

Neuere Arbeiten über die Graptolithen

von

Dr. A. Tornquist (Strassburg).

1. Perner, J., Études sur les graptolites de Bohême. I^{ère} partie: Structure microscopique des genres *Monograptus* et *Retiolites*. In: Fortsetzung zum „Système silurien du centre de la Bohême, par J. Barrande“, Prag, 1894, p. 1—14, Taf. I—III.
- II^{ème} partie: Monographie des graptolites de l'étage D. Ibid. 1895, p. 1—31, Taf. IV—VIII.
2. Rüdemann, R., Synopsis of the mode of growth and development of the graptolitic genus *Diplograptus*. In: Americ. Journ. Sc. III. ser., Vol. XLIX, 1895, I, p. 453—455.
3. Holm, G., On *Didymograptus*, *Tetragraptus* and *Phyllograptus*. In: Geol. Mag. N. S., Dec. IV, Vol. II, 1895, p. 433—441; p. 481—492, Taf. XIII—XIV.
4. Nicholson, H. A., and Marr, J. E., Notes on the phylogeny of the graptolites. Ibid. 1895, p. 529—539.
5. Wiman, C., Über die Graptoliten. In: Bull. Geol. Inst. Upsala, Vol. II, P. 2, 1896, p. 239—316, Taf. IX—XV.
6. Gürich, G., Bemerkungen zur Gattung *Monograptus*. In: Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 48, 1896, p. 954—962.
7. Wiman, C., The structure of the Graptolites. In: Nat. Sciences, Vol. IX, 1896, p. 186—249.
8. — Über *Dictyonema cavernosum* n. sp. In: Bull. Geol. Inst. Upsala, Vol. III, No. 5, 1896, p. 1—13, Taf. I.
9. Lapworth, Ch., Brief an Joh. Walther. In: Zeitschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 47, 1897, p. 241—258.
10. Rüdemann, R., Development and mode of growth of *Diplograptus* M'Coy. Communicated for the Report of the State Geologist for 1894, 1897, p. 219—249, Taf. I—V.

Diese Arbeiten beschäftigten sich teils mit der Organisation (1, 2, 3, 5, 6, 8), teils mit der Biologie (7) und teils mit der Systematik und Phylogenie (4, 5, 8) der Graptolithen.

Perner (1, 2) hat zum erstenmal eingehende Untersuchungen über den Aufbau der Graptolithenwandungen, des Rhabdosoms (Hydrosoms), angestellt, deren Resultate von Gürich (6) nicht unwesentlich modifiziert wurden. Perner erkennt im Chitinskelet vier verschiedene Schichten in fünf getrennten Lagen. Die äussere und innere Fläche kleidet in sehr dünner Lage die „Epidermis“ aus. Auf der äusseren Seite folgt unter der Epidermis die „schwarze Schicht“, welche kohlig und undurchsichtig ist und von der äusseren Epidermis durch einen engen, mit farblosen Kalkspatkrystallen ausgefüllten Zwischenraum getrennt ist. Die Dicke der „schwarzen Schicht“ wechselt sehr. Unter ihr folgt die dickste Schicht, „couche à coins“ oder „Winkelschicht“ genannt, weil sie stark hervortretende, diagonal durch die Längsausdehnung der Schicht winkelig hinlaufende Zickzacklinien aufweist, die noch von sehr feinen, dicht gedrängt stehenden, unterbrochenen Längslinien gekreuzt werden. Zwischen der Winkelschicht und der inneren epidermalen Lage befindet sich dann die „couche à colonnettes“ oder Säulenschicht, welche zahllose, sehr feine, senkrecht stehende Stäbchen im Dünnschliff zeigt. Gürich bemerkt hierzu, dass die „schwarze Schicht“ niemals als zusammenhängende Haut erscheine, sondern sich stets aus kleinsten, polygonalen Stückchen zusammensetze; die Lücken zwischen diesen entsprächen den äusserlich wahrnehmbaren Anwachsstreifen des Rhabdosoms. Die „Winkelschicht“ bestehe aber aus Kalkspatkrystallen, welche oft die schwarze Schicht bedecken, aber auch oft mit ihren rhomboëdrischen Endigungen noch ins umhüllende Gestein hineinragen. Die winkelige Zeichnung entspricht Rissen nach der rhomboëdrischen Spaltbarkeit des Kalkspates und diese Risse sind mehr oder minder durch ein braunes Pigment ausgefüllt; die Querstreifung rührt daher, dass eine Spaltfläche in die Ebene des Schliffes fällt. In einer gewissen Entfernung von der schwarzen Schicht kann man an manchen Stellen eine dicht braun gefärbte Zone innerhalb der Kalkspatkruste verfolgen. Auch Perner erwähnt, dass diese „braune Schicht“ sowohl innen als auch aussen der „schwarzen Schicht“ anliegen kann. Gürich dürfte demnach darin Recht haben, dass die Winkelschicht nichts weiter ist als eine sekundäre Kalkspatausscheidung während der Fossilisation; während das braune Pigment von einer Umhüllung der „schwarzen Schicht“ stammt, teils aber auch der letzteren direkt entstammen kann. Die „Säulenschicht“ konnte Gürich nicht beobachten; er hält dieselbe ebenfalls für eine gelegentlich variierende Form der die schwarze Schicht umhüllenden Kalkspatkruste. Was endlich die Epidermis anbelangt, welche Perner gefunden hatte, so fand Gürich die Innenseite

der Kalkspatkruste stellenweise wohl intensiver gefärbt, dies darf man aber nicht ohne weiteres als Epidermis ansehen, wenn auch eine epidermale Bedeckung vorhanden gewesen sein mag. Die Perner'schen Resultate müssen also stark reduziert werden. Es wird durch sie nur erwiesen, dass im Rhabdosom eine schwarze Schicht, das sogenannte Chitinskelet, welches nach Wiman (5) aber nicht aus Chitin besteht, vorhanden ist; bei der Fossilisation wird sie meist von Kalkspatausscheidungen umgeben, welche hie und da durch organische Substanz bräunlich gefärbt sind. Ursprünglich mag die schwarze Schicht also von einer besonderen Haut bedeckt gewesen sein, welche auch von Wiman (5) einmal beobachtet worden ist. Demnach scheint das Graptolithen-Skelet kein Aussenskelet gewesen zu sein, sondern dem Mesoderm angehört zu haben.

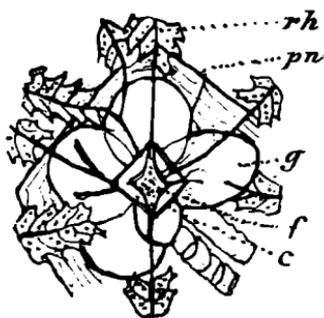


Fig. 1.

Ansicht einer Graptolithen-Kolonie von der Gegenseite des Basalsackes (nach Rüdemann).

f = Wurzel; *c* = Centralscheibe; *pn* = Basalsack; *g* = Gonotheken; *rh* = Rhabdosome.

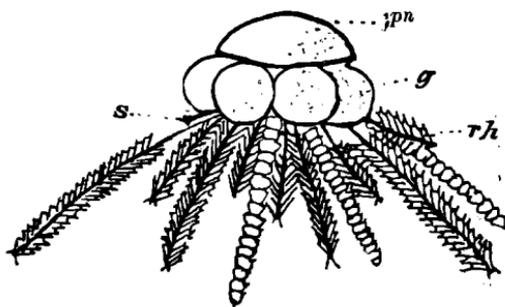


Fig. 2.

Seitenansicht einer Kolonie (nach Rüdemann).
pn = Basalsack; *g* = Gonotheken; *rh* = Rhabdosome;
s = Sicula.

Der eigentliche Aufbau der Graptolithen-Kolonie ist erst im letzten Jahr durch die Entdeckungen Rüdemann's bekannt geworden. Während man bisher nur einzelne, mehr oder minder stabförmige Rhabdosome kannte, von denen man annahm, dass sie mit dem einen Ende, mit der Sicula, im Schlamm festsassen und Rasen bildeten, oder dass sie planktonische Verbreitung besaßen, zeigte Rüdemann, dass diese zweigförmigen Kolonien bei zwei Arten der Gattung *Diplograptus* wiederum durch einen plumpen Centralkörper zu scheibenartigen Kolonien vereinigt waren, wie es die beistehende Abbildung (Fig. 2) zeigt und zwar so, dass die Sicula, welche früher allgemein als das embryonale, proximale Ende angesprochen wurde, an's distale Ende zu liegen kommt.

Nach Rüdemann unterscheidet man demnach an einem Graptolithen-Wedel: 1. die Wurzel (funicle) und die Centralscheibe, 2. den

Basalsack (central disk) mit Gonotheken (bei Rüdemann als Gonangium bezeichnet) und Sicalae und 3. die Zweige (das Rhabdosom).

Bei *Diplograptus pristis* Hall und *D. ruedemanni* Gurley sind an jedem Wedel Zweige von verschiedener Länge. Vier Zweige in zwei auf einander senkrecht stehenden Diametern angeordnet sind die längsten, zu beiden Seiten stehen kürzere; in den halben rechten Winkeln der ausgewachsenen Zweige stehen solche von mittlerer Länge und zwischen diesen und den erstern schalten sich ganz kurze Zweige ein in wechselnder Anzahl. Die verschiedene Länge aller Zweige an demselben Wedel ist auf verschiedenes Alter derselben zurückzuführen. Die Zweige selbst sind nun zu einem auf der Innenseite des Basalsackes verlaufenden Stamm vereinigt. Die Verlängerungen der Virgulen der Rhabdosome, die sogenannten „Hydrocaulen“, zerfliessen im Centrum in eine polyedrisch gestaltete „Wurzel“. Diese Wurzel ist nach Hall anscheinend massiv gebaut, der innere Hohlraum wäre also nur klein. Rüdemann fand ihn bei *Diplograptus* als eine chitinöse Kapsel vor, die an zwei entgegengesetzten Enden in die bündelförmig von ihr ausgehenden Hydrocaulen ausläuft. In dem auf dieser Richtung senkrecht orientierten Durchmesser ist die Wurzel ebenfalls mehr oder weniger ausgedehnt und sendet ebenfalls zwei Büschel von Hydrocaulen aus, so dass die Gestalt der Wurzel rhombisch erscheint. Wenn die Oberseite der Kapsel abgehoben ist, so ist die Innenseite mit Löchern versehen, den Mündungsstellen der ausstrahlenden Hydrocaulen. Die Wurzel steckt in einer mehr oder weniger ausgedehnten, sehr festen, hohen „Centralscheibe“; dieselbe ist viereckig, an den Ecken etwas ausgezogen und aus zwei Lagen zusammengesetzt. Die Centralscheibe dient jedenfalls als Konsolidationsapparat der Wurzel und der aus ihr entspringenden Zweige; bei anderen Graptolithen, so bei *Dichograptus kjerulfi*, bei denen sie beträchtlich grösser ausgebildet ist, mag diese Centralscheibe aber auch als Schwimmkörper gedient haben.

Während die Wurzel und die Centralscheibe aus derbem „Chitin“ bestehen und stets deutlich erhalten sind, ist der Basalsack sehr zart, und nur seine Ränder sind als Chitinfäden im Gestein erkennbar. Dieser Basalsack besteht aus zwei Segmenten, welche in der Mitte einer fast quadratischen Scheibe auf beiden Seiten aufliegen. Er ist zierlich gefurcht und hat vier Vorsprünge, welche die Steinkerne grosser Blasen sind. Verf. hält den Basalsack für den obersten Teil der Graptolithen-Kolonie und glaubt in ihm ein Schwimmorgan zu erkennen, demjenigen von Siphonophoren entsprechend. Als Hauptgründe für diese Ansicht werden angegeben: 1. Die sehr zarte Beschaffenheit der Hydrocaulen, welche die relativ schweren Rhabdo-

some nur in suspendierter Lage von oben halten konnten. 2. Die gleichartige Verbreitung der Graptolithen in den verschiedenen Cambrium- und Siluretagen der Erde lässt darauf schliessen, dass die Tiere schwimmend lebten und dadurch so weit und gleichmäßig verschleppt wurden. Beobachtungen, die aber gegen eine schwimmende Lebensweise sprechen, glaubt Verf. (trotzdem die Erscheinungen nach Ansicht des Ref. auch anders genügend zu erklären sind, siehe unten) in dem Funde einer grösseren Platte zu erkennen, auf welcher zahlreiche Exemplare von *Diplograptus ruedemanni* sehr gleichmäßig verteilt sind, d. h. nie übereinander liegen, wie es beim Niedersinken schwimmender Kolonien nicht soll eintreten können; ferner sind bei vielen Exemplaren nur Centralscheibe mit Rhabdosomen erhalten, so dass der Basalsack anscheinend in einer tieferen Schicht fossilisiert ist. Der Name Basalsack hat nur seine Bedeutung, wenn man ihn als untersten Teil der Kolonie auffasst; wenn er aber als Schwimmkörper gedient hat, so ist er das zu oberst gelegene Organ der Kolonie, eine Anordnung, welche dem Ref. wahrscheinlicher vorkommt, so dass dann die Rüdemann'sche Bezeichnung zu ändern wäre.

Zwischen Basalsack und den Rhabdosomen, rings um die Centralplatte, befinden sich 4—8 eigenartige Organe, die Gonotheken (bei Rüdemann Gonangien benannt). Diese sind ziemlich grosse, kugelige Bläschen, in deren Mitte sich ein nach drei Seiten vorspringender Knoten befindet, ein ursprünglich hohles Organ, in welches Sedi-

ment eingedrungen ist und es plastisch erhalten hat. Die Oberfläche dieses „Siculaeträgers“ ist nach allen Seiten hin dicht mit „Siculae“ besetzt, welche ihre breiten Enden nach aussen kehren. Die im Inneren der Gonotheken enthaltenen Siculae-Träger sind im Centrum der Kolonie, der Centralplatte, aussen anliegend, an einem centralen Organ vereinigt, welches, wie die Gonotheken überhaupt, keine Reste eines Chitinpanzers aufweist. Die in den Gonotheken befindlichen Siculae sind früher wiederholt — zuerst von Hall — als untere Enden, also als Knospen von Rhabdosomen gefunden worden, so dass sie das Anfangsstadium eines solchen darstellen; hiernach dürfte die Deutung der Gonotheken als Sitz reproduktiver Organe (oder gar als Geschlechtsindividuen; Ref.)

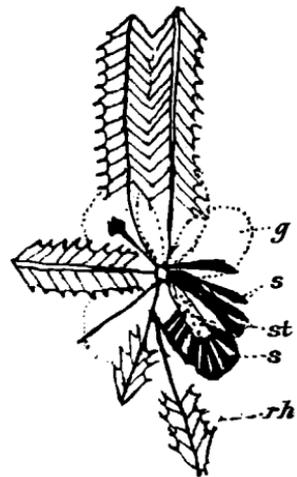


Fig. 3.

Die Gonotheken und Rhabdosome einer Kolonie (nach Rüdemann).

g = Gonotheken; *rh* = Rhabdosome;
s = Siculae, *st* = Siculaeträger
(Blastostyl).

gerechtfertigt erscheinen. Nun zeigen die analogen Organe, die Gonotheken der Sertularien, auch eine ganz ähnliche Beschaffenheit. Die Gonotheken der Sertularien umschliessen nämlich den „Blastostyl“, welcher seitlich die Gonophoren entwickelt und die Gonotheka durch eine von ihm getragene Platte nach aussen verschliesst. Während nun Blastostyl und Gonophoren bei den Diplograpten als „Siculaeträger“ und „Siculae“ vorhanden sind, fehlt bei ihnen, wie auch bei manchen Sertularien, der Deckel und es fragt sich, auf welche Weise die Gonotheka sich öffnete; da die proximal gelegenen Siculae am Träger festhielten, wogegen die distalen sich leicht lösten, so besteht die Wahrscheinlichkeit, dass die Gonotheka sich auch am distalen Ende — also am Deckelende — öffnete. Die trichterförmigen Siculae wurden, wie bereits erwähnt wurde, nicht nur in der Gonotheka angetroffen sondern sind auch des öftern an dem einen Ende der Rhabdosome beobachtet worden. So hat Wiman (5) einige Siculae in besonders guter Erhaltung durch Anwendung einer besonderen Macerations-Methode genauer studieren können. Nach ihm setzt sich die Sicula aus zwei Teilen zusammen, einem sehr dünnen, transparenten distalen Teil und aus einem dickeren, weniger transparenten, proximalen. Zum Teil verliessen die Siculae die Mutterkolonie, zum Teil wuchsen sie aber an ihr zu neuen Rhabdosomen aus; besonders junge Kolonien tragen grosse Büschel von Siculae an ihren Trägern. Die freie Sicula trägt an dem einen Ende einen fadenförmigen Fortsatz, mit dem sie an dem Siculaeträger befestigt war; an diesem Fortsatz befindet sich aber bei vollständiger Erhaltung eine viereckige Chitinplatte, welche entweder noch im Innern der Gonotheka gebildet wird oder kurze Zeit nach dem Verlassen derselben. Die chitinöse Beschaffenheit der Siculae steht im Gegensatz zur häutigen Beschaffenheit der Sertularien-Gonophoren; in der Gestalt der Siculae will aber Rüdemann bei beiden Tiergruppen Übereinstimmung finden.

Der Fund sehr zahlreicher Exemplare von *Diplograptus pristis* in allen Altersstadien ermöglicht es Rüdemann auch, die Entwicklung dieser Art sehr genau zu verfolgen.

1. Die losgelöste Sicula ist auf einer Haftscheibe mit einem kleinen runden Knoten verbunden. — 2. Der Knoten wird zur Centralscheibe und Wurzel. Der Sicula entsprosst eine Theca, dann eine zweite, dritte u. s. w. — 3. Mit dem Knospen der zweiten Theca beginnt bereits das Wachstum der Gonotheken, gewöhnlich als vier eiförmige Bläschen. — 4. Der Hydrocaulus verlängert sich merklich und es sprossen immer mehr Theken am proximalen Ende des primären Rhabdosoms. — 5. Die Gonotheken öffnen sich. Viele, vielleicht alle

Siculae bleiben mit der Stammkolonie in Zusammenhang. Die Kolonie besteht jetzt aus einem primären Rhabdosom, das halb entwickelt ist, einem Basalsack, Centralscheibe und Wurzel, ferner aus Gonotheken mit Bündeln von Siculae. — 6. Die Siculae treten durch Verkümmern ihres Trägers mit der Centralscheibe in Verbindung und wachsen zu neuen Rhabdosomen aus; zuerst bilden sie lange Hydrocaulen. Das primäre Rhabdosom ist abgefallen. — 7. Nun beginnt eine neue Generation von Gonotheken zu wachsen, welche schliesslich eine neue Reihe von Siculae mit der Centralscheibe in Verbindung bringen, welche zu neuen Rhabdosomen anwachsen, während nur die distalen Siculae eines Gonangiums sich von ihnen ablösen, um neue Kolonien zu bilden. Die vorher erwähnte Grössendifferenz verschiedener Rhabdosombündel ist also auf die verschiedene Zeit ihrer Bildung zurückzuführen.

Dass diese Beobachtungen Rüdemann's noch zahlreiche Ergänzungen bedürfen, wird von dem Autor selbst zugegeben. Manche Angabe in der allerdings sehr verdienstvollen Arbeit Rüdemann's wird auch wohl noch stark modifiziert werden; so ist beispielsweise das Anwachsen der Sicula an die auswachsende Kolonie noch nicht genügend aufgeklärt. Hervorzuheben ist noch, dass es mit allen früheren Beobachtungen nicht übereinstimmt, dass die Sicula an dem Ende befestigt ist, an dem am Rhabdosom das Anwachsen der Theken vor sich geht, dass letztere also am proximalen Ende der Virgula entstehen und der Hydrocaulus stets selbständig länger wird.

Speziell mit der Morphologie verschiedener Graptolithen-Gattungen beschäftigen sich die Arbeiten von Holm (3) und Wiman (5). Holm hat seit langer Zeit die hornigen Graptolithen-Rhabdosome aus den silurischen Kalksteinen von Öland mit Hilfe von Säure heraus gelöst. Sie gehören zu den Gattungen *Didymograptus*, *Tetragraptus* und *Phyllograptus*. Es ergibt sich eine vollständige Übereinstimmung in den ersten Entwicklungsstadien dieser drei Graptolithen-Gattungen unter sich wie auch mit den Stadien der Diplograptiden. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass die frühen Entwicklungsvorgänge des proximalen Teiles bei allen bilateralen oder diprioniden Graptolithen gleich gewesen sind und so verliefen, dass eine einzige Knospe an der einen Seite der Sicula zuerst angelegt wurde. Aus dieser Knospe hat sich dann die erste Theka (Holm nennt allerdings die Sicula die erste Theka, dies wäre demnach die zweite) und der Verbindungskanal gebildet, welcher die beiden Hälften des Rhabdosoms verbindet, und dann die weiteren Theken aussendet.

Bei den einseitigen Graptolithen, den Monograptidae, welche man, da sie erst im Obersilur auftreten, als Nachkommen der zweizeiligen

Graptolithen, der Diplograptiden, ansehen muss, ist in diesen frühen Entwicklungsstadien der Verbindungskanal, der bei den vorher besprochenen Formen sich nach der gegenüberliegenden Seite der Sicula hinüberbiegt und aus dem die anderseitige Theka-Reihe entspringt, nicht entwickelt. Aus der ersten Knospe entwickelt sich daher nur die Theka und der gemeinsame Kanal für den einzigen Thekenzweig.

Den Teil der konischen Sicula, welchen Wiman früher bei *Diplograptus* den Distalteil genannt hat, nennt Verf. Proximalteil oder Initialteil und den Teil, welchen Wiman Proximalteil nannte, bezeichnet er als Distalteil oder Aperturteil. Der gemeinsame Kanal, welcher sämtliche Theken miteinander verbindet, nimmt schon in der Sicula seinen Anfang. Weil derselbe zwischen der ersten und zweiten Theka, also zwischen den beiden Seiten des Rhabdosoms, aber nur auf der einen Seite der Sicula, verläuft und diese mehr oder weniger umschliesst, so liegt die Sicula mehr oder weniger schief, so dass sie auf der einen Seite des Rhabdosoms immer mehr oberflächlich zu liegen kommt. Diese Seite nennt Holm die vordere oder die Siculaseite, die entgegengesetzte die hintere oder Antisicula-seite. Die erste (nach Holm die zweite) Theka geht immer von der linken Seite der Sicula aus. Der Durchgang von der Sicula liegt bei *Phyllograptus* an der Spitze der Sicula, bei *Tetragraptus bigsbyi* Hall. wahrscheinlich wenig tiefer, bei *Didymograptus minor* Tqt. etwas unterhalb der Mitte, bei *D. gracilis* Tqt. noch näher an der Mündung, bei *D. gibberulus* Nich. aber ähnlich wie bei *Phyllograptus*. Von der an der Sicula hervorsprossenden Knospe geht etwa gleichzeitig mit der linken Theka der für die linke Seite bestimmte gemeinsame Kanal hervor, ferner auch der Verbindungskanal, welcher die dorsale Seite der Sicula trennt und die auf der rechten Seite der Sicula liegende dritte Theka bildet, schliesslich auch der zu dieser Seite gehörende gemeinsame Kanal.

Leider sind diese, das Verhältnis der Sicula zu dem Rhabdosom behandelnden Ausführungen von Holm sehr wenig klar dargestellt, ganz besonders gilt das von den bei den speziellen Beschreibungen der Arten gemachten Angaben; am besten thut man, die schön ausgeführten Tafeln mit den ausführlichen Texterklärungen durchzugehen; hier würde die Behandlung der spezielleren Verhältnisse zu weit führen.

Die Wiman'sche Arbeit (5) bringt sehr ausführliche Ratschläge zur Präparation der hornigen Rhabdosome aus den Gesteinen. Verf. hat zahlreiche Graptolithen aus reinen Kalksteinen, aus mergeligen Kalksteinen, aus thonigen Mergelschiefen, ja aus Feuerstein und Thonschiefer durch verschiedene, sorgfältig beschriebene Verfahren herauspräparieren können.

Verf. hat vergeblich versucht, mit Hülfe chemischer Reagentien die chitinöse Natur der Rhabdosome nachzuweisen; es gelang ihm nicht, Aufklärung über die chemische Zusammensetzung der Graptolithenskelette zu gewinnen.

Verschiedene, in der eben besprochenen Holm'schen Arbeit berührte Fragen betreffs der Terminologie der Graptolithenteile, in denen Wiman früher eine abweichende Meinung vertrat, werden jetzt (5) von ihm in dem Sinne Holm's und Törnquist's aufgefasst. Die Sicula wird aber nicht als erste Theka bezeichnet, was Ref. veranlasste, bei Besprechung der Holm'schen Arbeit diese allgemein angenommene, abweichende Terminologie berichtend anzuwenden.

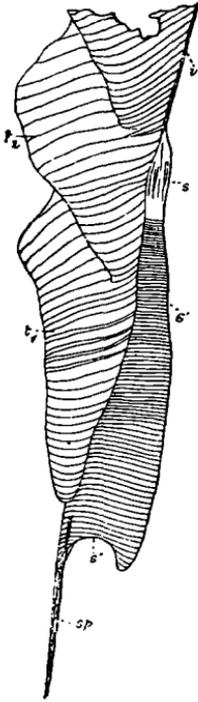


Fig. 4.

Monograptus dubius (nach Wiman).

Siculaende, von der Siculaseite gesehen.

s = untere Partie der Sicula;
sp = Mündungsstachel der Sicula;
t = Theken; v = Virgula.

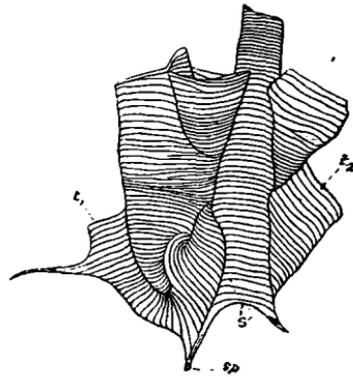


Fig. 5.

Monograptus dubius (nach Wiman).

Ansicht von der Antisicula-seite.

36/2

Die Graptolithen teilt Wiman in die drei grossen Gruppen der Graptoloidea, Retiloidea und Dendroidea (*Dictyonema*). Von den Graptoloidea bespricht er genauer die Monograptidae, Diplograptidae und Dichograptidae. Bei *Monograptus dubius* Suess ist die Sicula bilateral symmetrisch (Fig. 4 u. 5) und besteht aus einem älteren, weniger zugespitzten, dünnwandigen Initialteil (s), der sich in einen hohlen Stab verlängert (Virgula, v) und aus einem jüngeren, grösseren Aperturalteil (s'), der mit Anwachslinien und Mündungsstachel (sp) versehen ist. Die erste Theka (t₁) liegt der Sicula längsseitig an,

wächst aber nach der entgegengesetzten Richtung; aus dieser ersten Theka entsteht die zweite (t_2) u. s. w. Die Theken können die verschiedenartigsten Formen annehmen; sie können cylindrisch oder prismatisch sein; manchmal können sie an der Mündung zusammengezogen sein, wie die Öffnung einer Flasche, dann sind sie wieder zu einer breiten Öffnung auseinander gezogen; schliesslich kann auch der äussere Rand des Mundes wie ein Dach über die nächste Theka übergreifen (Gürich [6]). Bei *Diplograptus* wächst die erste Theka anfangs in der Richtung und erst nachdem sie bis zur Höhe der Sicula-Mündung angewachsen ist, fängt sie an, sich nach aussen und oben zu wenden, dem späteren Ende des Rhabdosoms zu. Bevor noch die Wendung in der Wachstumsrichtung eingetreten ist, hat die erste Theka bereits die zweite Theka angelegt, welche quer über die Sicula greift und auf deren anderer Seite liegt. Diese

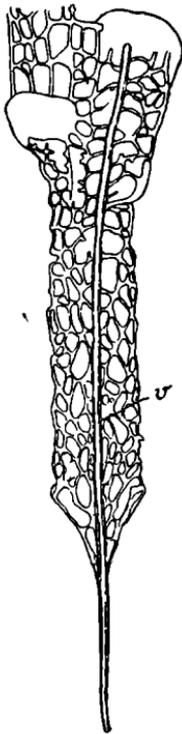


Fig. 6.

Stomatograptus törnquisti (nach Wiman).
Ansicht von der Virgulaseite.

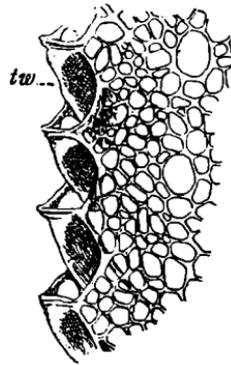


Fig. 7.

Stomatograptus törnquisti (nach Wiman).
tw = Thekalwände an der Antisicula-seite.

zweite Theka sendet dann die dritte aus u. s. w. Das längst bekannte Longitudinalseptum des Rhabdosoms dieser zweiseitigen Graptolithen kommt so zu stande, dass die Theken später nur von Theken derselben Seite entspringen; schon äusserlich ist dieses Wachstum dadurch kenntlich, dass die Theken nicht so regelmäßig alternieren. Die ersten Entwicklungsstadien der Dichograptidae sind denen der Diplograptidae ähnlich. Wie Gürich (s. oben) kann auch Wiman die von Perner (s. oben) beschriebenen Schichten des Periderms bei den Monograptiden und Dichograptiden nicht anerkennen.

Bei den Retioloidea (Fig. 6 u. 7) ist eine Virgula (v) vorhanden, welche aber derjenigen der Graptoloidea morphologisch nicht entspricht; eine Sricula wurde nicht beobachtet. Von der Virgula aus wird das Rhabdosom durch ein horniges Maschenwerk umgeben, in dem sich stärkere Stränge, die Seiten und Mundstränge (tw) der Theken, welche die letzteren von einander trennen, unterscheiden lassen, an denen auch hie und da feste Thekalwände hängen.

Die Dendroideen (*Dictyonema*) nähern sich wiederum den Graptoloiden beträchtlich, besonders wenn man sie mit den Kolonien von *Diplograptus* nach Rüdemann's Darstellung vergleicht. Das proximale Ende (von *Dictyonema flabelliforme* Eichw.) beginnt mit einer Sricula, welche nach unten mit einer Haftscheibe versehen ist; von dieser erhebt sich ein kürzerer oder längerer Stiel, der mit Theken besetzt sein kann. Dieser Stiel kann sich am oberen Ende entweder sofort in lauter Äste auflösen oder in Gestalt einer Hauptachse das ganze Rhabdosom durchlaufen; das letztere wird so meistens strauch- oder baumförmig. Holm beschrieb im Jahre 1890 bei *Dictyonema vogelnesterartige* Appendices der alternierenden Theken und nannte sie wohl mit Recht Gonangien (besser Gonotheken, Ref.). Der Unterschied zwischen den Dendroideen gegenüber den Graptoloideen besteht aber darin, dass an einem bestimmten Punkt eines Zweiges dieser baumförmig verästelten Kolonien stets mehrere Theken, und nicht nur höchstens zwei, wie bei den Graptoloideen, vorhanden sind. Ferner sind Polyparien verschiedener Ordnung ausgebildet; es sind Nahrungsindividuen, Gonangien und Knospungsindividuen vorhanden; die letzteren sind es, welche den ganzen Stock aufbauen; die Gonangien sind die Organe der geschlechtlichen Fortpflanzung, deren Sprossen neue Kolonien bilden. Die Anordnung dieser Polypen bei den Arten *Dictyonema rarum* nov. sp., *D. peltatum* nov. sp., *D. tuberosum* nov. sp., *D. flabelliforme* Eichw., *Dendrograptus ? oelandicus* nov. sp., *D. ? balticus* nov. sp., *D. ? bottnicus* nov. sp., *Ptilograptus suecicus* nov. sp. ist von Wiman genauer studiert worden, doch kann auf diese Einzelheiten hier nicht näher eingegangen werden. Später beschrieb Wiman noch das *Dictyonema cavernosum* nov. sp. (8).

Die am Schluss der Wiman'schen Arbeit befindlichen Ausführungen über systematische Stellung und Phylogenie der Graptolithen haben nach dem später erfolgten Rüdemann'schen Funde wenig Bedeutung mehr. Wiman kommt zu dem Schluss, dass die Graptolithen weder mit Hydroiden noch mit Bryozoen (*Rhabdopleura*) verwandt sind, sondern dass man sie nur als Invertebraten bezeichnen kann von unbekannter systematischer Stellung.

Rüdemann (10) stellt die Graptolithen in eine neue Klasse, die

Rhabdophora, welche in die Nähe der Calyptoblastea (Plumularien und Sertularien) zu stellen ist. Beide Klassen verbindet der gemeinsame Besitz von hornigen Receptaculæ (der Theken) zur Aufnahme der Polyparien und anderer horniger Receptaculæ (der Gonotheken) als Träger der Gonophoren. Beide Klassen sind aber darin verschieden, dass die Graptolithen, im Gegensatz zu den Sertularien, hornige Embryonalscheiden (Siculae) und hornige Achsen der Rhabdosome besitzen.

Nicholson und Marr (4) bringen Vorschläge zur Änderung der Systematik der Graptolithen. Besonders eingehend beleuchten sie die Verwandtschaft der beiden Gattungen *Tetragraptus* und *Didymograptus*. Diese Gattungen wurden bisher so getrennt, dass man zweiästige Rhabdosome als *Didymograptus* und vierästige Rhabdosome als *Tetragraptus* bezeichnete. Dieses Einteilungsprinzip ist aber nach diesen Autoren aufzugeben, es muss vielmehr auf die Gestalt und Ausbildung der Hydrothek und auf den „Winkel der Divergenz“ der Zweige das Hauptgewicht gelegt werden; dann ergeben sich neun Gruppen von Formen, von denen jede Arten von *Tetragraptus* und *Didymograptus*, ja einzelne auch von *Bryograptus* und *Dichograptus* enthält. Während man bisher annahm, dass die zweiteiligen Formen alle von einer, und die vierzeiligen von einer anderen Grundform derivierten, wollen Nicholson und Marr eher annehmen, dass beide Formentypen ineinandergreifen, dass die Ausbildung von zwei- und vierzeiligen Rhabdosomen in den verschiedenen Gruppen aber unabhängig von einander vorging, es sich also um eine „heterogene Konvergenz“ im Sinne von Mojsisovics¹⁾ handele. Ja, um ähnliche phylogenetische Verhältnisse handelt es sich vielleicht auch bei den so sehr verschiedenartigen Monograptiden, welche „Familie“ demnach durchaus nicht monophyletisch wäre. Die Verf. scheuen sich aber vorläufig, wegen des allgemeinen Gebrauches der Graptolithen-„Gattungen“ eine neue Systematik einzuführen; vorläufig fehlt es auch noch in den meisten Fällen an festen Anhaltspunkten.

Über die Lebensweise der Graptolithen hat sich Ch. Lapworth (9) kürzlich ausführlich geäußert; der Brief, in dem er seine Ansichten niedergelegt hat, bildet den Hauptteil einer auch im übrigen sehr interessanten, an anderer Stelle zu besprechenden Arbeit von Joh. Walther.

Es ist zu entscheiden, ob die Graptolithen der Tiefseefauna oder einer tieferen Litoralfauna als Benthos, oder ob sie der pelagischen Fauna als Plankton angehören. Lapworth betont nun, dass sämtliche Graptolithen besonders in dünngeschichteten, kohlereichen Sedi-

1) Vergl. Z. C.-B. IV, p. 115.

menten auftreten, so in den nichtkalkigen Gesteinen der Grauwacken- oder Hochland-Facies, in welcher das Cambrium und Silur in Süd-Schottland, in dem Seen-Distrikt, Irland und Süd-Wales ausgebildet ist. Es ist aber sicher, dass die Graptolithen, obwohl sie aus organischer Masse bestanden, nicht durch ihren Zerfall die kohlige Materie der schwarzen Schiefer- und Schlammgesteine lieferten, in denen wir sie jetzt finden, da sie immer ganz oder im Bruchstück als Fremdkörper von dem kohlehaltigen Gestein umschlossen werden. Sie dürften auch kaum angewachsen (als sessiles Benthos) auf dem Meeresgrund gelebt haben, da sie niemals senkrecht von einer Schicht zur anderen hindurchsetzten; jedes erwachsene Graptolithen-Rhabdosom erscheint ausgebreitet auf der Schichtfläche, gerade als ob es langsam von oben durch das ruhige Wasser herabgesunken wäre. Nach Lapworth soll nun die Hauptquelle für die Kohle in den Graptolithen-Schiefen von Meeresgewächsen und zwar von *Sargassum*-ähnlichen treibenden Seealgen herkommen. Das Zusammenvorkommen der Reste dieser Alge mit den Graptolithen wäre dann so zu erklären, dass die letzteren ähnlich wie heutige sessile Hydroiden massenhaft an diesen treibenden Seepflanzen festsassen und mit ihnen in die Tiefe sanken. Allerdings scheint es, dass die *Cladophora* oder Dendroideen mit ihrem baumförmig verästelten Stamm andere Lebensweise besaßen als die *Rhabdophora* oder die virgulaten Graptolithen. Für erstere ist Lapworth geneigt, eine sessile Lebensweise an Felsen, Steinen und Conchylien anzunehmen und wohl nur vereinzelte Formen waren an treibenden Körpern befestigt, dann aber auch stets in aufrechter Stellung. Für die rhabdophoren Graptoliten bestehen aber Fingerzeige, dass sie stets als Pseudoplankton, also befestigt an treibende Körper, wie an Seealgen oder Tangen, umhertrieben und nach unten hingen. Mit dieser Veränderung der Lebensweise, bei welcher das Polyparium um 180° umgedreht wurde, steht einerseits in Einklang, dass die ersten Theken dieser Formen in umgekehrter Richtung wachsen, wie die *Sicula*, wie es oben besprochen wurde, andererseits ist das von Rüdemann geschilderte Wachstum von *Diplograptus* hierauf zurückzuführen, wo die Öffnungen der Theken geradezu der *Sicula*, also der primären Anlage des Polypariums, zugewandt sind.

Zugestanden, dass diese Verhältnisse ziemlich deutlich für die Lapworth'sche Theorie der Lebensweise der Graptolithen spricht, so muss doch hervorgehoben werden, dass noch manche Schwierigkeit bei Betrachtung der Graptolithen von diesem Gesichtspunkt aus der Erklärung harret.
