(Abdruck a. d. Zeitschr. d. Deutsch. geolog. Gesellschaft, Jahrg. 1896.)

10. Bemerkungen zur Gattung Monograptus.

Von Herrn G. Gürich in Breslau.

Perner's Untersuchungen 1) und Ruedemann's Funde 2) veranlassen mich, auf einige Punkte der bisherigen Untersuchungen über Monograptiden näher einzugehen.

1. Structur der Wandung der Rhabdosome.

Dünnschliffe von Monograptus priodon aus böhmischem Silur "Beraun" und Vyskočilka und baltischer Provenienz aus einem Geschiebe von Nieder-Kunzendorf bei Freiburg in Schlesien liegen mir seit langem vor. Die Darstellung des Thatsächlichen in Perner's Textfiguren und auf den Tafeln, soweit sie die Structur der Monograptiden anlangt, kann ich auch nach meinem Material grossentheils bestätigen. Nach meiner Auffassung ist aber seine Deutung der Beobachtungen verfehlt. Er unterscheidet in der Wandung der Rhabdosome 4 Schichten als histologische Elemente: 1, couche noire, 2, couche à coins, 3, couche à colonnettes, 4. couche epidermique. Die "schwarze Schicht" erscheint in meinem Material bei gelegentlichen Flächenschnitten niemals als zusammenhängende Haut, sondern stets als aus kleinsten polygonalen Stückchen bestehend; die schmalen Lücken zwischen denselben zeigen mitunter eine Tendenz zu paralleler Anordnung, augenscheinlich entsprechend den Anwachsstreifen. Die Schicht à coins, scheinbar aus keilförmigen Elementen bestehend, konnte ich an den meisten Schliffen sehr schön beobachten. Sie besteht aus einer Schicht von Kalkspathkrystallen, welche in Form einer dünnen Kruste sehr häufig die schwarze Schicht überdeckt. vielen Fällen kann man die rhomboëdrischen Endigungen Krystalle in das umhüllende Gestein hineinragen sehen (Perner, l. c. t. 2, f. 10). Feine Zwillingsstreifen sind oft beobachtbar. Die Begrenzung zwischen zwei benachbarten Krystallen, der Spaltbarkeit entsprechende Risse und Sprünge der Krystalle sind nun

Étude sur les Graptolites de Bohême, 1ère Partie. Prag 1894.
Synopsis of the Mode of Growth and Development of the Graptolitic Genus Diplograptus. (American Journal of Science, XLIX, 1895. p. 453.)

mehr oder minder von einem braunen Pigment erfüllt. eine solche Trennungsfläche zwischen zwei Krystallen ungefähr in die Ebene des Schliffes, so zeigt sich zuweilen eine Art Querstreifung, welche auch Perner angiebt. Dieselbe rührt davon her. dass die Infiltration zwischen zwei Krystallen längs der parallelen Druckstreifen vor sich gegangen ist, welche die Begrenzungsflächen stengeliger Kalkspathaggregate sehr häufig zeigen. eine solche Trennungsfläche oder ein infiltrirter Spaltungsriss senkrecht zur Schliffebene, so erscheinen sie als dunkelbraune Linien. Davon rühren die eigenartigen keilförmigen Zeichnungen. welche Perner ziemlich naturgetreu wiedergiebt. In einer wissen Entfernung von der schwarzen Schicht kann man an manchen Stellen einen zusammenhängenden braunen Streifen in der couche à coins parallel mit der schwarzen Schicht verlaufend Derselbe rührt von einer dilut braun gefärbten Zone innerhalb der Kalkspathkruste her. Die Spitzen der Krystalle selbst ragen sehr oft über die braune Zone hinweg und bilden so eine äusserste, klare, farblose Schicht, welche scharf gegen das umhüllende Gestein absetzt. Das mergelige baltische Gestein ist im Schliffe durch die thonigen Beimengungen völlig trübe, und ebenso sind die Calcitkörner der mehr körnigen böhmischen Kalke durch massenhafte Interpositionen getrübt, die Krystalle der Rhabdosomkruste dagegen, abgesehen von der braunen Imprägnation. frei von Trübungen. Allerjüngste Zerreissungsklüfte, welche die schwarze Schicht quer durchsetzen oder auch gelegentlich diese von der Kalkspathkruste trennen, sind nicht selten von völlig klarem Kalkspath ausgefüllt (Perner, l. c. t. 2, f. 4e u. 11).

Die Stärke der braunen Imprägnation ist verschieden, mitunter so kräftig, dass alle Einzelheiten verdeckt werden, mitunter sehr schwach und nur auf einzelne Sprünge der Kalkspathkruste beschränkt. Diese couche à coins ist aber nicht immer deutlich; im Allgemeinen ist sie um so dünner, je dünner die schwarze Schicht ist. Ist die Grösse der Kalkspathkörner des einhüllenden Gesteins gleich der der Krystalle der Kruste, so hebt sich die letzere besonders in dünnen Schliffen kaum ab. Natürlich muss man bei diesen Untersuchungen auch stets das Schliffbild bei gekreuzten Nicols vergleichen. Die Eigenthümlichkeit, dass die braune Schicht bald auf der Innenseite und bald auf der Aussenseite der schwarzen Schicht auftritt, hat Perner bereits beachtet. Stellen, wie sie seine f. 2, t. 1 an der Rückwand des Rhabdosoms bei x zeigt, lassen sich fast in jedem Schliffe beobachten. In meinen Schliffen überwiegt die Stellung auf der Innenseite, bei jeder Einwärtsstülpung der schwarzen Schicht, oder wo dieselbe durch eine Zerreissung nach innen geworfen wird, tritt sie aber an die Aussenseite.

Die geschilderte Structur der couche à coins ist also meiner Auffassung nach nicht die organische Structur einer besonderen Schicht der Rhabdosom-Wandung, sondern nur eine eigenartige, beim Fossilisationsprocesse sich bildende Kalkspathkruste, deren Entstehung allerdings wohl nur dadurch möglich wurde, dass das Skelet der Rhabdosom-Wandung — also die schwarze Schicht von einem organischen Integument umhüllt war. Dieses Integument. so weit es bei der Einbettung in den Meeresschlamm erhalten blieb, hinderte, dass die Gesteinsmasse sich unmittelbar an die schwarze Schicht anlegte, und nachträglich krystallisirte dann in diesem Zwischenraume die Kalkspathkruste aus. Färbung der Klüfte mag von dem Kohlenstoff der organischen Substanz herrühren: vielfach aber stammt sie von der schwarzen Schicht selbst, deren Substanz durch eine Art trockener Destillation in die nächsten Risse der Kalkspathkruste ausgewandert ist. Dass Letzteres sicher hier und da der Fall ist, erkennt man an solchen Stellen, wo die schwarze Substanz völlig verschwunden ist und durch eine braune Färbung der nächsten Umgebung vertreten wird

Die couche à colonnettes — Pallisadenschicht — habe ich in der von Perner geschilderten Form nicht selbst beobachtet. Die couche à coins besteht, wenn sie auf gekrümmten Theilen der Wandung steht, auf der Innenseite aus convergentstrahligen Kalkspathkrystallen, auf der Aussenseite sind die letzteren divergentstrahlig. An anderen Stellen bilden die Krystalle zuweilen enger gestellte parallele Säulchen. Perner's Pallisadenschicht muss aber aus noch feineren Individuen bestehen und sich auch durch hellere Färbung von der anderen Schicht unterscheiden. Seine Darstellung berechtigt aber zu der Annahme, dass auch diese Schicht nur eine gelegentlich variirende Form der die schwarze Schicht umhüllenden Kalkspathkruste ist.

Was endlich die couche epidermique anlangt, so kann man wohl die Aussenseite der Kalkspathkruste stellenweise intensiver gebräunt sehen. An anderen Stellen des Schliffs verläuft auch, wie schon betont wurde, quer durch die Kalkspathkrystalle in gewisser Entfernung von der schwarzen Schicht ein Streifen brauner diluter Färbung. Alles dieses lässt den Schluss auf eine bestimmte Dickenausdehnung der organischen Haut und einen bestimmten Abschluss derselben gegen aussen zu, und es ist demnach wahrscheinlich, dass sie von einer Epidermis bedeckt war. In vielen Fällen sind aber im Schliffe nicht einmal Spuren derselben beobachtbar, und man darf eine Anreicherung an anorganischen Trübungen an der Grenze zwischen der Kalkspathkruste und dem umhüllenden Gestein, die im Schliffe als dunkle Linie hervortritt, nicht als Epidermis ansehen.

Aus den Untersuchungen Perner's ist also so viel zu entnehmen, dass bei den in kalkigen Gesteinen in unverdrücktem Zustande erhaltenen Monograptiden die schwarze Schicht von kohleartigem Aussehen, welche, wie man annimmt, aus einer Chitiaähnlichen Substanz entstanden wäre, vielfach aussen oder innen, zuweilen auch beiderseits von einer dünnen Kalkspathkruste bedeckt ist, welche aus strahlig angeordneten oder aus parallelstengeligen Kalkspathkrystallen besteht und zumeist durch organische Substanz in bezeichnender Weise gefärbt ist. Diese Kruste veranlasst die Annahme dass das Chitinskelet des Rhabdosoms im lebenden Zustande von einer Haut umhüllt war aber über die Anzahl der Schichten dieser Haut und über ihre besonderen histologischen Eigenthümlichkeiten gestatten sowohl die Perner wie von mir untersuchten Exemplare keine Schlussfolgerungen, sondern das, was Perner als Structureigenthümlichkeiten angesehen hat, sind nur mineralogische Erscheinungen.

Dass übrigens eine solche Haut vorhanden war, wird einmal durch das Vorhandensein von Anwachsstreifen, welche man bei bestimmter Erhaltungsweise der Stücke leicht sehen kann (man vergleiche auch die Zeichnungen bei Wiman), wahrscheinlich gemacht, und dann giebt Wiman direct an, einmal bei seinen Präparaten eine die Chitinschale bedeckende Haut beobachtet zu haben.

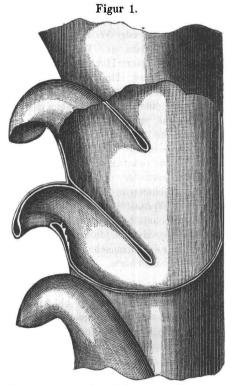
Aus alledem würde also zu folgern sein, dass die Graptolithen nicht ein äusseres Chitinskelet hatten, sondern dass das letztere dem Mesoderm angehörte.

2. Limbus der Zellenmündungen.

Meine Präparate und sämmtliche Abbildungen, auch schon die von Quenstedt in der Petrefactenkunde Deutschlands gebrachten Zeichnungen zeigen sowohl bei Monograptus priodon wie bei M. Roemeri an der inneren und an der äusseren Zellenöffnung einen verdickten Rand, einen rings um die Oeffnung laufenden Limbus, der bei M. priodon an der Aussenseite der äusseren Zellenmündung nicht so kräftig ausgeprägt ist wie an der Innenseite. Dieser Limbus ergiebt in den Schliffen die eigenthümlichen keulenförmigen Verdickungen, welche bei Perner vielfach sehr gut dargestellt sind. An diesen Anschwellungen ist auch die Kalkspathkruste am kräftigsten und deutlichsten entwickelt. Fast an allen geeigneten Schliffstellen kann man nun beobachten, dass an dem Innentheil des Limbus der äusseren Kelchöffnung an der dem Innenraum der Zelle zugekehrten Seite der "Keule" eine Stelle auffällt, wo die Krustenschicht gegen das ausfüllende

¹⁾ Ueber die Graptoliten. Bull. of the Geol. Instit. of Upsala, II, 2, 1896, t. 10, f. 8.

Gestein weniger dicht abgeschlossen ist, so dass die Kalkspathendigungen freier und tiefer in das Gestein hineinragen 1); hier fehlen also alle Spuren einer Epidermschicht, und man darf annehmen, dass gerade hier der Anschluss von Muskeln an das Chitinskelet stattgefunden hat. Es ist dies Verhalten auch auf unserer Figur 1 angedeutet.



Schematische Reconstruction der Zellen von Monograptus priodon im Anschluss an die entsprechende Figur bei Perner.

Der mittlere Theil ist in der Mediane längs aufgeschnitten. Erkennbar ist das im Mesoderm entstandene "Chitin"skelet; ringsumschlossen ist letzteres von der an Stelle des Ektoderms bei dem Fossilisationsprocesse entstandenen Kalkspathkruste. — Die Zellenmündung ist an der untersten Zelle von oben, an der obersten von unten sichtbar und an der mittleren Zelle längs aufgeschnitten. In der Innenseite dieser stehengebliebenen Mündungshälfte ist der "Limbus" als Wulst eingezeichnet, am Aussen- und am Innensaume ist dieser quer durchgeschnitten. An dem letzteren ist zugleich diejenige Stelle angedeutet, wo die Krystalle der Kruste frei endigen, also das Ektoderm seine straffe Contour verliert.

¹⁾ PERNER, l. c. t. 2, f. 9, 10, bei c.

3. Form der Mündung bei Monograptus priodon.

Meine Schliffe dienen des Ferneren auch zur Bestätigung meiner Auffassung von der Form der Mündung bei Monograptus priodon im Gegensatz zu der Darstellung von Jaekel. Jaekel 1) zeichnet auf t. 29, f. 1a eine Lücke in der Seitenwand der Zellenröhre, durch welche ein "seitlich ausgebreiteter", "deckelartiger Fortsatz" (l. c. p. 661) am äusseren Ende der Röhre von dieser selbst getrennt wäre. Folgt man dieser Jaekel'schen Auffassung, so muss man weiter annehmen, dass der "deckelartige Fortsatz" mit der eigentlichen Zellenröhre nur an deren Oberseite durch eine Art basaler Verschmälerung, also eine Art Stiel im Zusammenhange stände. Den Ausdruck "Deckel" wendet der genannte Autor übrigens nicht in dieser allgemeinen Auseinandersetzung, sondern später bei der speciellen Beschreibung wohl der Kürze halber an. Dass er aber auch wirklich an einen Deckel als Schutzorgan gedacht hat, geht aus seinen Ausführungen unzweifelhaft hervor.

Aus dem gesammten, schon früher von mir durchgesehenen Material des Breslauer Museums und meiner polnischen Sammlungen, sowie besonders auch aus meinen Schliffen geht hervor. dass die oben erwähnte, von Jaekel gezeichnete Lücke bei guter Erhaltung nicht existirt. Die Zelle stellt also nicht ein gestrecktes Rohr, dessen äussere Oeffnung "ungefähr parallel zur Stockaxe" liegt und durch einen Deckel verschliessbar ist beziehungsweise geschützt wird, dar, sondern ein Rohr, dessen offenes ovales Ende der Sicula zu, also zurückgekrümmt ist. An der Krümmung nehmen Unter- und Oberseite theil, die erstere allerdings in geringem Maasse. Hier erst, an dem Ende des gekrümmten Rohres, befindet sich die quer gestellte, breit elliptische Mundöffnung, deren Rand durch einen ringsherum laufenden Limbus verstärkt ist. Die Einheitlichkeit des letzteren legt die Schlussfolgerung nahe, dass das Thier die Zelle bis zum Limbus erfüllt habe. Durch diesen Limbus ist die Ebene der Mundöffnung fixirt. die letztere ist demnach ungefähr senkrecht zur Stockaxe gestellt. In Perner's Skizze (l. c. p. 6) ist der Limbus nur quergeschnitten gezeichnet, er müsste auch auf der Innenseite der Zellmündung (bei o. e.) angedeutet sein; bei unserer Figur 1 ist diese Andeutung versucht. Die älteren Autoren von Barrande an wie auch Nicholson unterscheiden sich von meiner Auffassung dadurch, dass sie die Zelle für ein bis zu dem hakenförmig umgekrümmten Ende stark verjüngtes Rohr ansehen, vergleichbar etwa der Ausflussöffnung einer Theekanne; sie schreiben also der

²) Diese Zeitschr. 1889, p. 660 ff.

unteren Wand der Röhre eine viel weitergehende Betheiligung an der Krümmung der oberen Wand zu, als es nach dem Aufschlusse, den ein medianer Längsschnitt gewährt, statthaft ist.

Bei der Consistenz des Chitinskeletes ist besonders dieser stärker gewölbte äussere Theil der Zellenmundung Störungen ausgesetzt gewesen, verdrückt, verbogen und gefältelt worden. Durch einen Druck senkrecht zur Axe des Rhabdosoms wurde dieser Mündungsrand der Axe genähert und über die Mündung hinuntergebogen; die seitlichen Ränder mussten hierbei stärker gewölbt, über die Seitenfläche hinausgestülpt oder selbst zerrissen werden. Beim Spalten etwas schiefriger Gesteine wird dieser emporgestülpte Seitenrand leicht abspringen, und diese Verletzung ergiebt jene Lücke in Jaekel's Zeichnung. Letztere stellt also, wie ich annehmen muss, nur einen Erhaltungszustand, nicht das natürliche Verhalten der Mündung von Monograptus priodon dar. In Figur 1 habe ich meine Auffassung zum Ausdruck gebracht. Aus diesem Grunde habe ich mich 1) schon früher gegen die Gattungsbezeichnung Pomatograptus JAEKEL ausgesprochen, da sie von einer meiner Auffassung nach irrthümlichen Voraussetzung ausgeht und Sache nicht entspricht, indem von einem moua nicht die Rede sein kann. Soll aber der Name trotz dessen beibehalten werden. so muss die ursprünglich damit verbundene Auffassung aufgegeben und πωμα nicht als "Deckel", sondern als "dachartig" hervorragender Aussensaum der Mündung gedeutet werden.

Ich hatte in meiner oben genannten Mittheilung statt der Gattungsbezeichnungen *Pomatograptus* und *Pristiograptus* die Gruppenbezeichnung der *Monograpti reversi* und *M. erecti* vorgeschlagen, weil ich die Frage nach ihren systematischen Beziehungen noch nicht für spruchreif hielt.

4. Zur Biologie der Monograptiden.

Bei Gelegenheit des Studiums der polnischen Graptolithenhorizonte war ich, wiederum im Gegensatz zu Jaekel zu dem Schlusse gelangt, dass die Monograptiden dem Plankton angehört haben müssen. Maassgebend waren für mich das geologische Auftreten der Graptolithenreste, der Erhaltungszustand im Gestein, ihre Verbreitung in heteropischen Schichten und ihre Anhäufung in solchen Schichten, die man auch aus anderen Gründen für Bildungen der tieferen See ansehen kann. Jaekel hat a. a. O. ein ganz bestimmtes Bild von der Lebensweise der Graptolithen entworfen und sich vorgestellt, sie hätten am Meeres-

Ueber die Zellenöffnung von Monogruptus priodon. Sitzungsber. d. Schles. Gesellsch. Naturw. Sect. für 1892, Breslau, p. 12.

grunde förmliche Rasen (l. c. p. 663) gebildet. Dies setzt aber eine verhältnissmässig geringere Tiefe des Graptolithen-Meeres voraus; der allgemeine Charakter der Graptolithen-Schiefer stimmt aber hiermit nicht gut überein. Bei der grossen und allgemeinen Verbreitung bestimmter Horizonte lassen sie sich ihrer bathrologischen Stellung nach viel eher mit Cephalopoden-Schichten ver-In der That erinnern die Ammoniten-Horizonte Jura in ihrer Gültigkeit über weite Strecken durchaus an Graptolithen-Horizonte unserer skandinavischen Fachgenossen. Ferner nimmt JAEKEL zu Gunsten seiner Ansicht das Vorhandensein eines Wurzelgeflechtes an -- eine Annahme, welche durch irgend welche Beobachtung nicht gestützt werden konnte. die Lebensweise der Graptolithen im Plankton war eine ebensolche Annahme nöthig, nämlich das Vorhandensein eines hydrostatischen Apparates, und für diese lag auch keine Beobachtung vor. Allein ich sagte mir, sind die Graptolithen an Ort und Stelle begrabene Reste der am Meeresgrunde lebenden Thiere, so sind die Chancen viel grösser, in den Graptholithenschiefern Thiere von vollständiger Erhaltung zu finden und alle jene Organe zu entdecken, welche wir bei ihnen voraussetzen mussten, wie Wurzeln, Geschlechts-Gehören sie aber dem Plankton an, so sind diese thiere etc. Chancen sehr gering: im Gegentheil ist es dann sehr viel wahrscheinlicher, dass alle Reste der chemaligen Thiere nur in zerstreuten Bruchstücken auf dem Meeresgrunde zur Einbettung gelangten.

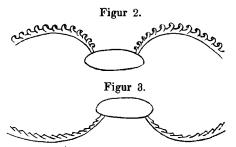
Bei diesem Stande der gegensätzlichen Auffassungen wurden die Funde Ruedemann's bekannt. Aus diesen geht hervor, dass bei Diplograptus die Rhabdosome, bis dahin als selbständige Thierstöcke angesehen, nur Individuen niederer Ordnung an höher specialisirten Thiercolonien sind und dass diese Colonien einen Discus, ein centrales Organ besitzen, das man wohl nur als hydrostatischen Apparat wird deuten können.

Dass an diesem Discus auch die Geschlechtsthiere zu suchen sein werden, möge nur eben erwähnt sein.

Durch diese Funde wird der Schluss gerechtfertigt: auch die Monograptiden besassen eine Schwimmscheibe und gehörten dem Plankton am, wie schon z. B. Nicholson vermuthet hatte. Wenn auch Jaekel (l. c. p. 664) von Stockcolonien der Monograptiden spricht, so verwendet er diese Hypothese nur im Sinne seiner Annahme von der sesshaften Lebensweise dieser Thiere.

Für die Annahme, dass die Monograptiden-Rhabdosome in grösserer Anzahl einem und demselben Stock entsprossen, scheint mir auch die Thatsache zu sprechen, dass man in Graptolithenführenden Gesteinen nicht selten schopfartige Anhäufungen subparalleler Rhabdosome antreffen kann, welche doch voraussichtlich von je einem grösseren Thierstock herrühren werden.

Unter all' diesen Voraussetzungen erscheint die Frage nach der Systematik der Monograptiden in einem ganz anderen Lichte. Die Form der Mündung ist etwas Secundäres; das Primäre ist das Verhältniss zwischen Rhabdosom, Sicula und Discus; dieses kann ohne Zweifel sehr verschiedenartig sein. Die Form der Mündung wird sich nach diesem Verhältnisse richten. Ich stellte es mir früher so vor, wie es auf Skizze 2 und 3 ausgedrückt ist. Bei



Schematische Skizze der muthmaasslichen Verbindung der Monograpti reversi und M. erecti mit einem hypothetischen Discus.

den Monograpti erecti (-Pristiograptus JAEKEL), deren Zellen auf · der Innenseite gekrümmter Rhabdosome stehen, werden die letzteren, vom Discus ausgehend, nach oben gekrümmt gewesen sein, weil die Zellenmündung der Nahrung spendenden Oberfläche zugewendet war. Bei den M. reversi stehen die Zellen auf der Aussenseite der Krümmung und die Rhabdosome werden unter derselben Voraussetzung nach aussen und unten gekrümmt ge-Doch gilt diese Vorstellung, die ich mir bildete. wesen sein. ehe ich Ruedemann's Funde kannte, nur für den Fall, dass die Sicula am Discus verblieb und das Rhabdosom centrifugal weiter-Wächst dagegen das Rhabdosom centripetal, indem die Sicula durch das Wachsthum vom Centrum fortgeschoben wird. so müssten die Rhabdosome der M. reversi vom Discus nach oben und die der *M. erecti* nach unten und aussen gerichtet gewesen sein, damit die Thiere der Zellen der Nahrungsquelle entgegenwachsen konnten. Jedenfalls entspricht die Gegensätzlichkeit der Wachsthumsrichtung in diesem Falle ebenfalls derjenigen, welche in unseren Figuren ausgedrückt ist.