

Über  
Koprolithen und Enterolithen.

Von

**Prof. Dr. Hoernes, Graz.**

Sonderabdruck aus dem „Biologischen Centralblatt“.

Bd. XXIV. Nr. 17, ausgegeben am 1. September 1904.

---

LEIPZIG.  
Verlag von Georg Thieme.  
1904.

## Über Koprolithen und Enterolithen.

Von Prof. Dr. Hoernes, Graz.

Die eben erschienene, sehr interessante Abhandlung von L. Neumayer (1) über spirallygebaute Koprolithen aus dem Perm von Texas, welche wohl mit Recht stegocephalen Amphibien (*Eryops* und *Diplocaulus*) zugeschrieben werden, gibt mir Veranlassung, auf ein Thema zurückzukommen, welches von Zoologen und Paläontologen nur gelegentlich gestreift, aber doch etwas eingehender behandelt wurde, als Neumayer meint.

An seinem Untersuchungsmateriale unterscheidet Neumayer zunächst zwei verschiedene Typen von Koprolithen: solche, bei welchen die Spiraltouren gegen einen Pol sich konzentrieren, so dass die andere Hälfte oder wenigstens ein Drittel des Koprolithen glatt bleibt, und solche, bei welchen die spiralen Windungen in gleicher Distanz von einem Pol zum anderen ziehen. Dem ersten Typus, welchen er den heteropolaren nennt, gehören ausnahmslos alle größeren Koprolithen aus Texas, welche von *Eryops* herrühren sollen und ein einziges kleineres Stück, welches vielleicht von einer jugendlichen *Eryops*-Form herrührt, an; während der zweite, amphipolare Typus die kleineren Koprolithen umfasst, welche *Diplocaulus* zugeschrieben werden. An Querschliffen und an teilweise abgeblättern Exemplaren zeigt Neumayer, dass die charakteristische spirallyge Oberflächenstruktur auch im lamellären Bau der mächtigeren Rindenpartie Ausdruck findet, während im Inneren eine kleinere, homogene Kernzone vorhanden ist. Die Möglichkeit, dass es sich um Harnsteine handele, als welche Leydig (2) und Duvernoy (3) manche Koprolithen betrachteten, wird nach Neumayer durch die charakteristische Oberflächenstruktur und die Einlagerung von Nahrungsresten ausgeschlossen, er hat deshalb auf eine chemische Analyse, wie sie C. E. G. Bertrand (4) bei den von ihm untersuchten Koprolithen von Bernissart anführt, verzichtet und legt größeres Gewicht auf Dünnschliffe durch texaner Koprolithen. Es finden sich in denselben Einlagerungen organischer Natur, welche in allem mit dem Bau des spongiösen Knochens übereinstimmen. Fraglich ist nur, ob die Knochenreste, in welchen Neumayer Primitivröhrchen und Knochenkörperchen, Markräume sowie Gefäßkanäle oder Haver'sche Kanäle nachwies (s. die Fig. 13 seiner Tafel), mit der Nahrung in den Körper eingeführt wurden oder sekundär in den Koprolithen gelangten, vielleicht sogar Skeletteile des Tieres selbst sind. Neumayer verweist bezüglich der letzteren Möglichkeit auf die Untersuchungen von Agassiz (5), nach welchen Ganoiden mit in der Leibeshöhle befindlichen Koprolithen gefunden wurden, wonach vielleicht auch anliegende Skeletteile in den Darminhalt hineingepresst werden konnten. Ebenso liege aber auch die Möglichkeit vor, dass nach Ablagerung des

Kotes frei herumliegende Knochenreste auf und in die Fäces gelangen konnten. Fig. 12 der Tafel Neumayer's zeigt mehrere Einlagerungen auf der Oberfläche eines Kopolithen aus Texas, welche offenbar Skeletteile darstellen und eines derselben ist als Femur von *Pariotichus* zu erkennen. Nach der Meinung Neumayer's, welcher ich in diesem Punkte vollkommen beipflichten möchte, wäre es allein auf Grund dieses Befundes unmöglich, sich für oder wider die Kopolithennatur dieser Fossilien zu entscheiden. Wichtiger wäre der Nachweis, dass sich in einigen der Kopolithen Gewebsreste — von der Darmwand herrührend — nachweisen ließen. Dadurch wäre die Frage entschieden, ob die freiliegend gefundenen Kopolithen insgesamt als Fäces zu betrachten seien oder ob sich unter denselben auch Stücke fänden, welche den ganzen fossilisierten Darmkanal mit seinem Inhalt darstellen.

Im Querschnitt der von ihm untersuchten Kopolithen aus Texas (s. Fig. 4 der Tafel bei Neumayer) unterscheidet er im peripherischen Teil abwechselnde weiße und braunrote Lamellen. Die ersteren sind etwa  $\frac{1}{2}$  mm breit, die dunkleren Schichten messen meist nur  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{8}$  mm. Im Vergleich mit dem von ihm untersuchten spiralgebauten Darm von *Ceratodus*, welche im Querschnitt die grau erscheinende Darmwand zeigt, zwischen deren Blättern der dunkle bis braunschwarze Darminhalt eingelagert ist, während eine homogene braunschwarz gefärbte Kernzone (Milz) die Mitte einnimmt, findet nun Neumayer, dass die dunkler gefärbten Ringe des Kopolithenquerschliffes dem Darminhalt, die helleren der fossilisierten Darmwand entsprechen und gelangt daher zu der (übrigens wie wir unten sehen werden, keineswegs neuen) Ansicht, dass die Mehrzahl der Kopolithen nicht als Fäces, sondern als fossilisierter Darmkanal anzusprechen sei. Mit Recht macht er den von ihm als „heteropolar“ bezeichneten Typus der fraglichen Körper als beweisend für diese Ansicht geltend: „Wären die heteropolaren Formen von den Tieren ausgeschiedener und dann fossilisierter Darminhalt, dann wäre schwer einzusehen, warum sich gerade an einem Pol der Eindruck des spiralig gebauten Darmes in so prägnanter Weise erhalten haben sollte, und um einen solchen kann es sich bei der in so typischer Weise wiederkehrenden Zeichnung nur handeln. Es müsste dann beim Durchgleiten durch die spiralig aufgebaute Darmwand der Darminhalt überall dieselbe Oberflächenzeichnung eingedrückt bekommen haben, d. h. er müsste über seine Oberfläche hin die eng aufeinanderfolgenden Spiralen zeigen, ähnlich wie die amphipolaren Formen, oder, falls das Ende des Mitteldarmes und etwa auch der Enddarm in einer langgezogenen Tour auslief, den Abdruck nur dieser über die Oberfläche des ganzen Kopolithen hin.“

Neumayer erwähnt dann die bisherigen Schilderungen ähn-

licher spiralgebauter Kopolithen durch L. Agassiz (5), A. Gaudry (6) und L. v. Ammon (7). Die von Gaudry aus dem Perm von Autun geschilderten Kopolithen sind spindelförmig, heteropolar mit 7—8 Spiraltouren, jene, welche von Ammon aus der deutschen Dyas, den unteren Cuseler Schichten von Wolfstein aus der Pfalz und aus dem Kalkkohlenflötz bei Hundheim am Glan beschreibt, sind ebenfalls heteropolar, zeichnen sich aber durch geringe Anzahl und große Höhe der Windungen aus, sie sollen von *Scleurocephalus* herrühren, während die Kopolithen von Autun der Gattung *Actinodon* zugeschrieben werden. Zweifellos ist die durch Neumayer begründete Unterscheidung heteropolarer und amphipolarer Formen unter den von Stegocephalen herrührenden Kopolithen von großer Bedeutung. Darauf weist auch der Umstand hin, dass *Eryops* Cope aus Texas, *Actinodon* Gaudry aus Frankreich und *Scleurocephalus* Goldf. aus der deutschen Dyas insgesamt zur Gruppe der *Temnospondyli* gehören, während *Diplocaulus* Cope ein Repräsentant der *Lepospondyli* ist. Die Kopolithen von *Diplocaulus* aber sind amphipolar — jene, welche den Gattungen *Eryops*, *Actinodon* und *Scleurocephalus* zugeschrieben werden, heteropolar. Immerhin wäre der Schluss, dass alle Kopolithen der *Temnospondyli* heteropolar, jene der *Lepospondyli* aber amphipolar seien, deshalb gewagt, weil doch bis nun noch zu wenig Material untersucht werden konnte.

Über die von Agassiz geschilderten Fisch-Kopolithen sagt Neumayer: „Die von L. Agassiz beschriebenen Formen gehören zumeist dem amphipolaren Typus an, d. h. die die Kopolithen umkreisenden Impressionen erstrecken sich von einem Pol bis zum andern. Bei einigen bleibt jedoch der eine Pol frei, doch ist in diesen Fällen schwer aus den Abbildungen allein zu entnehmen, ob es sich hier um Zufälligkeiten im Erhaltungszustand oder um eine charakteristische Formeigentümlichkeit handelt. Nach Agassiz's Angaben stammen diese Kopolithen von Knochenfischen — *Macropoma Mantelli* Agass. — und er gibt mit Recht an: „Ils ressemblent en général à ceux des Sauriens et sont parfois contournés de la même manière.“ Hier wäre nun, abgesehen davon, dass spiralgebaute Kopolithen bei Sauriern zu den Seltenheiten gehören — auf ihr Vorkommen bei *Ichthyosaurus* kommen wir noch zurück —, zunächst zu bemerken, dass *Macropoma* (zu der Ganoidenordnung der Crossopterygier gehörig) ziemlich häufig in der mittleren und oberen Kreide von England, Frankreich, Norddeutschland und Böhmen vorkommt, dass die problematischen tannenzapfenartigen Körper, welche diesen Fischen als Kopolithen zugeschrieben werden, noch häufiger sind als die Abdrücke der Tiere selbst und dass sie nicht selten auch im Bauche der Tiere *in situ* gefunden wurden. Nun hat A. E. Reuss eine größere Anzahl dieser Kopro-

lithen aus der oberen Kreide Böhmens untersucht und zur Abbildung gebracht (8) und dabei auch auf ganz ähnliche, aber größere Körper aus dem kohligem Schiefer des Rotliegenden von Hohenelbe im Bunzlauer Kreise hingewiesen. Von den letzteren 2—3,5" Länge erreichenden Körpern sagt Reuss: „Sie sind denen von *Macropoma Mantelli* zum Verwechseln ähnlich; nur zeigt ihre Oberfläche noch zahlreichere und sich vielfach verästelnde Gefäßindrücke. Sie stammen vielleicht von einer großen, gefräßigen *Pygopterus*-Art ab“<sup>1)</sup>. Über die *Macropoma*-Kopolithen aus dem Pläner bemerkt er, dass ihr dem spitzen Ende zunächst gelegenes Drittel keine Spirallinien zeige, wohl aber längere und tiefere, von der Spitze ausstrahlende Furchen, es gehören also auch diese Kopolithen dem heteropolaren Typus Neumayer's an. Reuss macht bereits hinsichtlich des Querdurchschnittes der von ihm untersuchten Kopolithen darauf aufmerksam, dass ihr kleiner dunkler Kern von abwechselnd lichten und dunkelbraunen Zonen umgeben wurde (a. a. O. S. 11 der ersten Abteilung), er teilt auch (S. 103 der zweiten Abteilung) eine Analyse der Kopolithen des Pläners von Kositz durch Professor Redtenbacher mit, nach welcher dieselben über 50% phosphorsauren Kalk enthalten<sup>2)</sup>. Später hat Anton Fritsch in seiner Abhandlung über Reptilien und Fische der böhmischen Kreide (9), welche leider ebenso wie die eben erwähnte Reuss'sche Monographie der böhmischen Kreideversteinerungen Neumayer unbekannt geblieben ist, bereits die Frage erörtert, ob die sogen. Kopolithen in der Tat als Fäces oder nicht vielmehr als fossilisierter Darm zu bezeichnen sind. Er sagt (a. a. O. S. 58) bei Besprechung von *Oxyrhina Mantelli*: „Kopolithen erhielten sich besonders in den mergeligen Lagern, so fand ich dieselben bereits in den Semitzer Mergeln in Tuchoritz. Der Pläner des Weißen Berges liefert auch gut erhaltene Hohlräume mit Andeutung der Falten des Spiralklappendarmes. Ein Exemplar aus dem Pläner von Schlan besitzt auch noch Teile des übrigen Darmes angedeutet, was mich in der Annahme bestärkte, dass die Kopolithen nicht eine Lösung waren, sondern ein jeder Kopolith dem versteinerten Enddarme mit dem Spiralklappenapparate entspricht und dass von einem Individuum eines Fisches immer nur ein Kopolith sich erhalten konnte.“ Diese Bemerkung bezieht sich zunächst auf die zu *Oxyrhina*, also zu Haien gerechnete Kopolithen, es konnte Fritsch aber auch bei *Macropoma speciosum* Reuss, und zwar bei dem von ihm unter C angeführten Exem-

1) Vergl. auch H. Girard: Kopolithen a. d. Kohlengebirge von Hohenelbe, Neues Jahrbuch 1843, S. 757.

2) Neuerliche Analysen von Fischkopolithen aus der böhmischen Kreide hat Hoffmann durchgeführt. Arch. f. d. naturw. Landesdurchforschung von Böhmen, Bd. I, V. Abt.

plare den Koprolithen in situ unter der Schwimmblase feststellen (a. a. O. S. 27 und 30) — Fritsch gibt auch in Tafel III eine Restauration des Skelettes von *Macropoma speciosum*, in welcher die Schwimmblase wie der Spiralklappendarm eingezeichnet ist. In seinem großen Werke über die Fauna der böhmischen Gaskohle (10) beschreibt Fritsch zahlreiche heteropolare „Koprolithen“ von Fischen, und zwar sowohl von Selachiern als von Ganoiden. Zu den ersteren gehören die Gattungen *Pleuracanthus* Ag. und *Xenacanthus* Beyr. Bei Schilderung von *Pleuracanthus parallelus* Fritsch bemerkt der Autor (a. a. O. S. 13): „Von den Weichgebilden der Bauchhöhle erhielt sich der mit kalkiger Kotmasse erfüllte Spiralklappendarm, der gewöhnlich als Koprolith angeführt wird. Er ist von birnförmiger Gestalt, hat ein vorderes spitzes Ende und ein abgestumpftes hinteres. Eine große äußere Windung und zwei schmale innere sind an der Oberfläche der Länge nach gefaltet. Dass dieses Gebilde mit dem stumpfen Ende nach hinten gelagert war, das werden wir weiter unten bei *Xenacanthus* kennen lernen und es geht dies auch aus dem Vergleich mit dem entsprechenden Organe bei *Heptanchus* hervor. Aus diesem Spiralklappendarme geht die Lösung als kalkiger Brei nach und nach in das Wasser und es ist ein Irrtum, wenn man glaubt, dass diese Fische wiederholt feste sogen. Koprolithen von Gestalt des Spiralklappendarmes von sich gegeben haben.“ Und bei Diskussion der Organisation von *Xenacanthus* (a. a. O. S. 32) sagt Fritsch: „Was man gewöhnlich Koprolith nennt, ist der mit Kotmasse angefüllte Spiralklappendarm und nicht etwa ein Körper, welcher wiederholt von dem Fische als Lösung abgelegt worden wäre. Man findet ihn bei *Xenacanthus* in der Nähe des Skelettes, aber nur in zwei Fällen sehen wir ihn an unseren Exemplaren „en place“, d. h. in natürlicher unverschobener Lage. Derselbe hat eine birnförmige Gestalt und war mit dem stumpfen Ende nach hinten gelagert und ein Vergleich mit dem entsprechenden Teile bei *Heptanchus* bestätigte, dass dies die richtige Lage sei. Auf Taf. 98 Fig. 1 lässt sich sowohl vorn eine undeutliche Fortsetzung in den Dünndarm als auch hinten in einen kurzen Enddarm wahrnehmen. Es liegt der Spiralklappendarm zwischen den beiden Basalteilen der Bauchflosse.“

Auch von Ganoiden schildert Fritsch mehrere Beispiele von Spiralklappendärmen, welche entweder neben dem betreffenden Fischrest oder selbst noch in situ im Körper angetroffen werden. Bemerkenswert ist die Größe der „Koprolithen“ der Gattung *Amblypterus* Ag. Bei Beschreibung von *Amblypterus (Palaeoniscus) Rohani* Heckel sagt Fritsch (a. a. O. S. 108): „Unter dem Taf. 123 abgebildeten Exemplare liegt, aus dem Körper herausgedrückt, der voluminöse Spiralklappendarm, der wohl ebenso wie bei den re-

zenten Lurchfischen fast die ganze Bauchhöhle eingenommen hat. Bei dem von Heckel Taf. I abgebildeten Exemplare liegt der große Spiralklappendarm noch im Körper. Derselbe zeigt nur 5 Windungen, von denen die letzte  $\frac{2}{3}$  Gesamtlänge des Organs einnimmt und die Oberfläche trägt die Abdrücke von welligen Längsfalten.“ Bei Besprechung von *Amblypterus (Palaeoniscus) luridus* Heckel wird (S. 109) bemerkt: „Neben dem Exemplar Heckel's liegt ein Spiralklappendarm, der einen ganz anderen Bau zeigt als der bei *A. Rohani* Taf. 123 abgebildete, denn er hat 8 schmale Windungen, welche die vordere Hälfte des Organs einnehmen (Textfigur Nr. 303). Die Breite verhält sich zur Länge wie 1 zu 2. Leider ist die Zugehörigkeit des Koprolithen zu dem daneben liegenden Fisch nicht sicher nachweisbar. Es mag aber hier aufmerksam gemacht werden, dass vielleicht im Bau dieses Organs auch ein Hilfsmittel zur Artunterscheidung zu finden sein wird.“

Ich glaube, dass den hier angeführten Ausführungen Fritsch's vollkommen beizustimmen ist. Dann aber wird es zweckmäßig sein, die Bezeichnung „Koprolith“ für die fossilen Spiralklappendärme fallen zu lassen, da diese Bezeichnung eigentlich nur für die fossilen Fäces zu gebrauchen wäre, also beispielsweise für das durch Buckland geschilderte fossile „*album graecum*“ der *Hyaena spelaea* der Kirkdaler Höhle (11), während für den fossilen Spiralklappendarm der Stegocephalen, Selachier und Ganoiden die Bezeichnung „Enterolith“ vorzuziehen wäre.

Von Stegocephalen sind sowohl Koprolithen im eigentlichen Sinne als Enterolithen bekannt. Als letztere haben wir die durch Gaudry, Ammon und Neumayer geschilderten, oben betrachteten Reste kennen gelernt. Koprolithen sensu stricto, welche von Stegocephalen herrühren, hat H. Credner aus dem sächsischen Rotliegenden geschildert (12). Er sagt von den als Urvierfüßler (*Eotetrapoda*) bezeichneten Stegocephalen: „Über die Art ihrer tierischen Beute geben uns vereinzelt vorkommende Koprolithen Aufschluss. Dieselben besitzen nicht die Gestalt länglich ovaler fester Ballen, wie z. B. diejenigen der Ichthyosaurier, sondern sind jedenfalls aus weniger konsistenten Entleerungen hervorgegangen und haben sich infolgedessen mehr fadenartig auf dem Kalkschlamme ausgebreitet, so dass sie jetzt als rundliche, aber unregelmäßig umrandete Flecken auf den Schichtflächen des Kalksteines zum Vorschein kommen. Schon mit bloßem Auge erkennt man, dass sie sich wesentlich aus Knochenfragmenten zusammensetzen, zwischen welchen einzelne unversehrte Skelettelemente, so Phalangen und Wirbelhülsen kleiner Stegocephalen stecken. Bei Anwendung von Lupe und Mikroskop ergibt sich, dass auch fast die gesamte Grundmasse dieser Exkremente aus minimalen Zerkleinerungsprodukten

von Stegocephalen-Skeletteilen besteht. Nach Auslaugung derselben mit Salzsäure bleibt ein schwammig-löcheriges, eisenschüssiges Residuum zurück. Diese Befunde beweisen, dass die Nahrung der größeren Schuppenlurche ausschließlich aus kleineren Individuen ihrer Verwandtschaft bestanden hat.“ Mit dieser Schilderung stimmt die oben zitierte Ausführung Fritsch's, nach welcher die Lösung aus dem Spiralklappendarme als kalkiger Brei ausgeschieden wird, recht gut überein.

Auch für die stets als Fäces betrachteten, zuweilen noch innerhalb des Leibes in situ, meist aber und oft in bedeutende Menge isoliert gefundenen sogenannten Koprolithen von *Ichthyosaurus* wird wohl anzunehmen sein, dass sie als Enterolithen anzusehen sind. In den Hand- und Lehrbüchern der Paläontologie älteren und jüngeren Datums, in den Werken von Felix Bernard (13), H. G. Bronn (14), F. A. Quenstedt (15), G. Steinmann (16), Carl Vogt (17), K. A. Zittel (18) finden wir die „Koprolithen“ von *Ichthyosaurus* stets als Exkremente bezeichnet, allerdings bemerken manche Autoren ausdrücklich, dass die „Koprolithen“ zuweilen noch im Leibe des Tieres, meist aber und oft in außerordentlich großer Menge für sich angetroffen worden. In Gloucestershire soll nahe der Basis des Lias über die Hälfte der Masse einer Schicht von einigen Zollen Dicke und mehreren Meilen Erstreckung lediglich aus solchen Koprolithen bestehen. Solche Vorkommnisse scheinen allerdings eher mit der landläufigen Meinung vereinbar, dass es sich um Exkremente handle. Buckland und Marie Anning haben aber bereits an vollständigen Skeletten von *Ichthyosaurus* beobachtet, dass in der Eingeweidegegend derartige Körper liegen, welche Buckland „*Ichthyosauropirus*“ nannte. Seine von Abbildungen begleitete Schilderung der „Koprolithen“ von *Ichthyosaurus* (Geol. Transact. b. III: Taf. 28—30) ist mir augenblicklich nicht zugänglich. Ich beschränke mich daher, Bronn's Ausführungen zu zitieren, welche jedenfalls auf die Untersuchung des englischen Materiales sich stützt. Er sagt (a. a. O. S. 477) von den fraglichen Körpern: „Sie sind meistens von einer fraglichen Form, sehr länglichrund und zeigen etwa, wie der Steinkern eines *Fusus*, am dickeren Ende 3—6 auf die Achse eingeschnittene und jeden vorhergehenden bis über die Hälfte seiner Höhe maskierende flache Umgänge, was auf eine spirale Klappe im Innern des Darmkanals deutet, wie sie bei vielen Knorpelfischen vorkommt. Sie sind hart, von muscheligen Bruch, enthalten Schuppen, Zähne, Gräten u. a. Knochen von Fischen (*Dapedius* u. a.) und selbst von kleineren Individuen ihrer eigenen Art, sehr häufig aber auch ringförmige Körperchen, welche entweder Wirbelkörper einer kleinen Fischart oder Körperringe aus den Saugnäpfchen sepienartiger Tiere sind. Ihre Farbe ist aschgrau bis schwarz

durch Beimengung eines seprienartigen Stoffes, welche von verschiedenen Cephalopoden her stammt, die ihnen zur Nahrung gedient haben (daher die Benennung *Graccum nigrum* Dillwyn).“

In seinem klassischen Werke über den Jura Schwabens bemerkt Quenstedt (20): „Kopolithen, welche in England so häufig von eiförmiger Gestalt und mit Spiralumgängen vorkommen, finden sich in Schwaben außerordentlich selten und nie mit Spiralwindung. Es sind meist daumendicke lange Zylinder, innen fahlbraun, außen mit einer schwarzen Färbung überzogen, wahrscheinlich von der Sepie des Magens herrührend. Solche Contenta des Darms und Magens liegt zuweilen auch zwischen den Rippen.“ Im Handbuch der Petrefaktenkunde (15) aber sagt er bei der Schilderung der Ichthyosaren: „Kopolithen findet man in Deutschland nur selten mit ihnen, in England desto häufiger (Hawkins, Sea Dragon Tab. 29, 30): es sind etwa 3“ lange Knollen von kartoffelartiger Form, deren deutlichste Exemplare sich spiralförmig winden, was an der hintern dickern Hälfte eine äußere Spirallinie zeigt. Es musste also am Ende wie bei Haifischen der Darmkanal spiralförmige Umgänge haben (Buckl. Geol. and Miner. Tab. 15). Daraus wird dann weiter geschlossen, dass der Umfang der Lungen und des Magens so groß war, dass für den Darmkanal nur wenig Platz blieb, daher die Natur den Darmweg durch spirale Gänge verlängerte.“

Wenn wir die Erfahrungen über die Lage der heteropolaren Enterolithen bei Fischen auf *Ichthyosaurus* anwenden dürfen, müssten wir die von Quenstedt als hintere Seite betrachtete breitere und spiralfurchte als vordere annehmen. Es scheint mir kaum fraglich, dass wir zu dieser Annahme berechtigt sind.

Schwieriger ist es, das Vorhandensein spiralsegebauter Därme, welches in den charakteristischen Enterolithen von Selachiern, Ganoiden, Stegocephalen und Ichthyopterygiern zum Ausdruck kommt, richtig zu deuten, d. h. phylogenetisch zu verwerten. Die nahe Verwandtschaft der Stegocephalen, der *Eotetrapoda*, wie sie Credner bezeichnend nennt, mit den Ganoiden wird zweifellos durch das Vorkommen eines übereinstimmend gestalteten Darmes bei Lurchfischen (*Ceratodus*) in weiteres Licht gebracht. Alle diese Formen haben höchstwahrscheinlich, wie sie auch sonst manche Eigentümlichkeiten gemein haben, den spiralsegebauten Darm als Erbgut ihrer Ahnen aufzuweisen. Hinsichtlich der Ichthyopterygier aber ist es etwas zweifelhaft, ob die analoge Einrichtung ihres Darmes, die sich in ihren Enterolithen ausspricht, ein Erbgut ist oder nicht etwa ein später erworbenes Merkmal darstellt. Gerade bei einem Typus wie *Ichthyosaurus*, welcher so eigentümliche Organisationsverhältnisse aufweist, die von manchen lediglich als Resultat hochgradiger Anpassung an das Wasserleben betrachtet

werden, ist doppelte Vorsicht hinsichtlich der Beurteilung gewisser Merkmale geboten. Gegenbaur leitet bekanntlich die Flossenextremität des *Ichthyosaurus* unmittelbar von der Selachierflosse ab, während Baur in ihr ein sekundäres Gebilde erkennen will, das lediglich durch spätere Anpassung aus der normalen Reptilienextremität entstanden wäre. Es scheint mir aber sehr fraglich, ob alle die Merkmale, welche die Ichthyopterygier von den meisten übrigen Reptilien trennen, in der Tat erst später erworben worden, und den hypothetischen Landbewohnern, welche G. Baur als ihre Ahnen annimmt, nicht eigen waren. Die Ichthyosaurier besitzen eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten, denen wir auch bei den Stegocephalen begegnen: Amphicöle Wirbel, zweiköpfige Rippen, überzählige Knochen des Kopfskelettes (Supratemporale und Postorbitale), konische, gefaltete Zähne, welche einfach gebauten *Labyrinthodon*-Zähnen ähneln, ein T-förmiger Knochen im Brustgürtel, der vollkommen der mittleren Kehlblustplatte der Stegocephalen entspricht (*Episternum* Clevén = *Interclavicula* Huxley), zu welchen Merkmalen noch die charakteristischen, spiralggebauten Enterolithen hinzutreten. Auch das Vorhandensein eines spiralggebauten Darmes dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit als ein auf nahe Stammesverwandtschaft hinweisendes, gemeinsames Merkmal zu betrachten sein.

Cope hat die Ichthyopterygier wegen der unvollständigen Differenzierung ihrer Flosselemente, Haeckel wegen der unbestimmten, die Normalzahl von 5 oft übersteigenden Zahl der Fingerreihen allen übrigen Reptilien gegenübergestellt. Vielleicht mit Recht. Denn der Umstand, dass triadische Ichthyopterygier (*Mixosaurus* Baur) etwas gestrecktere Vorderarmknochen aufweisen als *Ichthyosaurus*, kann allenfalls als Argument gegen die Gegenbaur'sche Ableitung der *Ichthyosaurus*-Finne von der Selachierflosse geltend gemacht werden, beweist aber doch noch nicht, dass die Vorfahren der Ichthyopterygier normale, landbewohnende Reptilien gewesen sind. Einzelne der oben angeführten Eigentümlichkeiten, welche den Ichthyopterygiern und Stegocephalen gemeinsam sind, kehren allerdings bei gewissen Reptilien wieder, so die amphicölen Wirbel, das Postorbitale, das T-förmige Episternum. Sie finden sich bei den *Rhynchocephalia*, also gerade bei jenen altertümlichen Formen, welche den *Eotetrapoda* in vieler Hinsicht am nächsten stehen und mit ihnen durch die geologisch älteste Gruppe der *Proterosauridae*, vor allem durch *Palaeohatteria* Credner aus dem sächsischen Rotliegenden innig verknüpft werden.

Von dem hier erörterten Gesichtspunkte aus ist der durch die heteropolaren Enterolithen bekundete spirale Bau des Ichthyosaurier-Darmes deshalb von größerem Interesse, weil auch er auf eine nähere Verwandtschaft mit den Stegocephalen hinweist.

Schließlich möchte ich noch rechtfertigen, weshalb mir die Bezeichnung „Enterolith“ für die erörterten Körper, welche Versteinerungen des Darmes und Darminhaltes darstellen, zweckmäßiger schien als die bereits in die Literatur eingebürgerte „Kololithes“ oder „Kolonites“. Als Kolon begreift die menschliche Anatomie einen bestimmten Abschnitt des Darmes, Enteron = intestinum aber bedeutet den Darm schlechtweg. Die umfassendere Bezeichnung „Enterolith“ schien mir an sich als zweckmäßiger. Sie ist aber auch wohl deshalb vorzuziehen, weil in der Literatur höchst zweifelhafte Körper wie die sogen. Lumbricarien (*Lumbricites* Schloth.) des Solenhofener Schiefers als „Cololithen“ bezeichnet werden. Goldfuß, der sie ausführlich beschrieben hat (21), hielt sie für Gordien oder Borlasien? oder für Sepien- und Ammoniten-Exkremente. Bronn für ausgespieene Därme von Holothurien (22) — später folgte Bronn teilweise der durch Agassiz ausgesprochenen Ansicht, welche sich auf die Beobachtung der fraglichen Körper zwischen den Rippen vollständiger Skelette von *Thrissops* und *Leptolepis* gründete; weshalb Agassiz sie als fossile Fischgedärme ansah und als „Kololithen“ bezeichnete (23) — eine Auffassung, welcher Graf Münster, der ähnliche Reste auch bei *Caturus* antraf, nur hinsichtlich der kürzeren Formen wie *Lumbricaria colon* und *L. recta* beitrug (24), nicht aber hinsichtlich der wirr durcheinandergeschlungenen, oft bedeutende Länge erreichenden, wie *Lumbricaria intestinum*, zumal diese Lumbricarien gerade in den obersten jurasischen Schichten vorkommen, in welchen Fischreste mangeln. Bronn führt zwar *Lumbricaria* als fossile Eingeweide von *Thrissops* Ag. und *Leptolepis* Ag. an, macht aber auf die Einwände Münster's aufmerksam und bezeichnet die dickeren, langen und durcheinander gekräuselten Lumbricarien als zweifelhaft. Zittel hält die „eigentlichen Lumbricarien (*L. intestinum, colon, recta* und *gordialis*) für Exkremente von Anneliden. Sie schwanken in der Dicke zwischen der eines Federkieses und eines feinen Bindfadens, sind meist von ansehnlicher Länge, wirr durcheinandergeschlungen und bestehen aus einer lichtgrauen, spätigen Masse. Hinsichtlich der feinen, fadenförmigen, zu verwirrten Knäueln verschlungenen Gebilde (*Lumbricaria filaria*), welche aus einer weißen, kreydigen Substanz bestehen, macht Zittel auf die große Ähnlichkeit aufmerksam, welche sie mit gewissen Eingeweidewürmern besitzen (26).

Nach wie vor müssen demnach die als „Cololithen“ bezeichneten Körper als problematisch betrachtet werden und wäre es deshalb unzweckmäßig, den Agassiz'schen Namen auf Dinge anzuwenden, welche, wie bereits A. Fritsch gezeigt hat und L. Neumayer neuerdings begründete, zweifellos Versteinerungen des Darmes und Darminhaltes sind.

## Literatur.

1. Neumayer, L.: Die Kopolithen des Perms von Texas. *Palacontographica*, 51. Bd., Stuttgart 1904, S. 121, Taf. XIV.
2. Leydig, F.: Kopolithen und Urolithen. *Biologisches Centralblatt*, Bd. 16, 1896, S. 101.
3. Duvernoy, G. L.: Fragments sur les organes génito-urinaires des reptiles et leurs produits. *Mém. pres. par. div. sav. à l'Académie des sciences* T. 11, Paris 1851.
4. Bertrand, C. E. G.: Les Coprolithes de Bernissart. *Mém. d. Musée d'Hist. nat. de Belgique* 1903.
5. Agassiz, L.: Recherches sur les poissons fossiles. T. II, Ganoides. Neuchâtel 1833—1843.
6. Gaudry, A.: L'Actinodon. *Mém. extrait d. Nouv. Archives du Musc. d'Hist. Nat.* X, Paris 1887.
7. Ammon, L., v.: Die permischen Amphibien der Rheinpfalz, München 1889.
8. Reuss, A. E.: Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation, Stuttgart 1845—1846.
9. Fritsch, A.: Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation, Prag 1878.
10. — Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, 3. Bd., Prag 1895.
11. Buckland, W.: *Reliquiae Diluvianae*, 2<sup>e</sup> ed. London 1824 (S. 20, Pl. X, Fig. 6).
12. Credner, H.: Die Urvierfüßer (*Eotetrapoda*) des sächsischen Rotliegenden. Sonderabdruck aus der *Naturw. Wochenschr.*, Berlin 1891 (S. 13).
13. Bernard, Félix: *Éléments de Paléontologie*, Paris 1895 (S. 779).
14. Bronn, H. G.: *Lethaea geognostica*, 3. Aufl., 2. Bd., Stuttgart 1851—1852 (S. 477).
15. Quenstedt, F. A.: *Handbuch der Petrefaktenkunde*, 3. Aufl., Tübingen 1885 (S. 201).
16. Steinmann, G.: *Elemente der Paläontologie*, Leipzig 1890 (S. 642).
17. Vogt, Carl: *Lehrbuch der Geologie und Petrefaktenkunde*, 4. Aufl., Braunschweig 1879, 1. Bd. (S. 560).
18. Zittel, K. A.: *Handbuch der Paläontologie*, 1. Abt. Paläontologie, 3. Bd., München u. Leipzig 1887—1890 (S. 453).
19. Zittel, K. A., v.: *Grundzüge der Paläontologie*, München und Leipzig 1895 (S. 650).
20. Quenstedt, F. A.: *Der Jura*, Tübingen 1858 (S. 221).
21. Goldfuß, G. A.: *Petrefacta Germaniae* I, 222f.
22. Bronn, H. G.: *Jahrb. f. Mineralogie*, Jahrg. 1830, S. 403; ebendas. Jahrg. 1833, S. 106.
23. Agassiz, L.: *Jahrb. f. Mineralogie*, Jahrg. 1833, S. 676; — *Poissons fossiles*. Feuilleton S. 15.
24. Münster, G., Graf zu: *N. Jahrb. f. Mineralogie*, Jahrg. 1834, S. 541; — Jahrg. 1836, S. 582.
25. Bronn, H. G.: *Lethaea geognostica*, 3. Aufl., 2. Bd., S. 458 u. 459.
26. Zittel, K. A.: *Handbuch der Paläontologie (Paläozoologie)* 1., München u. Leipzig 1876—1880, S. 570.