen, so sieht man einen gewissen Streit zwischen Ostracoden und Foraminiferen. Anfangs im Silur (Primitien-, Beyrichien-, Leperditienkalke) herrschen nur jene und erreichen in den devonischen Cypridinenschiefern eine weite Verbreitung und mächtige Entfaltung. Vom Unterkarbon an setzen die hartschaligen Foraminiferen ein und mit der Alleinherrschaft der Entomostraken ist es vorbei. Sie gehen zwar keineswegs zugrunde, aber gesteinsbildend sind sie später nur noch unter bestimmten Bedingungen, nämlich in den Binnenmeeren der Trias (Bairdienschichten Württembergs und Frankens im Muschelkalk und Keuper) und im Brackwasser vom Malm an (Cypristone des Purbeck und Wealden), sowie schließlich im Süßwasser vieler mitteleuropäischer Tertiärbecken. Gerade wie die Ostracoden vorübergehend Riesenformen mit *Isochilina* und Verwandten hervorbrachten, haben die anderen solche mit *Alveolina*, *Nummulites*, *Orbitoides*; außerdem gibt es in beiden Gruppen mehr bodenständige, schwer bewegliche und planktonische leichtere Formen mit dünner Schale, welche letzte dann in der Kreide zusammen vorkommen und im rezenten Globigerinenschlamme vereinigt sind.

Die Lebensbedingungen der großen Foraminiferen und Ostracoden versuchen in der mittleren und oberen Kreide

vielleicht die kleinen Terebratulinen unter den Brachiopoden zu erlangen. Es gibt noch heute solche, die mit stark aufgelöstem, zerfasertem Fuße planktonisch existieren. Dadurch würde sich die Zahl dieser winzigen Terebratulinen in der Schreibkreide erklären. Dieser Versuch fällt gerade in eine Zeit, wo es weder stattliche Ostracoden, noch Foraminiferen gab, so daß ich darin einen Versuch sehe, einen leeren Platz zu besetzen. Das baldige Aufkommen von Orbituliten, Nummuliten usw. ließ dies Unternehmen im großen und ganzen scheitern. Außer solchen alten, längst erledigten Kämpfen gibt es auch noch unausgetragene. Rivale um den Platz im Bereiche der Flut- und Ebbezone sind seit dem Tertiär die Balaniden, Mytiliden und Patellen. Dabei haben die beiden ersten durch ihre Anpassung an ganz schwachen Salzgehalt sich schon Strandgewässer, Aestuarien erobert und die Napfschnecken zurückgelassen; von den Muscheln ist *Dreissensia* ins Süßwasser gewandert und hat darin auch *Balanus* geschlagen.

Ein sehr wichtiges Moment bei der Raum- und Nahrungsausnützung ist die Größe der Organismen. Durch einige Exempel wird klar, um was es sich handelt. Auf den Riffen leben zahlreiche große Schnecken, welche die Oberfläche abweiden und auch in breitere Ritzen und Löcher hineinkriechen können. Die engen Spalten sind ihnen aber verschlossen; in diesen hausen dafür ebenso aussehende kleinere Formen und haben ihr Auskommen und Unterschlupf. In dichten Tangwäldern, in den Charenrasen und Torfmoosen sitzen zu Tausenden die Hydrobien und Rissoinen nebst allen möglichen kleinen Krebsen, angesponnenen Muscheln, aufgewachsenen Bryozoen, Polyphen usw. Alles ist klein und zierlich, da große Formen nicht Halt finden, in dem dichten Gewirr nicht durchkommen oder gar ersticken. Auch aus vergangenen Zeiten kennen wir derartiges, nämlich die Fauna des obersilurischen baltischen Beyrichienkalkes, die der oberdevonischen Cypriidenschiefer, der obertriadischen alpinen Cassianer Schichten, der Vilsener Brachiopodenkalke, gewisser Lager im süddeutschen Wellenkalk und mitteljurassischen Oolith. Was in diesen Fällen die Ursache der Kleinfauuna war, ist schwer zu ermitteln. — Neben Algen können auch Crinoiden, fest-sitzende Graptolithen wie die oberkambrischen Dictyonemen solche Dickichte bilden; im schwäbischen Malm  $\alpha$  und  $\gamma$  haben es sicher Schwämme getan, zwischen denen eine Mikrofauna von Brachiopoden, Crinoiden, Serpeln und

Mollusken gedieh, während daneben in der anderen Fazies lauter große Ammoniten, Pholadomyen und dicke Trigonien auftreten. Ganz typisch sind die kleinen *Collyrites* und *Magnozia* in der Transversariuszone der Birnensdorfer Schwammlagen (Lochenschichten) und die viel größeren sie vertretenden *Glypticus* und *Dysaster ellipticus* in dem gleichaltrigen Terrain à chailles. Die ersten enthalten die zierlichen *Eugeniocrinus* und zarte Pentacriniten, die letzten zahllose grobe *Apiocrinus* und stachelichte *Millericrinus*; dort finden sich nur kleine Einzelkorallen kümmerlich zwischen den Schwämmen angesiedelt, hier Korallenstöcke, welche die mit vorkommenden Stellispongien am Überwuchern hindern.

Oft spielt bei der Größenentwicklung die Natur des Sedimentes eine bestimmende Rolle. Man vergleiche die kleinen Schnecken und Muscheln des Septarientones mit den zum Teil großen und derben *Pectunculus obovatus*, *Ostrea callifera*, *Natica crassatina* des gleichzeitig abgesetzten Meeressandes. Seit uralten Zeiten sind die kleinen Taxodonten (*Leda*, *Nucula*) und *Astarte* nebst vielen kleinen Schnecken Bewohner der Tongründe und ersetzen auf solchen Meeresbodenflächen die reichere üppige Fauna des festeren Untergrundes. Sie werden ihrerseits wieder zeitlich wie regional abgelöst durch *Posidonia*, *Aucella*, kleine *Inoceramus*, *Pseudomonotis*, durch *Daonella* und *Halobia*, welche alle die Neigung haben, wenn sie irgendwo vorkommen, bei weitem vorzuherrschen oder gar ausschließlich die betreffende Bank zu erfüllen, was eben daran liegt, daß auf dem weichen Grunde schwere Tiere sich nicht anzusiedeln vermochten. Es sei ferner hingewiesen auf die Kleinheit der Trilobiten in manchen kambrischen und silurischen Schiefen (Agnostus-, Olenus-, Ceratopyge-, Trinucleus-Schiefer); alle größeren Krebse, Schnecken, Brachiopoden fehlen; kleine *Orthis*, *Oboliden*, *Bellerophon*ten, *Ostracoden* bilden eine ganz eigentümliche Fauna. In dieser Fazies vikariieren im Mesozoikum die eben genannten Zweischaler für die paläozoischen Trilobiten.

Dagegen bieten keinen sicheren Anhaltspunkt für solche Verhältnisse die immer wieder auftretenden kleinen verkiesten Ammoniten in Tonen und Mergeln. Diese sind oft eine sekundäre Erscheinung, eine Folge der Fossilisation, welche nur die innersten Kammern mit Schwefelkiele erfüllte und dadurch erhaltbar machte. Man sieht auch nicht ein, warum die mit dem Schweborgan der Luftkammern

versehene Gehäuse den weichen Boden zu Lebzeiten belasteten, so daß die Tiere klein bleiben mußten.

Auszuscheiden haben hier ferner alle diejenigen Faziesbildungen, welche ohne wesentliche Änderungen durch die Formationen hindurchgehen. Alle rein planktonisch organogenen Sedimente nach Art des Globigerinenschlammes enthalten meist nur Mikrofaunen und reichen fast un geändert von der oberen alpinen Trias über Tithon (Calpionnellakalke), Kreide (Seewenschichten) bis zur Gegenwart. Es ersetzen sich einzelne Foraminiferengattungen, aber sonst ist wenig Unterschied. Ebenso steht mit den echten Radiolarienhorizonten seit dem Cambrium.

In den mehr krümeligen, aber immer noch ziemlich weichen Mergelsedimenten, in denen die übermäßig dünnen Posidonien nicht gedeihen, weil wohl zuviel Feinde vorhanden waren, erscheinen an ihrer Stelle oft in gleich großer Zahl (Torulosustone, Parkinsonizone, Sequanmergel) die Astarten, welche wie jene dem Posidonienschiefer der ganzen Stufe den Namen des Astartien verschafften. Begleitete *Inoceramus dubius* die *Posidonia Bronni*, so ist *Astarte supracorallina* mit zahllosen *Zeillera Egena* vergesellschaftet. — In noch etwas festerem Gesteine sind dann die kleinen Austern mit größeren Terebrateln und kleinen Seeigeln heimisch, z. a. *Acuminata*-Mergel, *Knorri*-Tone des Dogger, die *Bruntrutana*- und *Virgula*-Mergel des oberen Malm. Im Lias, wo diese Austern noch fehlen, spielt *Plicatula spinosa* die gleiche Rolle, später nochmals mit kleineren Austern zusammen im Neocom *Plic. placunea*. Durch solche, der Sedimentart entsprechende Vertretung kommt die Mannigfaltigkeit der mesozoischen Bänke der Schelffazies zustande.

Besonders große Tiere, welche in der Regel auch derbe, schwere Schalen haben, treffen wir auf den Riffen. Vom englisch-belgischen Kohlenkalk an sehen wir diesen Typus im Esinokalk, im Malm, im Urgon, Gosauformation schließlich im Alttertiär des Mittelmeergebietes immer wieder kommen. Die Loxonemen, Murchisonien, Chemnitzien, Nerineen, Cerithien, die Naticiden aller Art, die Actaeonellen und Coniden, Purpuroiden und Strombiden, ferner *Megalodon*, *Dicerocardium*, *Diceras*, *Requienia* und die Hippuriten und tertiären Austern bilden eine in den Formen wechselnde, aber einheitliche Lebensgemeinschaft mit einem schwer definierbaren, trotzdem gleichartigen Ha-

bitus, in welchem eine gewisse Größe der Individuen eine Rolle spielt und die gegenseitige Ablösung bedingt.

Die durchschnittlich in ihrer Weise größten Dimensionen fast aller vorkommenden Formen beobachten wir in Mergel- und Sandschichten, wobei die ersten meistens krümelig-oolithisch, die anderen nicht zu fein sein müssen, obwohl es meistens gleichgültig bleibt, ob es Quarz-, Kalk-, Oolith-, Glaukonitsand ist. Beispiele seien die Oolithe von Bayeux, Humphriesi- oder Macrocephalus-Eisenoolithe, Murchisonaesandsteine, Quadersandstein, unterdevonische Grauwacken (Spiriferensandstein), Arietenkalke, Marnes à Ptérocères des Jura, Terrain à chailles, mittelsilurische Mergel Gotlands, Calceolaschichten der Eifel usw.

Ganz interessant ist, wann die einzelnen Formen-  
gruppen oder -klassen und Ordnungen in einzelnen ihre Maximalgröße erreichen und sich darin ablösen. Aus dem Meere seien genannt die mitteldevonischen Stringocephalen und die karbonischen Productiden, womit die Brachiopoden in dieser Dimensionskonkurrenz überhaupt nach oben abgefunden sind. Die Lamellibranchiaten haben ihre Blütezeit gruppenweise nacheinander, nämlich im Devon große Pterineen, in der Trias *Megalodon* und *Dicero-cardium*, im obersten Malm fußlange *Diceras*, in der oberen Kreide Capriniden und Hippuriten, im Tertiär die laugen und 20 Pfund wiegenden Austern, rezent *Tridacna*, die größte von allen. — Die Gastropoden erringen erst im Tertiär mit den *Cassis*, *Strombus*, *Cerithium* die stattlichsten Spezies, ja es ist merkwürdig, daß dies sogar so alte Familien wie die Pleurotomarien betrifft, da die rezente Art von allen bekannten die größte ist und nur in der Oberkreide Nebenbuhler hat. — Unter den Cephalopoden liegt der Größenpol einmal im Silur bei den Orthoceren, dann im Malm bei den eigentlichen Nautiliden, in der Kreide bei den Ammoniten, welche von allen dreien die riesigsten Dimensionen erreichen, die Tintenfische scheinen mit den Octopiden in der Gegenwart diesen Zustand zu besitzen. Bekannt sind aus dem Perm die  $\frac{3}{4}$  m spannenden Libellen; von den Krebsen sind die  $\frac{1}{2}$  m messenden *Megalaspis* des Untersilurs, die über 1 m langen *Pterygotus* des Oldred und die rezenten Seespinnen als aus dem Normalen herausfallend zu nennen. Dabei ist merkwürdig, daß im ganzen Mesozoikum die Gliedertiere alle gering im Wuchse bleiben. — Die Fische zeigen wenig ausgesprochene Riesenformen, weil es eigentlich immer unter

den Haien und Rochen stattliche Spezies gab und noch gibt; freilich scheinen solche gewaltigen Tiere wie die Carcharodonten erst nach dem Aussterben der Meeressäurier aufgekommen zu sein. Die Ganoiden haben vielleicht mit *Lepidotus maximus* und großen *Caturus* im Malm das Ziel erreicht, obwohl die genannten keineswegs etwas ganz besonderes sind und die Teleostier schon in der oberen Kreide die gleichen Maße erlangen (*Portheus molossus*) und rezente Störe oder Siluriden ihnen keineswegs nachstehen. — Die stattlichsten Amphibien gehören dem permo-triadischen Zeitabschnitte an und werden seit der Jurazeit nur noch durch kleine Typen vertreten. — Reptilien und Mammalier haben gemeinsam, daß in ihren Stämmen fast immer die Riesen nahe an dem Erlöschen auftreten und sich beides außerdem in den verschiedenen Medien, bisweilen gleichzeitig vollzieht. Man denke an die Meeressäurier der mittleren Kreide und an die terrestrischen Dinosaurier, ja an die Pteranodonten der Luftregion. Wir haben jetzt an den Walen, Elephanten, Giraffen ein treffliches Analogon, desgleichen in Australien bei den Beuteltieren mit *Diprotodon*, *Thylacoleo* und dem Riesenkänguruh. Auch die Riesenstraße darf man hier aufführen, deren Schicksal wie bei den heutigen großen Säugern der Mensch bestimmt hat. Krokodilier und Schildkröten von stattlichem Habitus hat es dauernd gegeben. Flugvögel und Schlangen haben als junge Gruppen wohl in der Gegenwart den Höhepunkt erreicht, einzelne Säugtierfamilien, wie die Hirsche, Rhinoceroten, Halbaffen, Edentaten im Diluvium gerade überschritten. Wenn die Vernichtung durch den Menschen, gewollt und ungewollt so weitergeht, werden nur die kleinen Nager und Insektenfresser, kleine Reptilien und kleine Fische übrigbleiben, also den Platz halten und vielleicht später eine neue Blüte erleben. Wer weiß das jetzt?

Mit der verschiedenen Größe hängt zweifellos zusammen, daß sich gleichgestaltete Formen nicht stören, sondern nebeneinander bestehen, wobei nicht wie bisher Organismen gleicher Art, sondern von recht verschiedener Beschaffenheit gemeint sind. Unter den Pflanzen haben wir beieinander wurzelnd die Waldbäume, die Sträucher, die Zwergsträucher und die Moose, welche oft denselben Typus nur mit anderen Dimensionen wiederholen. Bei den Fossilien ist ein solches Beispiel in der marinen Kreide zu nennen, wo die geraden, eingekrümmten, spiral aufgerollten und schnecken-

förmig gewundenen Schalen einmal im Großen, ja Größten bei den Ammoniten und gleichzeitig in denselben Meeresräumen im Kleinsten bei den Foraminiferen vorkommen. Die Ähnlichkeit im Habitus ist ja so weitgehend, daß einst d'ORBIGNY solche Foraminiferen als Cephalopoden beschrieb. Man darf ferner an die kleinen *Spirorbis* und große Schnecken mit derselben Aufrollung denken, welche seit dem Devon nebeneinander hausen. Das eben erwähnte Pflanzenschema hat sich immer wiederholt bei Korallen und Bryozoen und manchen Hydractinien, seit wir sie überhaupt kennen, sowohl dann, wenn alle drei rundlich-kugelig oder flach, als auch wenn sie buschig-ästig sich entwickeln.

Bisweilen gehen solche gemeinsam lebenden gleichaussehenden Typen im Laufe der Zeiten auseinander. Wir kennen die Charen seit dem Lias; sie waren also sicher in der Trias vorhanden und werden in den Sümpfen unter den Equiseten gewachsen sein. Diese triadischen, baumförmigen Schachtelhalme können wir uns kaum anders vorstellen als die kleinen, buschigen Charen; sie waren gegliedert, hatten quirlförmige, wieder gegliederte Äste, die quirlförmig sich verzweigten. Nun sind die Charen seitdem im Wasser geblieben, die Schachtelhalme auf das feste Land hinaufverbreitet, beide ohne wesentlich ihre Wachstumsart zu ändern.

Bei solchem Synökismus festwurzelnder Geschöpfe spielt eine Hauptrolle die geringere Lebensdauer der kleineren Formen. Die großen vermögen nicht sofort den Raum ganz einzunehmen, werden freilich im Laufe der Zeit dies tun; inzwischen bleiben aber immer irgendwo Lücken, die dann jenen die Möglichkeit der Entfaltung bieten, oder beide nutzen wie bewegliche Tiere verschiedene Räume oder denselben verschieden aus, so daß sie nebeneinander fortzukommen vermögen.

Wir haben an vielen Beispielen aus der geologischen Vergangenheit gesehen, daß eine Formengruppe die andere vertritt oder verdrängt. Deshalb taucht sofort die Frage nach den Ursachen auf, eines der allerschwierigsten Probleme, das der Werdegang der organischen Welt uns stellt. Oft genug handelt es sich um ein volles Verschwinden einzelner blühender Stämme, um ein plötzliches Welken und Untergehen. Das Aussterben ist unendlich oft und von den verschiedensten Seiten her behandelt und dabei doch recht wenig herausgekommen, ja es ist sogar direkt geleugnet und be-

hauptet, daß die ähnlich aussehenden Typen phylogenetisch zusammengehörten, daß die Lebensweise die von ihr bestimmte äußere Form fest erhalten habe und der innere Bau als flüssig sich den neuen allgemeinen Bedingungen angepaßt habe. Steinmann hat deshalb Schachtelhalme und Gräser, Ichthyosaurier und Delphine zusammengetan, hat Unioniden und Trigonien, die Hippuriten und Ascidien je miteinander durch direkte Entwicklung verknüpft trotz der mehr oder minder großen inneren Verschiedenheiten. Die ältere Katastrophentheorie wischte alles glatt weg und nahm in weitgehendem Maße Neubildung an.

Die Schwierigkeiten, um zu einem klaren Resultat zu gelangen, liegen in der unvollständigen paläontologischen Überlieferung, sei es, daß wir von völlig ausgestorbenen Gruppen weder Organisation, noch Lebensweise, noch Feinde genau kennen, sei es, daß die erhaltene Reihenfolge immer wieder durch geologische Vorgänge unterbrochen wurde und nur Glieder einer Kette vorliegen, die nicht zusammenpassen. Denn in jenen oft recht langen Zwischenzeiten mögen Wandlungen in Habitus und Lebensweise eingetreten sein, für welche uns die verbindenden Stufen fehlen. Ich war deshalb sehr zweifelhaft, ob ich überhaupt diesen Fragenkomplex anschneiden sollte. Aber es ließ sich kaum umgehen; jedoch werde ich mich möglichst kurz zu fassen suchen. Freilich wird es insofern nicht leicht sein, weil ich auf dem Standpunkte stehe, daß jeder Einzelfall auch einzeln für sich zu behandeln ist. Ein schematisches Vorgehen ist zu vermeiden; denn jede Organismengruppe, eigentlich jede Art, war von besonderen Bedingungen abhängig und nennt eine mehr oder minder weitgehende charakteristische Anpassungsfähigkeit ihr eigen, ein Komplex, von welchem wir selbst bei rezenten Formen noch herzlich wenig wissen. Mit größter Sorgfalt nach jahrelangen Studien hat man für *Ostrea edulis* künstliche Gründe geschaffen; aber die Austern gedeihen darauf nicht. Die Leiter botanischer Gärten suchen den Pflanzen nach Studium der natürlichen Vorkommen möglichst zutreffende Bedingungen zu bieten; Boden, Besonnung oder Schatten, Trockenheit oder Feuchtigkeit werden sorgsam abgewogen, ehe die Aussaat oder das Einsetzen erfolgt. Trotzdem gedeihen die Kulturen oft nicht und gehen gar ein. Dann aber erscheint dasselbe Gewächs an ganz anderer Stelle im Garten, wohin es sich selbst aussäete, an Punkten, die für sein Fortkommen gar nicht geeignet erschienen, und vermehrt sich dort

üppig. Solche Erfahrung zeigt, wie schwer es ist, gar ausgestorbene Formen zu beurteilen.

Aber nicht nur das Vergehen, sondern auch das Entstehen neuer Gruppen und deren oft erstaunlich rasche Verbreitung kommt in Frage. Man hat oft von einer „explosiven Entwicklung“ gesprochen und dann unter anderem auf das Beispiel des Menschengeschlechtes seit dem älteren Diluvium, ja auf die historische Entfaltung von Stämmen und Völkern hingewiesen. Dabei haben sich die Menschen teils in einen von ihnen noch freien oder wenig besetzten Raum ergossen, teils andere Einwohner einfach verdrängt in mehr oder minder schwerem, schließlich siegreichen Kämpfen. Obwohl wir dabei viele Möglichkeiten der Beobachtung und des Verständnisses der Vorgänge haben, bleibt manches unsicher. Jedenfalls haben wir aus diesem so nahe liegenden Beispiele und aus den Akklimatisationsversuchen an unseren Nutzpflanzen und Haustieren einen gewissen Schatz von Beobachtungen gesammelt, mit dem man an solche Fragen herantreten darf. Boden, Klima, Konkurrenten, Feinde, also alles, das man das „lokale Milieu“ nennt, sind maßgebend in der Gegenwart, dazu kommt für die Vergangenheit der Komplex der geologischen Ereignisse hinzu und die langsame innere Umbildung, welche die organische Welt in ihren Einzelheiten durch erste erfährt.

Gehen wir also an den Versuch heran, den Wechsel der Organismen zu verstehen und, wie ich die Methode handhabe, möge gleich ein Beispiel dardun. Die Brachiopoden sind seit den ältesten Zeiten vorhanden und erlangen im Paläozoikum ihre wirkliche Blüte, fangen im Mesozoikum an, zwar nicht an Individuenzahl sich zu verringern, wohl aber an Mannigfaltigkeit der Gattungen und spielen weder im Tertiär, noch in der Gegenwart eine wichtige Rolle. Woran mag diese Abnahme liegen? Sie sind an der Art ihrer Nahrungs- und Atemorgane zugrunde gegangen. Im Paläozoikum sind sie die herrschenden, und nur wenige Zweischaler gesellen sich in den verschiedenen Faunen zu ihnen, unter welchen vor allem die mit Byssus angehefteten vorwalten. Beide Klassen haben also annähernd gleiche Lebensweise. Die Pelecypoden entwickeln aber im Laufe der Zeiten ihren Fuß und gestalten ihn zu einem Graborgan aus, mit dessen Hilfe sie sich in weiche Gesteine einwühlen. Der Hinterrand der Schalen und die Siphonen verlängern sich, die Bivalven leben entweder auf dem Boden mit starken, dicken Schalen oder immer mehr in demselben,

was aber möglich ist, weil die langen Röhren Atemwasser und Nahrung bei solcher Wohnart zutreten lassen. Die Brachiopoden können nicht eingegraben leben, weil dann ihr Brachialapparat nicht mehr zu funktionieren vermag. Auf der Oberfläche des Meeresbodens vermehrten sich aber nach und nach ihre Feinde, die muschelknackenden Krabben, Fische, Meereseidechsen (*Placodus*), vielleicht auch die Ammoniten. Deshalb flüchten sie sich auf die Riffe (Dogger bis Urgon) oder in die tieferen Gewässer (weiße Schreibeckreide) oder werden in kleinen Formen planktonisch, indem sie mit dem verzweigten Stiele schwimmen (*Terebratulina* und andere kleine Formen vom Cenoman bis zur Gegenwart). Die Lebensweise, welche die Brachiopoden führten, haben seit dem Mesozoikum die Zweischaler, sie sitzen wie einst die Oboliden und Linguliden in Massen zusammen angesponnen (Mytiliden, Aviculiden) oder sind aufgewachsen (Osträen) und für die anderen ist kein Platz mehr frei. Die Brachiopodenschalen sind zwar fest, aber dünn und glatt und daher leicht anzuraspeln, außerdem im Mechanismus komplizierter, als die der Bivalven, welche sich automatisch öffnen. Es ist bemerkenswert, daß sich *Discina* und *Crania* mit ihrer spezialisierten Lebensweise und *Lingula* gehalten haben, die letzte, weil sie bei der verlängerten Gestalt sich in den Sand eindrücken und mit dem langen Stiel fester verankern kann. In den eigentlichen Brachiopodenschichten des Mesozoikums beobachten wir sehr wenig Lamellibranchiaten, in der germanischen Trias meistens nur Gervillien Limen usw. Im Jura bleiben auf den Schwammriffen die Bivalven klein und spärlich, während Terebrateln und Rhynchonellen, Megerleen und Terebratulinen zu Hunderten vorkommen. Wo im Gegensatz dazu die Diceraten herrschen, treten wieder die dünnchaligen Armfüßer zurück. Findet man z. B. im Dogger in den Eisenoolithen von beiden Klassen viele Reste, so sind es neben *Terebratula* und *Rhynchonella* wieder die Byssus besitzenden *Pecten*, *Lima*, *Modiola*, Aviculiden, Perniden, Gervillien und die ebenfalls oft so angehefteten Arciden.

Das zweite Beispiel der absterbenden Crinoiden und der sich entwickelnden Tange ist schon vor einigen Seiten erörtert. Man kann aber unter den Crinoiden selbst dazu das Seitenstück finden, da die stiellosen oder kurzgestielten Cystideen von den langstieligen überwuchert und erdrückt wurden. Nur an bestimmten Stellen (Perm von Timor) haben sich auch die Blastoiden neben den Crinoiden er-

halten und entwickelt; freilich waren dort anscheinend sehr ähnliche Typen gleicher Dimensionen miteinander vergesellschaftet. Alle anderen Hauptgruppen der Echinodermen gehören zu den freibeweglichen Organismen, auch der Ast, aus dem die Haarsterne hervorgegangen sind, war wohl ursprünglich nicht von sessiler Lebensweise. So kehrt denn dieser Typus schließlich wieder auf verschiedenem Wege zur Beweglichkeit zurück, da er als festgewachsene Formen sich überlebt hatte. Der Grund dafür liegt sicher mit daran, daß die für das Tier notwendigen Arme sehr zart und Angriffen leicht ausgesetzt sind, welche gar nicht abgewendet werden können, falls das Individuum keine Beweglichkeit hat. Jede Raubschnecke, jeder Krebs, Fisch usw. vermag, wenn einmal solch ein Haarstern erreicht ist, ihn zu zerstören. Die *Comatula* der Gegenwart ändert aber sofort den Platz, wenn sie sich bedroht fühlt.

Als sehr wichtiges Moment ist die Geschwindigkeit des Wachstums hervorzuheben. Rascher wachsende Algen vermögen andere bodenständige Formen völlig zu erdrücken, auch Crinoiden die Cystideen usw.

Als drittes Paar führe ich Schnecken und Ammoniten an. Es ist ganz klar, daß das Aufblühen der ersten gleichzeitig mit dem Absterben der zweiten erfolgt. Warum? ist bei Unklarheit über die Ammoniten nicht genau zu ermitteln. Dasselbe gilt von den Belemniten und Teleostiern. Das eine Paar machte sich auf dem Meeresboden, das andere als Schwimmtiere Konkurrenz; doch müssen in beiden Fällen noch andere unbekanntere Momente hinzutreten sein. Denn was mag die beschalteten Cephalopoden gezwungen haben, immer wieder den Habitus der Schneckenhäuser anzunehmen? und warum sind umgekehrt die symmetrisch spiral aufgerollten Schalen bei den Gastropoden nur im Paläozoikum (Bellerophonitiden, Euomphaliden) und im Spezialfalle des Süßwassers (Planorben) häufig, also immer irgendwie beschränkt gewesen? Kann die Wellenbewegung eine Rolle gespielt haben, die eine Zerrung am Tiere bewirkte, wenn die flache Schale, wie bei den Planorben getragen wurde, und warum hat dies bei den Ammoniten nicht geschadet? Unter Voraussetzung der Richtigkeit dieser Erklärung würde man das Vorkommen von größeren Planorben in den Süßwassertümpeln verstehen, müßte dann aber die Ammoniten in die ruhigeren, d. h. tieferen Regionen der alten Weltmeere versetzen oder annehmen, daß die Luftkammern irgendwie einen funktionellen

Ausgleich bewirkten, daß z. B. das durch diesen Apparat bewirkte automatische Schweben sogar direkt die Symmetrie der Schale erzeugte. Dann würde auch die immer wieder auftretende Kugelform eine Stabilisierung des Schwerpunktes bedeuten und die bei der Dünne der Ammonitengehäuse als Abwehrorgane kaum verständlichen Stacheln eher als Reibungseinrichtungen am Wasser zu deuten sein. Jedenfalls haben die im großen und ganzen plumpen, am Boden haftenden Schnecken den Cephalopoden völlig den Rang abgelaufen. Wie bei den Crinoiden sind die heutigen Vertreter (*Nautilus*) in die Tiefe abgedrängt oder voll freischwimmend geworden. Die Gastropoden haben nur mit wenigen Formen — die Pteropoden nehmen wir aus — die flottierende oder gar aktiv schwimmende Lebensweise errungen.

Fassen wir nun nochmals die Meeresreptilien ins Auge. Ichthyosaurier, Plesiosaurier, Geosaurier, Pythonomorphen und Schildkröten stammen sicher von Landtieren ab, welche aus Flüssen oder Strandsümpfen, Ästuarien in das Meer einwanderten. Warum gingen sie dort ein, Platz war doch genug vorhanden? E. Fraas hat gemeint, die Geosaurier hätten zur Eiablage wegen ihrer Flossen nicht mehr auf das Ufer zu kriechen vermocht. Man mag diese Ansicht sogar auf die Plesiosaurier ausdehnen. Es stimmt aber nicht für die Ichthyosaurier, und die mit ganz ähnlichen Paddeln versehenen Seeschildkröten finden immer flache Sandufer, die sie erklimmen und zum Vermehrungsgeschäft benutzen. Ichthyosaurier und Plesiosaurier, welche im Malm schon einen Höhepunkt erreicht hatten, mögen die Ursache gewesen sein, daß die Geosaurier nicht recht aufkamen. Die Pythonomorphen können sehr wohl die beiden anderen vernichtet haben durch gewaltiges Hausen unter den jungen Tieren und werden auch ältere nicht verschont haben, da das Gebiß ja fürchterlich genug war, um selbst stattlichen Plesiosauren zu Leibe zu gehen. — Die Schildkröten breiten sich erst im Tertiär in den offenen Meeren reichlicher aus und waren auch früher für die Meeressäurier kein leichter Fraß, für Ichthyosaurier und Plesiosaurier der Kreide eine wenig zugängliche Nahrung. Aber warum wurden die Pythonomorphen vernichtet? Gerade wie bei den kretazischen Landdinosauriern hat man daran gedacht, daß infolge der Größe und langen Lebensdauer nur eine spärliche Vermehrung erfolgte und daß die wenigen Eier dann durch Vögel, Beuteltiere oder elementare Ereignisse

gelitten hätten. Hätte *F r a a s* für die Geosaurier mit seiner Meinung recht, ließe sich auf die Mososaurier in bezug auf die Zeuglodonten dieselbe Erklärung anwenden. Aber diese Säugetiere treten nicht mit jenen gleichzeitig auf, sondern kommen mit durchaus ähnlichem Habitus erst als deren Ersatz.

Bei der Erscheinung des Aussterbens lassen sich ferner zwei Arten unterscheiden. Der Stamm geht langsam in langen Zeiträumen zugrunde oder er erlischt plötzlich. Das allmähliche Vergehen zeigen uns ganz typisch die Lepidodendren, Triboliten und Cystideen, ferner in abgeschwächterem Maße, weil noch nicht vollendet, die Baumfarne, Cycadeen, Brachiopoden, Crinoiden, Nautiloiden. Ein gewisses katastrophales Ende nehmen die Tetrakorallen, die Ammonitiden im Rhät und Senon, Belemniten, Meeressaurier und vor allem bei den Foraminiferen die Nummuliten, Orbitoiden, Alveolinen und Fusulinen. Das langsame Verschwinden geht sicher auf langsame Änderungen der gesamten Lebensbedingungen und auf ein wirkliches Altern zurück, das unvermittelte, auf ebenso plötzlich eingetretene allgemeine, also auf katastrophale Ereignisse. Dabei gerieten noch blühende Zweige älterer Stämme in die unvorbereitete Konkurrenz mit jüngeren und kräftigen und erlagen dabei.

Die Rhättransgression bezeichnet das Ende der reichen triadischen Ammonitenfauna, gerade so wie die oberpermischen Bodenbewegungen mit den Goniatiten aufräumten, wobei damals noch Blastoiden und Tetrakorallen hinzukommen. Die oberste Kreide mit ihren Veränderungen wischt die Ammoniten, Belemniten und Meeressaurier weg; die gesteigerte Gebirgsbildung im Anfang des Miocäns läßt die oben genannten Foraminiferen absterben. Wie im Meer so auf dem Land: im Rhät erlöschen die Stegocephalen, in der oberen Kreide Dinosaurier und Flugeidechsen, im Miocän zahlreiche Seitenäste der Säugetiere.

Bei dem langsamen Verschwinden kann man oft sehen, daß sich solche dem Untergange schon geweihte Gruppen an beschränkter Stelle noch kurze Zeit in einer gewissen Blüte erhalten, so rezent die Trigonien und Beuteltiere in Australien, subfossil die Moas auf Neuseeland und Madagaskar, die Blastoiden im Perm von Timor, *Lepidocyclina* und *Miogypsina* im ostasiatischen Jungtertiär. So leben vereinzelt in der Jura- und Kreidezeit die kalkabsondernden verticillaten Siphoneen, die Chaetetiden und Stromatoporen

macrocephalen — und *Actinostomaria* nach der cenomanen Transgression. In gleicher Weise führt die rhätische Überflutung die Spiriferiden nochmals zurück und verleiht ihnen in den liasischen Spiriferinen eine kurze Nachblüte, während der gleiche Versuch den Koninckiniden nicht gelingt.

Für ein langsames Platzgewinnen sind viele Beispiele vorhanden. Im Silur beginnen die Productiden mit kleinen *Chonetes*, um im Devon zu wachsen und im Unterkarbon ihre Blüte zu beginnen; zugleich erkennt man an der Entwicklung der Schalenstacheln, daß das Bedürfnis einer besseren Verankerung bestand und diese Röhren schließlich zu Klammerorganen umschuf. Von dem triadischen Muschelkalk an stellen sich die Ostreiden ein, erlangen aber erst im Rhät und Lias (mit Gryphäen) und vom Dogger an allgemein mit den anderen Ästen eine Bedeutung in der Schelfregion. Unter ihnen beginnen wieder klein und dürftig die Exogyren im Malm, bis sie in der Unterkreide die ganzen Meere erobern. Ebenfalls sachte, jedoch ruckweise, erscheinen die irregulären Seeigel, nämlich mit spärlichen Vorläufern im oberen Lias, mit den Nucleoliten und Holectypiden plötzlich zahlreich im Dogger; mit der Callovienschiebung sind die Collyriten unerwartet da, mit dem Eindringen der Neokommeere die Spatangiden und zuletzt die Clypeasteriden im Alttertiär. In diesem Falle geht es Schritt für Schritt, und es ist anzunehmen, daß jede dieser Familien bereits in einem uns vorläufig unbekanntem Bezirke sich ausgebildet hatte und dann bei günstiger Erweiterung ihres Wohngebietes sich explosiv vermehrte und verbreitete. Dahin wären auch die Brachyuren zu stellen, die zwar schon in der oberen alpinen Trias existieren, jedoch in der ganzen Jurazeit spärlich bleiben und in der Unterkreide zahlreich werden. Es war mit den langschwänzigen Krebsen wohl ähnlich seit dem oberen Paläozoikum bis zur Trias. Ein anderes Beispiel bieten uns die Teleostier des Jura und der Unterkreide. Ein weiteres zeigt die *Trigonia*, welche im alpinen Keuper und im Mittellias schon vorhanden ist, im Dogger indessen erst massenhaft vorkommt. Ebenso sachte beginnen seit der Trias die latimäandrinen Korallen, denen wir erst mit etwas mannigfaltigeren Arten im Malm begegnen u. a. m.

Se lange wir die Ursprungsstellen nicht gefunden haben, gewinnen wir den Eindruck „unvermittelt“ auftretender Typen, was ganz sicher nicht richtig ist. Freilich wird sich

wieder auf, bisweilen, wie der *Pseudochaetetes*, nach der dies Dunkel nur allmählich lichten, oft wohl überhaupt nicht. Durch weitere Untersuchung mag sich der eine oder andere Stamm bis auf seine Wurzel verfolgen lassen, wenn diese letzte im Bereiche der heutigen Kontinente lag. Was in der Tiefsee oder im jetzigen Ozeangebiete geboren ward, bleibt in seinen Anfängen uns endgültig verborgen, und es wird nie gelingen zu ermitteln, wie es sich für die weltweite Wanderung vorbereitete. Ein drittes, sehr gewichtiges Hindernis ist die geologisch-chronologische Verwertung solcher unvermittelt erscheinenden Formen als Leitfossilien. Wenn wir a priori alle Schichten mit Hippuriten für Oberkreide erklären, dürfen wir uns nicht wundern, wenn diese Bivalven ausschließlich in der Oberstufe der Formation vorkommen und in ihren Anfängen unbekannt sind. Nun sollten aber gerade solche sessilen und auf flaches Wasser, also auf die alten Festlandsränder, angewiesenen Tiere am meisten Aussicht auf Ergänzung ihres Stammbaumes uns darbieten.

Interessant sind die immer wiederkehrenden, zunächst sehr erfolgreich erscheinenden Eroberungszüge einzelner kleinerer Gruppen, welche aber aus unbekanntem Gründen ein plötzliches Ende finden. Im Mitteldevon sind typisch dafür *Stringocephalus*, *Uncites*, *Calceola*. Im Lias hat dieselbe Bedeutung *Cardinia*, welche nach dem Rhät in Europa einwandert, aufblüht und nicht über den unteren Lias hinausgelangt, ähnlich verhält sich in etwas höheren Schichten *Hippopodium*. Wiederholte derartige Versuche macht *Megalodon* im mittleren Devon, in dem alpinen Keuper, im unteren alpinen Dogger (Graue Kalke). Geradezu frappant ist das Erscheinen von *Orbitolina lenticularis* im Urgon überall im Bereich der Tethys und die kurze Entwicklung ihrer Nachfolger im Cenoman, und zwar ist dabei maßgebend gewesen beide Male eine allgemeine Bodenbewegung, welche im Urgon die Mergellage in die sonst geschlossene Kalkserie einschob und im Cenoman verstärkt, die Transgression herbeiführte.

Auch für derartige, aber mißglückte Versuche neuer Ansiedelung haben wir Belege. Oben wurden die Koninckiniden des mittleren Lias erwähnt (*Leptaena beds*); besser als dieser damals absterbende Zweig illustrieren die Hippuriten in der nordfranzösisch-belgischen Kreide, in dem sächsischen Quadersandstein und in dem Senon von Südschweden solches Bemühen, welches aber nur zu kleinen

oder gar verkümmerten Arten führte. Analog ist das Eindringen der Nummuliten in das Pariser und Londoner Becken und ihre Ausbreitung bis Oldenburg. Mehrmals drangen diese Foraminiferen in diese flachen Buchten ein, aber immer nur mit kleinen Spezies, verglichen mit den gleichzeitigen talergroßen Formen der Tethys. Es ist wohl keine Frage, daß die Temperatur des Meeres in diesen beiden Fällen eine Rolle spielte, indem sich die Tiere in den kühleren Gewässern nicht heimisch fühlten. Etwas ähnliches ereignete sich bei den Inoceramen und Aucellen in der Jurazeit. Wir sehen wohl von der Thetys ausgehend kleine Inoceramen im Lias  $\epsilon$ , im Dogger  $\beta/\gamma$ , im Malm  $\beta$  mehrfach auf den europäischen Schelf einwandern und wieder verschwinden, ebenso geschah es im Neocom, bis schließlich in der mittleren Kreide diese Muscheln die Anpassung gewonnen hatten und mit der Cenomantransgression alle Meere der höheren Kreide sich erobern. Die Aucellen stoßen im Calloviem und im oberen Malm einige Male aus dem russischen Becken in das west- und mitteleuropäische Gebiet vor, ohne sich darin behaglich zu fühlen. Mit *Auc. gryphaeoides* im unteren Cenoman probieren sie es ein letztes Mal, zunächst mit Erfolg, um jedoch dann rasch abzusterben.

Daß Binnenmeere mit ihren besonderen Lebensbedingungen eine scharfe Auswahl treffen, beobachten wir heute an den Faunen der Ostsee und des Pontus. In der Vergangenheit bietet die germanische Trias das gleiche Bild, in welchem besonders interessant die kurzen Einwanderungen der Korallen, der Diploporen, der *Retzia trigonella* und der vereinzelt (Ptychiten, Arcesten) mediterranen Ammoniten sind. Auch *Myophoria Raibliana* und *M. Whatlyae* vermögen sich in dem Keupersee nicht zu halten und auszubreiten. Eine gleiche scharfe Auswahl zeigt uns das mitteleuropäische Zechsteinmeer mit seinen wenigen und verkümmerten Arten. Dabei tritt an Stelle der Mannigfaltigkeit der Typen eine ungeheure Zahl von Individuen der wenigen, diesem Medium angepaßten Spezies. So entstehen die Limabänke im Wellenkalk, die *Ter. vulgaris*-Lagen, die Gervillien-, die *Myoph. orbicularis*-Schichten, die *Myoph. Goldfussi*-Dolomite der deutschen Trias, ferner seit dem Lias die immer wiederkehrenden Cyrenen-Mergel und Sandsteine des Brackwassers, die pontischen Congerien-Bildungen, die Anthracosien-Schichten des Oberkarbons und Perms, die Limnäen- und Planorbenkalke des Tertiärs mit der rezenten Seekreide u. a. m.

Auf eine weitere biologische Eigentümlichkeit muß hingewiesen werden, nämlich auf ein Ähnlich-, ja Gleichwerden verschiedenartiger Gruppen in ihrer äußeren Gestalt. Nenne man es Konvergenz der Form, es ist aber oft eine Art mimetischer Erscheinung, auf deren Beziehungen zur Mimikry ich früher einmal hingewiesen habe. Am ausgeprägtesten ist sie bei den Trigonien. Nachdem der Schizodontenstamm vom älteren Paläozoikum an ziemlich einförmig in Gestalt und Skulptur bis zur mittleren Trias sich fortgesetzt hatte, beginnt mit der costaten Verzierung im Muschelkalk und Keuper eine in der Jura- und Kreidezeit sich kontinuierlich steigernde Variabilität. Die costate, undulate, clavellate, pektinate Berippung werden von trigonalen, scaphoiden, quadraten und pseudoquadraten Schalen getragen: dazu bleiben glatte, halbglatte Formen erhalten. Die ursprünglich dreieckigen Schalen verlängern sich am Siphonalende, werden dadurch cardinienartig oder wie Myen gestaltet. Das ursprünglich breit abgestutzte Hinterende wird schmal und spitz ausgezogen, krümmt sich nach oben. Alle Querrippen zeigen die Auflösung in Knotenreihen und schließlich ergibt sich die Cardiumverzierung. Ich vermag für alles dieses nur die Deutung zu geben, daß Form und Skulptur der Umgebung, z. B. dem Wohnen im Sand- und Schlammboden, angepaßt werden, so daß sich die Trigonien, welche vorzugsweise im grobkörnigen Sand- oder Oolithgrus gediehen, sich in weicheren Mergel oder Schlick eingruben, in ihrem Äußeren den ebenso lebenden Myen (*Goniomya*, *Ptychomya* usw.) mehr und mehr annäherten. Später von der Kreide an treten sie in Wettbewerb mit den Cardien und erlangen dann deren Habitus, d. h. gedrungene kugelige Form und radiale Berippung mit Knoten. Ein Zweig in der turkestanischen Kreide versucht sogar durch eine beginnende Faltung der Schale austernartig zu werden, stirbt aber bald aus.

Das Analogon zur Mimikry liegt darin, daß der ältere Stamm mit seinen verschiedenen Ästen die aufblühenden jüngerer verschiedentlich zu kopieren bestrebt ist, nämlich die Myen, Austern und die Cardien, und zwar geschieht es in einer Zeit, in welcher dieser alte Stamm viele Schößlinge entwickelt, also sich dadurch noch als durchaus kräftig und lebensfähig erweist. Diese Erscheinung gehört deswegen hierher, weil sie möglicherweise, wenn die oben geäußerte Ansicht richtig ist, dem Vikariieren der neu auftretenden Formen, entgegenwirkt oder bei alten und gleichzeitig

existierenden zeigt, wie der Kampf um den Platz sich wenigstens zum Teil vollzog. Wir haben noch mehr derartige Beispiele, von denen einige angeführt seien.

In abgeschwächter Form sehen wir diese Erscheinung nämlich bei Limiden. Wie einfach sind die Arten des Muschelkalkes, während die dickschaligen *L. proboscidea* des Dogger und Malm Alectryonienaussehen annehmen und die noch jüngeren Arten immer mehr sich plumpen Cardien nähern. — Gegenüber den Cardien sind nun wieder die Veneriden die späteren, und bei diesen beginnt erst in den oberen Tertiärschichten und in der Gegenwart die radial knotige Berippung sich auszubilden. Aus dem Rüdersdorfer Kalk ist ferner eine *Lima* beschrieben, welche Gervillienhabitus besitzt, und die Inoceramen ahmen in der dänischen Kreide mit Gestalt und Radialrippen die Pholadomyen nach, deren Lebensweise sie wohl im weichen Kreidemergel annehmen, während der in der unteren vorkommende *Inoceramus sulcatus* einen *Vola*-artigen Habitus erlangt. *Vola* beginnt im Neokom aufzublühen.

Es müssen gewisse, im einzelnen noch unbekannte Faktoren gewesen sein, welche bei den verschiedenen Formen die gleichen Wirkungen hervorbrachten. Dahin gehört auch, daß dieselbe Gruppe mehrfach gleiche Seitenzweige hervorbringt. Man hat behauptet, daß die *Vola* unter den Pectiniden mehrfach entstanden seien und die einzelnen jurassischen, kretazischen und tertiären Glieder dieser Formenreihe nicht genetisch zusammengehörten. Dasselbe wurde von *Gryphaea* gesagt, und bei den Ammoniten gibt es viele solche Beispiele, daß die so ähnlichen ganz involuten oder ganz hochmändigen Schalen mit fast gleicher Berippung oder glatten Seiten gar nicht zusammengehören, was durch Lobenlinie und Embryonalentwicklung bewiesen wird.

Unbekannte Gründe beeinflussen in bestimmten Zeiträumen große Gruppen, so daß sie in einer ausgezeichneten Richtung sich umwandeln. Wie viele Gastropodengattungen haben wir im Känozoikum mit verkürztem Gewinde, bis wir schließlich bei *Cypraea* als Extrem anlangen! Wenn in den vorhergehenden Zeiten diese Verkürzung erfolgte, so erhielten wir flache Gehäuse, aber nicht solche mit aufgeblähtem Mündungsabschnitt oder von kegelförmiger Gestalt. Bei den Ammoniten bildet sich z. B. vom mittleren Liäs an der Perisphinctenhabitus heraus, den *Coeloceras*, *Stephanoceras*, *Parlinsomia*, *Reineckia* und *Perisphinctes*, *Virgatites* tragen und der in der Unterkreide verschwindet.

Dafür erhalten wir dort die übermäßige Knotung und Bedornung. Dem entspricht bei den känozoischen Bivalven der so oft vorher betonte Cardiniencharakter. So ist für die Lamellibranchiaten der Jura und Kreidezeit eine ungewöhnlich kräftige Schale bezeichnend, welche gegenwärtig nur wenige Gattungen (*Ostrea*, *Spondylus*, *Hippopus*, *Tridacna*) haben; denn die dicken Limen, Gryphäen, *Modiola*, *Trichites*, *Diceras* und die Rudisten nebst Hippuriten haben alle keine entsprechenden rezenten Vertreter; dazu kamen von Dogger bis Cenoman die dickschaligen Trigonien, die *Durga*, *Hippodium* usw., denen man im Tertiär nur *Crassatella* entgegenstellen kann. Unter einem Teil dieser Muscheln kommt gleichzeitig eine Unsymmetrie der Schalen auf, nämlich bei *Pecten*, *Gryphaea*, *Ostrea*, *Diceras*, indem sich die obere als Deckel ausbildet. Der Beginn der spiral gedrehten, aufgewachsenen Unterklappe erfolgt im Malm sowohl bei *Diceras* als auch bei *Exogyra*.

Eine andere Eigentümlichkeit in der Schalenskulptur der mesozoischen Bivalven liegt in der Winkelbildung der Radialrippen. Sie beginnt im Jura mit *Goniomya*, *Trichites*, *Alectryonia*, setzt sich in der Kreide bei vielen Austern fort, erzeugt die Ptychomyen und die Pennaten-Trigonien, ja, ergreift sogar *Inoceramus*, von dem Woods zwei solcher Arten (*I. tuberculatus* und *undulato plicatus*) abbildet; sie zeigt sich schließlich im Tertiär bei den Veneriden. Haben bei solchen Außerlichkeiten die Lebensgewohnheiten eine Rolle gespielt und die Sippen, welche ihnen unterworfen waren, also teils gleichzeitige Konkurrenten waren oder wurden, teils sich nacheinander vertraten, auch schließlich ähnlich geformt?

Unter den Brachiopoden ist ein *Orthis*-Habitus bezeichnend für das Silur und Devon, der in einem verlängerten Schloßrande und feinen Radialstreifen besteht. Bei den Spiriferiden ist Ähnlichkeit damit vorhanden, oft mindestens der gerade Schloßrand entwickelt. Alle mesozoischen und jüngeren Brachiopoden tragen Terebratel- und Rhynchonellencharakter mit spitzem Wirbel und gebogenem Schloßrand. Dies Verhalten ist so auffallend, daß man sofort nach einer Erklärung sucht. Die stärkere Ausbildung des Fußstieles und bessere Anheftung können eigentlich allein die Ursache der Umwandlung sein.

In diese Kategorie darf man auch die Zunahme der scheerentragenden Krebse seit der Juraformation rechnen. Im Paläozoikum sind die Crustaceen vorwiegend ohne diese

Organe, welche sich ebenso gut als Waffen, wie zur Nahrungerschließung verwenden lassen. — Bei allen Gruppen der irregulären Seeigel erfolgt in der Kreide die Verkürzung der Ambulakren und die ungleichmäßige Gestaltung der zusammengehörigen Streifen durch die Schlitzporen, so daß dadurch ein gemeinsamer Habitus entsteht, der den jurassischen Formen noch abgeht. Dazu kommen die Fasziolen und der Lippenmund, wahrscheinlich alles durch die mehr grabende Lebensweise veranlaßt. Dagegen haben alle Seeigel bis zum Dogger eine ausgeprägte Kugelgestalt von *Palechinus* bis *Cidaris*. Dabei ist die oben aufgeworfene Frage wieder lebendig, nämlich: hängt etwa die Kugelform der altpaläozoischen Cystideen und der sich chronologisch ablösenden Seeigel wieder von gleichen Bedingungen des Lebens auf dem Meeresboden ab. Ein *Echinospaerites aurantium* oder ein *Caryosystites granatum* ist nicht viel anders als *Palechinus*, *Botryocidaris* oder *Melonites*. Den langgestreckten irregulären Seeigeln mögen Typen wie *Aristocystites Bohemicus* verglichen werden. Die kräftiger, aber kurzgestielten Cystideen von Pflaumen- bis Gewürznelkenform finden zeitliche Vikare in den Blastoideen und in den *Eugeniocrinus* des Malm, sowie in den Hoplocrinoiden der Kreide. Allen diesen ist Gedeihen auf Brachiopoden-Gründen gemeinsam.

Ferner ist mir immer die vorherrschend kugelige Gestalt zahlreicher Gruppen im Paläozoikum aufgefallen. Man erinnere sich nur an die Kieselspongien (*Autocopium* usw.), an die Cystideen, an die Monticuliporen, viele der Favositiden, Acervularien, an die Bellerophoniten, an die Pentameriden, ferner unter den Pflanzen an Girvaneln, Mastoporen, *Cyclocrinus*, welche im Silur zusammen hausten. Im Devon kommen die Goniatiten, die Stringocephaliden und viele Brachiopoden dazu; im Karbon mehren sich auch die schon im Silur existierenden kugeligen Seeigel und nähern sich selbst die Productiden der rundlichen Form. Es betrifft dies sowohl festgewachsene wie frei bewegliche Tiere. Solche weitgehende Übereinstimmung kommt später nicht wieder vor. Dann sind nämlich im jüngeren Mesozoikum z. B. nur die aufgewachsenen Crinoiden, Spongien, viele Einzelkorallen, die Hippuriten und Rudisten von ausgesprochener Kelchgestalt mit mehr oder minder langen Befestigungsorganen.

Denn gerade bei den Spongien tritt klar hervor, daß sie während des Mesozoikums ihre Wurzel mehr und mehr

ausbilden. Alle paläozoischen Typen sind wurzellos oder saßen mit dürftigem Wurzelschopfe fest. Im Malm, vor allem in der Kreide, beobachtet man eine zunehmende Verankerung der Tiere oder Stöcke mit langen Nadelschöpfen oder vielfach verzweigten unteren Ausläufern des Körpers (*Rhizopoterion*, *Ventriculites*, *Tremadictyon*). Es hängt dies mit dem gleichzeitigen Höhenwachstum, der Trichter- oder Zylinderform zusammen, gegenüber den ursprünglich kugeligen (*Astylospongia*, *Aulocopium*, *Carpomanon* usw.) oder flach schalenförmigen (*Astraeospongia*) Körpern. Bleibt die einfache Gestalt erhalten, so wird später der Hauptteil auf einen verlängerten und natürlich dann stark verankerten Stiel gesetzt, wie bei *Siphonia*, *Camerospongia* und *Coeloptychium*, sei es, um über andere herauszuragen und damit frischeres und nährstoffreicheres Wasser zu erlangen, sei es um vorzeitiger Einbettung in abgelagertem Schlamm zu entgehen. Es ist derselbe Vorgang wie bei den Crinoiden, deren Stiele im Mesozoikum durchschnittlich länger sind als im Paläozoikum, bis die Tiere schließlich in den Comatuliden zur freien Lebensweise übergingen.

Bei den Pflanzen beobachten wir im Karbon an den Filices und Cycadofilices eine allgemeine und zwar sehr weitgehende fiederförmige Zerteilung des Laubes. In der oberen Trias erscheint ebenso häufig eine breitbandförmige Gestaltung des Laubes bei Formen wie Cykadeen, was sich sogar auf die Gingoaceen überträgt. In solchen Fällen pflegt man die Ursachen in klimatischen Verhältnissen wie starken Regen, Belichtung, Wind oder Trockenheit zu sehen und vermag aus der Gegenwart wohl gültige Rückschlüsse auf die Vergangenheit zu ziehen.

Wenn wir die Ursachen des Vikariierens etwas abgrenzen wollen, d. h. warum hier und dort Platz entstand, so spielen dabei in der Gegenwart klimatologische Faktoren und deren Änderung eine Hauptrolle. Darüber ist viel geschrieben, zuletzt hat JOH. WALTHER in seiner „Allgemeinen Paläontologie“ die Beweise dafür zusammengestellt. Ich darf mich daher auf ganz wenige Beispiele beschränken.

Daß die Palmen, Feigen, Zimmetbäume und ihre mediterranen Genossen nördlich der Alpen und Pyrenäen abstarben, geht zweifellos auf die Eiszeit zurück. Aber für die weiteren Vorzeiten sind die klimatischen Fragen keineswegs

geklärt, weil die Konstanz der Pollage nicht sicher steht. Wenn wir in der Antarktis in der Jurazeit Cykadeen gedeihen, in Grönland zur Kreidezeit Seerosen wachsen und in Spitzbergen im Oligocän Taxodienwälder sich bilden sehen, dann müssen in diesen Gebieten zweifellos einst andere Temperaturen als heute geherrscht haben. Aber was der Grund für diese Änderungen war, bleibt dunkel. Solche Wärmeverschiebungen gehen ja auch aus den marinen Sedimenten und Faunen hervor. Die mächtigen Kalkmassen, welche innerhalb der Tethys entstanden, entsprechen durchaus den rezenten karbonatischen Absätzen der subtropischen und tropischen Meeresregion. Die mesozoischen Korallenriffe, welche bis England nach Norden reichen, weisen auf den warmen Strom hin, der lange Zeit hindurch den europäischen Archipelagus durchflutete. In der Verteilung der Hippuriten, der oberkretazischen Korallen, ferner an der Ausbreitung der Riffe im Altertertiär erkennt man deutlich den Rückzug des wärmeren Wassers gegen den Äquator, was durch Verdrückung des asiatischen Teiles der Tethys infolge der Faltung zu den gegenwärtigen Klimaten von Meer und Land in Europa führte. Außer den Hippuriten darf man die Nummuliten, Orbitoiden und Alveolinen als Charaktertiere des warmen Wassers ansehen, ferner *Hemipneustes* im Danien und *Conoclypeus* sowie die Clypeasteriden. In der Trias ist die Blüte der Siphoneen ebenfalls an die Tethys geknüpft und, was noch später von diesen kalkabsondernden Algen vorkommt, stammt im wesentlichen aus dem mesozoischen Gürtelmeere. Auch die reiche, aus stattlichen Tieren zusammengesetzte Schneckenfauna ist seit der mittleren Kreide auf die Tethys und seit dem mittleren Tertiär auf die ganz warmen Meere beschränkt, wobei man seit dem Eocän das langsame Zurückweichen gegen den Äquator deutlich verfolgen kann. Ob man aber aus den paläozoischen Korallen und ihrer Verbreitung solche klimatischen Schlüsse ziehen darf, erscheint zweifelhaft. Dasselbe gilt von den Kieselschwämmen, obwohl deren kräftige Entwicklung in den Schelfmeeren der Tethys scheinbar auf Bevorzugung höher temperierten Wassers zunächst hinzuweisen scheint. In den heutigen Meeren gedeihen sie aber in der Tiefe und in kühleren Regionen, wie ich auch glaube, daß sie in der Schreibkreide in erheblicher Tiefe wucherten und daß manche Spongienriffe der Juraperiode keineswegs in flachen Seegebieten entstanden, weil alle Kalkalgen fehlen.

Auch durch den Gegensatz kann man den hier behandelten Fragen beikommen. Wir dürfen noch erörtern: wo ist wirklich neuer Platz für Lebewesen gewonnen, ohne daß sie dort an Stelle von anderen älteren traten, und wo ist kein Ersatz erfolgt.

Das auffälligste Beispiel ist das Fehlen von luftwohnenden Tieren im älteren Paläozoikum. Im Karbon kennen wir nur die Insekten, welche allerdings ungewöhnliche Größe erreichen, so daß die riesigen Libellen wirklich die Beherrscherinnen der Luft waren. Die Pterosaurier und Vögel haben tatsächlich dies Medium „erobert“; sie haben dabei niemanden, nur sich gegenseitig Konkurrenz gemacht, während die Fledermäuse als Ersatz der Pterosaurier aufgefaßt werden können. Allgemein wird angenommen, daß die Erlangung höherer eigener Körpertemperatur das Fliegen erlaubte, wie ja auch die guten ausdauernden Flieger unter den Insekten (Sphingiden) erhöhte Temperatur besitzen. Zweitens ist das Süßwasser doch eigentlich sehr dürrtig bevölkert. Es gab immer große Flüsse und Landseen; nirgends vollzog sich eine wirklich energische Einwanderung von Meerestieren. Da ist seit alter Zeit eigentlich immer Platz gewesen, der aber wohl infolge der Organisation so vieler Tiere leer blieb. Es mag die Salzarmut schuld sein, da wir ja sehen, daß Meeresmuscheln schon im Brackwasser verkümmern, daß ihre Schalen dünn und hornig werden. Auch was wir an Foraminiferen, Spongien, Polypen haben, ist von solchem Charakter. Woher die Limnäen, Planorben usw. kommen, deutet ihre Pulmonatennatur an, nämlich vom Lande her. Nur die Paludinen sind vielleicht mariner Abstammung. Die Pulmonaten besetzten die Plätze im Naturhaushalt, welche den marinen Schnecken unerreichbar waren. Die Herkunft der Unioniden ist noch ganz dunkel, geht sicher über das Karbon hinaus, obwohl das Aufblühen der Ordnung erst in der Jurazeit einsetzt und im Känozoikum den Höhepunkt erreicht.

Umgekehrt gab das Süßwasser viel an das Meer ab, wohl eigentlich alle schwimmenden Wirbeltiere, sicher Schildkröten, Ichthyosaurier, Plesiosaurier, Pythonomorphen, Wale, Sirenen, Robben und sogar nach Ansicht vieler Paläontologen und Anatomen die Fische. Im Paläozoikum beginnt sich im Meere eine ungeheuer weite Lücke zu schließen, welche eigentlich im Mesozoikum erst angefüllt ist, so daß nun das echte Vikariieren der Saurier untereinander und Säugetiere mit jenen einsetzen konnte.

Im Meere selbst gab es im ganzen Paläozoikum keine riffbewohnenden und Riffe mitbildenden Zweischaler. *Eurydesma* macht vielleicht den ersten Versuch, der *Megalodon* und *Dicerocardium* in der oberen Trias glückt, dann von *Diceras*, Rudisten, Hippuriten fortgesetzt und zur höchsten Blüte in der Oberen Kreide führt. Was kann die Ursache des Fehlens gewesen sein? Langsames Wachstum, Überwuchern durch Crinoiden und Brachiopoden oder vielleicht auch geringe Kalkabsonderung, da dicke Schalen auf solchen Wohnplätzen nötig sind. Denn die allermeisten paläozoischen Muscheln waren so dünnschalig, daß oft überhaupt nur Steinkerne erhalten sind. — Die großen weiten Gründe, welche vom jüngeren Mesozoikum an die Austern besetzten, waren in Perm und Trias leer. Das erklärt die enorme Verbreitung der Gryphäen im Lias, sobald sie einmal erscheinen. Auch die Pectiniden haben eigentlich keine Vorläufer im Paläozoikum. Es bleibt, wenn man dies alles überdenkt, kaum eine andere Erklärung, als daß der Rückgang der Brachiopoden im Perm den Zweischalern ungeahnte, ausgedehnte Entwicklungsmöglichkeiten bot. Diesen Moment haben auch die schon älteren Schizodonten und Gervillien benutzt.

Kalkabsondernde Meeresalgen kennen wir aus Silur, Devon, marinem Karbon stets in untergeordneter Weise. In der alpinen Trias wirken sie plötzlich gesteinsbildend. Worauf beruhte das? Wir haben da ein warmes, also für diese Pflanzen sehr zuträgliches Wasser, dann einen labilen, langsam sinkenden Boden in den Alpen, ein vorgreifendes Meer, das passende Untiefen überspülte, ein Schwinden der Tetrakorallen, ein Zurückgehen der Crinoiden und ein zunächst nur noch schüchternes Vordringen der Hexakorallen. Also waren diese Untiefen gewissermaßen herrenlos. Einmal in erheblicher Menge angesiedelt, ersticken, wie wir von rezenten Riffen wissen, diese Pflanzen alles langsamer Wachsende, bis die Rhaettransgression sie wieder vertrieb oder sehr beschränkte. Der Versuch im Urgon blieb unvollkommen; Bryozoen waren zu große Konkurrenten, welche in den Urgonriffen massenhaft, in den Triasdolomiten selten vorkommen, aber ebenso rasch wachsen wie die Algen. Leer waren die Flächen, auf denen sich die Dictyonemen im Cambrium ansiedelten, ferner die nach den Diabaseruptionen gehobenen Gründe der mittelsilurischen Spongienvasen. Aber die Korallen und Girvanellen verdrängten die Schwämme wieder.

Und abermals stellen uns die Ammoniten Rätsel. Welche Lücke haben sie ausgefüllt, wer hat im Känozoikum ihre Stelle eingenommen? Es ist doch im Karbon, Trias und Jura nichts fortgefallen, das sie ersetzen. Man könnte höchstens an die ähnlich gestalteten Bellerophoniten denken; indessen erscheint mir dies gar zu kläglich. Die Nautiliden werden sie in dem Karbon und der Trias kaum vertreten, da jene noch in hoher Blüte standen. Es heißt wiederum: Non liquet. Klarer erscheint die Sachlage bei den irregulären Seeigeln. Bis zum Dogger kennen wir außer den Würmern bisher keine Reste von bodendurchwühlenden Tieren, wir konstatieren jedoch, wie sich in der oberen Hälfte des Mesozoikums die Irregularen dieser Lebensweise immer mehr anpassen und sich enorm vermehren, da sie kaum Konkurrenten haben. Deshalb sind sie heute überall im Meere vorhanden.

Die umgekehrte Frage: Ist durch Aussterben einer Klasse oder Ordnung irgendwo, auch heute noch, ein Platz leer geblieben? ist viel schwerer beantwortbar, da wir ja von vielen fossilen Wesen die genaue Lebensweise nicht kennen. Ammoniten und Belemniten scheiden wieder aus. Cystideen und Blastoideen scheinen durch Spongien, Korallen, Bryozoen, Tange usw. ersetzt zu sein, Trilobiten durch die mannigfaltigen jüngeren Krebse. Wo früher in warmen Meeren die Hippuriten saßen, haben wir heute Korallenriffe oder Austernbänke. Die Brachiopoden wichen den Bivalven und dergleichen mehr, was oben gesagt wurde. Aber eine Stelle ist nie wieder besetzt, die der Eurypteriden und Pterygoten. Diese im Meere, Brack- und Süßwasser hausenden Crustaceen haben gar keine Nachfolger irgendeiner Art. Es ließe sich höchstens an jungpaläozoische Amphibien denken; nur paßt das, was wir davon kennen, wenig zu solchem Zweck. Die Placodermen wurden in ihrer bodenständigen Lebensweise später von zahlreichen anderen Fischen nachgeahmt, wenn sie auch nach ihrem Verschwinden nicht sofort Vikare fanden. Andere einst blühende Sippen, die spurlos verschwanden, sind die Bellerophoniten und Tentakuliten. Ihr Ersetzen durch die Pteropoden ist doch sehr problematisch, weil es recht unwahrscheinlich ist, daß die ersten planktonisch waren und die letzten eine einheitliche Tiergruppe. Das Zeitintervall wäre schließlich von nicht ausschlaggebender Bedeutung.

Denn daß bisweilen eine längere Zeit verstreichen kann, ehe sich ein neuer Bewerber einstellt, zeigt das Beispiel der Fusulinen und Alveolinen, ferner der paläozoischen Capulideen und der erst im Mesozoikum schwach beginnenden *Patella*, *Emarginula*-Formen. Die jurassischen Nerineen schließen sich ebenfalls nicht unmittelbar an die triadischen Chemnitzien, Pseudomelanien usw. an, desgleichen nicht die Coniden an die Actaeonellen. Bisweilen ist die jüngere Gruppe schon in kleinen Typen vorhanden, wie bei den obercretacischen Conusspezies, bisweilen klafft eine Lücke wie bei den im Lias fehlenden Nerineen. Wahrscheinlich muß sich das Fehlen eines Gliedes in der Fauna erst irgendwie deutlich bemerkbar machen, ehe die Reaktion darauf erfolgt. Mitunter führt der erste Versuch aus irgendwelchen Gründen nicht zum Ziel (devon. *Megalodon cucullatus* im Vergleich zu den obertriadischen Arten, jurassischer *Nummulites*, *Orbitulites macropora* und die mitteleocänen markstückgroßen Schalen des Calcaire grossier).

Zum Schluß darf auf allgemein bekannte Tatsachen, auf das Vikariieren ganzer Faunen, hingewiesen werden. Das Cambrium und Silur von Skandinavien und England werden durch dieselben Gattungen fossiler Formen charakterisiert, wie die gleichaltrigen Schichten von Böhmen, Mittelfrankreich und Spanien. Die Hauptmasse der Spezies ist jedoch verschieden, obwohl die Aufeinanderfolge der Trilobiten, Graptolithen sich in der gleichen Weise vollzieht. Ein zweites Beispiel geben die silurischen und devonischen Bildungen Englands und Nordamerikas, in denen die Vergesellschaftung der Typen zwar übereinstimmt, aber durchweg andere Spezies, mindestens Varietäten die Bildungen unterscheiden. Aus Känozoikum mögen das Miozän Norddeutschlands und der Mediterrangebiete oder das Pliozän Englands und Siziliens genannt sein. In der Trias entsprechen dem deutschen Kohlenkeuper mit seinen Cycadeen, Coniferen, Faunen und Fischen auf der anderen Seite des Atlantischen Ozeans die Newark Series in New Jersey und Connecticut, welche eine ganz ähnliche Flora und ebenso Semionoten umschließen. Daß die Tiere verschieden sind, prägt sich durch die ursprünglich verschiedene Benennung (*Ischypterus*) aus, welche inzwischen in Wegfall gekommen ist. In der Kreide sei auf das gleiche Verhältnis zwischen den Neocomtonen Norddeutschlands und Südostfrankreichs verwiesen. v. KOENEN vermochte auch in Hannover Haute-

rivien, Barrëmien mit charakteristischen Zonen zu unterscheiden; nur waren die für die einzelnen Zonen leitenden Cricoperen andere als im Dauphiné und Langedoc.

Als weiteres Moment treten Fazies und eventuell Klimaprovinzen hinzu, also Schelfmeer und offene See, Binnenmeere, Brackwasser- und Süßwasserbildungen, terrestrische Sedimente. Beispiele sind unnötig; hingewiesen sei höchstens in der Juraformation auf die Tethys, das mitteleuropäische Schelfmeer, das russisch-sibirische Areal, die Brackwasserschichten des nördlichen England und Schottlands, die Süßwasserabsätze des Felsengebirges und die Atlantosaurus Beds. Wir können leicht aus anderen Formationen Analoges zusammensuchen.

Das sind alles gleichzeitige Bildungen. Die Fazies verschieben sich aber aus allerlei Gründen in Zeit und Raum; an einer Stelle verschwindet sie, um anderswo später wiederzukehren; dann erscheint dieselbe oder eine noch verwandte Vergesellschaftung einer bestimmten Lebensgemeinschaft aufs neue. Dabei vikariieren dann Arten bzw. Gattungen, weil diese Formen zum Typus der biologischen Fazies gehören. Zu nennen sind in Riffen Gyroporellen und Diploporen, alle Korallen seit dem Silur, Diceraten bis Rudisten. Außerdem gehören hierher die Spiriferen der verschiedenen paläozoischen Horizonte, die Gryphäen der Juraformation, die Toxaster der Unterkreide, die Inoceramen und Exogyren der Oberkreide, die Pleurotomen und Coniden in marinen, der Helices in den limnischen Sedimenten des Tertiärs und viele, viele andere. Von Dogger bis Mittelkreide treten in litoralen Sanden und Sandsteinen immer wieder die Trigonien auf, vergesellschaftet mit Perniden, Gervillien, Modiolen, wobei die Arten verschieden sind, aber der biologische Komplex den gleichen Charakter bewahrt. Um zu zeigen, was ich meine, seien als Probe vieler gleichartiger Fälle folgende namentlich angeführt. Wir finden im Opalinuston *Trigonia navis*, *Gervillia Hartmanni*, *Pinna Faberi*, im mittleren Dogger *Trig. costata*, *Gervill. subtortuosa*, *Pinna Buchii*, *Perna isognomonoides*, im Callovien *Trig. clavellata*, *Gervill. aviculoides*, *Pinna cuneata*, im mittleren Malm *Trig. suprajurensis* oder *Tr. Voltzii*, *Pinna Banneana*, *Gervillia tetragona*, *Perna subplana*, im Portlandien *Trig. gibbosa*, *Perna Bouchardi*, *Pinna suprajurensis*; im Neokom *Trig. aliformis*, *Perna Mouletti*, *Pinna Robinaldina*, im Cenoman *Trig. sulcataria*, *Pinna cretacea*, *Gervillia solenoides*. Das geht bis ins Untersenon

so weiter und auch außer Europa in der Kreide von Südafrika und Japan. Ja, man kann diese Gesellschaft schon in der oberen Trias der Alpen treffen; denn in den Raibler Schichten sind leitend *Myophoria Raibliana*, *Perna Bouei*, *Gervillia bipartita*. Bei den mesozoischen Zweischalern lassen sich ähnliche Kombinationen und Kreise aufstellen, im Tertiär eignen sich dafür besser die Gastropoden mit *Pleurotoma*, *Cerithium*, *Fusus* oder *Conus* und im Paläozoikum spielen diese Rolle die Brachiopoden. Als Beispiel habe ich die Gruppe *Spirifer*, *Chonetes*, *Strophomena* herausgesucht, welche mit analoger Dauer hindurchgeht vom Obersilur bis Unterkarbon, nämlich:

Ob. Silur	Unt. Devon	Ob. Devon
<i>Spirifer elevatus</i>	<i>Sp. subcuspidatus</i>	<i>Sp. speciosus</i>
<i>Strophomena pecten</i>	<i>Stroph. plicata</i>	<i>Str. interstitialis</i>
<i>Chonetes striatella</i>	<i>Ch. sarcinulata</i>	<i>Ch. dilatatus</i>
	Mitt. Devon	Unt. Karbon
	<i>Sp. cultrijugatus</i>	<i>Sp. striatus</i>
	<i>Streptor. umbraculum</i>	<i>Ch. papilionaceus</i>
	<i>Ch. minutus</i>	

Im Oberkarbon und Perm sind an Stelle von *Chonetes* die nahe verwandten Productiden zu setzen. In dieser Beleuchtung wird verständlich, wie sogar im mittleren Lias, schon als Relikte aufzufassen, *Spiriferina verrucosa* und *Koninckina liasina* zusammen vorkommen.

Aus den angeführten Namen sieht man, daß es sich um langlebige Genera handelt bei dieser Erscheinung, daß die Arten dagegen das sind, was wir Leitformen nennen, also kurzlebige, auf einen Schichtenkomplex beschränkte, jedoch weiter verbreitete Tiere. Hier und da können selbst solche sich lokal vertreten, z. B. *Trigonia navis* in Süd-deutschland und *Trig. northamptonensis* im Unterdogger Englands. Diese Art Ersatz zeigt sich vor allem in den silurischen Graptolithenzonen der verschiedenen Länder.