

# SEPARAT-ABDRUCK

AUS DEM

## NEUEN JAHRBUCH

FÜR MINERALOGIE, GEOLOGIE UND PALÄONTOLOGIE.

**Jahrg. 1912. Bd. II.**

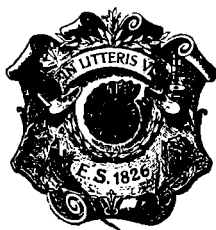
(S. 67—89.)

---

Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten.

Von

**C. Diener.**



**Stuttgart.**

**E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung  
Nägele & Dr. Sproesser.**

1912.

## Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten.

Von

C. Diener.

Bis zur Entdeckung der benthonischen Lebensweise des rezenten *Nautilus* wurden die Ammoniten fast allgemein als nektonische Tiere angesehen. Sie galten als vortreffliche Schwimmer und gewissermaßen als die freien Meeresbeherrscher der mesozoischen Ära. Ihre weite Verbreitung und ihre Bedeutung als Leitfossilien für engere stratigraphische Horizonte wurde mit ihrer Fähigkeit, aktive Wanderungen auszuführen, in Beziehung gebracht. NEUMAYR<sup>1</sup> bezeichnete die Ammoniten des Jura geradezu als den Haupttypus der schwimmenden Tiere der Hochsee. FRAAS und QUENSTEDT stellten in ihren Rekonstruktionsbildern des Tierlebens der Juraperiode die Ammoniten als beschaltete Cephalopoden dar, die mit ausgebreiteten Armen auf der Oberfläche des Meeres dahintreiben.

Gegen diese Auffassung erhob zuerst A. HYATT<sup>2</sup> Einsprache. Er behauptete, die Schwimffähigkeit der Ammoniten müsse in der Triasperiode durch die Entwicklung eines Rostrums an der Externseite der Wohnkammer verloren gegangen sein. Die Ammoniten des Jura seien benthonische Kriecher gewesen, die zahlreichen Formen mit aufgerollter Schale hätten sogar eine sitzende Lebensweise bevorzugt „teils an Pflanzenzweigen hängend, die ihnen zur Nahrung dienten, teils mit ihren tieferen Teilen im Boden vergraben und ihre Umgebung nach Nahrung absuchend“.

<sup>1</sup> M. NEUMAYR, Erdgeschichte. 1890. 2. 270.

<sup>2</sup> A. HYATT, Genesis of the Arietidae. Smithsonian contributions to knowledge. No. 673. Washington 1889. p. 29.

Den spekulativen, nur den Schein der Gründlichkeit tragenden Arbeiten von HYATT ist ein maßgebender Einfluß mit Recht versagt geblieben. Größere Beachtung fand J. WALTHER<sup>1</sup>, der mit temperamentvoller Beredsamkeit für eine benthonische Lebensweise der Ammoniten eintrat. Ihm schlossen sich A. ORTMANN<sup>2</sup>, E. HAUG<sup>3</sup>, E. PHILIPPI<sup>4</sup>, teilweise auch J. F. POMPECKJ<sup>5</sup> an. Zwar wurde nicht bestritten, daß manche Ammoniten auch schwimmend gelebt haben könnten, aber der Hauptton wurde doch von den genannten Forschern auf eine weitaus überwiegend kriechende Lebensweise der Ammoniten gelegt, die damit in das vagile, z. T. sogar in das sessile Benthos verwiesen wurden.

Die unerwartete, vor mehr als zwanzig Jahren sichergestellte Beobachtung, daß der lebende *Nautilus* trotz seiner unzweifelhaften Schwimmfähigkeit sich doch vorwiegend als benthonischer Kriecher betätigt, hat so sehr überrascht, daß sich unter dem Eindruck derselben zahlreiche Stimmen zugunsten der neuen Auffassung ausgesprochen haben, obwohl die ersichtliche Mannigfaltigkeit des Schalenbaues bei den Ammoniten und erhebliche Abweichungen des letzteren von der *Nautilus*-Schale bei den jüngeren Ammoniten des Mesozoikums hätten zur Vorsicht mahnen sollen. In der Tat glaube ich, daß die Bedeutung der benthonischen Lebensweise des rezenten *Nautilus* in den Analogieschlüssen auf die Lebensweise der ausgestorbenen Nautiloideen und Ammoniten überschätzt worden ist. Die Beschaffenheit des Fußes und die relative Schwäche der Arme rechtfertigen die Vermutung, daß der rezente *Nautilus* kein typisches Kriechtier ist, daß er die

<sup>1</sup> J. WALTHER, Bionomie des Meeres. Erster Teil einer Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena 1893. p. 514 ff.; ferner Zeitschr. deutsch. geol. Ges. 49. 1897. p. 258.

<sup>2</sup> A. E. ORTMANN, An examination of the arguments given by NEUMAYR for the existence of climatic zones in jurassic times. Amer. Journ. of Sc. 4. ser. 1. Newhaven 1896. p. 260.

<sup>3</sup> E. HAUG, Les géosynclinaux et les aires continentales. Bull. soc. géol. de France. 3. sér. 28. 1900. p. 622.

<sup>4</sup> E. PHILIPPI, Über ein interessantes Vorkommen von *Placunopsis ostracina*. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. 51. Verh. p. 67.

<sup>5</sup> J. F. POMPECKY, Über Ammoniten mit anormaler Wohnkammer. Jahresh. Ver. vaterländ. Naturk. in Stuttgart. 1894. p. 281. Juraablagerungen zwischen Regensburg und Regenstein. p. 41.

kriechende Lebensweise nicht von seinen Vorfahren ererbt, sondern neu erworben hat. Nichts nötigt uns zu der Annahme, daß die geologisch älteren Nautiloideen ebenso gelebt haben, wie ihr isolierter Nachfahre. Es wäre im Gegenteil nicht unlogisch, anzunehmen, daß erst mit dem rapiden Rückgang des Stammes in der Tertiärzeit eine Veränderung der Lebensweise eingetreten sei, die, der Beschaffenheit der Schale als hydrostatischer Apparat entsprechend, ursprünglich doch wohl nur eine schwimmende gewesen sein kann. *Nautilus* gehört heute zum vagilen Benthos. Er lebt vorwiegend kriechend, er kann aber auch schnell und vortrefflich schwimmen, andererseits hat man ihn auch sessil am Untergrunde festgeheftet gefunden. Das verrät einen geringen Grad der Festigung seiner gegenwärtigen Lebensweise<sup>1</sup>.

Für die Deutung des Materials an zoogeographischen Tatsachen scheint es für den ersten Blick nicht von ausschlaggebender Bedeutung zu sein, welcher von den beiden Vorstellungen man in bezug auf die Lebensweise der Ammoniten huldigt. Man mag z. B. *Phylloceras* und *Lytoceras* mit HAUG für stenotherme benthonische Kriecher größerer Tiefen oder mit NEUMAYR für pelagische Schwimmer halten und wird gleichwohl aus dem Vorkommen beider Gattungen in gewissem Umfange doch dieselben tiergeographischen Schlüsse ableiten können. Der Unterschied zwischen einem Schwimmer in größerer Tiefe und einem benthonischen Tier des Bathyals ist vom zoogeographischen Gesichtspunkt aus vielleicht nicht sonderlich bedeutungsvoll, desgleichen der Unterschied zwischen einem sublitoralen Schwimmer und einem sublitoralen Kriecher. Dieser Unterschied gewinnt jedoch erheblich an Bedeutung, wenn wir die Brauchbarkeit der Ammoniten als Zeitmesser für die Korrelation stratigraphischer Horizonte von weiter Verbreitung und beschränktem chronologischem Umfang kritisch untersuchen. Zu diesem Zwecke ist es notwendig, sich über die Verbreitungsmöglichkeit der Ammoniten auf Grund ihrer Lebensweise tunlichst Rechenschaft zu geben.

Die Ammoniten treten uns in der Erdgeschichte als ein überaus

---

<sup>1</sup> Der Meinung DOLLO's (Les Céphalopodes adaptés à la vie nectique secondaire et à la vie benthique tertiaire. Zoolog. Jahrb. SPENGL-Festschrift. Suppl. XV. 1. 1912. p. 111), der *Nautilus* als dem „Typus der altertümlichen Cephalopoden mit funktioneller äußerer Schale“ eine primär benthonische Lebensweise zuschreibt, kann ich nicht beipflichten.

reich verzweigter Stamm von Cephalopoden mit bilateral-symmetrischen, fast ausschließlich spiral eingerollten, gekammerten und in den Luftkammern mit Gas erfüllten Gehäusen entgegen, in denen ein median gelegener und — mit Ausnahme von *Clymenia* — externer Siphon die Verbindung zwischen dem in der Wohnkammer lebenden Tier und der Anfangskammer herstellt. Die Organisation des Tieres ist uns unbekannt. Wir wissen nicht, ob es zu den Tetrabranchiaten gehörte, wie *Nautilus*, oder dibranchiat war. Mit Sicherheit dagegen können wir sagen, daß seine Schale eine äußerliche war, wie bei *Nautilus*, da wir ja bei einer großen Zahl von Ammonitenschalen die Eindrücke eines Haftmuskels auf der Innenseite, gelegentlich sogar die Spuren eines ringförmigen Annulus kennen<sup>1</sup>.

Den Besitz eines solchen, das Tier z. T. umhüllenden, gekammerten Gehäuses haben die Ammoniten von der Zeit ihres ersten Auftretens an der Silur-Devongrenze viele Erdperioden hindurch bis zu ihrem Erlöschen in der obersten Kreide mit Bevorzugung der spiralen Einrollung bewahrt. Ein solches gekammertes Gehäuse hat die Funktion eines hydrostatischen Apparates, der Bewegungen beziehungsweise Ortsveränderungen im Wasser in horizontaler Richtung beim Schwimmen, in vertikaler Richtung beim Aufsteigen und Sinken erleichtert.

Der hydrostatische Apparat der gekammerten, mit Luft gefüllten Schale erscheint nur für ein Schwimmtier den Anforderungen der Zweckmäßigkeit entsprechend. Was sollte einem benthonischen Kriecher am Meeresgrunde ein Apparat zum Aufsteigen in höhere Wasserschichten taugen? Bei festsitzender Lebensweise wäre er durch seinen Auftrieb geradezu ein Hindernis für diese Lebensweise geworden, das durch andere Einrichtungen von entgegengesetzter Wirkung hätte kompensiert werden müssen. Nur als Schwimmtiere konnten die beschalteten Cephalopoden ihre gekammerte Schale ursprünglich erlangt haben. Bei jenen Nautiloideen, die nach ihrer besonderen Organisation den Übergang

<sup>1</sup> CRICK, On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil Cephalopoda (Ammonoidea). Transact. Linn. Soc. London. 1898. 7. Pt. 4. p. 77, 82. Ich verweise insbesondere auf diese beiden Stellen in CRICK'S Arbeit gegenüber WALTHER (l. c. p. 511), der für *Scaphites* und *Baculites* die Annahme in Zweifel zieht, daß der Körper dieser Weichtiere dieselben Beziehungen zur Schale gehabt habe, wie beim lebenden *Nautilus*.

zu einer späteren benthonischen Lebensweise vermuten lassen, finden wir Einrichtungen, die der Funktion der Schale als einem hydrostatischen Apparat entgegenwirken. *Orthoceras truncatum* BARR., *Discoceras antiquissimum* ROEM. werfen gelegentlich einen Teil ihrer Luftkammern ab, bei der Gattung *Ascoceras* wird dieses Abwerfen der hinteren Luftkammern in gewissen Altersstadien zur Regel und die seitlich von der Wohnkammer sich ansetzenden Luftkammern gewähren für diesen Verlust nur einen sehr ungenügenden Ersatz. Bei sehr vielen Orthoceren wird der Auftrieb durch den starken Absatz von organischem Depot und massiver Obstruktionsringe, die den Siphon bei seinem Durchtritt durch die Kammerscheidewände einschnüren, gehemmt. Bei den Belemniten entwickelt sich ein schweres Rostrum, das das Weichtier trotz des Auftriebes der Luftkammern im Phragmokon zu Boden zieht. In allen diesen Fällen sehen wir Veränderungen in der Organisation, die uns berechtigen, einen Übergang von der ursprünglich schwimmenden Lebensweise beschalteter Cephalopoden zur kriechenden anzunehmen.

Ein Hinweis auf eine solche Veränderung der Lebensweise liegt bei den Ammoniten nicht vor. Noch in der letzten Phase ihrer Existenz als Schaltiere zeigen die Ammoniten des Senon denselben Schalenbau wie zu Beginn der mesozoischen Ära. Auch ihr geologisches Vorkommen weist nicht die geringste Änderung auf, die eine Periode des Überganges zur kriechenden Lebensweise markieren würde. Weder bilden sich Rostra, noch organische Depots, noch Verdickungen des Siphon oder Belastungen der Septen, noch werden Teile der Luftkammern zeitweilig abgeworfen. Hätten die Ammoniten trotzdem in ihrer Hauptmasse ein vorwiegend benthonisches Leben geführt, so würden sie die ganze Lebensdauer des Stammes hindurch ein für das Schwimmen und Schweben im Wasser bestimmtes, bilateral-symmetrisches Gehäuse mit seiner medianen Lage des Siphon, Kammerung und Luftführung unverändert bewahrt haben, ohne einerseits von dieser ursprünglichen Bestimmung der Schale wesentlichen Gebrauch zu machen und ohne diese Schale andererseits dem Kriechen gemäß durch Schrägstellung oder Abplattung umzugestalten.

Eine derartige Unzweckmäßigkeit, von einem der blühendsten Molluskentämme Erdperioden hindurch festgehalten, wäre beispiellos in der Geschichte der Tierwelt und der Ökonomie der Natur

widersprechend. Diese Erwägung erscheint mir um so mehr beachtenswert, als durchschlagende Argumente zugunsten einer kriechenden Lebensweise der Ammoniten fehlen.

So mannigfaltig differenziert Windungsverhältnisse, Querschnitt und Skulptur der Ammonitenschalen sind, so lassen sich doch bei einer großen Zahl von Schalen Merkmale feststellen, die auf ein pelagisches Leben der Tiere hinweisen, die sich frei im Wasser bewegten, ohne eine Berührung mit dem Boden nötig zu haben. Pelagisch lebende Tiere sind äußerlich auffallend bilateral-symmetrisch gebaut und haben leichte Schalen. Eine schwere Kalkschale wäre unvereinbar mit einer nennenswerten Schwimmfähigkeit ihrer Träger.

Die meisten Ammoniten besitzen eine so dünne Schale, daß Steinkerne ein genaues Abbild der Skulptur der Schalenoberfläche liefern und einer Artbeschreibung ebensogut wie Schalenexemplare zugrunde gelegt werden können. Insbesondere die Phylloceraten, Perisphincten und Arcestiden zeigen durchwegs zarte, glatte Schalen von gedrungenem Bau, zarter als die *Nautilus*-Schale, die Lytoceren ein papierdünnes, oft glashelles Gehäuse mit nur schwacher Skulptur, also Schalenmerkmale, die direkt an die Anpassungsformen nektonischer Gastropoden der Hochsee (*Atlanta*) erinnern<sup>1</sup>. Nicht wenige Schalen zeigen die Kahnform mit Kielen oder messerklingenartig zugeschärfter Externseite, wie geschaffen zum Durchschneiden des Wassers. Man stelle sich ein wagenradgroßes *Pinacoceras Metternichii* vor, bei dem die Höhe der Mündung die Breite um ein Vierfaches übertrifft, und man wird in dieser Form ein so starkes Argument zugunsten der wasserdurchschneidenden Kraft der Schale finden, daß für ein solches Weichtier kaum eine andere als die schwimmende Lebensweise in Frage kommen kann, bei der jene Kraft auch zur Geltung zu kommen vermag.

Andere Ammoniten haben in ihrer Skulptur Vorrichtungen, die das Schweben im Wasser und wohl auch die Erhaltung des Gleichgewichtes erleichtern, insbesondere Stacheln oder Dornen. Bei benthonischen Tieren finden wir die Rauigkeiten und Vorsprünge der Schale massiv, als Schalenverstärkungen beziehungs-

---

<sup>1</sup> Auch G. BÖHM (Beiträge zur Geologie von Niederländ. Indien. I. Abt. 4. Abschn. Palaeontographica. Suppl. IV. 1912. p. 173) hebt hervor, daß die an die Küste der Sulainseln angeschwemmten *Nautilus*-Gehäuse dickschaliger seien als die meisten Ammoniten des Kelloway.

weise als Schutzvorrichtungen, bei der Ammonitenschale sind die Dornen hohl, desgleichen häufig die Kiele (*Harpoceras*), zur Verminderung des Gewichtes. Es sei nochmals betont, daß die Skulptur der Ammoniten keine massive ist, da sie sich stets auch auf dem Steinkern in fast gleicher Weise ausgeprägt findet wie auf den Schalenexemplaren, daß durch das Auftreten von Rippen beispielsweise die Schale keine Verdickung erfährt, daß an den Stellen, wo die Schale Knoten trägt, der Ausstülpung der Schale stets auch eine solche des Steinkerns entspricht. Man braucht nur Schalenexemplare und Steinkerne von Ammoniten mit solchen benthonischer dickschaliger Gastropoden zu vergleichen, um den großen Unterschied im Bau der Schalen beider Tierklassen sofort wahrzunehmen. Das beste Bild einer skulpturierten Ammonitenschale bietet die Schale des Weibchens von *Argonauta*, der freilich die innere Perlmutterlage fehlt. Auf *Argonauta* möchte ich auch diejenigen hinweisen, die in der Skulptur der Ammonitenschale einen Einwand gegen die Schwimffähigkeit ihrer Träger erblicken möchten. STEINMANN<sup>1</sup>, dessen Annahme enger phylogenetischer Beziehungen von *Argonauta* zu den Ammoniten ich keineswegs teile, hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß zu den Schalen aller bisher bekannten *Argonauta*-Arten Parallellformen bei *Forbesiceras*, *Hoplites* und *Scaphites* vorliegen, deren Skulptur eine an Übereinstimmung grenzende Ähnlichkeit zeigt. Nun wissen wir, daß *Argonauta* trotz ihrer kräftig skulpturierten Schale, deren abgestutzte Externseite am Marginalrande mit hohen Dornen verziert ist, vortrefflich schwimmt. Wir dürfen daraus schließen, daß auch für Ammoniten mit hochverzierter Schale diese Verzierung kein Hindernis beim Schwimmen gewesen zu sein braucht. Die Stacheln mögen als Balancierapparate gedient und das Schweben im Wasser erleichtert haben<sup>2</sup>, das für die Fortbewegung in der Skulptur gelegene Hindernis mochte dadurch beseitigt werden, daß das Tier beim Schwimmen einen

---

<sup>1</sup> G. STEINMANN, Rassenpersistenz bei Ammoniten. Centralbl. f. Min. etc. 1909. p. 231.

<sup>2</sup> Auch bei Arthropoden (*Acidaspis*) werden Stachelbildungen, soweit sie nicht als Schutzapparate in Betracht kommen, als Vorrichtungen aufgefaßt, die den Formwiderstand gegen das Sinken vergrößern und so das Schwimmen erleichtern. Vergl. H. v. STAFF und H. RECK, Über die Lebensweise der Trilobiten. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1911. p. 130—146.



Teil seiner Arme ähnlich wie die lebende *Argonauta* über die Schale legte.

Die Bewegung der Ammonitentiere im Wasser dürfte vielleicht nicht unpassend mit jener eines Lenkballons in der Luft verglichen werden. Die gekammerte Schale entspricht dem Ballon, dessen Schwebefähigkeit durch die der Gewichtsverminderung zuliebe hohle Skulptur erhöht, dessen Beweglichkeit durch Querschnittsverminderung und Zuschärfung oder Kielung der Externseite vergrößert wird, der zum kräftigen Herausschleudern des Wassers durch den Trichter dienende Muskelapparat dem Motor. Bei hochmündigen Formen mit zugeschärfter Externseite, wie *Beloceras*, *Pinacoceras* oder *Oxynotoceras*, war zur Erzielung gleicher Leistungen eine geringere propulsive Kraft des Trichterapparates notwendig als bei den plumpen Formen mit gedrungener Schale, wie *Sphaeroceras* oder *Lytoceras*. Zum Auf- und Niedertauchen und zum freien Schweben im Wasser waren alle Ammoniten mit normaler Schalenform befähigt, aktives Schwimmvermögen verlieh ihnen der Besitz des Trichterapparates, dessen Tätigkeit durch die kahnförmige Gestalt vieler Ammonitenschalen unterstützt wurde.

Es gibt aber auch manche Einzelheiten in der Organisation der Ammoniten, die direkt gegen eine kriechende Lebensweise derselben sprechen. Es fällt sehr schwer, sich mesozoische Ammoniten kriechend vorzustellen, deren Mündungsrand in lange, dünne, äußerst gebrechliche Fortsätze von säbel- oder löffelförmiger Gestalt auslief, ferner solche mit stielartigem Externfortsatz oder mit Mündungskapuze oder gar solche, bei denen der Kopf durch die Mündungsfortsätze so vollständig abgeschlossen war, daß neben der Öffnung für Auge und Trichter für die Arme nur in solchem Maße ein Ausschnitt frei blieb, daß an eine kräftige, zum Kriechen geeignete Ausbildung der letzteren nicht gedacht werden kann. Das auffälligste Beispiel des zuletzt genannten Typus ist vielleicht *Morphoceras pseudo-anceps*, dessen seltsame Mündungsform H. DOUVILLÉ<sup>1</sup> eingehend geschildert hat.

A. HYATT hat die Meinung ausgesprochen, daß die Ammoniten mit rostraler Verlängerung des Externtheiles am Mündungsrand Kriecher geworden sein müßten, weil sie den Trichter verloren

<sup>1</sup> H. DOUVILLÉ, Note sur l'*Ammonites pseudo-anceps* et sur la forme de son ouverture. Bull. soc. géol. de France. sér. III. 8. 239, 242.

hätten. Er geht von der Tatsache aus, daß beim rezenten *Nautilus* ein Ausschnitt an der Externseite des Mundrandes die Lage des Trichters markiert. Die Anwesenheit eines solchen externen Mündungsausschnittes läßt sich auch bei den Ammoniten des Paläozoicums noch mit Sicherheit feststellen. Sie wird bei Schalen, deren Mündungsrand nicht vollständig erhalten ist — und das ist ja bekanntlich der Fall bei der überwältigenden Mehrzahl der Ammonitenschalen —, durch den Verlauf der Anwachsstreifen angedeutet, die bei den paläozoischen Ammoniten am Marginalrande nach rückwärts gerichtet sind. Bei den mesozoischen Ammoniten dagegen zeigen sich die Anwachsstreifen mit ebenso großer Gleichmäßigkeit mehr oder weniger deutlich nach vorne gekehrt, oder der Externteil wird wenigstens von den Anwachsstreifen geradlinig übersetzt. Ein Ausschnitt für den Trichter war also bei den mesozoischen Ammoniten, wofern wir für dieselben ebenfalls eine exogastrische Aufrollung der Schale voraussetzen wollen, nicht mehr vorhanden. Aus dessen Abwesenheit aber auf den Verlust des Trichters zu schließen, sind wir, meiner Ansicht nach, in keiner Weise berechtigt. Wir brauchen uns nur die Lage des Tieres zu seiner Schale ähnlich wie bei *Argonauta* vorzustellen, um selbst bei einer sehr starken Rostralverlängerung des Externrandes der Mündung noch einen vollkommen funktionsfähigen Trichterapparat zu erhalten. Wenn man sich vorstellt, daß diejenigen Ammoniten, deren Peristom am Externteil vorgezogen war, ihren Körper beim Schwimmen verhältnismäßig weiter aus der Wohnkammer der Schale hinausschoben als jene mit geradlinig abgestutzter Mündung, so entfällt jede Nötigung zur Annahme einer so durchgreifenden Änderung in der Organisation, wie sie der Verlust des Trichters für die Ammoniten an der Wende der paläozoischen und mesozoischen Ära bedingen würde. Beim Schwimmen war ein weit vorgezogener Externfortsatz der Mündung, wie er sich z. B. bei *Amaltheus* findet, oder gar ein solcher mit hakenförmiger Krümmung wie bei *Schloenbachia rostrata*, kein Hindernis. Wie das Tier auf einem unebenen Boden kriechen konnte, ohne ihn zu beschädigen — der Externfortsatz mancher Ammoniten ist papierdünn und ungemein gebrechlich, daher so selten erhalten — ist mir unverständlich.

Alle die seltsamen Verzierungen und Ausbuchtungen der Mündung, die wir bei Ammoniten mit anormaler Wohnkammer

finden und die nicht, wie bei benthonisch lebenden Gastropoden, mit Verdickungen der Schale verbunden sind, stellen eine außerordentliche Erschwerung der kriechenden Bewegung auf dem Boden dar, da sie beim Kriechen der Gefahr der Beschädigung in viel höherem Maße ausgesetzt sind als beim Schwimmen. Gerade unter diesen Typen jedoch gehören nicht wenige zu den stark skulpturierten, für die man aus diesem Grunde eine kriechende Lebensweise vorauszusetzen geneigt ist.

Die einem Wagenrad ähnliche flache Scheibe eines großen *Arietites*, *Perisphinctes* oder *Coeloceras* konnte schwebend oder schwimmend leicht, kriechend gewiß nur mit Schwierigkeit im Gleichgewicht erhalten werden. Zugegeben, daß der hydrostatische Apparat der gekammerten Schale deren Trägern die aufrechte Haltung der Schale erleichtern würde, so ist doch die Vorstellung fast unabweisbar, daß bei einer durch lange Perioden hindurch fortgesetzten benthonischen Lebensweise eine Schrägstellung und damit zugleich eine Asymmetrie des Gehäuses eingetreten sein müßte. Anzeichen einer solchen Asymmetrie in der ungleichen Anordnung der Suturen auf beiden Seiten des Gehäuses oder in einer Verschiebung des Siphos, wie sie SOLGER als Anzeichen des Überganges von der schwimmenden zur kriechenden Lebensweise betrachtet, sind so seltene Ausnahmen bei Ammoniten, daß ihnen in den wenigen mit Sicherheit konstatierten Fällen<sup>1</sup> allerdings eine besondere Bedeutung zukommen dürfte.

E. W. BENECKE<sup>2</sup> hat bereits die Schlußfolgerungen entkräftet, die E. PHILIPPI an das Vorkommen einer *Placunopsis*-Kolonie auf einem Ceratiten des deutschen Muschelkalkes geknüpft hat, desgleichen die Bedeutung der von DUMORTIER beobachteten Anheftung von Discinen an die Schalen eines liassischen Ammoniten. Er hat ferner mit Recht darauf hingewiesen, daß man in der Gestalt und Größe der Ammonitenschalen eine gewisse Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Meeresgrundes erwarten müßte, wenn die Ammoniten überwiegend benthonisch gelebt hätten. Eine solche Abhängigkeit wird aber im allgemeinen ver-

<sup>1</sup> F. v. HAUER, Über einige unsymmetrische Ammoniten aus den Hierlatzschichten. Sitz.-Ber. k. Akad. d. Wiss. Wien. 13. 401 ff.

<sup>2</sup> E. W. BENECKE, Die Versteinerungen der Eisenerzformation von Deutsch-Lothringen und Luxemburg. Abh. zur geol. Spezialkarte von Elsaß-Lothringen. Neue Folge. 6. Straßburg 1905. p. 549.

mißt. Man findet Ammoniten derselben Gestalt und Größe in den verschiedensten Gesteinen. In den roten Adneter Kalken der Alpen und im Lias Schwabens kehren dieselben Formen wieder, die Hilstone von Nordwestdeutschland enthalten dieselbe Ammonitenfauna wie die kalkige Ausbildung der Unterkreide im Dauphiné. Ganz ohne Ausnahme gilt diese Regel allerdings nicht. Die alpinen Hierlatzkalke z. B. enthalten hauptsächlich kleine, die benachbarten Liasablagerungen in der Fazies der bunten Cephalopodenkalke und Fleckenmergel hingegen große Gehäuse. Sollte man aber zur Erklärung dieses faunistischen Unterschiedes nicht annehmen dürfen, daß die Ammoniten der Hierlatzkalke nur in der Jugend im Schutze der Crinoidenwälder der Hierlatzfazies umherschwärmten, in erwachsenem Zustande aber das freie Meer aufsuchten?

Sehr häufig finden wir große Ammonitengehäuse in einen außerordentlich feinkörnigen Ton eingebettet, der auf ein Sediment von ursprünglich schlammiger Beschaffenheit hinweist. In einem solchen weichen Tonschlamm, wie er z. B. nach UHLIG's<sup>1</sup> Darstellungen den Boden des Spitimeeres bedeckt haben muß, konnten wohl die flachschaligen Bivalven, wie *Inoceramus*, *Lima*, *Astarte*, *Aucella*, benthonisch leben, die großen, schweren Ammoniten dagegen wären bei solcher Lebensweise vermutlich durch Aufwühlen des Schlammes gefährdet worden, der, in die Mantelhöhle eindringend, die Atmungsorgane bedroht hätte. Eine ähnliche Bildungsweise wie für die Spitischiefer muß man jedoch auch für manche andere an Ammoniten reiche Tone voraussetzen.

Wenn ich daher für die überwiegende Mehrzahl der Ammoniten eine freischwimmende, zu ihrem Leben keine Berührung mit dem Meeresboden benötigende Lebensweise annehme, bin ich doch weit entfernt von der Behauptung, daß alle Ammoniten freischwimmende pelagische Tiere waren.

Als das Ergebnis der kriechenden Lebensweise erscheint uns bei den beschalteten Mollusken die turmförmige, schräg getragene, in der Schneckenspirale aufgerollte Gastropodenschale. Wenn wir Ammoniten mit ähnlich gebauten Gehäusen finden, werden wir daher mit Recht auf eine benthonisch kriechende Lebensweise

---

<sup>1</sup> V. UHLIG, Die Fauna der Spitischiefer des Himalaya, ihr geologisches Alter und ihre Weltstellung. Denkschr. k. Akad. d. Wiss. Wien. 85. 1910. p. 565.

schließen, so bei *Cochloceras*, *Turrilites*, *Helicoceras*, *Heteroceras*. Gerade das Vorkommen solcher, nur durch die Kammerung von der Gastropodenschale unterschiedener Gehäuseformen zeigt uns, daß bei Ammoniten, für deren Anpassung an die kriechende Lebensweise wir hinreichende Beweise haben, diese Anpassung auch in der Form der Schale unverkennbare Spuren hinterlassen hat, so daß umgekehrt der Mangel an solchen gegen ein benthonisches Leben spricht.

Unter den in der Schneckenspirale eingerollten Ammonitenschalen sind jene der Gattung *Nipponites*<sup>1</sup> aus der japanischen Oberkreide die merkwürdigsten. Nur die Anfangswindungen sind regelmäßig aufgerollt wie bei *Turrilites*, die letzten ganz unregelmäßig, zuerst links, später rechts gewunden. Die Röhre erinnert einigermaßen an *Vermetus*, und ich möchte glauben, daß auch *Nipponites*, wie *Vermetus*, angeheftet war.

Einige Schwierigkeiten bereitet die Frage nach der mutmaßlichen Lebensweise der zahlreichen sogen. „Nebenformen“ unter den cretaceischen Ammoniten. In *Turrilites* und *Heteroceras* müssen wir nach der Form des Gehäuses benthonische Kriecher vermuten. Auch der spießförmige *Hamites* dürfte sich kriechend und seine in der Wohnkammer hakenartig gekrümmte Röhre am Boden nachschleppend bewegt haben. Formen mit voneinander abgelösten Windungen wie *Crioceras* und *Pictetia* können wohl kaum elegante Schwimmer gewesen sein. *Hamulina*, *Ancyloceras*, *Macroscephites* und wohl auch *Scaphites*, bei denen die Mündung dem spiralen Teil des Gehäuses unmittelbar gegenüberstand, kann man sich eher noch in kriechender als in schwimmender Bewegung vorstellen. Daß die Eigenbewegung bei irgend einer der genannten Formen erheblich gewesen sei, möchte ich nach der zu einer solchen ungeeigneten Gestalt ihrer Schalen bezweifeln.

Unter den sogen. Nebenformen der normal eingerollten Kreideammoniten gibt es also eine große Zahl von Arten, für die eine

---

<sup>1</sup> H. YABE, Cretaceous Cephalopoda from the Hokkaido. Pt. II. Journ. Coll. of Sc. Imper. University of Tokio. 20. 1904. p. 20. Vielleicht sind alle jene aberranten Formen zum sessilen Benthos zu rechnen, bei denen die Aufrollung der Röhre wechselt und die QUENSTEDT (Petrefaktenkunde. I. Cephalopoden. p. 306) in seiner Beschreibung des *Turrilites reflexus* mit den Weber-spulen vergleicht, über welche der Faden sich hin und her und übereinander windet.

sehr verschiedene Lebensweise in Frage kommt. Die meisten hatten wohl nur eine beschränkte Schwimmfähigkeit und wurden zu benthonischen Kriechern. Für die mit schneckenförmigen Gewinden versehenen Ammoniten ist dies, der Analogie des Gehäuses mit der Gastropodenschale entsprechend, mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen. Andere Ammoniten mit aufgelöster oder halb geschlossener Spirale mochten wohl noch gelegentlich schwimmen, hatten aber zum Leben doch die zeitweilige Berührung mit dem festen Untergrund nötig, gehörten mithin ebenfalls dem Benthos an. Lange Zeit hindurch sind diese Nebenformen mit dem aus der normalen Spirale heraustretenden Gewinde als degeneriert angesehen worden<sup>1</sup>. FRECH<sup>2</sup> hat mit Recht eine solche Erklärung für langlebige, formenreiche Gruppen wie *Scaphites* oder *Turrilites* ausgeschlossen. Ich stimme ihm in diesem Punkte vollständig bei, denn es geht doch nicht an, eine so blühende Familie wie die *Lytoceras*idae, die während der ganzen Kreideperiode eine Fülle von Nebenformen entwickelte, deren Abstammung von *Lytoceras* durch den übereinstimmenden Bau der Suturen erwiesen ist, als in Degeneration begriffen zu bezeichnen. Dazu kommt noch — und in diesem Punkte kann ich FRECH (l. c. p. 71) nicht beipflichten —, daß die weitaus überwiegende Mehrzahl der von *Lytoceras* abzuleitenden Nebenformen vor der Stammform wieder erlischt, die bis in die Senonstufe hinaufreicht.

Noch für manche andere Typen der Ammoniten kommt eine benthonische Lebensweise in Betracht. F. SOLGER<sup>3</sup> hat Hin-

<sup>1</sup> Diese Meinung hat wohl ihren schärfsten Ausdruck bei JOH. WALTHER (Geschichte der Erde und des Lebens. Leipzig. 1908. p. 451) gefunden: „Nachdem die Ammoniten in der Permzeit den ungeheuren Aufschwung genommen hatten, beherrschen sie das Meer drei lange Perioden hindurch, und als sie sich dem Tode nähern, da zeigen alle Formenkreise so deutliche Symptome eines abnormen Wachstums, so offenkundige Zeichen einer senilen Degeneration, daß uns ihr Aussterben durch eine Art von Altersschwäche zweifellos bedingt erscheint.“

<sup>2</sup> F. FRECH, Neue Cephalopoden aus den Buchensteiner, Wengener und Raibler Schichten des südlichen Bakony. Separatabdruck aus „Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees. Paläontologischer Anhang zum ersten Teil des I. Bandes. p. 72.

<sup>3</sup> F. SOLGER, Die Fossilien der Mungokreide in Kamerun und ihre geologische Bedeutung. Beiträge zur Geologie von Kamerun. Stuttgart. 1904. p. 216; ferner: Lebensweise der Ammoniten. Naturwissenschaftl. Wochenschr. 17. Heft 8.

deutungen auf eine solche in der Verschiebung des Siphon auf die eine Seite des Gehäuses und in der Asymmetrie der Suturlinien auf beiden Seiten der Schale gefunden. Ein scheibenförmiges Gehäuse fällt beim Kriechen trotz des Auftriebes der Luftkammern fast mit Notwendigkeit auf eine Seite. Daraus ergibt sich eine Verlagerung des Siphon und ein Unterschied der Suturen auf beiden Seiten. SOLGER hat beide Merkmale an einzelnen Individuen der Gattung *Hoplitoides* in der Mungokreide (Kamerun) beobachtet. Ich bin um so mehr geneigt, ihm in seiner Meinung beizustimmen, als *Hoplitoides*, das typische Fossil der Mungokreide, nur eine sehr geringe geographische Verbreitung besitzt.

Die schönsten Beispiele einer Asymmetrie der Ammonitenschale sind mir aus der Cephalopodenfauna der Hierlatzkalke bekannt. F. v. HAUER hat sie zuerst beschrieben, ausführlicher hat später G. GEYER<sup>1</sup> darüber berichtet.

Die Asymmetrie der Schale findet sich an drei Arten: *Oxymoticerus Janus* HAU., *Psiloceras abnorme* HAU., *Amphiceras Suessii* HAU. Unter diesen drei Arten lassen sich zwei auf keine symmetrische Form zurückführen, als deren krankhafter Typus sie aufgefaßt werden könnten. Von jeder liegt eine größere Zahl von Exemplaren vor, so daß die Asymmetrie für diese drei Arten ein konstantes Merkmal darstellt. Bei *Oxymoticerus Janus* betrifft die Asymmetrie Aufrollung und Skulptur, aber nicht die Suturlinie. Die weiter genabelte Seite ist stets viel energischer skulpturiert als die andere. Der Kiel ist verschoben und fällt mit einem Externsattel zusammen, der Siphonhöcker des Externlobus aber liegt genau in der Medianlinie. Ein solcher Fall von Asymmetrie ist auch sonst bei Amaltheen beobachtet worden und kann wohl nicht als Hinweis auf eine Änderung der schwimmenden Lebensweise verwertet werden, weil weder Loben noch Siphon eine Verschiebung erfahren haben, an denen doch eine Änderung der Lebensweise, bzw. eine Neuanpassung sich zuerst geltend machen müßte.

Wesentlich anderer Art ist die Asymmetrie bei den beiden übrigen Arten. Bei *Psiloceras abnorme* sind Siphon und Externlobus in das obere Drittel der einen Schalseite verschoben.

---

<sup>1</sup> G. GEYER, Über die liassischen Cephalopoden des Hierlatz bei Hallstatt. Abh. d. k. k. geol. Reichsanst. 12. No. 4. p. 239—244.

Gleichwohl bleiben alle Suturelemente auf beiden Schalenseiten gleich gestaltet, mit Ausnahme des Externsattels, der auf der einen Seite doppelt so breit angelegt erscheint. Bei *Amphiceras Suessii* hingegen werden alle Suturelemente auf der Seite, nach der die Verschiebung des Siphon erfolgt, auf drei Viertel der Seitenhöhe zusammengedrängt, auf der entgegengesetzten Seite entsprechend auseinandergezerrt.

Die genannten Arten sind kleine Formen von sehr enger geographischer Verbreitung. Wir werden sie wohl den kriechenden Bodenbewohnern unter den Ammoniten zuzählen dürfen.

Asymmetrie in der Ausbildung der Details einzelner Lobenelemente an einem Exemplar ist um so häufiger zu beobachten, je komplizierter die Suturlinie des betreffenden Ammoniten ist. Eine Asymmetrie dieser Art bietet nichts Auffälliges. Es ist viel erstaunlicher, daß sich so komplizierte Zeichnungen, wie in den Loben eines *Pinacoceras parma* oder *Metternichii*, an fast allen Kammerscheidewänden mit einer so überraschenden Gleichförmigkeit wiederholen. Ich möchte daher einer gelegentlichen Unregelmäßigkeit der Suturlinie oder gelegentlichen Abweichungen von der Symmetrie auf beiden Seiten des Gehäuses, wie sie wiederholt bei *Psiloceras*, *Amaltheus* und kürzlich auch bei *Lioceras* von HORN<sup>1</sup> beobachtet worden sind, keine besondere biologische Bedeutung zumessen.

In seiner Arbeit über die Fauna der Mungokreide erwähnt SOLGER noch eine zweite Ammonitengattung, bei der ein Verdacht kriechender Lebensweise naheliegt, das Genus *Neoptychites*. Auffallend ist bei dieser Gattung der Wechsel in der Dicke der Schale an der Grenze des gekammerten Gehäuseteiles und der Wohnkammer bei erwachsenen Exemplaren. Einer Schalendicke von 1 mm an den Luftkammern steht eine Dicke von 4 mm an der Wohnkammer gegenüber. In der Tat mag wohl auch *Neoptychites* im Alter ein Bodenbewohner geworden sein, während er vielleicht in den Jugendstadien ein Schwimmer war.

FRECH<sup>2</sup> sucht den Gegensatz zwischen allgemein verbreiteten und lokalisierten Formen darauf zurückzuführen, daß die ersteren

<sup>1</sup> E. HORN, Die Harpoceraten der *Murchisonae*-Schichten des Donau—Rhein-Zuges. Mitt. Großherzogl. bad. geol. Landesanst. 6. Abt. 1.

<sup>2</sup> F. FRECH, Über devonische Ammoniten. Beitr. z. Geol. u. Paläontol. Österr.-Ungarns etc. 14. 91.



pelagische, die letzteren bodenbewohnende Tiere gewesen seien. Seine Untersuchungen in dieser Richtung beziehen sich zunächst auf die Goniatiten des Devon. Da unter 16 nur lokal verbreiteten Goniatiten des Devon 12 evolute Schalen besitzen, so hält er die flach scheibenförmigen Typen mit weitem Nabel für benthonisch. Dagegen erblickt SOLGER<sup>1</sup> in der Reduktion der Suturlinie einen Hinweis auf die Anpassung an eine kriechende Lebensweise. *Hoplitoides*, der durch die Verschiebung des Siphos auf die eine Seite des Gehäuses und die Asymmetrie der Loben den Übergang von der schwimmenden Lebensweise der normalen Ammoniten zur kriechenden verrät, zeigt eine gewisse Einfachheit des Lobenbaues, die der normalen Lobenlinie der nächstverwandten Formen gegenüber als eine Entartung erscheint. *Leopoldia*, *Tissotia* und die Ceratiten der Kreide weisen einen ähnlichen Lobentypus auf. Sie werden demzufolge von SOLGER als benthonische Kriecher angesehen.

Mit diesen Ausführungen von FRECH und SOLGER kann ich mich nicht einverstanden erklären. Schon in der Trias gibt es viele flach scheibenförmige und evolute Ammoniten, die trotzdem eine sehr weite geographische Verbreitung haben, z. B. die weitnabeligen Gymniten des Muschelkalkes oder die in der ganzen indo-pazifischen Region verbreiteten Ophiceraten aus der Gruppe des *O. Sakuntala* und die Gruppe des *Monophyllites Suessii*. Die gleiche Bemerkung gilt für die Arieten des Unterlias und für die Perisphincten des Oberjura. Keinesfalls also läßt sich die These, daß die evoluten Ammoniten des Devons vorwiegend Bodenbewohner, die involuten pelagisch gewesen seien, verallgemeinern.

Dem Versuch SOLGER's, die Reduktion in der Zerschlitung der Lobenlinie bei Ammoniten durch eine Änderung in ihrer Lebensweise zu erklären, hat schon J. POMPECKJ<sup>2</sup> mit Rücksicht auf seine Beobachtungen an Ammoniten der Gattung *Oxynoticeras* widersprochen. Ich möchte nur darauf hinweisen, daß gerade jene Ammoniten, die durch ihre in der Schneckenspirale

<sup>1</sup> F. SOLGER, l. c. Ferner: Zusammenhang zwischen der Lobenbildung und der Lebensweise der Ammoniten. Verh. d. V. Internat. Zoologen-Kongresses. Berlin 1902. p. 6 ff.

<sup>2</sup> J. POMPECKJ, Notes sur les *Oxynoticeras* du Sinémurien du Portugal etc. Communications du Service géol. du Portugal. 6. 1906. p. 310.

aufgerollten Gewinde am meisten den Verdacht auf eine kriechende Lebensweise erwecken, ganz normale Loben zeigen, die z. B. bei *Turrilites* durchaus nach dem Typus der *Lytoceras*-Loben gebaut sind. *Hamites* oder *Baculites* weisen schon durch ihre Schalenform auf eine andere Lebensweise hin, als wir sie für die Stammform *Lytoceras* annehmen müssen, und doch ist in ihrer Suture keinerlei Andeutung einer Reduktion bemerkbar.

Dagegen ist allerdings zuzugeben, daß unter den Ammoniten mit auffälliger Vereinfachung der Suturen, die man als „Rückschlagsformen“ oder als Beispiele gehemmter Entwicklung anzusehen pflegt, die meisten Formenkreise mit geringer horizontaler und vertikaler Verbreitung umfassen. Manche jedoch, wie die Tissotien und einige der sogen. Kreideceratiten oder *Nannites* in der Trias gehören zu den fast universell verbreiteten Gattungen.

Die Ammoniten, für deren benthonisches, von einer Berührung mit dem festen Untergrunde abhängiges Leben begründete Vermutungen sprechen, sind nicht allzu zahlreich. Auch wenn wir annehmen, daß außer den bereits genannten noch einzelne andere Typen ausschließlich oder doch vorwiegend als Kriecher sich betätigt haben, so möchte ich doch mit E. W. BENECKE und F. FRECH für die Hauptmasse der Ammoniten an einer Annahme einer schwebenden und schwimmenden Lebensweise festhalten.

G. PFEFFER<sup>1</sup> betrachtet Nautilen und Ammoniten im allgemeinen als subpelagische Tiere. Ich möchte die dünnschaligen, glatten oder schwachberippten Formen, wie *Arcestes*, *Lytoceras*, *Phylloceras*, die wir am häufigsten in Ablagerungen größerer Tiefen antreffen, als echte pelagische Tiere ansprechen, in den dickschaligeren oder stark skulpturierten Typen dagegen vorwiegend subpelagische oder schwimmende Tiere des Uferbezirkes erblicken. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Gruppen kann natürlich sowohl aus biologischen als aus geologischen Gründen nicht angenommen werden.

Für die zoogeographische Betrachtung ist die Frage nach überwiegend nektonischer oder überwiegend benthonischer Lebensweise der Ammoniten vielleicht von geringerer Bedeutung als die

<sup>1</sup> G. PFEFFER, Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt. Hamburg 1891. p. 55.

Frage, ob die Mehrzahl der Ammoniten wirklich, wie man früher allgemein annahm, vorzügliche, ozean beherrschende Schwimmer waren, die sich aus diesem Grunde über weite Strecken leicht ausbreiten konnten, oder ob sie sich vorwiegend auf kleinere Lebensbezirke beschränkten. Vermutlich waren auch hier die Nuancen der Lebensweise ebenso groß als die Mannigfaltigkeit der Gehäusebildung.

Zur Beurteilung dieser Frage wäre es notwendig, das Verhältnis der Zahl der annähernd weltweit verbreiteten Ammoniten zu jener der weltweit verbreiteten Typen aus anderen Stämmen des Tierreiches genauer zu kennen. Über dieses Verhältnis jedoch sind wir vorläufig noch sehr ungenügend unterrichtet. Ebenso fehlt es uns an sorgfältigen vergleichenden Untersuchungen über die Details in der Entwicklung derartiger Typen in entlegenen Regionen. Nichtsdestoweniger gewinnt man den Eindruck, als ob viele der als gleichartig betrachteten Ammonitenschalen verschiedener mariner Reiche gewisse, wenn auch untergeordnete Verschiedenheiten in ihren Merkmalen aufweisen würden, die bis zu einem gewissen Grade doch für eine lokale Sonderung der einzelnen Entwicklungskreise zu sprechen scheinen und jedenfalls eine von dem Verlauf der alten Küstenlinien ganz unabhängige Verbreitung derselben quer über die Breite eines Ozeans hinweg zu einer Ausnahme machen<sup>1</sup>.

Der Opposition von HYATT und WALTHER gegen die nektonische Lebensweise der Ammoniten gebührt unstreitig das Verdienst, die keineswegs richtige Vorstellung einer mühelosen Meeresbeherrschung durch die Ammoniten beseitigt zu haben.

In den an Ammonitenschalen reichen mesozoischen Ablagerungen finden wir, wie auf eine einheitliche Projektionsebene niedergeschlagen, nektonische und benthonische Formen nebeneinandergelagert, so daß ihre Scheidung innerhalb einer solchen Ablagerung selbst sehr schwierig, oft unmöglich ist. Dagegen dürfen wir meiner Meinung nach in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle überzeugt sein, daß der Lebensbezirk der Tiere mit der Stelle zusammenfällt, an der wir ihre fossilen Schalen antreffen. Der passiven Verfrachtung der leeren Schalen, für die

<sup>1</sup> Vergl. *Virgatiles* im borealen und *Virgatosphinctes* im subtropischen und tropischen Oberjura.

WALTHER<sup>1</sup> mit so großer Wärme eingetreten ist, kann ich nur eine sehr untergeordnete Bedeutung für die Verbreitung der Ammoniten zuerkennen. Den Einwänden, die bereits von anderer Seite gegen eine passive Verschleppung der leeren Ammonitenschalen über weite Strecken ausgesprochen worden sind, will ich nur wenig hinzufügen.

J. WALTHER hat in seiner zweiten Arbeit selbst die Bedeutung seiner Verfrachtungstheorie wesentlich reduziert. Sein Hauptargument liegt in dem Hinweis auf die Verfrachtung der leeren *Nautilus*-Schale, die vom Meeresgrund an die Oberfläche emporsteigt, nachdem der Körper des toten Tieres sich von ihr abgelöst hat. Den gleichen Vorgang und mit diesem auch die Gelegenheit zur Verschleppung der Schalen an fremde Küsten durch Wind und Wellen setzt WALTHER auch bei den Ammoniten voraus.

Ich hege begründete Zweifel, daß das Ammonitentier nach seinem Tode von der Schale losgerissen worden ist, so daß die letztere an die Oberfläche des Meeres durch den Auftrieb der Luftkammern gehoben wurde. Bei einem mesozoischen Ammoniten war das Herausfallen des Körpers viel schwieriger als bei dem rezenten *Nautilus* infolge der festen Verbindung des Haftmuskels mit der Schale entlang den feinen Zerschlitzen der Suturlinie. Daß die Ammonitenschalen mit den in ihnen ruhenden toten Tierkörpern in die Sedimente eingebettet wurden, scheint mir aus den Beobachtungen von ROTHPLETZ<sup>2</sup> an den Ammoniten der lithographischen Plattenkalke von Solnhofen mit Sicherheit hervorzugehen. Allerdings handelt es sich hier um Absätze in unmittelbarer Nähe des Strandes, aber aus den Bildungsverhältnissen eines bathyalen Sediments wie die Adneter Schichten des Lias muß man ebenfalls auf eine Einbettung der Schale mit dem toten Tier an der Stelle schließen, wo die Schalen heute in Massen zusammengehäuft vorliegen. In den Adneter Kalken ist stets nur eine Hälfte der aus Arragonit bestehenden Schalen erhalten, jene, die im Schlamm des Meeresgrundes begraben war, während die andere der Auflösung durch das Meerwasser verfiel. Die Einbettung

<sup>1</sup> J. WALTHER, Bionomie des Meeres. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. I. Teil. Jena 1893. p. 509; Über die Lebensweise fossiler Meerestiere. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. 1897. 49. 258 ff.

<sup>2</sup> A. ROTHPLETZ, Über die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. Abh. k. bayr. Akad. d. Wiss. München 1909. 11. Kl. 24. 313—337.

der Schalen muß daher auf dem Boden eines tiefen Meeres erfolgt sein, die Gehäuse, die mit der Leiche des Tieres belastet auf den Meeresboden sanken, können von diesem überhaupt nicht mehr zur Oberfläche aufgestiegen sein.

J. WALTHER vertritt die Meinung, die Verbreitung der gekammerten Cephalopodenschalen sei ganz unabhängig von dem wechselnden Charakter der sie umhüllenden Sedimente und von der Meerestiefe. Im schärfsten Gegensatz zu ihm hat kürzlich K. DENINGER die Ammoniten als ausgezeichnete Faziestiere erklärt. Als Beispiele nennt er insbesondere Ceratiten, Arcestiten, Amaltheiden und Macrocephaliten, „bei denen uns die begleitende Gesteinsfazies so selbstverständlich erscheint, daß wir uns diese Ammoniten schwer in anderem Gewande vorstellen können“<sup>1</sup>. Wir sehen also hier zwei diametral entgegengesetzte Ansichten über die Verbreitung der Ammoniten einander gegenüberstehen.

Keine dieser beiden Anschauungen läßt sich den Tatsachen gegenüber ohne Einschränkung aufrechterhalten. Die Ammoniten sind nicht in höherem Maße Faziestiere als irgendwelche andere Vertreter der subpelagischen Meeresfauna, sie sind es vielleicht eher in geringerem Grade. Um bei den von DENINGER angeführten Gruppen zu bleiben, so sei zunächst auf *Amaltheus margaritatus* hingewiesen, der in den Hierlatzkalken des Schafberges mit genau denselben Merkmalen erscheint wie in den Amaltheentonen des schwäbischen Lias, obwohl man schwer zwei Meeresabsätze finden wird, die eine größere fazielle Verschiedenheit aufweisen. Verkieste Arcestiten sind allerdings Ausnahmefälle, aber doch kommen sie in den karnischen Schieferen des Himalaya mit *Halobia comata* nicht allzu selten vor. Hier zeigt sich also eine fazielle Unabhängigkeit sogar bei jenen Ammonitengruppen, die DENINGER selbst als Beispiele für das Gegenteil genannt hat. Auf der anderen Seite jedoch ist der Einfluß einer bestimmten Fazies auf die Zusammensetzung der in ihr eingeschlossenen Ammonitenfauna unbestreitbar. Daß die Masse der Arcestiten in den weißen und roten Kalken der Hallstätter Entwicklung konzentriert und in jeder anderen Fazies relativ selten ist, kann nicht in Abrede gestellt werden. Lange Zeit ist die relative Seltenheit der Arcestiten in den ge-

<sup>1</sup> K. DENINGER, Einige Bemerkungen über die Stratigraphie der Molukken etc. Dies. Jahrb. 1910. II. p. 8.

schichteten Kalken und Schiefen der normalen Trias des Himalaya aufgefallen, so daß sie geradezu als ein regionales Merkmal der indischen Triasprovinz gelten konnte. Mit der Entdeckung der Hallstätter Fazies in den exotischen Blöcken der tibetanischen Serie ist auch eine den alpinen Hallstätter Faunen außerordentlich nahestehende Fauna mit einer großen Zahl von Arcestiden zum Vorschein gekommen<sup>1</sup>. Die lange vermißten Anklänge an indopazifische Faunen der Untertrias haben sich in den der alpinen Werfener Entwicklung fremden Klippenkalken von Këira in Albanien gefunden<sup>2</sup>.

Manche als Leitfossilien bekannte Triasammoniten sind ganz unabhängig von der Gesteinsfazies, z. B. *Carnites floridus*, der ebensogut in den Rheingrabener und Bleiberger Schiefen, als in den *Cardita*- und Veszpremer Mergeln und in den roten Hallstätter Kalken des Salzkammergutes vorkommt. Dagegen dringt er nicht in das Gebiet der südalpinen Trias ein. Die Arten der roten, hornsteinführenden *Tridentinus*-Kalke des Bakony sind durchaus identisch mit solchen der Wengener Schiefer und Tuffe Südtirols<sup>3</sup>. Also auch hier wieder eine auffallende Unabhängigkeit der Ammonitenfauna von der sie einschließenden Gesteinsfazies.

Tatsachen dieser Art verdienen besondere Beachtung als ein Gegengewicht gegen die Überschätzung der Beziehungen zwischen Gesteinsfazies und Fossilführung, zu der man sich durch eine so frappante Übereinstimmung, wie sie z. B. zwischen den Ammonitenfaunen der Hallstätter Entwicklung in Bosnien, Griechenland und dem Salzkammergut besteht, verleiten lassen könnte.

Ich sehe in der relativen Unabhängigkeit des Vorkommens vieler Ammonitenarten von einer bestimmten Fazies einen wichtigen Beweis für die schwimmende, von einer bestimmten Beschaffenheit des Meeresbodens unabhängige Lebensweise der meisten

---

<sup>1</sup> C. DIENER, Upper triassic and liassic faunae of the exotic blocks of Malla Johar. Himalayan Foss. Palaeont. Ind. Ser. XV. 1.

<sup>2</sup> G. v. ARTHABER, Die Trias von Albanien. Beitr. z. Geol. u. Paläontol. Österr.-Ungarns etc. 24. Heft 4.

<sup>3</sup> C. DIENER, Mitteilungen über einige Cephalopodensuiten aus der Trias des südlichen Bakony. Paläontol. Anhang zu dem I. Teil des I. Bandes der „Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees. Budapest. 1899. p. 16.

Ammoniten. Wären die Ammoniten überwiegend benthonische Kriecher gewesen, so müßte die Verteilung ihrer fossilen Schalen in den Sedimenten eine wesentlich andere sein, als sie tatsächlich ist.

Wir dürfen somit für die Ammoniten eine Lebensweise voraussetzen, die eine rasche Verbreitung der meisten Arten über weite Meeresgebiete begünstigt, auch wenn diese Verbreitung, wie es ja wahrscheinlich ist, vorwiegend entlang den alten Küstenlinien erfolgte<sup>1</sup>. Die Möglichkeit einer solchen raschen Ausbreitung und Zerstreung neuer Arten von ihrem Entwicklungszentrum aus ist bei der Beurteilung der Frage der Korrelation einzelner Horizonte, deren Altersbestimmung ja fast ausschließlich auf Ammonitenfaunen beruht, nicht ohne Bedeutung.

Selbst ein dem Prinzip stratigraphischer Korrelation gegenüber, gleiche Faunen als gleich alt anzusetzen, so kritischer Forscher, wie MAX SEMPER<sup>2</sup>, macht für die Ammoniten das Zugeständnis, daß sie als Lebewesen, die mit einer großen und raschen Verbreitungsfähigkeit eine relativ kurze Lebensdauer verbanden, in der bisherigen Weise als Leitfossilien mehr oder weniger uneingeschränkt verwendet werden dürfen. Allerdings wird man auch hier jeden einzelnen Fall sorgfältig zu prüfen haben, besonders wenn die Frage in Betracht kommt, ob bei einer Parallelisierung räumlich weit entfernter Ablagerungen nur von einer Gleichwertigkeit (Homotaxie) oder von einer Gleichzeitigkeit (Isochronie) gesprochen werden darf. Nicht zu vergessen ist, daß auch unter den Ammoniten einzelne Arten, die an typischen Lokalitäten zeitlich eng begrenzt sind, an anderen den Charakter als Leitfossilien verlieren, daß einzelne Formen daher stets nur annähernde Zeitbestimmungen erlauben. Nur wo man es mit reichen Faunen zu tun hat, kann der Spielraum in der Zeitbestimmung so weit eingeschränkt werden, daß für solche Sedimente mit einem übereinstimmenden faunistischen Inhalt die Vermutung gleichzeitiger Ablagerung wirklich gerechtfertigt ist. Aber auch hier darf der Ausdruck „Gleichzeitigkeit“ natürlich nur im stratigraphischen Sinne verstanden werden, insoferne, als die Zeit, die für die Aus-

<sup>1</sup> Diese Wahrscheinlichkeit ergibt sich schon aus der Natur vieler Ammonitensedimente, die man ihrer Beschaffenheit nach als Flachwasserbildungen ansprechen muß.

<sup>2</sup> MAX SEMPER, Die Grundlagen paläogeographischer Untersuchungen. Centralbl. f. Min. etc. 1908. p. 443.

breitung einer Ammonitenfauna von einem Entwicklungszentrum aus notwendig ist, die Zeitdauer einer paläontologischen Zone als der kleinsten stratigraphischen Einheit nicht überschreitet.

Wenn wir im Bajocien von Argentinien genau wie in Europa die knotenlosen Formen der Gruppe der *Sonninia pinguis* auf die geknoteten Formen aus der Gruppe der *S. Sowerbyi* folgen sehen, wenn wir in den Profilen der Sierra de Santa Rosa bei Mazapil (Mexiko) die Faunenfolge des französischen Calcaire de Crussol — unten *Haploceras Fialar*, in der Mitte die Waagenien, oben *Aspidoceras cyclotum* mit der entsprechenden Begleitfauna — wiederfinden, dann liegt die Vermutung nahe, daß jene europäischen und amerikanischen Ammonitenfaunen nicht nur gleichwertig sind, sondern auch — im stratigraphischen Sinne — gleichzeitig gelebt haben.

---