Ergebnisse einer neuen Bearbeitung der germanischen Ceratiten

Von A. Schrammen, Hildesheim

Hierzu Tafel 26—28

I. Tatsächliches

Seit längeren Jahren war ich beschäftigt mit den Vorarbeiten zu einer erschöpfenden Bearbeitung der Ceratiten unseres Oberen Muschelkalks, insbesondere auch mit der Gewinnung möglichst vollständiger Zutaten an gut erhaltenen und hinsichtlich des Fundorts sowie der vertikalen Verbreitung unbedingt zuverlässigen Fossilien; im Jahre 1932 erfolgte dann die Niederschrift. Als ich das druckfertige Manuskript im Dezember jenes Jahres der Geologischen Landesanstalt einreichen konnte, war inzwischen die unheilvolle wirtschaftliche Wendung eingetreten und an eine schleunige Drucklegung des umfangreichen und infolge der Überfülle des neu Entdeckten mit vielen Tafeln ausgestatteten Werkes leider nicht mehr zu denken. Deshalb gebe ich im folgenden wenigstens eine gedrängte Übersicht der paläontologisch und geologisch wichtigsten Ergebnisse, zumal dieselben in vieler Hinsicht von den Ergebnissen der Arbeiten Philippi's (1901), Riedel's (1916) und Stolley's (1916) — andere Autoren kommen ja, wenn es ums Ganze geht, nicht in Frage — recht beträchtlich abweichen.

Das zeigt sich schon, wenn allein die Zahl sämtlicher bisher beschriebenen Ceratitenarten mit der Zahl der Arten verglichen wird, die ich im Laufe der Zeit bei einer allerdings recht gründlichen und auch von Glück begünstigten Durchforschung der Ceratitenschichten Nord- und Mitteldeutschlands aufzufinden vermochte; den etwa 30 bereits bekannten Arten stehen nämlich über 100 neue gegenüber.

Diese Erhöhung der Gesamtzahl ist nicht etwa — und ich habe Veranlassung, dies von vornherein nachdrücklich zu betonen — auf eine vielleicht von mir beliebte, besonders enge Fassung des Artbegriffs zurückzuführen; vielmehr liegen die Gründe einerseits darin, daß sowohl Philippi als auch Riedel mehrfach und manchmal reichlich willkürlich Ceratiten verschiedenster Gattungszugehörigkeit, ja sogar weit auseinanderliegender Zonen unter ein und demselben Artnamen beschrieben und dadurch nicht ganz freiwillig die Artenzahl verhältnismäßig niedrig gehalten haben, andererseits in einem früher offensichtlich vorhanden gewesenen Mangel an Gründlichkeit beim Sammeln der Ceratiten und bei der Feststellung des Lagers. Eine Ausnahme machte hierin nur Riedel. Hätten seine Vorgänger mit demselben Fleiß, den Riedel auf die Ceratitenschichten verwendet hat, geforscht (und an guten Aufschlüssen fehlte es früher wahrlich noch viel weniger als heute), so wäre der große Artenreichtum wohl schon längst offenbar geworden.

Etwaigen Bekrittlern der hohen Zahl der Arten gebe ich noch folgendes zu bedenken. Die ca. 140 Ceratitenarten verteilen sich, wie wir sehen werden, auf eine Anzahl Faunen, die ähnlich wie die Ammonitenfaunen des Jura und der Unteren Kreide mehr oder weniger zusammenhanglos übereinanderliegen. Was an Arten auf jede einzelne dieser Muschelkalkfaunen kommt, fällt hinsichtlich der Zahl durchaus nicht aus dem Rahmen des auch aus anderen Formationen Bekannten; im Gegenteil: manche Zonen des schwäbischen Weißjura, z. B. α und β, sind noch erheblich artenreicher als selbst die artenreichsten Faunen der Ceratitenschichten.

Selbstverständlich ist die Zahl der Arten auch abhängig von der Art und Weise, in der die Abgrenzung der Arten vorgenommen wird. Die Abgrenzung war indes bisher mehr oder weniger subjektiv; sagt doch PHILIPPI S. 106 klipp und klar, solange es für Arten, Gattungen und Familien kein staatlich festgestelltes Raummaß gebe, sei es müßig, sich über derartige Fragen zu streiten; die Entscheidung dürfe gegebenenfalls dem „persönlichen Empfinden" des Autors überlassen bleiben. Auch RIEDEL und STOLLEY mußten ihre Arten schon deshalb nach ihrem, wie PHILIPPI sagt, persönlichen Empfinden bilden, weil sie eine grenzenlose Mutabilität der Ceratiten annahmen. Unter solchen Voraussetzungen waren aber die einzelnen, zu Arten erhobenen Glieder der vermeintlich ineinander übergehenden Reihen natürlich nur rein subjektiv voneinander zu trennen.

Solange solche unsicheren Wege gegangen wurden, kam es bei der Beurteilung der mehr oder weniger großen Richtigkeit der Artabgrenzung hauptsächlich darauf an, welches Maß von Autorität man dem betreffenden Artbegründer zuerkennen wollte; ein ganz unhaltbarer Zustand! Am Schlusse dieser Schrift lege ich darum dar, nach welchem objektiven und einer sachlichen Kritik zugänglichen Verfahren die Ceratitenarten zu bilden sind. Dort werde ich auch sagen, nach welchen Grundsätzen ich die neuen Gattungen aufgestellt habe. Bei PHILIPPI, RIEDEL und STOLLEY sind ja sämtliche Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks nur einer einzigen Gattung *(Ceratites)* zugeteilt; daß aber eine Systematik wie jene auf die Dauer doch gar zu simpel wäre, braucht wohl nicht erst bewiesen zu werden.

Eine neue Bearbeitung der germanischen Ceratiten hatte vor allem andern neue Tatsachen von Bedeutung beizubringen, doch auch nachzuprüfen, ob das, was von den Autoren als Tatsachen hingestellt wird, auch genügend gesicherte Tatsachen sind. Somit mußte außer dem möglichst lückenlosen Inhalt der ganzen Fauna ermittelt werden, ob die befremdlich große Variabilität und Mutabilität wirklich bestehen, die STOLLEY und RIEDEL — PHILIPPI ist darin etwas zurückhaltender gewesen — auf so vielen Seiten ihrer Arbeiten behauptet haben. Alles, was dort in jener Hinsicht gesagt wird, braucht ja hier nicht wiederholt zu werden; ich darf mich damit begnügen, auf den von RIEDEL S. 70 gegebenen Stammbaum hinzuweisen und im übrigen STOLLEY zu zitieren.

STOLLEY schreibt S. 124: „*Ceratites atavus* E. PHIL. ist durch Übergänge mit *C. flexuosus* und *sequens* verbunden."

„*Ceratites sequens* RIED., durch Übergänge sowohl mit *C. atavus* und *C. flexuosus* wie mit *C. discus* verbunden ..."

„*Ceratites flexuosus* ist durch Übergänge mit *C. atavus, C. sequens* und den evoluteren *C. pulcher* und *C. laevis* verbunden."

„*Ceratites discus* Ried. ist durch Übergänge ebenso eng mit *C. primitivus* wie mit *C. sequens* verknüpft."

S. 125: „Den *C. pulcher* verbinden Übergänge nicht nur mit dem jüngeren *C. robustus* und dem gleichzeitigen *C. laevis*, sondern auch mit *C. discus*, *C. sequens* und den älteren Arten *C. primitivus* und *C. flexuosus*."

„Die Zahl der Variationen und Zwischenformen (von *Pulcher*) ist groß; durch verringerte Zahl und stärkere Ausbildung der Knoten entstehen solche besonders zum *C. robustus* Ried., durch Abschwächung der Skulptur solche zum *C. laevis*. Flachere Gehäuse mit etwas stärkerer Involution und höherer Schlußwindung weisen zum *C. discus* oder dem älteren *C. primitivus*, andere mit ausgesprochenen Sichelstreifen und schwacher Skulptur zum *C. sequens* und *C. flexuosus*."

„*C. laevis* Ried. ... ist die fast oder ganz skulpturlos gewordene Form des *C. pulcher*, mit dem sie durch zahlreiche verbindende Zwischenglieder eng verknüpft ist; den Beginn dieser Variation bilden Individuen des *C. pulcher* mit schwächerer Skulptur und solche, deren Wohnkammer die Skulptur allmählich verliert, und das Extrem hat schließlich völlig glatte Windungen. Auch mit *C. sequens* et var. *orbata*, sowie mit *C. flexuosus* scheint *C. laevis* durch Übergänge verbunden, denen einerseits stärkere Involution sowie höhere und flachere Schlußwindung, andererseits ausgeprägte Sichelstreifen bei schwacher Knotenskulptur eigentümlich sein können. Schließlich geben sich auch Beziehungen zu jüngeren Formen, *C. philippii* und *C. compressus* var. *subnuda* zu erkennen."

S. 127: „Variationen (von *C. robustus*) mit größerer Zahl schwächerer Knoten leiten besonders zu letzterer Art (*Pulcher*) über, verstärkte Skulptur gibt die var. *horrida*, abgeschwächte führt einerseits zu *Philippii*, andererseits unter Vergrößerung des Gehäuses zum *C. laevigatus*."

S. 129: „*Ceratites compressus* und der ihn umgebende Formenkreis gehen ebenfalls auf *C. robustus* und die Formengruppe um *C. pulcher* zurück" usw.

S. 126 sagt Stolley, all diese Übergänge und Zwischenformen durch Abbildungen zu erläutern, sei ausgeschlossen, da die Zahl der dadurch entstehenden Tafeln „ins Ungemessene wachsen würde".

Die angeführten Sätze dürften zur Genüge zeigen, daß Stolley allerorten Übergänge und Zwischenformen sieht; spricht er doch von einem „Beginn der Variation", ferner von während des Variierens der Arten eingetretenen Verstärkungen und Abschwächungen der Skulpturen sowie von Veränderungen der Involution u. dgl. Demnach müßte im Oberen Muschelkalk die Umbildung der Gehäuse ein Tempo und ein Ausmaß angenommen haben, das zu allem, was die Forschung gründlicher und objektiver Bearbeiter anderer Ammonitenverbände erwiesen hat (ich weise hier nur auf A. von Koenen's Monographie der Ammoniten der Unteren Kreide hin), in allerstärkstem Widerspruch steht; behauptet Stolley doch sogar, die Zahl der Übergänge sei so groß, daß eine bildliche Darstellung des Formenreichtums kaum möglich sei!

Bevor ich solchen weitgehenden Verkennungen der Sachlage gegenüber die wirklichen Tatsachen reden lasse, ist eine Zwischenbemerkung am Platz. Außer dem vielen Neuen habe ich nicht nur sämtliche von Philippi, Riedel und Stolley beschriebenen Arten und „Varietäten" auch selber auffinden können, vielfach sogar im Anstehenden, sondern ich ruhte auch nicht, bis ich aus Nord- und Mitteldeutschland von fast jeder dieser Arten und jeder sogenannten Varietät ganze Reihen gut erhaltener Exemplare in Händen

hatte. Das war unbedingt nötig; denn allein dadurch wurde es möglich, in allen Fällen die Variationsbreite sowie gegebenenfalls die Variationsrichtung mit Gewißheit zu beurteilen und einen augenscheinlichen, über jeden Zweifel erhabenen Tatsachenbeweis zu liefern. Ohne eine solche ganz unanfechtbare Grundlage hätten alle Schlüsse, die ich in stratigraphischer, stammesgeschichtlicher und deszendenztheoretischer Hinsicht ziehe, völlig in der Luft gehangen.

Wie sind nun diese Tatsachen? Das Wesentlichste läßt sich in folgende Sätze kleiden. Von den untersten bis zu den obersten Bänken des Oberen Muschelkalks vollzieht sich ein fortwährender Wechsel der Ceratitenarten. Das ist ja auch längst bekannt. Jedoch geschieht dieser Wechsel nicht etwa, indem sich infolge von Gehäuseumbildungen in durch direkte Abstammung verbundenen Individuenmassen die morphologischen Charaktere verändern und so aus geologisch älteren Arten geologisch jüngere hervorgehen; der Wechsel erfolgt vielmehr übergangslos, indem immer wieder andere Arten (Stämmchen, Reihen) plötzlich und scheinbar unvermittelt auftauchen, die, ebenso wie die vorher dagewesenen, nach verhältnismäßig kurzer Blüte spurlos verschwinden. Die einzige Veränderung, die während des Vorhandenseins der Arten, Reihen oder Stämmchen eintreten kann, wenn auch längst nicht immer eintritt, besteht in einer verhältnismäßig geringen Größenzunahme; hingegen sind die Veränderungen aller anderen Gehäuseeigenschaften so gering, daß, gute Erhaltung der Objekte und Beherrschung des Handwerksmäßigen vorausgesetzt, eine scharfe Abgrenzung der Arten besonderen Schwierigkeiten nicht begegnet, zumal Zwischenformen und Übergänge nirgendwo vorhanden sind. Deshalb wäre es auch durchaus möglich, den ganzen Artenreichtum auf verhältnismäßig wenigen Tafeln zur Anschauung zu bringen; ins Ungemessene, wie Stolley meint, würde dadurch die Zahl der Abbildungen ganz gewiß nicht wachsen. Solange dies aber noch nicht geschehen ist, werden nur verhältnismäßig wenige germanische Ceratiten zu bestimmen sein. Was das für die Stratigraphie und die angewandte Geologie bedeutet, liegt auf der Hand.

Ich sagte eben, die Größenzunahme der Gehäuse sei innerhalb der Arten bzw. Stämmchen nur gering. Anders liegen die Dinge in dieser Hinsicht, wenn die Gehäuseentwicklung des ganzen Verbandes der germanischen Ceratiten im Blickfeld liegt; dann ist von unten nach oben eine im allgemeinen recht beträchtliche Größenzunahme ganz unverkennbar. Eine Erklärung habe ich bereits an anderer Stelle (1930, S. 43) gegeben.

Ich sprach hier wiederholt von „Arten beziehungsweise Stämmchen oder Reihen" und setzte damit in gewisser Hinsicht Begriffe einander gleich, die an und für sich ganz verschiedene Bedeutung haben. Bei Ceratiten ist dies zulässig, weil die morphologischen Eigenschaften der Stämmchen oder Reihen während der ganzen Dauer der Überlieferbarkeit in den Erdschichten, also vom Erscheinen bis zum Verschwinden der Stämmchen, konstant bleiben.

Die Gesamtzahl der bereits beschriebenen und der neu entdeckten Ceratitenarten bewegt sich zwischen 140 und 150. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß im Laufe der Zeit noch einige, doch dann sicherlich nur ganz wenige Arten hinzukommen. An den aus dem jetzt vorliegenden Tatbestande zu ziehenden Schlüssen würde dadurch nichts Wesentliches mehr geändert werden.

Die Arten und Artengesellschaften lösen einander von unten nach oben in folgender Weise ab.

In den untersten Bänken liegen außer PHILIPPI's *Flexuosus* und *Atavus* sowie RIEDEL's *Sequens, Primitivus, Discus, Pulcher* und *Laevis* noch ca. 20 der neuen Arten, die übrigens nur zum kleineren Teil zu Gattungen gehören, denen auch die genannten Arten der beiden früheren Autoren zuzurechnen sind, zum größeren Gattungen zusammensetzen, die bisher unbekannt waren.

Die nächst höheren Bänke führen RIEDEL's *Robustus, Romanicus* und *Philippii* (dagegen nicht, wie STOLLEY angibt, PHILIPPI's *Armatus* und *Laevigatus*, die beide ihr Lager viel höher haben) sowie ebenfalls wieder fast 20 neue Arten, teils aus der Verwandtschaft des *Robustus, Romanicus* und *Philippii*, teils aus noch nicht aufgefunden gewesenen Gruppen.

Darauf folgen Bänke, die im unteren Teil PHILIPPI's *Compressus*, im oberen PHILIPPI's *Evolutus* und RIEDEL's *Raricostatus* sowie mit diesen verwandte neue Arten, daneben auch noch manches Selbständige enthalten.

Aus dem unteren Teil des darüberliegenden Schichtenklotzes waren nur zwei Arten beschrieben: RIEDEL's *Praecursor* und *Praespinosus*, aus dem oberen nur drei: PHILIPPI's *Armatus* und *Spinosus* sowie RIEDEL's *Postspinosus*. Dies Mißverhältnis zwischen dem Umfange des Bekannten und des neu Entdeckten wäre ja noch einigermaßen verständlich, wenn die Mehrzahl der fast 30 neuen Arten den von PHILIPPI und RIEDEL aufgestellten nahestände, oder wenn die neuen Arten mit den bereits abgebildeten leicht verwechselt werden könnten; jedoch gehört der weitaus größere Teil des Neuen zu Grüppchen, die morphologisch innerhalb ihrer Artengesellschaften eine deutliche Sonderstellung einnehmen.

Nicht viel anders steht es auch um die anschließende Fauna. Bereits bekannte Arten daraus sind PHILIPPI's *Münsteri*, STOLLEY's *Riedeli*, QUENSTEDT's *Enodis*, sodann (etwas höher liegend) PHILIPPI's *Humilis* und *Laevigatus* sowie RIEDEL's *Similis* und *Hercynus*. Dazu kommen jetzt 24 neue, die natürlich auch eine Anzahl neuer Gattungen zusammensetzen.

Den Abschluß bilden die Bänke mit den riesigen Gehäusen, die das Ende der germanischen Ceratiten einleiten. Hinsichtlich der von PHILIPPI beschriebenen Arten *(Nodosus, Dorsoplanus, Intermedius, Semipartitus)* schließe ich mich den von BENECKE (1914) vorgenommenen Emendationen an. Auch in diesen obersten Bänken fand ich ein neues Grüppchen und mehrere neue Arten.

Die vorstehende Zerteilung der Gesamtfauna stützt sich auf die Veränderungen, die durch das Verschwinden vorhandener und das Erscheinen neuer Artengesellschaften bedingt waren. Die Trennungslinien liegen an den Stellen, wo der Faunenwechsel besonders sinnfällig wird; deshalb verläuft bei den in der Mitte liegenden Faunen die untere Grenze dort, wo die vielen Arten mit starken Randstacheln (spinosem Relief) erscheinen, die obere dort, wo sie verschwinden. Dadurch sind zunächst einmal die mittleren von den unteren und oberen Faunen abgetrennt. Innerhalb der unteren Faunen macht sich der erste stärkere Wechsel da bemerkbar, wo mit dem Erscheinen des *Robustus* und seiner Verwandten bis dahin nicht vorhanden gewesene Gehäuseformen auftreten und die Gehäusegrößen im allgemeinen merklich zunehmen, ein zweiter und besonders deutlicher da, wo jene leicht kenntlichen Grüppchen auftauchen, zu denen der so häufige *Compressus*, ferner *Evolutus* und andere Arten mit einfachen Faltenrippen am letzten Umgange

gehören. Innerhalb der oberen Fauna wird die Scheidung bedingt durch das Erscheinen der Riesenformen. Eine letzte Grenze ist schließlich noch nachzuholen zwischen dem älteren Teil der mittleren Fauna (u. a. charakterisiert durch RIEDEL's *Praecursor* und *Praespinosus)* und dem jüngeren Teil, der u. a. auch PHILIPPI's *Spinosus* und RIEDEL's *Postspinosus* enthält.

Eines Hinweises bedarf es wohl kaum, daß die zwanglose Zerlegung und Gliederung der Gesamtfauna gar nicht möglich gewesen wäre, wenn wirklich eine so grenzenlose vertikale Variabilität da war, wie RIEDEL und STOLLEY wahrhaben wollen; denn alle Schnitte, gleichviel wo sie gemacht würden, müßten dann den Tatsachen Gewalt antun, indem sie die ununterbrochene Verbindung innerhalb der vermeintlich in Variation befindlichen Reihen ganz willkürlich — anders ginge es ja nicht — beseitigten.

In diesem Zusammenhange ist noch eine andere Bemerkung angebracht. Bei den aufeinanderfolgenden Ceratitenfaunen ist es nicht etwa so, daß die Arten einer Fauna sämtlich ungefähr dieselbe Höhenlage halten, wie das z. B. bei manchen Ammonitenfaunen der Unteren Kreide, die an ganz bestimmte Geodenlagen gebunden sind, vorkommen kann; vielmehr liegen die Arten z. T. neben-, z. T. übereinander; auch gibt es immer einige, wenn auch nur ganz wenige Arten, die, ob auch ihre Hauptverbreitung in den Bezirk einer einzigen Fauna fällt, doch schon in der vorhergehenden Fauna oder aber in der auf die eigene folgenden vorkommen. Das sind indes seltene Ausnahmen. Die große Masse der zu einer Fauna gehörenden Arten bleibt von den über oder unter ihnen liegenden Artengesellschaften scharf getrennt.

Man wolle auch nicht annehmen, alle Arten einer Fauna lägen immer mehr oder weniger nahe übereinander. So etwas kann wohl vorkommen, bildet jedoch keineswegs die Regel. So liegt z. B. in der Göttinger Gegend *Compressus* und mit ihm die vielen Arten seiner Fauna in wenigen schwachen Bänken; bei Hehlen an der Weser verbreitet *Compressus* sich dagegen fast ohne Begleitung anderer Arten über Bänke, die beinahe so mächtig sind wie die Bänke, die bei Göttingen alle drei unteren Faunen umschließen.

Da die meisten Aufschlüsse nur einen kleinen und häufig sogar nur einen sehr kleinen Teil der Gesamtfauna erkennen lassen, mußte ich natürlich zur Ermittlung der Zusammenhänge eine recht große Anzahl der nord- und mitteldeutschen Aufschlüsse besuchen. Dabei erfreute ich mich in der Gegend von Mühlhausen i. Th. der Führung des Herrn Rektor B. KLETT in Mühlhausen, in der Erfurter Gegend der Hilfe des Herrn POSSECKER in Erfurt. Beiden Herren sage ich auch an dieser Stelle verbindlichen Dank!

Bevor ich die stratigraphischen, stammesgeschichtlichen und deszendenztheoretischen Folgerungen ziehe, wiederhole ich kurz die wichtigsten Tatsachen.

1. Die Ceratitenfauna des Oberen deutschen Muschelkalks ist um ein Vielfaches größer und auch viel reicher gegliedert als angenommen wurde.

2. Ihre sämtlichen Arten (Stämmchen, Reihen) erscheinen übergangslos und verschwinden, ohne daß zwischen dem Erscheinen und Verschwinden der Arten usw. irgendwelche Formveränderungen der Gehäuse eintreten.

3. Die Gesamtfauna besteht aus einer Anzahl aufeinanderfolgender Teilfaunen; auch zwischen diesen Teilfaunen bestehen keinerlei auf Umbildungen von Arten beruhende Zusammenhänge.

II. Stratigraphisches, Stammesgeschichtliches und Deszendenztheoretisches

Bekanntlich stehen sich seit längerer Zeit auf dem Wege zu einer brauchbaren Gliederung des deutschen Oberen Muschelkalks zwei Anschauungen ziemlich schroff gegenüber. Worum es sich dreht, ist kurz gesagt folgendes: Sind Ceratiten gute Leitfossilien oder nicht? G. WAGNER (1913) und J. POMPECKJ (1914) bestreiten, RIEDEL und STOLLEY bejahen es.

Könnte man WAGNER Glauben schenken, so wären Ceratiten als Leitfossilien „ziemlich unbrauchbar" und Einteilungen, die sich nur auf Ceratiten stützen, „völlig unpraktisch" (S. 282 u. f.). (POMPECKJ drückt sich etwas weniger apodiktisch aus, indem er (S. 62) schreibt, Ceratiten spielten „ganz und gar nicht die Rolle der Leitfossilien ‚wie die Ammoniten des Jura".) Folgte man hingegen in der Bewertung der Ceratiten RIEDEL und STOLLEY, so müßte man mit ihnen zu der Annahme gelangen, es sei schon hinreichend, wenn jede der Zonen, in die man die unteren, mittleren und oberen Schichten des Oberen Muschelkalks zerlegen kann, durch eine einzige oder nur ganz wenige Ceratitenarten gekennzeichnet wird.

Die Behauptungen WAGNER's und POMPECKJ's lehne ich unbedingt ab. Um sie nach Gebühr einschätzen zu können, wolle man sich an die auf den vorangegangenen Seiten zusammengestellten Tatsachen halten. Werden diese Tatsachen nicht widerlegt, und eine Widerlegung dürfte angesichts des aus Nord-, Mittel- und Süddeutschland vorliegenden erdrückenden Beweismaterials völlig ausgeschlossen sein, so ist es sicher, daß bessere und praktischere Leitfossilien als die Ceratitenarten überhaupt nicht zu denken sind; denn der erhaltungsfähige und in den Erdschichten überlieferbare Entwicklungsabschnitt ist recht kurz, die vertikale Verbreitung der Arten infolgedessen nur gering, und die Formeigentümlichkeiten der Gehäuse bleiben überall vom Erscheinen bis zum Verschwinden der Arten unverändert.

Könnte man sich wohl Leitfossilien vorstellen, die noch brauchbarer wären?

Weil die Dinge derartig liegen, kommt den Ceratiten eine ebenso große Bedeutung für die Gliederung des deutschen Oberen Muschelkalks zu wie den anderen Ammonitenverbänden für die Gliederung des Jura oder sonstiger Formationen.

RIEDEL's großes Verdienst und das seines spiritus rector STOLLEY wird es stets bleiben, den Grundstein zu einer allein auf Ceratiten begründeten Stratigraphie gelegt zu haben. Allerdings, so belassen werden, wie sie ist, kann diese Stratigraphie keinesfalls; denn eine jede der neun Ceratitenzonen RIEDEL's hat zum Führer nur eine einzige Art. Theoretisch wäre das zwar zulässig, praktisch ist es aber zu wenig. GRUPE (1921) betont darum mit vollem Recht die Unmöglichkeit, im Felde die Horizonte RIEDEL's und STOLLEY's zu erkennen und auszuscheiden. An die Stelle der RIEDEL-STOLLEYschen Einteilung setze ich eine neue, deren Zonen nicht durch einzelne Arten sondern durch ganze Faunen charakterisiert werden. Die Gesichtspunkte, unter denen diese Faunen gegeneinander abzugrenzen und die Zonen voneinander zu trennen sind, habe ich bereits im vorigen Abschnitt angegeben.

Auf die verschiedenen Versuche, die gemacht wurden, unter Zuhilfenahme von Zweischalern und Brachiopoden den deutschen Oberen

Muschelkalk zu gliedern, brauche ich hier nicht näher einzugehen. Örtlich, und solange nicht brauchbarere Leitfossilien geboten wurden, hatten sie zweifellos ihre Berechtigung; bei einer Gliederung und Parallelisierung, die für große Gebiete gelten soll, kommen aber Bivalven und Brachiopoden schon deshalb nicht in Frage, weil bei ihnen der durch erhaltungsfähige Schalen bezeichnete Entwicklungsabschnitt gewöhnlich verhältnismäßig groß ist, so daß sich Anhäufungen ein und derselben Bivalven- oder auch Brachiopodenart in ganz verschiedenen Höhenlagen wiederholen können.

Ähnliches gilt hinsichtlich der Krinoiden des Oberen Muschelkalks. Der Trochitenkalk geht vielenorts, in Norddeutschland z. B. im Wesergebiet (GRUPE), fast bis in die Nähe der unteren Grenze der Mittleren Ceratiten-Schichten, mithin nicht unerheblich höher hinauf als jene Ceratitenfaunen, die die untersten Bänke der Tonplatten erfüllen. Angaben wie: diese oder jene Art liegt soundso viel Meter über dem Trochitenkalk, besagen darum nur dann Genaueres, wenn das Alter der betreffenden Krinoidenbänke genau angegeben wird. Da aber im Trochitenkalk Ceratiten, die sicher bestimmbar sind, nur äußerst selten gefunden werden, läßt sich das genaue Alter einer Krinoidenbank fast immer nur durch eine Feststellung der unmittelbar unter oder über ihr liegenden Ceratitenarten ermitteln (wobei natürlich auch etwaige Störungen nicht übersehen werden dürfen).

In der nachstehenden Gliederung werden die Namen der neuen Gattungen und Arten nicht angeführt, weil sie, solange nicht die Veröffentlichung meiner Monographie erfolgt ist, nomina nuda sind.

Vorläufige Gliederung des Oberen Muschelkalks von Nord- und Mitteldeutschland

I. Obere Ceratiten-Schichten

1. Obere Bänke: Zone des *C. semipartitus* MONTF., *C. intermedius* PHIL. emend. BEN., *C. dorsoplanus* PHIL., *C. levalloisi* BEN., *C. nodosus* PHIL.
   Außerdem enthält diese Zone eine Anzahl neuer Arten.
2. Untere Bänke: Zone des *C. hercynus* RIED., *C. similis* RIED., *C. laevigatus* PHIL., *C. enodis* QU., *C. humilis* PHIL.
   Außerdem enthält die Zone noch 23 neue Arten.

II. Mittlere Ceratiten-Schichten

1. Obere Bänke: Zone des *C. postspinosus* RIED., *C. spinosus* PHIL., *C. armatus* PHIL.
   Außerdem enthält diese Zone noch 15 neue Arten.
2. Untere Bänke: Zone des *C. praecursor* RIED., *C. praespinosus* RIED.
   Außerdem enthält diese Zone noch 9 neue Arten.

III. Untere Ceratiten-Schichten
(einschl. Trochitenkalk)

1. Obere Bänke: Zone des *C. evolutus* PHIL., *C. raricostatus* RIED., *C. compressus* PHIL.
   Außerdem enthält diese Zone noch 15 neue Arten.

2. Mittlere Bänke: Zone des *C. philippii* RIED., *C. robustus* RIED., *C. rarinodosus* RIED., *C. romanicus* RIED.
   Außerdem enthält diese Zone noch 17 neue Arten.
3. Untere Bänke: Zone des *C. laevis* RIED., *C. pulcher* RIED., *C. discus* RIED., *C. sequens* RIED., *C. primitivus* RIED., *C. atavus* PHIL., *C. flexuosus* PHIL.
   Außerdem enthält diese Zone noch 18 neue Arten.

Eine recht weittragende Bedeutung dürfte den stammesgeschichtlichen Ergebnissen meiner Ceratitenuntersuchungen beizulegen sein; nicht etwa nur, weil jetzt die Stammesgeschichte der Ceratiten in das helle Licht der wirklichen Tatsachen gerückt wird, sondern weil die gewonnenen Erkenntnisse auch wichtige paläontologische und deszendenztheoretische Grundfragen beleuchten helfen, Fragen, die sich z. T. schon zu CUVIER's und LAMARCK's Zeiten erhoben, aber fast ein Jahrhundert lang einer Beantwortung, die der Gesetzmäßigkeit der Erscheinungen Rechnung trägt, entzogen haben. Ihre Klärung wird auch zeigen, warum die Paläontologie, die ja Indizienbeweise für die Umbildung des Tierreichs in größter Zahl beigebracht hat, so wenig direkte Beweise zu liefern vermag, und wenn schon, dann nur aus einem Abschnitte, der im Verhältnis zur Gesamtdauer der Entwicklung der einzelnen Tierstämmchen äußerst kurz ist.

Die eine Frage lautet: wie kommt es, daß aus den weitaus meisten Tierklassen — die Ausnahmen sind hier nicht von Belang — die vorweltlichen Stämmchen bzw. Arten plötzlich und scheinbar ganz unvermittelt erscheinen und nach einem bei den verschiedenen Klassen verschieden langen Vorhandensein, das jedoch mit nennenswerten morphologischen Veränderungen kaum noch verbunden ist, restlos und ohne Nachfahren verschwinden? Die andere Frage: ist es überhaupt möglich, und wenn ja, in welchem Umfange, an vorweltlichen Tierstämmchen das Walten des Umbildungsvorganges zu erkennen? Sehen wir z. B. eine von vornherein doch gar nicht unwahrscheinliche vertikale Variabilität der Arten, finden wir Übergänge u. dgl.?

Auf die erste Frage gab eine, wie es scheinen könnte, ausreichende Antwort bekanntlich CUVIER, indem er das plötzliche, scheinbar unvermittelte Erscheinen und Verschwinden der Arten usw. mit Zu- und Abwanderung erklärte. Mit dieser Deutung hat man sich begnügt und begnügt man sich immer noch, insbesondere auch hinsichtlich der Ammonitenarten. Man läßt sie aus einer mysteriösen Thetis auftauchen und sieht es als gar nicht so befremdlich an, daß sie sich merkwürdig schnell wieder in jene unbekannten Tiefen zurückziehen. Eine andere Lösung, nämlich die Annahme einer sprungweisen Entwicklung, hat wohl schon deshalb weniger Anhänger gefunden, weil, trotz DE VRIES, ein solcher Vorgang gar zu sehr allen paläontologischen Erfahrungen widerspräche. Eine Erklärung, die der Gesetzmäßigkeit der Erscheinungen mehr Rechnung tragen dürfte, gebe ich am Schlusse des Abschnittes.

Der Versuch zur Beantwortung der zweiten Frage, nämlich in welchem Umfange es überhaupt möglich sei, an einem vorweltlichen Tierstämmchen den Ablauf und das Fortschreiten der Entwicklung zu erkennen, ist noch nicht gemacht worden, schon weil diese eigentlich doch ziemlich naheliegende Frage gar nicht aufgeworfen wurde. Auch in dieser Hinsicht war die Stellungnahme der Paläontologen völlig dem persönlichen Ermessen

überlassen. Die Folgen sind nicht selten Meinungen gewesen, bei denen der Wunsch, die Stammesgeschichte möglichst weit mit der Deszendenztheorie in Einklang zu bringen, der Vater des Gedankens war.

Dies zeigt sich besonders deutlich in der Ceratitenliteratur. Bereits PHILIPPI sagt ja (S. 113), es sei „von vornherein" wahrscheinlich, daß sich während der langen Zeit, in der die Ceratiten das deutsche Muschelkalkmeer bevölkerten, auch eine deutliche Entwicklung innerhalb des Ceratitenverbandes vollzog; S. 21 meint er, bei der Fortentwicklung der Ceratiten hätten sich aus den kleinen Formen der unteren Schichten in den oberen große, ja riesige herausgebildet. Noch weiter gingen RIEDEL und STOLLEY, indem sie überall Variationen und Übergänge sahen. Eine Probe ihrer Meinungen gab ich auf den ersten Seiten dieser Schrift; man vergleiche hierzu auch den von RIEDEL erdachten Stammbaum (S. 70) und die Sätze, wo STOLLEY (S. 122) es in das Belieben des Lesers stellt, welche genetischen Zusammenhänge er vorziehen will. Aus all dem geht klar hervor, daß sowohl PHILIPPI wie RIEDEL und STOLLEY eine Fülle direkter, durch die Stammesgeschichte ermöglichter Entwicklungsbeweise in Händen zu haben glaubten. Und fürwahr, wenn die Stammesgeschichte tatsächlich so aussähe, wie PHILIPPI, RIEDEL und STOLLEY glauben machen wollen, so wäre das ja auch der Fall gewesen.

Die wirklichen Tatsachen der Stammesgeschichte bieten indessen ein ganz anderes Bild. Von einer durch vertikale Variationen, Übergänge u. dgl. vermittelten Fortentwicklung der Ceratiten oder von einem Ineinandergehen aufeinanderfolgender Arten, geschweige denn von Zusammenhängen mit älteren Ammonitenfaunen, finden sich nicht die schwächsten Anzeichen. Die Arten sind, wie gesagt, plötzlich da und bleiben eine Zeitlang da, ohne daß nennenswerte Veränderungen der morphologischen Eigenschaften eintreten; dann sind sie plötzlich verschwunden, andere Arten aus denselben oder anderen Grüppchen folgen, und so geht der Wechsel immer weiter bis zum Verschwinden des Muschelkalkmeeres.

So wertvoll diese Tatsachen für die Stratigraphie sind, so unerfreulich sind sie für die Paläontologie und die Entwicklungsforschung, beweisen sie doch die Unmöglichkeit, vom Gange der Stämmchen und Artenentwicklung einen etwas größeren Abschnitt zu übersehen. Und das gilt nicht allein von den Ceratiten sondern auch von den weitaus meisten, wenn auch nicht von allen Tierklassen, die infolge der Entwicklung erhaltungsfähige Körperbestandteile — Schalen, Gehäuse, Innen- oder Außenskelette — erworben haben. Am ähnlichsten verhalten sich naturgemäß die nächsten Verwandten der Ceratiten: die sonstigen Verbände der Ammoniten. Analog sind die Tatsachen der Stammesgeschichte aber auch innerhalb der meisten anderen vorweltlichen Klassen, nur ist der Zeitraum, der zwischen dem Erscheinen und dem Verschwinden der Stämmchen lag, in verhältnismäßig wenigen Verbänden so kurz, wie bei den Ceratiten und den übrigen Ammoniten, gewöhnlich aber länger und zuweilen sogar sehr erheblich länger. Konnte ich doch z. B. eine Anzahl Kieselspongienstämmchen nachweisen, die von der Oberen Kreide bis zur Jetztzeit gehen. Doch selbst in einem so unvorstellbar langen Zeitraum sind die morphologischen Veränderungen der Stämmchen kaum erheblicher als bei den Ceratiten. (Übrigens ist auch bei Spongien eine so lange Dauer etwas ganz Ungewöhnliches; ihre meisten Stämmchen bzw. Arten verschwinden viel schneller, wenn auch nur

selten ebenso schnell wie die mit ihnen zusammen vorkommenden Ammonitenarten.)

Da ich die allgemeine Kausalität der Erscheinungen bereits an anderer Stelle (1930) ausführlich dargelegt habe, muß ich hier nur noch kurz angeben, worin m. E. die gesetzmäßigen Ursachen des plötzlichen Erscheinens der Ceratitenarten, ihres restlosen Verschwindens sowie des geringen Grades von Variabilität bestehen, der an dem zwischen dem Erscheinen und Verschwinden liegenden Abschnitt der Gehäuseentwicklung so auffällig ist. Nämlich: in den Erdschichten konnten die Ceratitenarten selbstverständlich nicht eher auftauchen, bis ihre Entwicklung zum Vorhandensein erhaltungsfähiger und überlieferbarer Gehäuse geführt hatte. Ebenso selbstverständlich ist es, daß die Erhaltungsfähigkeit und Überlieferbarkeit nicht plötzlich sondern ganz allmählich erreicht wurde und daß die Stufen, auf denen sich die Umbildung vollzog, unbekannt bleiben müssen; sind sie doch ebensowenig erhaltungsfähig gewesen wie alle anderen Stufen, die vor dem völligen Abschlusse der Gehäuseentwicklung lagen. War jedoch mit diesem Abschlusse auch die Erhaltungsfähigkeit der Gehäuse erreicht und traten die Arten infolgedessen in den Erdschichten in Erscheinung, so mußte dies natürlich scheinbar unvermittelt und darum plötzlich geschehen.

Die Ceratitenarten verschwinden aus den Erdschichten, weil sie nach verhältnismäßig kurzer Anwesenheit völlig erlöschen.

Sie konnten in diesem allerletzten Entwicklungsabschnitt gar nicht mehr, oder nur noch in den engsten Grenzen variieren, weil durch den Einschluß der Lebensträger (der Weichteile) in starre Röhren, die nur an einem Ende geöffnet waren, die Angriffsflächen und damit auch die Wirkungen der Umbildungsfaktoren aufs äußerste beschränkt wurden.

Am Schlusse des Abschnittes noch eine Bemerkung, die die Beweiskraft der stammesgeschichtlichen Tatsachen hinsichtlich der vorstehend daraus gezogenen Folgerungen unterstreicht. Die Ceratiten lebten in einem Binnenmeer, darüber sind sämtliche Forscher sich vollkommen einig. Es liegt aber auf der Hand, daß die Stammesgeschichte eines Tierverbandes, der in einem Binnenmeer zur Blüte und zum Vergange kam, in tatsächlicher Hinsicht das unanfechtbarste Beweismaterial liefern muß. Oder könnte man glauben, die vielen Ceratitenarten, die von den untersten bis zu den obersten Schichten des Oberen Muschelkalks aufeinanderfolgen, seien aus uns unbekannten Meeren und durch uns ebenfalls unbekannte Zugänge immer von neuem in das Binnenmeer eingewandert und, unbekannt auf welchem Wege und wohin, wieder abgewandert? Könnte man ferner glauben, diese Stämmchen hätten trotz des starken Wechsels der Lebensbedingungen, der mit der Einwanderung verbunden war, nur gerade in jener Zeitspanne keine Neigung zum Variieren gezeigt, die unmittelbar nach der Einwanderung und zwischen der Ein- und der Abwanderung lag?

Zusammenfassung

1. Ceratiten sind (neben den anderen Ammoniten) die denkbar besten Leitfossilien, weil die vertikale Verbreitung der Arten nur gering ist, und Veränderungen der Artcharaktere während der ganzen Dauer des Vorhandenseins der Arten nicht mehr eintraten; sie spielen deshalb bei der Gliederung

des Oberen Muschelkalks dieselbe große Rolle wie sonstige Ammonitenverbände im Jura, in der Kreide usw.

2. In praktischer Hinsicht ist es nicht zweckmäßig, als Zonenführer nur einzelne Arten zu nehmen; vorzuziehen ist es, wenn die Einteilung in Zonen sich auf die von unten nach oben aufeinanderfolgenden Faunen stützt.

3. Aus Zweckmäßigkeitsgründen ist die untere Grenze der Mittleren Ceratiten-Schichten dort zu ziehen, wo die spinosen Ceratiten erscheinen, die obere, wo sie verschwinden.

4. Da die Krinoidenfazies bis in die Nähe der Mittleren Ceratiten-Schichten gehen kann, empfiehlt es sich, die Einteilung in Trochitenkalk und Tonplatten aufzugeben und auch die Unteren Ceratiten-Schichten allein nach Ceratiten zu gliedern.

5. Die Stammesgeschichte der Ceratiten zeigt, daß die Ceratiten plötzlich und scheinbar unvermittelt erscheinen, nach verhältnismäßig kurzer Blüte restlos verschwinden und ohne Abänderungsneigungen in dem Zeitraum, der zwischen dem Erscheinen und Verschwinden lag, ihre sämtlichen morphologischen Charaktere beibehalten.

6. Die Plötzlichkeit des Erscheinens beruht darauf, daß die vermittelnden Stufen, welche dem Abschlusse der zu erhaltungsfähigen und überlieferbaren Gehäuse führenden Entwicklung vorhergingen, noch nicht erhaltungsfähig waren; das Verschwinden war die natürliche Folge des Erlöschens der Arten; die fehlende Variabilität war bedingt durch die mit dem Einschlusse des Weichkörpers in eine starre Röhre verbundene, überaus starke Beeinträchtigung der Umbildungsmöglichkeiten.

III. Systematisches

Auf einer der ersten Seiten zitierte ich PHILIPPI's köstliche Sätze, solange es für Arten, Gattungen und Familien kein staatlich festgestelltes Raummaß gebe, sei es müßig, sich über derartige Fragen zu streiten; die Entscheidung dürfe gegebenenfalls dem „persönlichen Empfinden" überlassen bleiben. Kein Wunder, daß PHILIPPI's ganze Systematik der Ceratiten darin bestand, eine Anzahl zumeist aus recht Verschiedenartigem zusammengesetzter Spezies ungefähr in der Reihenfolge, wie sie in den Schichten auftauchen, der einen Gattung *Ceratites* zu unterstellen. PHILIPPI's Nachfolger RIEDEL glaubte in systematischer Hinsicht bereits genug getan zu haben, wenn er den Gattungsnamen *Ceratites* auf die germanischen Ceratiten beschränkte und innerhalb dieser für eine Gattung immer noch viel zu weit gezogenen Grenzen eine Anzahl „Formenkreise" unterschied, die zwar aus den Unteren, Mittleren und Oberen Ceratiten-Schichten manches, das sich äußerlich mehr oder weniger ähnelt, zusammenfassen, im übrigen aber alles andere darstellen wie Gruppen, die wirklich der Verwandtschaft gemäß aufgefüllt sind. Eine solche Systematik ist nicht plan- sondern gefühlsmäßig. Ihre Folgen waren mancherlei Irrtümer, denen der Boden erst entzogen werden kann, wenn ein System gefunden ist, dessen Grundlage die natürliche Verwandtschaft abgibt und dessen Grenzen durch die Unmöglichkeit gezogen werden, die Zusammengehörigkeit des Einzuordnenden sicher zu erkennen. Man vergleiche einmal die Ceratiten miteinander, die RIEDEL unter dem Namen *Ceratites pulcher* abgebildet hat (Taf. 2, Fig. 6, 7; Taf. 3, Fig. 1, 2, 3; Taf. 9, Fig. 1; Taf. 18, Fig. 4) oder aber jene, die PHILIPPI auf den Tafelerklärungen,

mit oder ohne Zusätze, als *Ceratites nodosus* bezeichnet (Taf. XLVI, Fig. 1; Taf. XLVII, Fig. 1, 2; Taf. XLVIII, Fig. 1, 2). Wie könnten wohl solche durchaus willkürlichen Vermengungen der verschiedensten Arten Bausteine eines natürlichen Systems sein?

Soll da eine Änderung herbeigeführt werden, so muß es unter den Gesichtspunkten geschehen, die auch in der Systematik der lebenden Tierwelt leitend sind. Allerdings, so gut erhellt wie dort, ist das vorweltliche Blickfeld längst nicht, weil bei den Ceratiten nur Eigenschaften des Gehäuses, doch nicht solche der mit Leben erfüllten Körperbestandteile beobachtet und berücksichtigt werden können. Dadurch ist es auch bedingt, daß ein Gliederungsversuch mit Aussichten auf uneingeschränkten Erfolg sich lediglich auf jene Elemente der Ceratitenfauna zu erstrecken vermag, denen die untersten Stufen des Systems entsprechen.

Wenn ich sagte, bei der Gliederung der Ceratiten müßten dieselben Grundsätze wie bei der Gliederung der lebenden Organismen Anwendung finden, so könnte man vielleicht einwenden, in der Tierwelt der Vorzeit lägen die Dinge ganz anders wie jetzt, lasse doch die heutige Schöpfung nur das Neben-, nicht auch das Nacheinander der Stämmchen- und Artenentwicklung erkennen; schon allein deshalb sei es nicht angebracht oder sogar nicht möglich, die bei der Systematik des Rezenten üblichen Methoden ohne weiteres auf die Systematik des Fossilen zu übertragen. Indessen, daß es möglich ist, zeigt schon die Erfahrung; daß es aber auch zulässig ist und warum es dies ist, sollen die folgenden Darlegungen erweisen. Sie fußen auf Schlüssen, die zwanglos aus den stammesgeschichtlichen Tatsachen zu ziehen sind.

Diese Tatsachen zeigen, daß hinsichtlich der Konstanz — denn darauf kommt es hier an — die Arten der Ceratiten-Fauna sich wie die Arten einer aus einem beliebigen Tierverbande gebildeten rezenten Fauna verhalten. Das will besagen: ebenso wie in der Jetztzeit der morphologische Zustand der Arten unveränderlich ist (wenn auch nur scheinbar, denn in Wirklichkeit geht die Entwicklung ja weiter), so war er es auch innerhalb der einzelnen Ceratiten-Faunen; dort allerdings nicht nur scheinbar, sondern, wie die Beobachtung lehrt, während des ganzen Zeitraums vom Erscheinen bis zum Verschwinden (Erlöschen) der Arten. Würde z. B. durch alle in einer Ceratiten-Fauna vorkommenden Arten übereinander eine Anzahl Horizontalschnitte gelegt, so sähe man, ganz gleich ob diese Schnitte tief gelegene (ältere) oder hoch gelegene (jüngere) Entwicklungsstufen der getroffenen Arten trennen, daß auf sämtlichen Schnittebenen, sowohl auf den hohen als auf den tiefen, die morphologischen Zustände dieselben bleiben, daß also keineswegs, etwa infolge von vertikaler Variabilität, die jüngeren Entwicklungsstufen von den älteren irgendwie oder irgendwo gestaltlich abweichen.

Daraus ergibt sich, daß der Inhalt der Ceratitenarten (wenn auch diese Arten nicht nur eine horizontale, sondern auch eine vertikale Ausdehnung haben), ebenso wie der Inhalt der (nur horizontal ausgebreiteten) rezenten Arten aus morphologisch Gleichartigem besteht. Bei der Gliederung von Tierverbänden ist aber die erste Aufgabe der Systematik, unter morphologischen Gesichtspunkten die gleichartigen, d. h. in allen wesentlichen Eigenschaften übereinstimmenden Individuen, in den systematischen Kategorien zusammenzufassen, die man Arten nennt. Folglich dürfen die Methoden, die zur Erfüllung dieser Aufgabe in der Systematik des Rezenten üblich sind, gleichfalls in der Systematik der Ceratiten Anwendung finden.

Inwieweit außer den Arten auch noch natürliche, d. h. der Verwandtschaft gemäß aufgefüllte systematische Kategorien nächst höherer und hoher Grade gebildet werden können, hängt natürlich ganz davon ab, ob Organisationsbestandteile überliefert worden sind, die in jener Hinsicht genügend gesicherte Schlüsse zulassen.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich an die Gliederungsarbeit.

Zunächst ist zu ermitteln, welche Eigenschaften denn jenen kleinsten natürlichen Ceratiten-Grüppchen zukommen, die als Arten aufzufassen sind. (Daß bei den Ceratiten „Arten" und „Stämmchen" oder „Stammreihen" sich inhaltlich — nicht etwa begrifflich — in gewisser Hinsicht decken, wurde bereits gezeigt); sodann haben wir danach zu schauen, unter welchen Bedingungen die Arten zu Gattungen zusammengefaßt werden können; endlich müssen wir uns noch darüber klar werden, ob es mit zureichenden Gründen möglich sei, auch noch umfassendere Kategorien der Systematik zu unterscheiden.

Bei der Abgrenzung der Arten bzw. Stämmchen ging ich von der Annahme aus — sie gründet sich auf die Erfahrung und auf Schlüsse, die ich aus dem Verhalten anderer Tierverbände zog —, daß zu ein und derselben Ceratitenart nur diejenigen Gehäuse zu zählen seien, welche, mögen sie neben- oder nacheinander vorkommen, in sämtlichen als wesentlich anzusehenden Eigenschaften übereinstimmen.

Die wesentlichen Gehäuseeigenschaften sind folgende. (In Klammern Abstufungen der wesentlichen Eigenschaften.)

1. Durchschnittliche Gehäusegröße. (Die Größe der zur gleichen Art gehörenden Gehäuse ist verhältnismäßig eng begrenzt.)
2. Scheibendicke. (Dick- oder flachscheibig.)
3. Art der Spirale. (Mehr der archimedischen oder mehr der logarithmischen Spirale ähnlich.)
4. Einrollung und Nabelung. (Evolut bzw. weitnabelig, involut bzw. engnabelig.)
5. Umfassung. (Die äußeren Windungen greifen nur wenig auf die inneren über, oder sie umfassen sie mehr oder weniger weit.)
6. Suturlinie.
7. Mündungshöhe. (Hochmündig, schwach hochmündig, niedrigmündig usw.)
8. Höhenzunahme der Röhre. (Schnell an Höhe zunehmend, allmählich an Höhe zunehmend usw.)
9. Dickenzunahme der Röhre. (Schnell an Dicke zunehmend, langsam an Dicke zunehmend usw.)
10. Flanken und Rücken. (Gewölbt, abgeflacht, gerundet, kantig gegeneinander abgesetzt usw.)
11. Flanken und Randrelief der Wohnkammer. (Wohnkammer ohne Relief, Wohnkammer nur mit Flankenfalten, Wohnkammer mit Flankenfalten und Randknoten usw.)
12. Flanken- und Randrelief des gekammerten Teils. (Gekammerter Teil mit binodosem Relief, ohne Relief usw.)
13. Wohnkammerlänge.
14. Mündungsrand.

Die Annahmen, auf Grund deren ich an die Abgrenzung der Arten ging, wurden durch die Tatsachen in vollem Umfange gerechtfertigt. Das ganze Untersuchungsmaterial ließ sich nämlich restlos in Grüppchen auflösen, innerhalb deren sämtliche Individuen in allen als wesentlich aufzufassenden Eigenschaften übereinstimmen.

Wie es natürlich ist, können in Gesellschaft der typischen Stücke auch Gehäuse auftreten, an denen die eine oder andere wesentliche Eigenschaft etwas anders wie bei der großen Mehrzahl der Artgenossen ausgebildet ist. Diese individuellen Verschiedenheiten sind indessen nirgendwo so erheblich, daß dadurch die Artgrenzen überschritten würden.

Wie weit bei der Beurteilung der Variabilität der Arten sowohl PHILIPPI als auch RIEDEL und STOLLEY über das Ziel hinausgeschossen haben, zeigt als mustergültiges Beispiel der Ceratit, den RIEDEL (Taf. 3, Fig. 3) als Varietät seines *C. pulcher* abbildete. Das Gehäuse der vermeintlichen Varietät ist nämlich nicht nur evoluter als *Pulcher* (Typus bei RIEDEL, Taf. 2, Fig. 6, bei STOLLEY, Taf. 19, Fig. 6), es nimmt auch schneller an Höhe und Dicke zu und hat außerdem noch andere Skulpturen! PHILIPPI's Tafeln enthalten ebenfalls zahlreiche Fälle, wo die Artgrenzen ganz willkürlich gezogen sind, so daß der Anschein großer individueller Variabilität hervorgerufen werden mußte.

Nur bis zu den Gattungen hinauf und einschließlich dieser vermochte ich die systematische Einteilung der Ceratiten in einer Weise durchzuführen, die den natürlichen verwandtschaftlichen Zusammenhängen keinerlei Gewalt antut. Bei der Bildung und Abgrenzung der Gattungen war die Frage nicht etwa die: sollen ganz nach dem „persönlichen Empfinden" (PHILIPPI) viel oder wenig Gattungen gemacht werden? sondern: wie weit sind die Gattungsgrenzen auszudehnen, ohne daß nach erfolgter Auffüllung auch noch Arten bzw. Stämmchen einbezogen sind, deren Zugehörigkeit nicht über jeden Zweifel erhaben ist? Und da kam es darauf an, festzustellen, welche wesentlichen Eigenschaften der Arten auch bei ganz naher Verwandtschaft divergieren können und welche unverändert bleiben. Es stellte sich heraus, daß innerhalb der natürlichen Grüppchen, die über den Umfang einer Art hinausgehen und eine wechselnde Zahl nahe miteinander verwandter Arten umfassen, also innerhalb der Gattungen, die Dicke oder Dickenzunahme der Röhre, die Stärke der Skulpturen (wohlverstanden: die Stärke, nicht etwa der Relieftypus) und infolgedessen in mäßigem Umfange auch die Suturlinien divergieren, während sämtliche anderen wesentlichen Charaktere: durchschnittliche Gehäusegröße, Art der Spirale, Einrollung und Nabelung, Höhenzunahme der Röhre, Mündungshöhe usw. unverändert bleiben. Damit war die Grundlage eines objektiven Verfahrens zur natürlichen Abgrenzung der Gattungen gefunden und die zwanglose Auffüllung des Inhalts der Gattungen ermöglicht.

Ich möchte hier noch auf eine vielleicht gar nicht so entfernte Möglichkeit hinweisen, die, wenn sie zuträfe, der Ceratiten-Systematik ein anderes Gesicht gäbe. Sie besteht darin, daß jene Eigenschaften, auf Grund deren ich die Arten einer Gattung unterscheide, bei einer Reihe von Gattungen nicht auf Artverschiedenheiten, sondern auf Geschlechtsverschiedenheiten beruhen könnten. Der Gedanke an eine solche Möglichkeit drängt sich geradezu auf, wenn man sieht, wie verhältnismäßig häufig zwei Formenreihen vom Auftauchen bis

zum Verschwinden der Stämmchen bzw. Arten nebeneinander hergehen, die sich allein aber recht deutlich durch verschiedene Stärke des Reliefs und verschiedene Dicke oder Dickenzunahme der Röhre voneinander unterscheiden. Für die Stratigraphie wäre es natürlich ganz gleich, ob zwei nahe verwandte und nur in einigen Formeigentümlichkeiten verschiedene Ceratiten, die ein gemeinsames Lager haben, nur verschiedenen Geschlechts oder ob sie verschiedener Art sind; ihr Wert als Leitfossilien würde dadurch nicht berührt. Für die Systematik wären jedoch andere Richtlinien zu ziehen. Freilich, unter welchen Gesichtspunkten dann die Gattungen einzurichten wären, ohne daß der natürlichen Verwandtschaft Zwang angetan würde, bliebe wohl in den meisten Fällen eine offene Frage. Ich sehe noch keinen triftigen Grund, bloß im Hinblick auf eine Möglichkeit, die bestehen kann, doch nicht zu bestehen braucht, eine enge und auf sicheren Merkmalen gegründete Fassung des Gattungsbegriffes zugunsten einer weiten, aber mehr oder weniger willkürlichen aufzugeben.

Die Abbildungen, die dieser Schrift beigegeben sind, illustrieren, wie sich in gegebenen Fällen die Arten einer Gattung voneinander unterscheiden; ferner, wie weit oder eng die natürlichen Grenzen der Gattungen zu ziehen sind; schließlich, wie leicht man, etwa um die Zahl der Gattungen möglichst niedrig zu halten, in Versuchung kommen könnte, Dinge zusammenzufassen, deren nähere Verwandtschaft zueinander mit genügender Sicherheit nicht zu erweisen wäre.

So ist auf Tafel 26 u. 27 eine ziemlich artenreiche neue Gattung der Mittleren Ceratiten-Schichten *(Balioceratites)* mit ihren sämtlichen Arten dargestellt. Übergänge sind zwischen diesen Arten, wie ausdrücklich bemerkt sei, nicht vorhanden, und wie groß die Unterschiede, insbesondere der Röhrendicke und des Reliefs sind, kann wohl selbst ein Nichtkenner der Ceratiten unschwer wahrnehmen. Die Grenzen dieser Gattung mußten ziemlich weit gezogen werden.

Auf Tafel 27 sind auch Rückenansichten der beiden einzigen Arten einer anderen Gattung *(Archicoceratites* n. g.) abgebildet. Die eine Art besitzt eine allmählich an Dicke zunehmende Röhre und ein schwaches Relief, die andere eine schnell an Dicke zunehmende Röhre und ein starkes Relief. Auch jene beiden Spezies laufen vom Erscheinen bis zum Verschwinden übergangslos nebeneinander her. Die Gattungsgrenzen sind hier eng, durften aber nicht noch weiter gesteckt werden, weil einigermaßen gesicherte Möglichkeiten, die beiden abgebildeten mit anderen Arten der Unteren Ceratiten-Schichten zu vereinigen, nicht bestehen.

Auf Tafel 28 habe ich zwei Arten einer Gattung *(Pachyceratites* n. g.) abgebildet, die in konvergenter Entwicklung ganz ähnliche Gehäuseformen hervorbringt wie die auf den anderen Tafeln abgebildeten Balioceratiten. Bei einer formalistischen Betrachtungsweise stände einer Vereinigung der Pachyceratiten mit den Balioceratiten wohl kaum etwas im Wege. Indessen, geschähe sie wirklich, so wäre zwar eine Gattung erspart, doch sicherlich auf Kosten der natürlichen Systematik und objektiven Wahrheit; denn zwischen den Verbreitungsgebieten der beiden Gattungen liegen fast die ganzen Mittleren Ceratiten-Schichten und außerdem noch ein größerer Teil der Unteren; in all diesen Schichten findet sich aber nichts, das geeignet wäre, die Verbindung zwischen den Pachyceratiten und den Balioceratiten zu vermitteln.

Mit der Unterscheidung von Gattungen sind bei den germanischen Ceratiten die Grenzen der Einteilungsmöglichkeit erreicht. Hätte ich über die Gattungen hinaus auch noch systematische Kategorien der höheren Grade unterscheiden wollen, so mußte ich unbedingt ins Spekulieren verfallen; denn so sicher im Punkte der natürlichen Verwandtschaft der Inhalt meiner Gattungen fundiert sein dürfte, so unsicher wäre jeder weitere Schritt gewesen; gibt es doch bei den Ceratiten keine unanfechtbaren Anhaltspunkte, systematische Kategorien, die den Gattungen übergeordnet sind — etwa Familien — so aufzufüllen und gegeneinander abzugrenzen, wie es sein müßte, wenn den durch die Entwicklung bedingten natürlichen Zusammenhängen volles Genüge geschehen soll. Deshalb war es besser, sich zu bescheiden und dadurch zu zeigen, wo mit dem Aufhören von verwendbaren Tatsachen die Grenzen der Einteilungsmöglichkeit erreicht sind, als die Systematik um Zusammenfassungen zu bereichern, die leicht einem mit dem Stoff nicht ganz genau Vertrauten eine in Wirklichkeit gar nicht vorhandene Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse vortäuschen. Wenn auch in einer Anzahl von Fällen auf Grund von an den Steinkernen zu beobachtenden Ähnlichkeiten mit einiger Berechtigung vermutet werden kann, welche Gattungen untereinander näher als mit den übrigen verwandt sind, ein schlüssiger Beweis ist nicht zu erbringen; denn es entzieht sich der Beurteilung, ob die Ähnlichkeiten wirklich auf naher Verwandtschaft und nicht etwa auf konvergenter Entwicklung beruhen.

In diesem Zusammenhange möge auch noch das Verhältnis des Gesamtverbandes der germanischen Ceratiten zu anderen großen Verbänden der Ammonoidea berührt werden. Und da darf ich wohl sagen: Leopold von Buch (1849) setzte zwar den systematischen Begriff zu niedrig an, als er unsere Ceratiten zu einer den Goniatiten und Ammoniten an die Seite zu stellenden Gattung vereinigte, traf aber in der Beurteilung der germanischen Ceratiten als eines besonderen und in sich abgeschlossenen Verbandes das Richtige. Bei einer Neuordnung des Systems der Ammonoidea müßte das besser als bisher berücksichtigt werden. Ich beschränke mich darauf, die Ceratiten des Oberen deutschen Muschelkalks dem „Verbande der germanischen Ceratiten" zu unterstellen.

Kurze Zusammenfassung des Systematischen

1. Der Ausbau einer natürlichen Systematik der Ceratiten, insbesondere die Bildung der Arten und Gattungen, darf nicht dem „persönlichen Empfinden" (Philippi) überlassen bleiben, sondern muß objektiv begründet sein.

2. Als zur gleichen Art (Stämmchen, Reihe) gehörig sind alle Ceratiten anzusehen, die (abgesehen von geringfügigen Schwankungen des einen oder anderen Gehäusecharakters) in der durchschnittlichen Gehäusegröße, in der Röhrendicke und Röhrenhöhe, der Art der Spirale, der Einrollung, Nabelung, Suturlinie, Höhenzunahme der Röhre, Mündungshöhe, im Reliefytypus und in den Suturlinien übereinstimmen.

3. Als zur gleichen Gattung gehörig sind alle Ceratitenarten anzusehen, die zwar in der Dicke oder Dickenzunahme der Röhre, in der Reliefstärke (nicht etwa auch im Typus des Reliefs) sowie in den Suturlinien (dies nicht immer und auch nur wenig) divergieren, doch in der durchschnittlichen Gehäusegröße, in der Art der Spirale, der Einrollung, Nabelung, Höhenzunahme und Mündungshöhe übereinstimmen.

4. Eine Zusammenfassung der Gattungen in systematischen Kategorien höheren Grades ist untunlich, weil bei Organismen, deren in den Erdschichten erhalten gebliebene Überreste allein in Steinkernen der Gehäuse bestehen, die objektiven Voraussetzungen nicht gegeben sein können.

Nachtrag

Nachdem die vorliegende Arbeit zum Drucke eingereicht war, ermöglichte es mir eine dankbar entgegengenommene Zuwendung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, auch die wichtigsten Örtlichkeiten Süddeutschlands zu besuchen und Einblick in die bedeutendsten süddeutschen Ceratitensammlungen zu nehmen. Zu erforschen war namentlich noch, ob Ceratiten auch in Süddeutschland so brauchbare Leitfossilien seien wie in Nord- und Mitteldeutschland, und ob, wenn schon morphologische Abänderungen in der Vertikale, also in der zwischen dem Erscheinen und Verschwinden der Stämmchen liegenden Zeit, auch in Süddeutschland nicht eingetreten sein können, so doch derartige Abänderungen in der Horizontale, also während der Ausbreitung im Raum vorgekommen seien; zu erforschen war ferner, ob der Artenreichtum auch in Süddeutschland so gewaltig wie in Norddeutschland über das bisher Bekannte und Beschriebene hinausgehe; schließlich, wo noch Lücken bestehen, die durch Vervollständigung des Tatsachenmaterials zu schließen sind.

Diese Ziele sind in jeder Hinsicht erreicht worden. Ebenso wie in Nord- und Mitteldeutschland ist es in Süddeutschland unschwer und mit großer Sicherheit möglich, allein nach Ceratiten eine untere, mittlere und obere Abteilung innerhalb der Tonplattenfazies des Oberen Muschelkalks zu unterscheiden. Auch macht es keine besonderen Schwierigkeiten, im Süden unseres Vaterlandes die für Nord- und Mitteldeutschland geltenden Zonen zu erkennen und mit den unsrigen zu parallelisieren, denn sie sind durch eben dieselben Ceratitenfaunen und -arten charakterisiert, die bei uns leitend sind. Mithin beansprucht die Gliederung, die ich im zweiten Abschnitt dieser Schrift gab, allgemeine Geltung für das ganze Gebiet des Deutschen Oberen Muschelkalks.

Was die Veränderlichkeit der Stämmchen bzw. Arten während ihrer Ausbreitung im Raum anbelangt, so war es, wenn auch der Lebensraum der germanischen Ceratiten eine verhältnismäßig geringe Ausdehnung hatte, immerhin denkbar, daß zwischen den im Norden und im Süden zur Entwicklung gelangten Artgenossen durch Variieren bedingte Verschiedenheiten aufgetreten seien. Die Untersuchung erwies das Gegenteil.

Der Reichtum an Arten ist in Süddeutschland ebenso groß wie in Nord- und Mitteldeutschland, mithin sehr viel größer, als die Literatur vermuten läßt. Eine Ausnahme, wenn auch nur eine scheinbare, machen die Unteren Ceratitenschichten dort, wo sie als Trochitenkalk ausgebildet sind. Selbstverständlich enthält der Trochitenkalk dieselben Arten, die in den gleichaltrigen Tonplatten vorkommen. Daß sie so selten gefunden werden, kann nur an den überaus ungünstigen Bedingungen liegen, denen im Trochitenkalk die Erhaltung der Ceratiten begegnete.

Die Faunen der Mittleren Ceratitenschichten und des oberen Teils der Oberen dürften fast lückenlos in den süddeutschen Sammlungen, teils in dieser, teils in jener vertreten sein; der untere Teil der Oberen, und wo es die Fazies zuläßt und der Mühe wert macht, auch der Unteren Ceratitenschichten, bedürfen jedoch einer noch gründlicheren Durchsuchung.

Die gewonnenen Erkenntnisse konnten hier nur skizziert werden; ihre volle Auswertung soll in der Monographie erfolgen.

Ohne das freundliche Entgegenkommen, das ich bei Herrn Hauptkonservator Dr. BERCKHEMER in Stuttgart sowie bei drei so guten Kennern der süddeutschen Ceratitenschichten, wie Herr Oberlehrer STETTNER in Heilbronn, Herr SCHOLL in Neckarsulm und Herr Oberlehrer BURKHARDT in Obereßlingen fand, hätten meine Untersuchungen ihren Zweck wohl kaum so zufriedenstellend erfüllt. Ich folge darum nur einer angenehmen Pflicht, wenn ich auch an dieser Stelle meiner Dankesschuld nochmals Ausdruck gebe.

Angeführte Schriften

(Ausführliche Schriftenverzeichnisse geben E. PHILIPPI [1901] und A. RIEDEL [1916].)

BENECKE, E. W.: Über das Auftreten der Ceratiten in dem elsaß-lothringischen Oberen Muschelkalk. — Cbl. Min. usw., **12**, 1911.

—: Über die „Dolomitische Region" in Elsaß-Lothringen und die Grenze von Muschelkalk und Lettenkohle. — Mitt. geol. L.-A. Elsaß-Lothringen, **9**, H. 1, 1914.

VON BUCH, L.: Über Ceratiten. Berlin, 1849.

GRUPE, O.: Zur Stratigraphie der Trias im Gebiet des oberen Wesertals. — 4. Jber. nieders. geol. Ver. Hannover, 1911.

—: Zur Gliederung der Ceratitenschichten im Wesergebiet. — Dies. Jb. f. 1920, **41**, I, Berlin 1921.

PHILIPPI, E.: Die Ceratiten des Oberen deutschen Muschelkalkes. — Geol. u. paläont. Abh., N. F., **4**, H. 4 Jena 1901.

POMPECKY, J. F.: Die Bedeutung des schwäbischen Jura für die Erdgeschichte, S. 62, Stuttgart 1914.

RIEDEL, A.: Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks. — Dies. Jb., **37**, I, Berlin 1916.

SCHRAMMEN, A.: Die Lösung des Ceratitenproblems. — Z. deutsch. geol. Ges. **80**, S. 26—42, Berlin 1928.

—: Die gesetzmäßigen Ursachen der Umbildung und des Verganges der Tierwelt und des Menschen. Hildesheim-Leipzig, 80 Taf., 1930.

STOLLEY, E.: Über einige Ceratiten des deutschen Muschelkalks. — Dies. Jb., **37**, I, Berlin 1916.

WAGNER, G.: Beiträge zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte des Oberen Hauptmuschelkalks und der Unteren Lettenkohle in Franken. Geolog. und paläontol. — Abh., N. F., **12**, H. 3, S. 282 ff., 448, 1913.

Druckfertig eingereicht am 29. April 1933.

„Imprimatur" erteilt am 10. August 1933.

Tafel 26

Arten der Gattung *Balioceratites* n. g.

Fig. 1 a, b. *Balioceratites obsoletus* n. sp. Mittlere Ceratiten-Schichten von Erfurt.
Fig. 2 a, b. *Balioceratites vastus* n. sp. Mittlere Ceratiten-Schichten von Erfurt.

Die Ceratiten sind in natürlicher Größe abgebildet; die Originale befinden sich im Landesmuseum.

1a

1b

2a

2b

320/33 armatus poseckari

Tafel 27

Arten der Gattung *Balioceratites* n. g. und *Archicoceratitus* n. g.

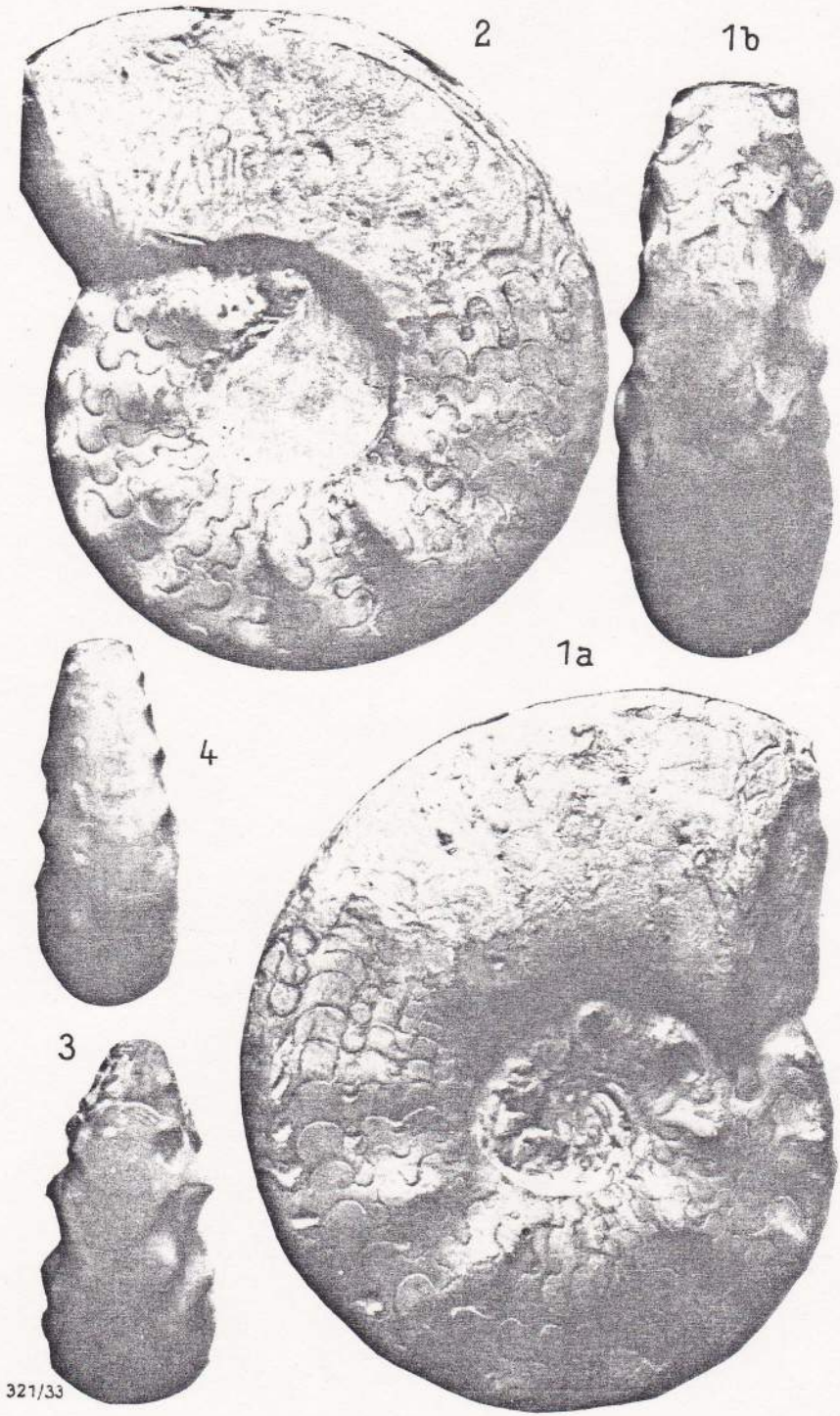
Fig. 1 a, b. *Balioceratites robustiformis* n. sp. Mittlere Ceratiten-Schichten von Erfurt.

Fig. 2. *Balioceratites robustiformis* n. sp., var. *procera* n. var. Mittlere Ceratiten-Schichten von Erfurt.

Fig. 3. *Archicoceratites pseudo-münsteri* n. sp. Untere Ceratiten-Schichten von Diemarden.

Fig. 4. *Archicoceratites primitivus* RIED. sp. Untere Ceratiten-Schichten von Diemarden.

Die Ceratiten sind in natürlicher Größe abgebildet; die Originale befinden sich im Landesmuseum.


2
1b
1a
4
3
321/33

Tafel 28

2 Arten der Gattung *Pachyceratites* n. g.

Fig. 1 a, b. *Pachyceratites propinqus* n. sp. Untere Ceratiten-Schichten von Diemarden.

Fig. 2, 2 a. *Pachyceratites robustus* RIED. sp. Untere Ceratiten-Schichten von Derneburg.

Die Ceratiten sind in natürlicher Größe abgebildet; die Originale befinden sich im Landesmuseum.

322/33