

# Paläobiologische Analyse von *Chondrites furcatus* Sternberg

Von A. F. Tauber  
(Mit 3 Abbildungen)

Fast jede der zahlreichen Arbeiten über die Natur der Chondriten, die in einer mehr als hundertjährigen Erforschungsgeschichte veröffentlicht wurden, befaßt sich in irgendeiner Form mit der Substanz der Chondritenfüllung und es ist überaus interessant zu sehen, wie die einzelnen Merkmale derselben im Laufe der wechselvollen Deutungsgeschichte der Chondriten als Algen<sup>1)</sup> („Fucoiden“), Schwämme<sup>2)</sup>, anorganische Gebilde<sup>3)</sup> und schließlich Wurmbauten<sup>4)</sup> für die einzelnen Theorien und Hypothesen ins Treffen geführt wurden. Das Merkwürdigste an der ganzen Sache aber ist wohl, daß gerade diese Füllsubstanz der Chondriten erst in letzter Zeit durch Göttinger (1932) eingehend an größerem Material untersucht wurde, so daß sich bis vor kurzem eine immer wieder aus älterer Literatur übernommene Fehlmeinung erhalten hat: Es ist jene vom „Kohlegehalt“ der Chondriten. Sie bildete die wichtigste Stütze der algologischen Deutung und ist derartig übertrieben worden, daß noch 1928 Derrichs der Ansicht war, der gleichmäßig verteilte Kohlenstoff der Chondritenfüllung würde der zukünftigen Forschung noch Schwierigkeiten in der Deutung bereiten. In den letzten Jahren ist es auf Grund der Feststellungen von Göttinger (1932), dessen mikroskopische Untersuchungen „... nur tonige Substanzen ... mit gelegentlichen Einlagerungen sehr kleiner Foraminiferenreste und feinverteilte Eisen- und Kohlenpartikelchen...“ ergaben (S. 386), stiller um den Kohlegehalt geworden und Krejci-Grafs Arbeiten (1936, 1938) gehen auf ihn überhaupt nicht mehr ein. Die ältesten Arbeiten sprechen geradezu von kohligen Häutchen, aus welchen die Chondriten-Körper bestehen sollen. Die Worte „frons coriacea...“, „frons

<sup>1)</sup> Von den meisten Forschern vor dem Erscheinen der Arbeiten von Nathorst (1881), Fuchs (1895 und 1905), vereinzelt aber bis in die letzte Zeit Steinmann (1927).

<sup>2)</sup> Die Deutung hat Maillard (1887) in Erwägung gezogen.

<sup>3)</sup> Eine z. B. von Krasser (1889) erwogene Deutung.

<sup>4)</sup> Seit den Arbeiten von R. Richter (1927 und 1928) ist zoogenetische Entstehung gesichert.

membranocea...“, mit denen Sternberg (1838) die Definition der Chondriten-Arten beginnt, beziehen sich wahrscheinlich, wenn auch der Text hierüber keinen klaren Aufschluß gibt, auf die schwarzgrauen, im wesentlichen für Kohle gehaltenen Tonhäute der Chondriten-Körper. Erst Maillard (1887) und Rothplez (1896) machten aufmerksam, daß die Schwärzung der Chondriten keine kontinuierliche sei und meinten, daß dieselbe durch eine größere Anhäufung getrennter, kohligter Partikelchen erzeugt werde. Die dadurch bedingten Schwierigkeiten in der Deutung der Chondriten als fossile Algen versuchten jedoch Rothplez (1896) und Gumbel (1896) abzuschwächen, indem sie gleichzeitig über gegliederte und verzweigte Zellfäden sowie Spuren eines parenchymatischen Gewebes in der Chondritenfüllung berichteten. Jedoch zeigt Fuchs (1905), daß diese Reste aus zerstreuten Partikelchen von Eisenoxydhydrat bestanden, deren Deutung als Ausfüllungen von Zellenlumina mehr als fraglich war. Aber noch immer spielt der Kohlegehalt der „Flyschalgen“ eine überragende Rolle bei den Deutungsversuchen und Liburnau (1900) versteigt sich in der Kampfzeit zwischen algologischer und zoogenetischer Deutung der Chondriten zu der Behauptung, „Der fossile Fucoidenkörper besteht also aus einem Gemenge von Sediment und vorwaltenden Kohlepartikelchen“ (S. 527).

Die chemische und mikroskopische Untersuchung der Chondritenfüllmasse, die ich an zahlreichen Stücken von *Chondrites jurcatus* von den verschiedensten Fundpunkten im nordalpinen Flysch Österreichs ausführte, zeigt in Österreich mit Götzinger, 1932, S. 386, bei objektiver Betrachtung, daß solche Kohlepartikelchen allerdings so gut wie immer vorhanden sind, daß sie aber sowohl gewichts- wie volumenmäßig in der Regel nicht mehr als spurenhafte Beimengungen darstellen. Nur selten sieht man sie in einer Häufigkeit, die an Anreicherung denken läßt. Von einem „Vorwalten“ der Kohlepartikelchen kann aber nicht entfernt die Rede sein; auch nicht bei Exemplaren aus Muntigl und Bergheim, von wo Liburnau sein Untersuchungsmaterial bezog. Sofern es sich nicht um aller kleinste Partikelchen handelt, haben sie in der Regel Schüppchenform; man könnte an Kutikulafragmente, feinsten Detritus von Blättern und ähnliches denken; die Durchmesser der Schüppchen überschreiten nur selten 0.1 mm. Die Schwarz-, bezw. Dunkelfärbung der Chondriten aber stammt in keinem einzigen der untersuchten Stücke von kohligem Partikelchen her, sondern von Eisensulfiden. Orientierende Prüfungen bei anderen Chondriten-„Arten“ aus dem Flysch ergaben gleiche Resultate. Die Hauptmasse der Chondritenfüllung besteht neben Mineralsplitterchen von Quarz, Glimmern und seltener grüner Hornblende aus Tonmineralien, an welchen das dunkelfärbende Eisensulfid in sehr fester Bindung liegt. Schon Krasser (1889) erhielt durch Glühen von Chondritensplittern und pulverisierter Chondritenmasse vor dem Lötrohr einen Farbumschlag von dunkelgrau nach rotbraun, ein Umstand, der ihn auf die wahre Ursache der Dunkelfärbung hätte hinweisen müssen. Die in Tabelle I wiedergegebenen quantitativen Analysen zeigen deutlich, daß in den Chondriten sulfidische Eisenverbindungen gegenüber dem Hüllgestein stark ange-

reichert sind. Die normalen Methoden der quantitativen Eisen-, Karbonat- und Kohlenstoffbestimmung sind indes zu zeitraubend, um damit ein großes Material untersuchen zu können und so wurde das weitere Material von 54 Exemplaren mittels einer Schnellmethode untersucht, die zwar keine quantitativen Resultate ergibt, aber doch aussagt, ob die Chondritenfüllmasse oder das Hüllsediment mehr Eisen enthält. Hierbei werden je ein stecknadelkopfgroßes Stückchen der Chondritenmasse und des Hüllgesteins auf einem Objektträger durch Zerdrücken mit einem Glaspistill gepulvert, am Magnesiastäbchen in die Boraxperle aufgenommen und im Schmelzraum der Bunsenflamme eingeschmolzen. Nach dem Erkalten der Perlen werden diese in eine Lösung von etwas Ferrozyankalium in kalter verdünnter Salzsäure gehalten. Bei größerem Eisengehalt fällt sofort ein tiefblauer, bei geringerem erst nach Sekunden oder Minuten ein hellblauer Niederschlag von  $[\text{Fe}^{2+}(\text{CN})_6]_3\text{Fe}_4^{3+}$  an der Oberfläche der Perle aus. Reaktionsgeschwindigkeit und Intensität der Blaufärbung geben ein annäherndes Maß des Eisengehaltes. Bei nur vier Exemplaren (= 7%) konnte man bei dieser Methode trotz mehrfacher Wiederholung der Prüfung im Zweifel sein, ob die Chondritenmasse eisenreicher sei als die Matrix, in keinem Falle wurde im Hüllgestein ein höherer Eisengehalt als in der Chondritenmasse festgestellt. Bei den restlichen Exemplaren (93%) waren regelmäßig bisweilen sehr starke Eisenanreicherungen in der Chondritenfüllmasse festzustellen. Ein einzelnes Fundstück vom S-Abhang des Kahlenberges bei Wien enthält in ockergelbem, dichtem, etwas tonigem Kalk rotbraune Chondriten, die schon durch die natürliche Färbung ihren weit höheren Gehalt an Eisenoxyd anzeigen. Die oxydische Erscheinungsweise des Eisens ist hier jedoch eine Ausnahme; die Regel ist, daß sich Eisen in der Chondritenmasse feinst verteilt, in sulfidischer Form angereichert vorfindet, die die dunkelgraue bis ölgrüne Färbung der Chondritenmasse bedingt. Wir werden uns mit dieser sehr merkwürdigen Tatsache noch näher zu befassen haben. Zuvor aber sei noch ein anderes, seit langer Zeit bekanntes petrographisches Merkmal der Chondritenmasse erwähnt; es handelt sich um die im Gegensatz zum Hüllgestein oft erstaunliche Armut an Karbonaten.

Bereits Rothpletz hat seinerzeit die Prüfung mit verdünnter Salzsäure empfohlen und das Fehlen der Karbonatreaktion geradezu als Charakteristikum echter Chondriten betrachtet. Liburnau (1900) hat an nahezu 100 Exemplaren die Salzsäureprobe vorgenommen und gefunden, daß die Chondritenmasse im Gegensatz zum Hüllgestein niemals braust. Diese Feststellung ist indes in dieser strengen Form nicht zu halten. Schon unter dem Binokular sieht man bei manchen Chondriten im Säuretropfen schwache Kohlendioxyd-Entbindung. Wenn man die Chondritenmasse pulvert und mit Säure betropft, so braust das Pulver manchmal recht deutlich. Immerhin beträgt der Karbonatgehalt der Chondriten jeweils nur einen Bruchteil desjenigen des Nebengesteins; dies merkt man auch beim Schmelzen der Boraxperlen für die Prüfung auf Eisen, da hierbei das Pulver des Nebengesteins noch lange Gas entwickelt, während das Pulver der Chondritenmasse bereits ruhig zu einer Perle verschmolzen ist. Es ist

nicht mehr festzustellen, ob die Karbonate diagenetisch infiltriert wurden oder ob der geringe Karbongehalt primär ist.

Zusammenfassend kann man also feststellen, daß sich die Chondritensubstanz als Anreicherung von Quarzsplitterchen, Muskowit, Biotit, gelegentlich Kohlepartikelchen, Tonmineralien und Eisen (letzterwähntes meist in sulfidischer Form) auf Kosten von Karbonaten, die weitgehend zurücktreten, darstellt. Diese an *Chondrites furcatus* gewonnenen Ergebnisse dürfen sich nach meinen bisherigen Untersuchungen auf alle Chondritenarten der österreichischen Fleyschzone verallgemeinern lassen.

Tabelle I

	Kalk		Mergel		Feinsandstein	
	Kahlenberg	S-Hang	St. Veit	a. d. G.	Unter-Purkersdorf	
	Chondrit	Gestein	Chondrit	Gestein	Chondrit	Gestein
Karbonate als CaCO	2.50	83.03	2.73	36.66	0.37	4.88
Eisensulfide als FeS	16.58 <sup>5)</sup>	2.81	14.54	4.83	18.63	5.90
Tonmineralien.						
Quarz, Glimmer	80.92	14.16	72.72	58.51	80.99	89.22
Kohleflimmerchen	Spur	Spur	Spur	Spur	0.01	Spur
	100.00 %	100.00 %	99.99 %	100.00 %	100.00 %	100.00 %

Seit Richter (1927 und 1928) durch die Entdeckung der Phobotaxis der Chondriten den einwandfreien Beweis ihrer zoogenetischen Entstehung fand und Derichs (1928) an großem Material die Auffassung von Krasser (1889), Potonié (1899) und Fuchs (1905), die Chondritensubstanz sei vom Hangenden her eingedrungenes „Injektionsmaterial“ nicht bestätigt fand<sup>6)</sup>, wissen wir, daß die Substanz der Chondriten als primärer Bestandteil dieser höchstwahrscheinlich von Würmern erzeugten Lebensspuren aufzufassen ist, als ein „Mantel“, der die ursprünglich röhrenförmigen Gänge der Chondriten schlauchartig umhüllte, wie Krejci-Graf (1938) präzisiert. Wir haben also unseren Befund der mineralogisch-chemischen Zusammensetzung der Chondritensubstanz — Eisen-, Glimmer-, Quarz- und Tonanreicherung und Karbonatarmut — nach Möglichkeit mit dieser Deutung in Einklang zu bringen. Die Annahme einer aus Schleim und Kot geformten Röhrenauskleidung, wie sie Krejci-Graf (1938) interpretiert, ist als erster Deutungsversuch noch weiteren paläobiologischen Ausbaues fähig.

Die Tatsache, daß die Substanz der Chondritenröhrenauskleidung derartig starke Differenzen gegenüber dem umgebenden Sediment

<sup>5)</sup> Hier Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>.

<sup>6)</sup> Sichere Beobachtungen über in Chondritenröhren von obenher eingedrungenes grobes Sediment hat Krejci-Graf (1936) bekanntgemacht. Ich selbst fand ähnliche Stücke, doch dringt das Material des Hangendgesteins regelmäßig nur wenige Millimeter und auch da nur in den mehr oder minder senkrechten Röhrenteil ein. Es ist durch seine helle Färbung und gröbere Struktur von der Chondriten-Mantelmasse leicht zu unterscheiden.

aufweist, läßt zunächst einen Schluß auf die Lebensweise der Erzeuger zu.

Die subterran lebenden Sedimentfresser, wie *Arenicola marina*, *Scoloplos armiger* usw., besitzen keinerlei Organe (Tentakeln, Fangfäden, Fühler oder ähnliches), die sich zur Bewerkstelligung einer Auslese unter den Sedimentkomponenten eignen würden. Die komplizierte Arbeitsweise solcher auswählender Organe wäre im konsistenten Sediment überdies kaum verständlich. So sind die Sedimentophagen darauf angewiesen, das Sediment „wahllos“ zu fressen. Eine Auswahl von Sedimentkomponenten — sei es zum Zwecke der Nahrung, sei es zum Röhrenbau — ist ihnen nicht möglich, wenn wir zunächst davon absehen wollen, daß zu grobe Sedimentteilchen verschmählt und zur Seite geschoben werden. Im Darmtrakt gelangen die organischen Stoffe des unsortiert gefressenen Sediments, soweit sie sich hierfür eignen, zur Verdauung und das Sediment verläßt schließlich, ärmer an organischen Verbindungen, aber unverändert in seiner mineralogischen Zusammensetzung, als Kot den Darmtrakt. In Verbindung mit dem von Hautdrüsen oder Parapodien ausgeschiedenen Schleim, sonstigen Sekreten und vielleicht auch aus dem Atemwasser gewonnenen Stoffen kann dieser Kot im Sinne der Deutung Krejci-Grafs als Röhrenbaumaterial Verwendung finden, wenn nicht, wie meist, einfach das zur Seite geschobene Sediment mit Schleim überkleidet wird. Röhrenbaumaterial und umgebendes Sediment zeigen in diesen Fällen wohl strukturelle Verschiedenheiten, aber jedenfalls mineralogische Gleichheit, eine Tatsache, die an den Röhrenbauten mariner sedimentophager Würmer, wie *Arenicola marina*, *Scoloplos armiger*, *Balanoglossus clavigerus* usw. immer wieder festgestellt werden kann und in bedeutungsvollem Gegensatz zu dem Befund an unseren Chondritenröhren steht. Allerdings kann in gewissen Fällen die obenerwähnte Verschmähung gröberer Sedimentkörner beim Fraß eine gewisse Differenz der mineralogischen Zusammensetzung von Sediment und Kot dadurch herbeiführen, daß die feinere Korngrößenfraktion eine gegenüber dem Gesamtsediment abweichende mineralogische Komponentenverteilung aufweisen kann. So frißt z. B. *Heteromastus filiformis* immer nur die feinsten Sedimentkomponenten (Plath, 1943, S. 26) und ist deshalb besonders häufig im Schlickwatt zu finden und hier unterscheiden sich seine ovalen Kotperlen vom Sediment mineralogisch überhaupt nicht. Wo er jedoch, wenngleich seltener, im sandigen Watt mit geringem Schlickgehalt auftritt, erkennt man zwischen den aus feinsten Teilchen bestehenden Kotperlen und dem gröberen Sediment außer den Korngrößenunterschieden auch noch Unterschiede in der mineralogischen Zusammensetzung insofern, als in den feinsten Korngrößenfraktionen insbesondere Tonmaterialien reichlicher vertreten zu sein pflegen. Übertragen wir diese Erkenntnis auf das Kalkschlicksediment, in welchem die Erzeuger unserer Chondriten vorherrschend lebten, so sehen wir uns hier, wie jeder Dünnschliff zeigt, einem reinen Schlicksediment gegenüber, in dessen feinsten Fraktionen Kalkpartikelchen (30 bis 80%) und Tonpartikelchen (10 bis 60%) herrschen, während Glimmerschüppchen und Quarzkörnchen eine Korngröße

von maximal 0.1 mm erreichen können. Eine Sedimentauserlese auf Korngrößenbasis zugunsten feinerer Sedimentkomponenten müßte also zu einer Anreicherung von Kalk und Ton im Kot führen<sup>7)</sup> — ein Fall, der, wie die Analysen der Tabelle I zeigen — bei den Chondriten nicht verwirklicht ist. Wir sehen ganz im Gegenteil eine Anreicherung von Quarz, Glimmer und Ton, also z. T. gerade der größeren Sedimentteilchen in der Auskleidungsmasse der Chondritenröhren; es müßte daher — da eine Auslese größerer Sedimentkomponenten bei Sedimentophagen unmöglich ist<sup>8)</sup> — im Kot der Chondritentiere auch Kalk ebenso reich vertreten sein wie im Sediment, wenn die Chondritentiere Sedimentfresser gewesen wären. Wir sehen, daß es unmöglich ist, die Röhrenauskleidung der Chondriten als schleimverklebte Exkremente von Sedimentfressern zu deuten. Als Erzeuger der Chondritenröhren müssen wir somit Tiere annehmen, die auf Grund ihrer Lebensweise die Möglichkeit aktiver Materialauslese hatten; damit scheidet reine Sedimentfresser als Erzeuger der Chondriten aus.

Dieser Schluß wird auch durch morphologische Befunde bestätigt. Wir können unter den sedimentfressenden Würmern zwei bewegungsphysiologisch verschiedene Typen unterscheiden. Der eine semisesile Typus, von *Arenicola marina* und *Balanoglossus clavigerus* verkörpert, bleibt selbst an Ort und Stelle<sup>9)</sup> und bewegt das Sediment, indem er es am Oralende der Röhre nachsacken läßt. Der zweite Typ bewegt sich selbst aktiv durch das Sediment, wobei er entweder durch oberirdische Fäkalentleerung meist richtungslos gewundene Röhren hinterläßt, wie *Heteromastus*, oder den Gang sofort wieder mit Exkrementen zustopft, wie wir das fossil z. B. von *Planolites montanus* durch Richter (1937) kennen. In jedem Fall, bei beiden Typen, werden nur die immer wieder benützten Gangstellen, also die Kot- und Wohnröhren durch schleimig-horniges Sekret oder andere Einlagerungen verfestigt, während die Freßröhren wegen der ständig nötigen Lageänderung unausgekleidet bleiben. Vollends die Endigungen der Freßröhre, sozusagen „vor Ort“, dürfen nicht durch Mantelmaterial verfestigt werden, da sich ja sonst das Tier seine Nahrungsquellen selbst vermauern würde. Die eingehenden Studien von Linke (1939, S. 257) und Thamdorp (1935, S. 45) an *Arenicola*

<sup>7)</sup> Eine Lösung von Kalk im Darmtrakt ist bei den hier in Betracht kommenden Mengen (bis 83.03% Kalk im Sediment!) physiologisch ganz unmöglich. Zur Lösung von 1 Gramm Kalk werden je nach Luftdruck und Temperatur etwa 200 bis 220 cm<sup>3</sup> Kohlendioxyd benötigt (Bikarbonatbildung), bzw. durch eine andere Säure entbunden. Derartige Gasmengen wären durch den Wurmdarm weder ableit- noch zuführbar. (Auch bei vergleichenden Analysen von Regenwurmexkrementen und Bodenmaterial konnte der Verfasser keine Abnahme des Kalkgehaltes in den Exkrementen feststellen.)

<sup>8)</sup> Eine Auslese zugunsten größerer Sedimentkomponenten beim Fraß ist bei Sedimentfressern mechanisch unmöglich, da bei weiterer Öffnung des Schlundes zum Zwecke der Aufnahme größerer Sedimentkörner eben auch die feinen Sedimentkomponenten in den Darm gelangen, mithin das Sediment unverändert bleibt.

<sup>9)</sup> Lediglich die Freßröhre wird von Zeit zu Zeit bis zu zirka 10 cm vorlegt. Wohnröhre (waagrechter Teil) und Kotröhre bleiben unverändert.

*marina* haben dies auch in vollem Umfang bestätigt. Betrachtet man nun die Endigungen unserer Chondriten, so wird man immer wieder feststellen, daß die halbelliptischen bis halbkreisförmigen Enden der Chondritenäste ebenso mit dem dunklen, sulfidischen Tonmantel ausgekleidet und gegen das Sediment abgekapselt sind wie die übrigen Röhrenteile. Niemals kann man beobachten, daß das umgebende Sediment von den Enden der Verzweigungen her in die Röhren eingedrungen wäre<sup>10)</sup>. Ich kann mich daher nicht dazu entschließen, die Gänge der Chondriten im Sinne von Abel (1935, S. 395) als Freßröhren anzusprechen, sondern sehe keine andere Möglichkeit, als sie als Wohnröhren eines nicht sedimentfressenden Tieres zu betrachten, wofür, wie wir gesehen haben, auch das weitgehend differenzierte Baumaterial der Röhrenwandung spricht.

Wir haben bereits oben festgestellt, daß wir die Verarbeitung differenzierten Röhrenbaumaterials, wie es uns bei den Chondriten entgegnetritt, auf Lebewesen beziehen müssen, die auf Grund ihrer Organisation und Lebensweise die Möglichkeit aktiver Nahrungs- und Materialauslese hatten. In der Tat finden wir kaum einen Detritusfischer oder Sedimentfänger, welcher nicht ausgewähltes Material zum Röhrenbau verwenden würde. Unterschiedlich ist freilich der Grad der getroffenen Auslese, so daß wir wenig wählerische Arten und in ihrer Wahl sehr penible Formen unterscheiden können.<sup>11)</sup>

Es ist wohl kein Zufall, daß sich unter den spärlichen, bis heute bekannten Röhrenbauten von Detritusfängern Formen finden, die auch morphologisch den Chondriten in einer gewissen prinzipiellen Beziehung nahekommen. Es handelt sich hier um die Verzweigung der Gänge von einer zentralen Röhre aus, wie sie uns z. B. bei *Pygospio elegans* nicht immer, aber oft genug entgegnetritt (Abb. 1). Hier ist ein grundsätzlicher Unterschied gegenüber den ebenfalls von einer zentralen Röhre aus verzweigten Chondriten nicht mehr vorhanden. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Nereis diversicolor*, worauf mich Herr Kollege Dr. A. Papp aufmerksam machte. Dieser ausschließlich in Schlickböden wohnende Wurm, der von den Ausführungsgängen seines Baues her die Schlickoberfläche sternförmig abweidet, „baut sich eine weitverzweigte Wohnröhre im Sediment, deren Wände er mit Schleim verfestigt“ (Plath, 1943, S. 23). Jeder Bau von *Nereis diversicolor* besitzt drei bis sieben Öffnungen, die ebenso wie bei *Pygospio elegans* vom vertikal aufsteigenden zentralen Röhrenast ihren Ursprung nehmen. Die Durchmesser dieses verzweigten Röhrensystems betragen nach Linke (1939, S. 301) drei bis sieben Millimeter und zeigen damit nicht nur hinsichtlich der

<sup>10)</sup> Vergl. Fußnote 2). Es handelt sich hierbei jedoch um ein Eindringen von Sediment in das obere offene Röhrenende, also einen Vorgang der Einbettung und Diagenese.

<sup>11)</sup> So baut *Lanice conchilega* mit Muschelstückchen, Seeigelstacheln, Sandkörnern usw., nur nicht mit Ton. *Owenia fusiformis* hingegen verwendet an einer Röhre jeweils nur einen Baustoff, der allerdings von Ort zu Ort je nach Sediment verschieden sein kann, während die *Pectinaria*-Arten nur aus Sandkörnern, und zwar nur aus solchen ganz bestimmter Größe, ihre Röhren herstellen.

Verzweigung der Wohnröhre, sondern auch in der Dimension und in den Schwankungen der Röhrendurchmesser sowie bezüglich des Wohnsediments gute Übereinstimmung mit *Chondrites furcatus*; freilich dürfte diese Übereinstimmung über die prinzipielle Ähnlichkeit, nämlich das Vorhandensein verzweigter Wohnröhren, auch bei Detritusfressern nicht weit hinausgehen. Bedauerlicherweise liegen Zeichnungen über das ganze Röhrensystem eines *Nereis*-Baues noch nicht vor, was wegen der schweren Verfolgbarkeit seiner weitverzweigten Gänge verständlich ist, doch scheinen mir die Abbildungen bei Linke (1939) einen anderen Habitus der Gesamtarchitektur anzudeuten. *Pygospio elegans* und *Nereis diversicolor* zeigen jedenfalls, daß von reinen detritusfressenden Würmern auch verzweigte Wohnröhren gefertigt werden, wengleich wir den biologischen Sinn dieser Einrichtung noch nicht kennen.

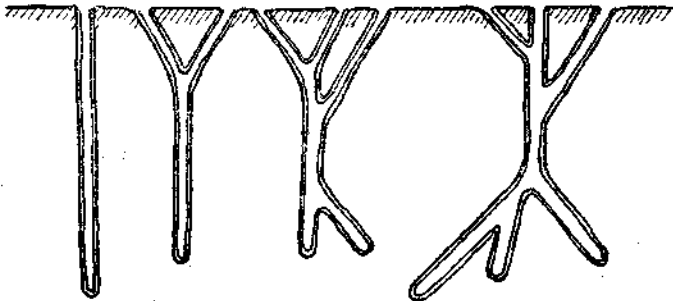


Abb. 1.

Es ist bedauerlich, daß wir heute über ein nur sehr beschränktes rezentes Vergleichsmaterial an Wurmbauten verfügen, insbesondere von tropischen Arten ist fast nichts bekannt. Wir müssen uns deshalb mit der Feststellung dieser grundsätzlichen Ähnlichkeit begnügen, wengleich im einzelnen wesentliche Unterschiede bestehen.

Bezüglich der Morphologie der Gänge von *Chondrites furcatus* Sternberg kann ich auf Grund meines Materials völlig die Ausführungen von Abel (1935, S. 394, 395) bestätigen. Sein Befund ist dahin zu erweitern, daß, soweit meine Beobachtungen reichen, jeder annähernd parallel zur Schichtfläche verlaufende Bau von *Chondrites furcatus* nur einen schräg oder vertikal nach oben verlaufenden Ausführungsgang besitzt, der sich als Endigung der zentralen Röhre eines horizontalen Röhrensystems allmählich nach oben krümmt, um 5 bis 20 mm höher an der Schichtoberfläche zu endigen (Abb. 2). Die auf den ersten Blick ganz anders aussehenden, viel komplizierteren Bauformen von *Chondrites furcatus*, die erstmalig Fuchs (1895, S. 37f., Abb. 5) beschrieben hat und von welchen unter Beibringung einer Querschnittsabbildung nach Deriechs Photographie neuerdings Richter (1931, S. 302, Abb. 10)<sup>12)</sup> be-

<sup>12)</sup> Abb. 10 dürfte zu *Chondrites furcatus*, Abb. 11 zu *Chondrites intricatus* gehören.



richtet, können mit Wahrscheinlichkeit als alternierend-stockwerkartig übereinandergebaute Röhrensysteme einfachen Typs mit gemeinschaftlicher, vertikaler Röhrenendigung aufgefaßt werden. Fuchs' Abbildung eines offensichtlich unvollständigen Exemplares zeigt sieben alternierende Stockwerke in Vertikalabständen von durchschnittlich 1.1 mm, die Abbildung von Richter 14 bis 16 solcher Etagen mit Abständen von durchschnittlich 1.5 mm. Die Rekonstruktion eines solchen Wohnröhrensystems mit sechs Stockwerken habe ich in Abb. 3 versucht. Ich bin der Meinung, daß beide Typen (Abb. 2 und 3) als zusammengehörig aufgefaßt werden können. Es ist nämlich gut denkbar, daß deren Bau ursprünglich als einfacher Typ der Abb. 2 angelegt wird. Anschlickung und Sedimentation zwingt den Wurm, allmählich höher zu rücken, so daß er vom Zentralausführungsgang des Baues her ein zweites horizontales

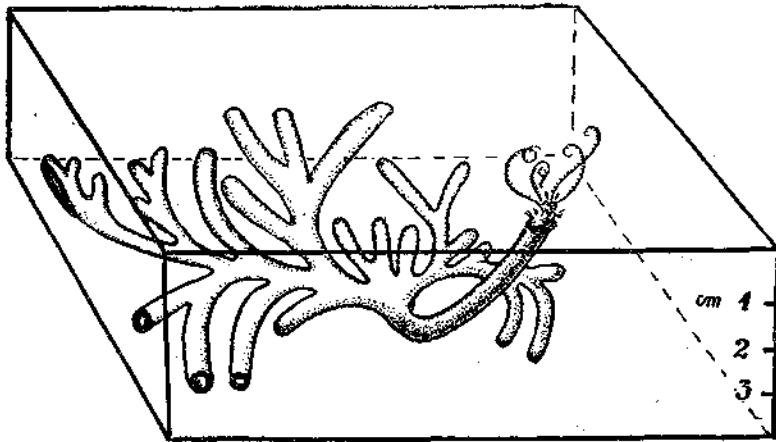


Abb. 2.

Wohnröhrensystem anlegt, wobei er aus phototaktischen Gründen die dem bisherigen Horizontalteil des Baues gegenüberliegende Seite wählt. Bei oftmaliger Wiederholung des Vorganges käme so das Bild des Typs Abb. 3 zustande. Das unterste horizontale Röhrensystem wäre hiernach die ursprüngliche Anlage. Jedes darüberfolgende Stockwerk wäre jeweils jünger, das oberste Stockwerk das zuletzt bewohnte Röhrensystem.

Hingegen halte ich es für nicht ausgeschlossen, daß all die Formfülle des heute gemeinhin unter *Chondrites furcatus* Sternberg zusammengefaßten Materials in Zukunft auf einige ökologisch annähernd gleichwertige Arten aufgeteilt werden muß. Die Gestaltung der horizontalen Röhrensysteme weisen recht beträchtliche Differenzen auf. Es gibt einfache, unverzweigte Röhren, solche von astförmiger Gestalt (z. B. Abel, 1935, Abb. 331), ausgesprochen sternförmige (ähnlich wie sie Liburnau, 1900, Tafel III und Papp, 1941, Abb. 2, abbilden)<sup>13)</sup> und schließlich lyraartige Systeme.

<sup>13)</sup> Sie kommen auch ohne Quergliederung vor.

von welchen Fuchs (1895) die Abb. 10 bis 12 beibringt und welchen sich auch das Objekt, das meiner Abb. 2 zugrunde liegt, nähert. Ob diese Formenmannigfaltigkeit allein auf physikalische Unterschiede der Sedimente (z. B. Boden Härte) zurückgeführt werden kann, entzieht sich einstweilen noch unserer Beurteilung.

Die Lebensweise von *Pygospio elegans* gibt uns Aufschluß, wie das Material für den Röhrenbau ausgelesen wird. Dieser wattbewohnende Wurm sitzt in Röhren von 3 bis 7 cm Länge und zirka 1 mm Durchmesser. Die Röhren, in welche er sich bei feindlicher Annäherung zurückzieht, sind mit schleimverklebten Sandkörnchen in ziemlich dicker Schicht ausgekleidet und hier sehen wir auch die Enden

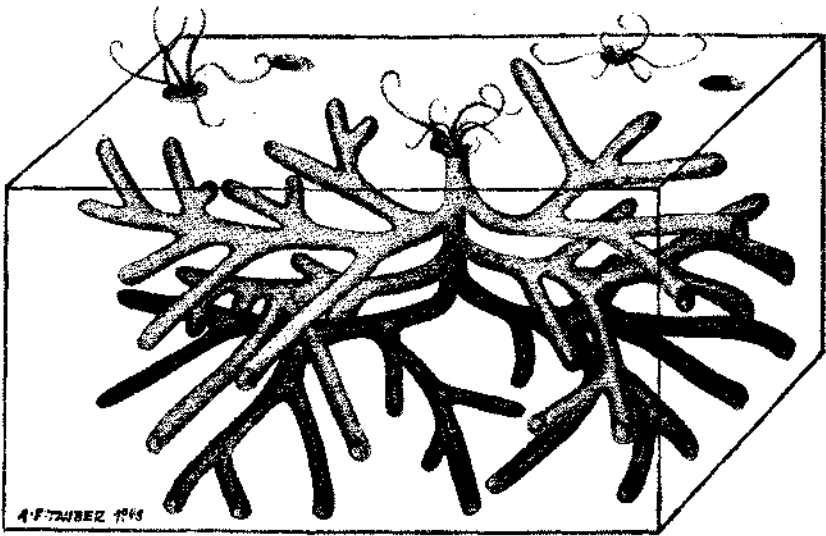


Abb. 3.

der Röhren mit dem Schleimsandmörtel abgekapselt, ganz so, wie dies auch bei den Chondriten der Fall ist. *Pygospio* ist seiner Ernährungsweise nach ein „Taster“. „Man kann sehen, wie der Wurm mittels der Bewegungen seiner langen Tentakel durch den Wimperstrom längs derselben kleine Teilchen an den Mund führt, wo sie auf das sorgfältigste abgeputzt und dann wegbefördert werden“ (Thamdrup, 1935, S. 56). Es ist grundsätzlich dieselbe, wie ich sie nach Beobachtungen von MacIntosh von *Polydora ciliata*, welche mit *Pygospio* auch die Fähigkeit, den Bau zu verlassen und sich einen anderen anzulegen, gemeinsam hat, mitteilte (Tauber, 1944, S. 157 f.). Auf gleiche Weise, wie für die Nahrung, wird auch Material für den Röhrenbau sortiert. Manche Polydoren z. B. verschlingen das zum Bau bestimmte tonige Material, kneten es im Körper zurecht und bringen es wieder hervor, um es zur Ausmauerung zu verwenden. Die meisten tubikolen Würmer, die aus-

gewähltes Material zum Röhrenbau verwenden, scheinen ganz ähnlich vorzugehen (Hempelmann & Wagler, 1918, S. 287). Unterschiede zwischen den beiden ernährungsphysiologisch sonst recht ähnlichen Detritusfressern bestehen in der Morphologie des Röhrenbaues und in der Art der dazu verwendeten Materialien. Während *Pygospio* Sandröhren baut, verwenden *Polydora* und die meisten Terebellomorphen ein Gemisch von Ton, feinsten Mineralsplittchen und Schleim, also ganz ähnlich wie bei den Flyschchondriten, bei welchen wir bereits oben eine Auswahl von Ton, Glimmerschüppchen, Quarzsplitterchen und unter Umständen auch Pflanzendetritus (der heute als Kohle vorliegt) zum Zwecke des Röhrenbaues festgestellt haben. Von außereuropäischen Chondriten ist die gleichzeitige Verwendung von Sandkörnern und Muschelfragmenten zum Röhrenbau (Untersilur von Ohio — Fuchs, 1895, S. 40; Blackriver limestone — Dawson, 1890, S. 595) bekannt geworden. Die Ähnlichkeit mit dem Baumaterialtyp von *Lanice conchilega* bei gleichzeitiger chondritotyper Morphologie des Röhrenbaues beweist hier vielleicht noch eindringlicher, daß die Würmer, welche wir als Erzeuger der Chondriten betrachten, eine weitgehende Materialauslese für den Röhrenbau und sicherlich auch für die Ernährung betrieben.

*Pygospio elegans* und *Nereis diversicolor* zeigen noch eine weitere bedeutungsvolle Analogie mit unseren Flyschchondriten, nämlich die Einlagerung von Eisenverbindungen in die Röhrensubstanz. Thamdруп hat sie von *Pygospio elegans* (1935) aus den dänischen und Linke (1939) aus den deutschen Watten beschrieben: „Der obere Teil der Röhre ist durch Einlagerungen von Eisenoxydhydrat stark rostbraun gefärbt, der untere Teil ist grau“ (Linke, 1939, S. 268). Die Eiseneinlagerungen machen die Röhren verhältnismäßig sehr widerstandsfähig, so daß sie bei Abspülung der Sedimentoberfläche aus dem Boden hervorragen und bei weiterem Abtrag ausgespült und in zerbrochenem Zustande umgelagert werden können. Thamdруп bringt 1935 zwei gute Abbildungen solcher Erscheinungen bei *Pygospio elegans* (Abb. 112, 113). Auch von den Röhren von *Nereis diversicolor* ist die Einlagerung von Eisenoxydhydrat bekannt (Linke, 1939, S. 301) und auch hier erlangen die Röhren hiedurch höhere Festigkeit, so daß sie bei Abspülung 2 bis 3 cm hoch aus dem Boden ragen können (Linke, 1939, S. 311). Ob Eiseneinlagerungen im unteren grauen Röhrenteil fehlen oder dort zu Eisensulfiden reduziert sind, ist nicht festgestellt, doch läßt sich eher das letztere vermuten, da diesbezügliche eingehende Beobachtungen an den Kot- und Wohnröhren von *Arenicola marina* ergeben haben, daß der tiefere, in der Reduktionszone des Sediments gelegene Teil der Röhre Eisensulfideinlagerungen enthält. „Die beständigen Teile des Baues von *Arenicola marina* ... haben fast immer eine durch angereichertes Eisenoxydhydrat rostbraun gefärbte Wandung, die sich gegen den umliegenden Boden sehr deutlich abhebt und deren Farbe nach dem sauerstoffarmen Boden hin in Schwarz (FeS) übergeht. Dabei kann es sogar innerhalb der 1,5 bis 3 mm dicken Wandung der Kotröhre zu einer schaligen Schichtung kommen. Die Freßröhre ist gewöhnlich licht oder nur schwach durch Eisenoxydhydrat-

einlagerungen gefärbt...“ (Linke, 1939, S. 257). Auch hier sind die durch Eisenoxydhydrat verfestigten Röhrenteile recht widerstandsfähig und ragen bei Abspülung bis zu 6 cm aus dem Sediment hervor, wie die Abbildungen bei Linke (1939) und Häntzschel (1938) (Abb. 4), der von einer „Vereisung“ der Röhren spricht (S. 151), eindrucksvoll zeigen. Solche Anreicherungen von Eisenhydroxyd in Wurmröhren sind ferner von *Pectinaria* im Heppenser Watt bekannt, bei welcher die Röhrenwand innen „besonders in dem erhärteten Bindemittel zwischen den Sandkörnern durch Eiseneinlagerungen stark rostbraun gefärbt...“ erscheint (Linke, 1939, S. 251). Diese Eiseneinlagerungen sind also eine bei Wurmröhren recht verbreitete Erscheinung, setzen aber, da die Eisenoxydhydrat-Einlagerung anscheinend nur sehr allmählich erfolgt, voraus, daß die Röhre, bzw. der betreffende Röhrenteil lange Zeit hindurch bewohnt wird. Es ist für diesen ganzen Erscheinungskomplex recht bezeichnend, daß solche Eisenanreicherungen bei vagilen Sedimentfressern, die ihre Röhren naturgemäß ständig verändern müssen, völlig fehlen. *Heteromastus filiformis*, *Scoloplos armiger* haben nur sehr vergängliche, mit Schleim ausgekleidete Röhren. Charakteristischerweise sind bei den sessilen Sedimentfressern, wie z. B. bei *Arenicola marina* lediglich die Wohn- und Kotröhren, die lange Zeit hindurch ortsbeständig bleiben, mit Eisenhydroxyd imprägniert. Alle anderen Formen, von denen Eiseneinlagerungen bekannt sind, sind Zerreißselfischer, Sedimentfänger oder Taster, die von ihrer Wohnröhre aus die Oberfläche sternförmig absuchen. In allen Fällen also finden wir die Eiseneinlagerungen nur in Wohnröhren, während sie in Freßröhren nur ausnahmsweise oder gar nicht vorkommen. Wir haben damit einen neuen Hinweis dafür gewonnen, daß die durch Eisenanreicherungen charakterisierten Chondritenröhren als Wohnröhren aufzufassen sind und nicht, wie bisher, als Freßgänge betrachtet werden dürfen.

Die Art der Eisenimprägnation ist allem Anschein nach bei den einzelnen Typen der Röhrenbauten verschieden. Nach freundlicher persönlicher Mitteilung beobachtete Herr Kollege Dr. A. Papp in den norddeutschen Watten an den (primär nur mit Schleim ausgekleideten) *Arenicola*-Röhren eine diffuse Infiltration des Eisens von der Röhrenwandung aus ins Sediment hinein, so daß nach der Intensität der Färbung zu schließen, die Konzentration des Eisenhydroxyds mit wachsender Entfernung von der Röhre kontinuierlich abnimmt und schließlich im Umkreis von einigen Millimetern gänzlich verschwindet. Andererseits zeigt die Beobachtung an *Pygospio* und insbesondere von Linke an Röhren der *Pectinaria*-Arten, daß hier die Eiseneinlagerungen auf den Sediment-Schleimmantel beschränkt sind, anscheinend, weil die dichte Teilchenpackung des Röhrenmantels ein Hindurchdiffundieren der (wohl kolloidalen) Eisenoxydhydratlösungen verhindert. Daß ein vorwiegend aus Tonmineralien bestehender Röhrenmantel, wie wir ihn bei unseren Chondriten finden, ein Hindurchdiffundieren von Eisenoxydhydratlösungen praktisch vollständig verhindern muß, ist nach vorstehendem nur selbstverständlich und eine diffuse Eisenimprägnation des Hüllsediments

von den Chondritenröhren aus ist also hiernach von vornherein nicht zu erwarten.

Woher die Würmer das zur Einlagerung gelangende Eisen beziehen, ist noch nicht klargestellt. Die ergiebigste Eisenquelle wäre das Phytoplankton, welches zirka 25mal soviel Eisen wie Zooplankton und rund 20.000mal soviel wie eine gleiche Menge Meerwassers enthält (Kalle, 1943). Auch über die Organe — vermutlich Hautdrüsen —, welche die Eisenausscheidung besorgen, ist bis heute nichts bekannt. Hingegen verdient hervorgehoben zu werden, daß solche Eiseneinlagerungen an Röhrenbauten anderer mariner Tiere, wie Coelenteraten, (*Peachia hastata*, *Cerianthus lloydii*), Tentaculaten (*Phoronis muelleri*), Crustaceen (*Corophium volutator*), Insekten (*Bledius spectabilis*) noch niemals beschrieben wurden, so daß wir in der Tatsache der Eiseneinlagerungen bei Chondriten einen weiteren Hinweis auf die Richtigkeit ihrer Deutung als fossile Wurmbauten sehen dürfen.

Es ist bekannt, daß *Chondrites furcatus* vorwiegend in Mergeln auftritt. In sehr feinkörnigen Sandsteinen und Kalken ist diese Lebensspur selten, in mittelmäßig- und groben Sandsteinen fehlt sie völlig. Dies beweist, daß der Erzeuger von *Chondrites furcatus* nur auf kalkigen Schlickböden lebte, und damit eine ganz ähnliche Faziesgebundenheit wie die meisten rezenten röhrenbauenden Anneliden zeigte.

Zusammenfassend können wir feststellen:

Die unter der Formengruppe des *Chondrites furcatus* Sternberg gegenwärtig vereinigten Lebensspuren stellen sich als meist verzweigte Wohnröhren mariner schlickbewohnender Anneliden dar, die keine Sedimentfresser, sondern (semi-)sessile Sedimentfänger, Detritus- und Suspensionsfischer waren und daher die Möglichkeit hatten, mittels Tentakeln, Fangcirren und ähnlichen Organen eine Material- und Nahrungsauswahl zu treffen. Zum Auskleiden der Wohnröhren verwendeten sie nur tonige Partikelchen, feinste Glimmerschüppchen, Quarzkörnchen, seltener auch Detritus pflanzlicher Herkunft, die wahrscheinlich mit schleimigem Hautsekret verklebt wurden, während Partikelchen von Kalk, der einen Hauptgemengenteil des von ihnen bewohnten Sediments darstellt, gemieden wurden. Hinsichtlich der Baumaterialauswahl schließen sie sich somit eng an die rezenten Terebellomorphen, die in der Mehrzahl ihrer Arten das gleiche Material — allerdings meist in Klümpchenform — zum Röhrenbau verwenden, an. Die auf diese Weise hergestellten Wandungen der Wohnröhren sind längere Zeit hindurch benützt und durch Abscheidung von Eisenoxydhydrat verfestigt worden, ganz so, wie es auch heute noch viele röhrenbauende marine Würmer tun. Die ursprüngliche Eisenhydroxydeinlagerung in den Wohnröhrenwandungen tritt heute meist als dunkelfärbende Eisensulfidimprägnation der Chondritenfüllmasse in Erscheinung.

#### Schrifttum.

A bel, O., Vorzeitliche Lebensspuren, Jena, 1935.

D awson, On burrows and tracks of invertebrate animals in Paläozoic rocks and other markings. Quart. Journ. Geol. Soc. London, Bd XLVII., 1890.

Derichs F., Über Flysch-Chondriten. *Senckenbergiana*, Bd. 10, Frankfurt a. M., 1928.

Fuchs Th., Studien über Fucoiden und Hieroglyphen, *Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien, math. nat. Kl. Bd. LXII*, 1895.

Fuchs Th., Kritische Besprechung einiger Arbeiten über Fucoiden. *Jahrb. geol. Reichsanst. Wien*, Bd. 54, 1905.

Gümbel C. W., Vorläufige Mitt. über Flyschalgen. *N. Jahrb. f. Min. usw.*, Bd. 1, Berlin, 1896.

Götzinger G. und Becker H., Zur geologischen Gliederung des Wienerwaldflysches (Neue Fossilfunde), *Jahrb. Geol. Bundesanst. Wien*, Bd. 82, 1932.

Häntzschel W., Quergliederung bei rezenten und fossilen Wurm-  
röhren. *Senckenbergiana*, Bd. 20, Frankfurt a. M., 1938.

Hempelmann F. & Wagler E., Abt. Würmer in *Brehms Tier-  
leben*, 4. Auflage, Bd. 1, Leipzig, 1918.

Katle K., *Der Stoffhaushalt des Meeres*. Akad. Verlagsgesellschaft Bek-  
ker & Erler, Leipzig, 1943.

Krasser Fr., Über den Kohlegehalt der Flyschalgen. *Annalen Nat. Hist. Mus. Wien*, 1889.

Krejci-Graf K., Zur Natur der Fucoiden. *Senckenbergiana*, Bd. 18, Frankfurt a. M., 1936.

Krejci-Graf K., Ein Grabgang mit Chondritenfüllung. *Senckenbergiana*, Bd. 20, Frankfurt a. M., 1938.

Liburnau L. v., Zur Deutung der fossilen Fucoiden-Gattungen *Taeni-  
dium* und *Gyrophylliten*. *Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl. Bd. LXX*, 1900.

Linke O., Die Biota des Jadebusenwaites. *Helgoländer Wiss. Meeres-  
untersuch.*, Bd. I, Kiel, 1929.

Maillard, *Considérations sur les fossiles décrits comme algues*. *Mem. d. l. soc. paléontol. Suisse*, Bd. XIV, Genève, 1887.

Nathorst A. G., *Mem. sur quelques traces d'animaux sans vertèbres etc.*, *Kongl. Svenska Vet. Akad. Handlingar*, Bd. 18, Stockholm, 1881.

Papp A., Quergegliederte Röhren aus dem Oberkreideflysch der Alpen. *Paläobiologica*, Bd. VII, Heft 4, Wien, 1941.

Plath M., Die biologische Bestandaufnahme als Verfahren zur Kenn-  
zeichnung der Wattensedimente und die Kartierung der nordfriesischen  
Watten. *Zeitschr. „Westküste“ Kriegsheft 1943*. Heide-Holstein, 1943.

Potonie H., *Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie*, Berlin, 1899.

Richter R., Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Über-  
blick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeu-  
tung. *Paläontol. Z.*, Bd. 9, Berlin, 1927.

Richter R., Psychische Reaktionen fossiler Tiere. *Paläobiologica*, Bd. 1, Wien, 1927.

Richter R., Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer; zur Ent-  
stehung eines schwarzen Schlammsteins. *Senckenbergiana*, Bd. 13, Frank-  
furt a. M., 1931.

Richter R., Marken und Spuren aus allen Zeiten. I. Wühlgefüge durch  
kotgefüllte Tunnel *Planolites montanus nov. sp.* aus dem Oberkarbon der  
Ruhr. *Senckenbergiana*, Bd. 19, Frankfurt a. M., 1937.

Rothpletz A., Über Flyschfucoiden. *Z. deutsch. geol. Ges.*, Bd. 48, Berlin, 1896.

Steinmann G., Diskussionsbemerkung — *Paläont. Z.* Bd. 9, Berlin, 1927.

Sternberg K., Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der  
Flora der Vorwelt, Bd. II, Prag, 1838.

Tauber A. F., Über prä-mortalen Befall von rezenten und fossilen Mol-  
luskschalen durch tubikole Polychaeten (*Spionidae*). *Paläobiologica VIII*,  
Heft 1/2, Wien, 1944.

Thamdrup H. M., Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf ex-  
perimenteller Grundlage. *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks  
Fiskeri-og Havundersgøelser Serie: Fiskeri*, Bd. X, Nr. 2, Kopenhagen, 1935.