

Geologische Vereinigung.

Die Bedeutung der neueren Forschungen über die kambrische Tierwelt.

Von G. Steinmann.

(Vortrag gehalten in der Versammlung zu Frankfurt a. M. am 4. Mai 1912.)

Mit 5 Textfiguren.

Die zahlreichen neuen Funde ansehnlicher oder gar gewaltiger Vertreter der höheren Tiere erregen naturgemäss die Aufmerksamkeit der Paläontologen und Geologen, besonders aber der Laien in höherem Grade als die Auffindung unscheinbarer Reste von Wirbellosen. Man staunt vor der gewaltigen Grösse mancher Saurier, man ist überrascht über ihre seltsamen Gestalten, man erörtert die Art ihrer Haltung, Bewegung und Nahrungsaufnahme, und ihre systematische und ihre phylogenetische Stellung gibt Anlass zu widerstreitenden Auffassungen. Man übersieht aber leicht vor diesen aufdringlichen Untieren die wissenschaftliche Bedeutung der anscheinend wenig wichtigen Funde von Wirbellosen, die andauernd den bekannten Formenschatz vermehren und die häufig auch für unsere Begriffe und Vorstellungen vom Entwicklungsgange des Lebens von ausschlaggebender Bedeutung sind. Zu dieser Art von Funden gehören die Entdeckungen zahlreicher und ungewöhnlich gut erhaltener Reste von Wirbellosen aus den kambrischen Schichten, die wir CHARLES D. WALCOTT verdanken. Mit unermüdlichem Eifer ist dieser Forscher seit vielen Jahren bestrebt, unsere Kenntnis der ältesten Tierwelt zu erweitern, und seine Bemühungen sind gerade in den letzten Jahren von einem ausserordentlichen Erfolge gekrönt worden. Auch seine Familie, seine Söhne und die ihm leider kürzlich entrissene Frau, haben sich eifrig an den mühevollen Nachforschungen beteiligt.

Den umfangreichen Monographien über die kambrische Fauna, die in nächster Zeit erscheinen werden, hat WALCOTT eine Reihe vorläufiger Mitteilungen vorausgehen lassen; diese sind aber so ausführlich gehalten und so reich illustriert, dass wir schon jetzt die Bedeutung der Funde einigermaßen übersehen können. Sie sind so zahlreich und zum Teil so überraschend, dass ich darauf

verzichten muss, sie hier sämtlich eingehend zu würdigen; ich beschränke mich daher auf eine Wiedergabe derjenigen, die mir am meisten von allgemeinem Interesse zu sein scheinen.

In den Felseengebirgen des südlichen Kanadas unter 51° n. Br. hat WALCOTT einen Gebirgszug mehrere Jahre hindurch (1907—1911) systematisch durchforscht, der im Osten von der Sawback Range, im Westen von der Van Horn Range begrenzt wird. Der Gebirgszug umfasst eine Anzahl höherer Berge von gegen 3000 m Höhe, den Castle Mountain, Mt. Bosworth, Mt. Stephen, Mt. Wapta, Mt. Whyte und Mt. St. Piran, in der Nähe der Station Field der Canadian-Pacific-Bahn.

In diesem Gebiete tritt im Liegenden des Untersilurs das Kambrium in einer Mächtigkeit von über 3000 m auf. Zehn Abteilungen konnten darin unterschieden werden, die sich in die drei bekannten Glieder der Formation einfügen. Zumeist sind es schiefrige, zum Teil oolithische Kalksteine, vielfach sandig oder kieselig, hier und dort auch dolomitisch, im unteren Kambrium vorwiegend Sandstein. Fast alle Abteilungen führen Fossilien; einige enthalten reichliche Mengen in bestimmten Lagen.

Das Fehlen oder Zurücktreten der Vegetation in den hohen Bergregionen gestattet hier dem Geologen, einem bestimmten Fossilhorizonte systematisch nachzusehen, selbst wenn dieser zunächst nur in einzelnen losen Blöcken angedeutet ist. So konnte denn WALCOTT auf Grund eines fossilreichen Blockes, der mit einer Lawine heruntergekommen war, das Anstehende der ungemein fossilreichen Lage im mittleren Kambrium feststellen und dieses selbst ausbeuten. Zwei Fundorte lieferten die vielen überraschenden Funde aus dem Burgess shale der Stephen-Formation. Eine reiche und mannigfaltige Fauna von Crustaceen, Würmern, Holothuriern etc. wurde am Abhange des Mt. Field, eine Trilobitenfauna am NW.-Abhange des Mt. Stephen gefunden. Die Schicht liegt über dunkelgrauen und blauschwarzen Kalksteinen der Stephen-Formation und unter sandigen Kalksteinen der Eldon-Formation.

Die Funde können in mehrfacher Beziehung überraschend genannt werden. Einmal durch das Vorkommen deutlicher Reste von Tiergruppen, die man in so alten Schichten kaum vermutet haben würde, da sie selbst aus viel jüngeren Formationen nur spärlich oder gar nicht bekannt sind. Ferner durch das Erscheinen gänzlich unbekannter Typen und schliesslich durch den ungeahnt günstigen Erhaltungszustand der Reste. Dieser gestattet es eben, die Reste selbst solcher Tierabteilungen mit allen möglichen Details deutlich zu erkennen, die bisher nur ausnahmsweise oder gar nicht als erhaltungsfähig galten. Diese Erscheinung führt uns zunächst zu einer Betrachtung der Gesteinsart, in der die Reste eingeschlossen sind.

Der *Burgess-Shale* ist ein Schieferkomplex, der am Mt. Field etwa 120 m, am Mt. Stephen etwa 40 m Mächtigkeit erreicht. Es ist ein kieseliger, gelegentlich schwach kalkhaltiger Schiefer von äusserst feinem Korn; in der Grundmasse, die Aggregatpolarisation zeigt, liegen Serizitblättchen und wenige Quarzkörnchen. Kalkkarbonat ist in geringen Mengen als Ausfüllung feiner Klüfte vorhanden. Die Bauschanalyse kommt der des Serizits sehr nahe, stimmt sogar fast vollständig damit überein, wenn man den Gehalt des Gesteins an Kalkspat und Eisenkies in Abzug bringt. Der Kaligehalt beträgt fast 7%, gegenüber einem Natrongehalte von nur etwas über 1/4%. Das ursprüngliche Sediment muss äusserst fein geschlämmter Ton gewesen sein, der nunmehr zu Schiefer verhärtet und stellenweise auch in einen Serizitschiefer umgewandelt ist.

Die Fossilien sind überall ganz flach gepresst, auch dort, wo keine deutliche Schieferung erkennbar ist. Die tiefsten, etwas über 2 m mächtigen Lagen des Burgess-Shale bilden die Fundstätte für die reichsten Vorkommnisse; es ist die sog. *Phyllopoden-Zone*. Darin fanden sich die Reste von Spongien, Medusen, Holothuriern, Brachiopoden, kleinen Gastropoden, von Würmern verschiedener Gruppen, sowie von zahlreichen Krebstieren aus den Abteilungen der Branchio-

poden, Malakostraken, Trilobiten und Merostomen. Zur Gewinnung des Fossilmaterials wurde die enorme Masse von 115 cbm Gestein von WALCOTT und seiner Familie zerkleinert.

Obgleich man doch an ausnahmsweise gute Erhaltungszustände von weichhäutigen Tieren durch die Funde im Solnhofer Plattenkalk gewöhnt ist, übertrifft doch das hier Gebotene alle Erwartungen, wie folgende Beispiele zeigen mögen.

Marella splendens W. ist eines der häufigsten Tiere, das Ähnlichkeit sowohl mit Apus als auch mit Trilobiten zeigt, aber einen harten Panzer besitzt. Daher sind denn auch die zartesten Organe an den meisten Stücken sichtbar. Man kennt einen Teil der Kopfanhänge, die langen, fadenförmigen Antennen, die grossen fadenförmigen, mit Borsten besetzten Mandibeln, die 24 Rumpfanhänge,

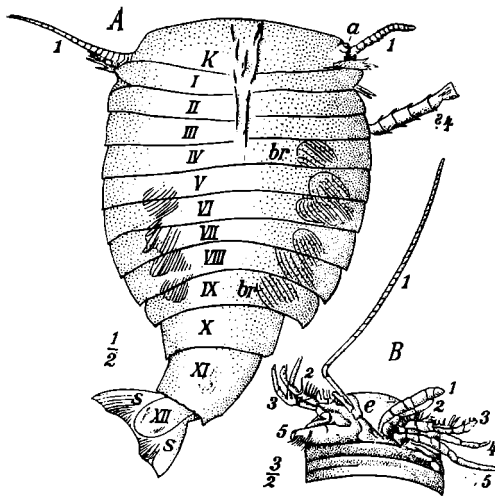


Fig. 1. *Sidneya inexpectans* Walc. A Rückenschild von oben, B Kopfschild von unten. K Kopfschild; 1—XII Rumpf- und Schwanzglieder, s Schwimfflosse; a Auge; 1—5 Mundanhänge; e Epistom; br. Blattartige Kiemen.

die aus Beinen mit Exopodit und Endopodit sowie mit wohlerhaltenen Kiemenlappen bestehen. Meist ist der Darmkanal deutlich erkennbar, zuweilen die sitzenden Augen, oder auch die zarte Zähnelung der langen, rückwärts gewendeten Kopfanhänge.

Burgessia bella W. ähnelt auffallend gewissen heutigen Apodiden, i. b. *Lepidurus*, aber es fehlen Anhänge an den Abdominalsegmenten und es sind acht Rumpfanhänge vorhanden. Unter dem dünnen, leicht deformierbaren Schilde sieht man aufs deutlichste die einzelnen Teile des Verdauungstrakts, den Magen, den Darm, die Leberschläuche; ferner die Kopfanhänge und hinter dem Schilde die Rumpfanhänge. Die letzteren noch vollständiger in der Seitenansicht.

Waptia fieldensis W. ist ein branchiopoden-ähnlicher Krebs, aber mit manchen Merkmalen der Stomatopoden (*Squilla*) versehen, besonders durch die seitwärts gerichteten Stielaugen, durch das nach hinten verbreiterte Kopfbrustschild und durch die Schwanzflosse; Antennen und Beinanhänge sind ebenfalls ähnlich.

Opabinia regalis W. teilt mit der rezenten Branchiopoden-Gattung *Thamnocephalus* viele auffallende Merkmale: die Form des Kopfes, seine eigentümliche Proboscis; auch die Körpersegmentierung, das verbreiterte Endsegment und die

Anhänge zeigen, soweit erkennbar, eine weitgehende Übereinstimmung.

Zwei bemerkenswerte Beispiele von Merostomen-artigen Krebsen mögen erwähnt werden:

Molaria spinifera W. zeigt eine Kombination von Merostomen- und Trilobiten-Merkmalen, ein dreiteiliges Kopfschild mit gefurchter Glabella, aber keine Augen. Auch der Rumpf zeigt Andeutungen der Dreiteilung, die Abdominalregion endigt in einem langen Stachel. Anhänge sind sichtbar, aber nicht sehr deutlich.

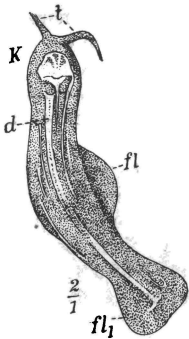


Fig. 2. *Amiskwia sagittiformis* Walc. K Kopf; t Tentakel; d Darm; fl₁ Seitenflosse; fl. Schwanzflosse.

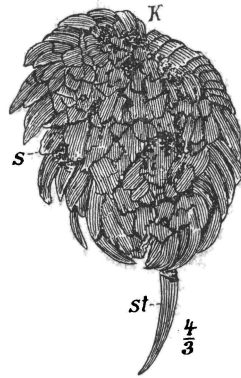


Fig. 3. *Wiwaxia corrugata* Walc. Rücken-seite. K Kopfgegend; s Schuppen; st Schuppenstachel.

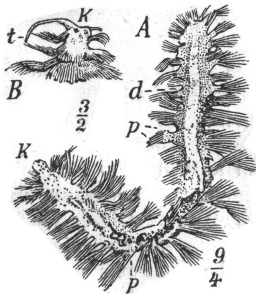


Fig. 4. *Canadia setigera* Walc. K Kopf; p Poropodien; d Darm; t Tentakel.

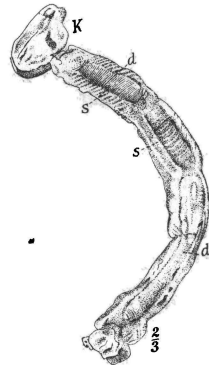


Fig. 5. *Oesia disjuncta* Walc. K Kopf; d Darm; s Segmente.

Sidneyia inexpectans (Fig 1) wurde von WALCOTT anfänglich zu den Gigantostroken gestellt; jetzt möchte er sie eher den Xiphosuren zurechnen. Die Kopfanhänge sind erhalten, durch die Schale scheinen die Kiemenblätter hindurch, wie sie ähnlich von manchen Trilobiten bekannt sind. Aber die Schwanzflosse an Stelle eines Endstachels erinnert lebhaft an dekapode Krebse.

Auch unsere Kenntnis von der Organisation der *Trilobiten* wird bereichert. Schwanzäste, wie man sie bisher nicht kannte, wurden bei *Neolenus* beobachtet. Von *Ptychoparia* wurden Stücke gefunden, die Antennen, Kiemen und Beine zeigen. Man ersieht daraus, dass auch die kambrischen Vertreter wesentlich ähnlich organisiert waren wie die untersilurischen.

Unsere bisherige Kenntnis der fossilen *Würmer* beschränkt sich mit wenigen Ausnahmen auf die Röhren, die sie bewohnt haben. Vom Körper selbst kannte man bisher nur spärliche Spuren. WALCOTT führt uns 12 neue Vertreter vor, die als deutliche Abdrücke auch die wichtigsten Organisationsmerkmale erkennen lassen.

Da findet man Vertreter der *Chaetognathen*, von deren Geschichte man bisher überhaupt nichts wusste. *Amiskwa sagittiformis* W. (Fig 2) besitzt schon ganz den Habitus der heutigen Vertreter wie *Sagitta*, i. b. zeigen die Körperform und das Auftreten von seitlichen Flossen und einer Endflosse eine bemerkenswerte Übereinstimmung in der Lebensweise.

Ausserordentlich reichhaltig treten *Polychaeten* auf. Einerseits Formen, die durch die Rückenbeschuppung zu den heutigen Aphroditiden enge Beziehungen erkennen lassen, *Wiwaxia*, andererseits die langgestreckte *Canadia*, die von lebenden durch den langgestreckten, schuppenlosen Körper abweicht; die kurzen Parapodien mit den langen Borstenbüscheln und die beiden Tentakeln sind sehr wohl erkennbar.

Endlich fehlen auch Vertreter der *Gephyreen* nicht, obgleich diese Tiere keinerlei Hartgebilde besitzen. *Oesia* (Fig. 5) scheint dieser Klasse zugerechnet werden zu müssen, gleicht auch nach WALCOTT einer lebenden japanischen Art. Die Stellung von *Otoia* ist zweifelhaft; sie zeigt zahlreiche Segmente, die sie als Gephyree nicht haben sollte. Gegen die Polychäten-Natur spricht das Fehlen von Parapodien; dagegen scheinen enge Beziehungen zu den Egelwürmern vorhanden zu sein.

Diese Auslese aus der grossen Zahl von mehr oder weniger gut erhaltenen Würmern gibt eine gute Vorstellung von der ungewöhnlich günstigen Überlieferung, aber noch besser wird diese Erscheinung durch die Reste anderer weichhäutiger Tiere illustriert, z. B. der *Holothurien*. Diese Echinodermenklasse war aus früheren Zeiten durch mikroskopische Kalkgebilde und zwar bis zum Karbon zurück bekannt. Jetzt lernen wir sie in Abdrücken des ganzen Körpers kennen, wie *Mackenzia*, die offenbar den Synaptiden nahesteht, i. B. der Gattung *Synaptula*, sowie *Louisella*, die zu den *Holothuriiden* gestellt werden darf, da sie zwei Reihen von Podien auf der abgeflachten Bauchseite zeigt.

Als zweifelhaft in ihrer Zugehörigkeit muss *Eldonia* bezeichnet werden trotz der geradezu glänzenden Erhaltung zahlreicher Stücke. WALCOTT hielt sie anfänglich für eine Meduse wegen des schirmartigen, radial gelappten Körpers, in dem zahlreiche Radialkanäle deutlich sichtbar sind. Aber ein spiral gedrehter Nahrungskanal wurde in wesentlich gleicher Form an über 200 Exemplaren beobachtet; er zeigt eine Teilung in Mundraum, Ösophagus, Magenraum und Darm, und der Kanal endigt auf derselben Seite wie der Mund. Dieses Merkmal hat dann dazu geführt trotz schwerer Bedenken das merkwürdige Fossil als eine schwimmende *Holothurie* anzusprechen. Welche Deutung man auch vorziehen mag, die Funde verlieren dadurch nicht an Wichtigkeit. Erst wenn WALCOTT's grosse Monographien erschienen sind, die sicher noch viel neues Material enthalten werden, und wenn das Staunen einer ruhigen Betrachtung gewichen ist, wird die Zeit zu kritischen Besprechungen über die Ausdeutung der Reste gekommen sein.

Aber gewisse Betrachtungen allgemeiner Natur sind jetzt schon zulässig. Wir haben einen ganz neuen Einblick in den Stand der wirbellosen Tierwelt des Meeres zur Zeit des Kambriums erhalten. Von vielen Tiergruppen, die man bisher fossil gar nicht oder nur andeutungsweise kannte, erfahren wir jetzt, dass sie im Kambrium schon existierten, vielfach sogar in Gestalten, die von heutigen gar nicht wesentlich verschieden sind, ja ihnen sogar sehr nahe kommen, soweit die allgemeine Organisation in Frage steht. Sie sind kaum primitiver zu nennen als die lebenden. Das gilt beispielsweise für manche *Holothurien*, *Würmer*, *Branchiopoden*. Die Persistenz der Form und Organisation

durch ungeheuer lange Zeiträume wird damit für einen erheblich grösseren Kreis von Typen erwiesen, als man bisher wusste. Was man bisher zumeist als sonderbare Ausnahme ansah, wird jetzt mehr und mehr zu einer gesetzmässigen Erscheinung gestempelt, wenigstens für die Meeresbewohner. Beobachtungen anderer Art bekräftigen das. So darf in diesem Zusammenhange nur folgendes Beispiel erwähnt werden. In Seen Tasmaniens hat man die Syncaride *Anaspides* gefunden, und diese hat sich von einem karbonischen Krebs *Präanaspides*, der auch schon das Süsswasser bewohnte, nur als in ganz untergeordneten Einzelheiten verschieden erwiesen. Die unter dem Namen *Haliserites* bekannte Meeresalge aus der Familie der Fucaceen weicht in keinem wesentlichen Merkmale von manchen jetzt bei uns lebenden Arten der Gattung *Fucus* ab, und wenn wir die altpaläozoischen Zweischaler in dieser Hinsicht prüfen, so zeigt sich hier in zahlreichen Beispielen, wie damals schon Gestalten existierten, die von den heutigen Nachkommen wesentlich nur durch eine weniger vollkommene Artikulation und durch geringere Dicke der Schale abweichen, in ihrer sonstigen Organisation von den heutigen aber kaum irgendwie verschieden gewesen sein können.

Trotz der Unsicherheit, die der Ausdeutung vieler kambrischer Formen noch anhaftet, lässt sich doch ein Ergebnis aus den neuen Funden mit grösserer Bestimmtheit ableiten als bisher, nämlich die frühzeitige Trennung sowohl der Klassen und Ordnungen, als auch der Familien oder Gattungen. Bei den meisten Funden von Würmern und Holothurien, aber auch bei manchen Krebsen kann man gar nicht im Zweifel darüber bleiben, in welche der jetzt lebenden Unterordnungen oder Familien sie zu stellen oder mit welchen heutigen Gattungen man sie vergleichen soll. Fast immer lassen sich Beziehungen zu bestimmten heutigen Formen feststellen. Wenn solche bei vielen Krebsen weniger klar hervortreten, so hat das wohl seinen Grund in der Lebensweise der kambrischen Vertreter. Wie die Trilobiten so dürften auch die meisten anderen dieser Krebse eine nektonische Lebensweise geführt haben; später sind manche zu kriechenden Formen geworden oder haben sich gar aufs feste Land begeben, und dadurch haben sie stärkere Umbildung erfahren, als Formen, deren Lebensweise im wesentlichen gleich geblieben ist.

Die Auffindung so zahlreicher und wohl erhaltener Reste aus Tiergruppen, die man fossil kaum kannte, in einem beschränkten Gebiete ist geeignet, uns die Zufälligkeit der Überlieferung in drastischer Weise zum Bewusstsein zu bringen. Zugleich verstärkt sich aber auch die begründete Aussicht auf weitere derartige Bereicherungen unserer Kenntnisse, denn nur ein verschwindend kleiner Teil der Festländer ist schon so gründlich durchforscht, dass es aussichtslos erscheinen könnte, nach neuen Funden darin zu suchen.

Neuere Arbeiten WALCOTT's über die kambrische Formation und ihre Fauna:

Cambrian Geology and Paleontology. Smithsonian Misc. Collections
Washington vol.

- | | | |
|--|----------------|------------|
| 1. Nomenclature of some Cambrian Cordilleran Formations. | 12 S. | 53 — 1908. |
| 2. Cambrian Trilobites. | 52 S. 6 Taf. | 53 — 1908. |
| 3. Cambrian Brachiopoda: Descriptions of new genera and species. | 85 S. 4 Taf. | 53 — 1908. |
| 4. Classification and Terminology of the Cambrian Brachiopoda. | 27 S. 1 Taf. | 53 — 1908. |
| 5. Cambrian Sections of the Cordilleran Area. | 64 S. 10 Taf. | 53 — 1908. |
| 6. Olenellus and other genera of Mesonacidae. | 141 S. 20 Taf. | 53 — 1910. |
| 7. Pre-Cambrian Rocks of the Bow River Valley, Alberta, Canada. | 9 S. 3. Taf. | 53 — 1910. |
| Index zu 1—7. | 61 S. | 53 — 1910. |

- | | |
|---|------------|
| II. 1. Abrupt Appearance of the Cambrian Fauna on the
North American Continent. 16 S. 1 Karte. | 57 — 1910. |
| 2. Middle Cambrian Merostomata. 24 S. 6 Taf. | 57 — 1911. |
| 3. Middle Cambrian Holothurians and Medusae. 27 S. 6 Taf. | 57 — 1911. |
| 4. Cambrian Faunas of China. 40 S. 4 Taf. | 57 — 1911. |
| 5. Middle Cambrian Annelids. 34 S. 6 Taf. | 57 — 1911. |
| 6. Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita
and Merostomata. 85 S. 11 Taf. | 57 — 1912. |
-