aspiden dagegen muß sie wohl von dem Kopfdach ausgegangen sein, das bei diesen Formen über die Hintergrenze des Metacraniums hinaus wuchs. Diese Umbildung mag mit dem Übergang zum Wasserleben in Zusammenhang stehen, die ähnlich wie bei den Anurenlarven ein Kaulquappenstadium veranlaßte, bei dem der ganze vordere Rumpf mit den vorderen Gliedmaßen umhüllt wurde.

Über die Triasfische

Von W. DEECKE

Nachdem das von mir übernommene Heft des "Fossilium Catalogus" über die mesozoischen Trigonien abgeschlossen war, habe ich ein weiteres Heft über die Fische der Triasformation, ein Gebiet, in dem ich vor Jahrzehnten paläontologisch gearbeitet hatte, vorgenommen und fertiggestellt. Es mag daher auch über diese Gruppe, wie über die Trigonien, zusammenfassend berichtet werden. Doch muß ich gleich im voraus bemerken, daß sich keineswegs gleich mannigfaltige und interessante Resultate ergeben haben, außerdem wurde ein Teil der einschlägigen Fragen neuerdings mehrfach behandelt, z. B. von Schlosser (Zur Namens- und Entwicklungsgeschichte der Fische), von Hennig (Über neuere Funde fossiler Fische aus Äquatorial- und Südafrika und ihre paläontologische Bedeutung. Sitz.-Ber. naturforsch. Freunde Berlin 1913, Nr. 71) und Stromer (Der Rückgang der Ganoidfische von der Kreidezeit an, Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Gesellsch., Bd. 77, 1925, p. 348—371).

Überblicken wir die bisher gefundenen Formen nach ihrer zoologischen Stellung, so überwiegt an Zahl die Gruppe der Haifische im weitesten Sinne, also Hybodus, Aerodus durch ihre vielen und je nach der Stellung im Gebiß wechselnden Zähne, durch die verschieden gestalteten Kopfund Flossenstacheln. Die Natur dieser Überbleibsel bringt es mit sich, daß über die Zusammengehörigkeit mancher, auch zusammen vorkommender Knochen zu einer einzigen Art trotz mehrerer Versuche, die Dinge zu ordnen, keineswegs Klarheit und Übereinstimmung herrscht. Es fehlen uns in der Trias bisher gute Stücke, wie sie die Juraformation mehrfach lieferte, z. B. vollständige Gebisse von Cestracionten, die gestatten, die vielen als besondere Spezies beschriebenen und benannten Zähne als wirklich zu einer Art gehörig zu erkennen. Es soll keineswegs geleugnet werden, daß JAEKEL sich große Mühe gab. die Haifischzähne zu ordnen und zusammenzufassen, und daß eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür besteht, daß er das Richtige traf; Gewißheit fehlt indessen

trotzdem noch, und infolgedessen muß in einem "Catalogus" die Masse der Namen aufgeführt werden. Aus der Literatur ergibt sich ferner, daß gewisse Flossenstacheln fast stets gemeinsam vorkommen z.B. Hybodonchus major und minor, weshalb die Vermutung nahe liegt, sie gehören einem Haifische an und sind Stützen der Rückenflosse (major) und der Brust- oder Bauchflossen (minor). Nun ähneln sich aber die Hybodonchus und Acrodonchus und, da mit beiden Typen auch Zähne von Acrodus vergesellschaftet sind, mag ebensogut die eine Stachelform zu Hybodus, die andere zu Acrodus gehören.

Nach den Elasmobranchiern kommen an Zahl der Arten die Ganoiden mit der Ordnung der Lepidotidae. Es sind die Gattungen Semionotus (Ischypterus), Lepidotus mit Anhängen wie Paralepidotus, Plesiolepidotus, Colobodus, ferner Pholidophorus mit seinen Verwandten, Heterolepidotus, Von diesen Tieren existieren zwar viele ganze Exemplare, aber die Formen wandern seit 30 Jahren von einem Genus in das andere. Bald erklärte der eine Autor den Fisch für Semionotus, der andere für Heterolepidotus; oder von Pholidophorus rückt bei der nächsten Bearbeitung das Stück zu Heterolepidotus oder von Lepidotus zu Colobodus oder zu wieder auflebenden, zeitweilig vergessenen Gattungen wie Tholodus. Mit Mühe hatten Bassani und Smith-Woodward die alpinen Lepidotiden und Colobodiden gesondert und geordnet, da erklärt Andersson nach Einsicht des Materials im Britischen Museum, daß viele dieser Formen gar nicht zu Colobodus zu stellen seien. Er mag recht haben; nur zeigt sich in dieser allerneuesten Verschiebung der Formen, daß die Systematik der Trias-Ganoiden noch nicht die wirklich richtigen Grenzen sowohl zwischen den Familien, als auch zwischen den Gattungen gezogen hat. Der Grund dafür wird einerseits sein, daß wir von manchen Arten nur wenige und dazu verdrückte und unvollkommene Exemplare haben, andererseits, daß man auf bestimmte Merkmale wie Griffel- und Kugelzähne zu viel Wert legte, indem man sie ausschließlich zur Einordnung benutzte. Was würde aus der Systematik der rezenten Fische werden, wenn man sie nur nach dem Gebiß klassifizierte? Ich bin der Ansicht, daß weitere Funde die Zahl der Genera in dieser Ordnung vermehren werden und Gruppen wie Semionotus, Lepidotus aufzuteilen sind. Man soll aber aufhören, einzelne Zähne zu benennen and za besprechen. Namen wie Pycnodus sp., Gyrodus sp., Charitodon. Hemilopas, Thelodus müssen in der geologischen und paläontologischen Literatur verschwinden. So ein Katalog, wie der von mir gefertigte. sollte darin einen endgültigen Abschluß bezeichnen. Mit ganzen Gebissen ist es vielleicht anders; die sind später sicher einmal auf bestimmte Arten zu beziehen. Einzelzähne aber sind heute paläontologisch absolut wertlos geworden.

Genau das gleiche gilt von isolierten Schuppen. Dafür ist ein treffliches Beispiel die Gattung Gyrolepis aus der Ordnung der Heterocerci. Seitenlang gehen im Katalog die Notizen über Auftreten von Gyr. albertii, maximus, tenuistriatus, bei denen es sich ausschließlich um zwar charakteristische, aber eigentlich unbestimmbare Schuppen handelt. Diese drei verschieden benannten Dinge, welche meist zusammen liegen, werden voraussichtlich einer langlebigen Art angehören und an verschiedenen Stellen des Körpers gesessen haben.

Ziehen wir solche zweifelhaften Reste ab, so spielen die Heterocerci in der Trias keine große Rolle mehr. Die ältere Literatur, die alle möglichen Typen (Semionotus, Pygopterus, Dictyopyge) noch als Palaeoniscus oder Amblypterus bezeichnete, gibt davon ein falsches Bild. Diese Heterocerken sind in der Trias im Aussterben und weniger zahlreich vertreten als die Ordnung der Chondrostei.

Seitdem die von O. Reis behauptete Übereinstimmung des weitverbreiteten Saurichthys mit Belonorhynchus durch Stensiö an den guten Exemplaren von Spitzbergen erneut bewiesen wurde, gehören diese in der Trias zu den allerhäufigsten Fischen. Allerdings greift JAEKEL diese Vereinigung der beiden Genera ganz neuerdings wieder an. Bei ihnen gilt aber auch in vollem Umfange, was oben von den Colobodiden-Zähnen gesagt war. Viele Arten der germanischen Trias werden eingezogen werden müssen, und Saurichthys-Zähne besagen überhaupt sehr wenig, wenn Stensiö einen solchen Typ wie S. mougeoti Ag. aus der Gattung herausnehmen und zu den Paläonisciden als Birgeria stellen konnte.

Mit den Stören wetteifert an Zahl die Ordnung der Dipnoër durch Ceratodus. Diese Tiere finden sich weit verbreitet in den triadischen Absätzen; freilich hat man fast immer nur isolierte Zähne, selten Köpfe oder Körperteile zur Verfügung. Man ist bei den Zähnen ebenfalls dazu gelangt, viele Arten für überflüssig zu halten: leider stimmen die Bearbeiter nicht darin überein, welche zu streichen sind. Auch können die Fische selbst bei einer großen Ähnlichkeit der Gebisse, welche ja ein Familien merkmal sind, recht verschieden gewesen sein.

Durch die ganze Trias erscheinen vom Paläozoikum her die Coelacanthinen verbreitet und gehen auch in die Juraformation über. Ohne gerade häutig zu sein, treten sie doch an den entferntesten Teilen der Erde auf und gehören zu den Charaktertieren der Fischgesellschaften. Erst in der oberen Trias stellen sich jene Ganoiden ein, die in der Jurazeit zur Blüte gelangen, nämlich die Amiaden mit Eugnathus und Caturus, die Pycnodonten mit Mesodon und die Teleostierfamilie der Leptolepiden, welch letzte sogar bis in den Muschelkalk hinabzureichen scheint.

Die triadische Fischfauna als Ganzes hat wenig Charakteristisches. sie erscheint uns heute einförmiger als die vorangehende permo-karbonische und als die ihr folgende jurassische. Trotzdem hat sie in allen Ordnungen mit Ausnahme der Haie und Dipnoer eine Reihe nur ihr eigener Gattungen, von denen Colobodus, Legnonotus, Myriolepis, Perleidus nebst den Flugfischen (Thoracopterus, Pterygopterus) als Beispiele genannt seien. Die Einförmigkeit prägt sich vor allem in der weltweiten Verbreitung der Haie, der Semionoten, der Ceratodonten, der Pholidophoriden und der Saurichthys-Formen aus, hat aber teilweise auch ihren Grund in den Sedimentationsverhältnissen, so daß wir zunächst zu diesen übergehen.

Von den Wechselbeziehungen zwischen der Gesteinsbeschaffenheit und den überlieferten Fischresten habe ich schon vor einem Jahrzehnt in dem 4. Aufsatze meiner Paläontologischen Betrachtungen gesprochen (Neues Jahrb. f. Min. usw., Nr. IV, 1913, II, S. 69-72), wovon Einiges Ganze Fischleichen können wir nur in einem hier wiederholt sei. ruhigen Wasser mit ungestörter Sedimentation erwarten und auch dort nur, wenn nicht zuviele andere Tiere vorhanden waren, welchen die Kadaver als Schmaus dienten. Deshalb sind die "Fischschiefer" d. h. bituminöse, faulschlammartige Sedimente stiller Lagunen oder Buchten, wo die Tiere in toto in der Modde begraben wurden, unsere besten Fundplätze (Perledokalke, Asphaltschiefer von Besano, Lumezzane, Giffoni, Seefeld, Adneth und die Aonschiefer von Raibl, die Kohleschiefer von New Jersev und Connecticut und die Fischhorizonte von Vereinzelt kam so etwas auch in dem germanischen Spitzbergen). Muschelkalkmeer vor, vor allem in dessen unteren Sedimenten. im Wellenkalk, gehört aber dort schon zu den Seltenheiten, weil die fast immer in den gleichen Lagen nachweisbaren Saurier sich von solchem Abfall nährten und die meisten Leichen in ihre Teile auflösten und Die von FRITSCH, MICHAEL, DAMES und STOLLEY beschriebenen ganzen oder nahezu ganzen Körper sind sehr gering an Zahl und übersteigen kaum die Zahl 20, obwohl doch in dem deutschen Muschelkalk zahllose Steinbrüche eröffnet sind und ausgebeutet werden.

Etwas anders steht es mit den Sandsteinen. Im germanischen Keuper haben wir in dem Semionoten-Horizont eine reichere Lagerstätte,

in fremden Ländern solche in den afrikanischen Stormberg Beds der oberen Karooformation und in den Hawkesbury Series von New South Es handelt sich dabei wohl um Ausfüllungen von Binnenbecken oder -Seen, in die entweder Fische eingeschwemmt und mit gleichzeitig zageführtem Material rasch sedimentiert wurden; oder in Menge eingewehter Sand und Staub füllte flache, belebte abgesperrte Wannen aus und begrub deren Fauna; oder die Tümpel vertrockneten langsam, wobei sich die Fische in den noch feuchten Schlamm eingruben und dort dann gemeinsam in großer Zahl der Individuen eingingen (Coburger Semionotus-Schicht. Platten mit Semionotus capensis). Die im oberen (marinen) Buntsandstein hin und wieder entdeckten Fische (Riehen bei Basel, Kraichgau, Sulzbad-Elsaß) fasse ich als angeschwemmte Kadaver auf, welche in die Rinnen zwischen den Sandschaaren der flachen Küste von den Wellen eingespült und dann von den nächsten heranrollenden Wellen mit dem Sand der Schaarenkämme überschüttet wurden. dies letzte nicht sofort erfolgte, bildeten sich dann die Schichten mit zerstreuten Schuppen, welche wir als dünne Bonebed-Lagen am Oberrhein in der Myophorien-Bank oder in anderen Teil des Röts beobachten.

Eine recht einheitliche Gruppe bilden die ostalpinen und italienischen triadischen Fischschiefer mit Laveno, Baveno, Perledo, Val Brembana, Val Imagna, Lumezzane, Raibl, Lunz, Adneth, Hallein, Spezia, Giffoni. Sie gehören keineswegs alle dem gleichen Alter an, reichen vielmehr mit Perledo und Besano vom oberen alpinen Muschelkalk bis zu dem Hauptdolomit, Die Belonorhynchen, Semionoten, Lepidoten und Pholidophoriden geben den Charakter der Fauna, in welcher überall ein Coelacanthier auftritt und spärliche Palaeonisciden. Auch bei diesen Formen herrscht vielfach die größte Unsicherheit in der Bestimmung und Vereinigung der verschiedenen Formen; die Auffassung von dem Alter der betreffenden Schiefer spielt dabei eine Rolle. Seit das Lager von Besano am Luganer See von AIRAGHI nach den Ammoniten als oberer Muschelkalk bestimmt wurde, werden auch die Fische als total verschieden angesehen von denen der Vorkommen von Raibl und Lunz, die einem höheren Niveau angehören. Ein großer Unterschied ist aber nicht vorhanden; von Lunz bis Giffoni bei Salerno in Unteritalien lebte vom Muschelkalk bis in Hauptdolomit hinein ein und dieselbe Fischgesellschaft, während die Ammoniten immer wechselten. Die Fischfauna setzt mit der Algenriffentwicklung ein und hört mit ihr auf.

In der freien offenen See haben wir auffällig wenig Fischreste in der Trias. Was ist denn aus der Tethys, abgesehen von den oben genannten Asphaltschiefern bekannt? Ein Dutzend isolierter Zähne von Acrodus,

Hybodus, Colobodus, Sargodon, und ein paar isolierte Ganoidenschuppen; sonst gar nichts. Die alpinen Dokumente sind eigentlich ganz frei von diesen Tieren; denn die Pycnodonten, welche im oberen Jura der Tethys mit ihren Zahnplatten bisweilen häufiger vorkommen, fehlen noch in der Trias oder beginnen erst mit wenigen Arten. Die westliche nordamerikanische marine Trias hat nur ganz vereinzelte Ichthyodoruliten und isolierte Haifischzähne geliefert; aus der des Himalaya und der asiatischen Trias überhaupt habe ich bisher nichts aufführen können. Sollte das an der Art des Sammelns liegen, oder ist die Ammonitenfazies der Fischfauna ungünstig gewesen?

In der germanischen Triassee waren anscheinend günstigere Verhältnisse. Da stoßen wir in allen Teilen des Muschelkalkes und in allen Gegenden wenigstens auf isolierte Zähne und Schuppen, Kieferreste und Opercula-Knochen. Sie fehlen sogar nicht der Anhydritgruppe, sobald es sich um Regionen handelt, in denen nicht völlige Versalzung eingetreten war, also um den Osten und Nordwesten von Deutschland (Rüdersdorf, Oberschlesien) oder um die höchsten Horizonte der Plattendolomite, welche das Eindringen des Trochitenkalk-Meeres einleiten (Württemberg, Tauberbischofsheim). Im ganzen deutschen Muschelkalk sind die der schlesischen Eingangspforte näheren Distrikte (Rüdersdorf, Thüringen) reicher als die entfernteren, bis sich im Hauptmuschelkalk mit dem offenen Charakter des Binnenmeeres im Westen und Südwesten (Bayreuth, Heidelberg, Württemberg) eine Art Gleichstellung erkennen läßt.

Etwas für die germanische Fazies Bezeichnendes sind die immer wiederkehrenden "Bonebeds". Oft nur aus dünnen mit Ganoidschuppen bestreuten Lagen, oft aus dickeren mit allerlei Knochen und Zähnen gespickten Bänken bestehend, gehen sie vom Wellenkalk bis in das Rhaet. Ich sehe in ihnen die Folge der Flachheit des Wassers, in dem die Wellenwirkung bis auf den Boden hinabreichte und die härteren, schwer verweslichen kleinen Körperteile flächenförmig ausbreitete. dadurch aber die Körper völlig vernichtete. Demgemäß steigert sich die Bonebedbildung zeitweise bei Verminderung der Wassermenge, so im Röt, dann in der Orbicularis-Region, in dem obersten Muschelkalk und Trigonodusdolomit, in dem Grenzdolomit des unteren Keupers. In diesem die marine Phase abschließenden Dolomit, sowie in den Orbicularisbänken wurden auch tote Muscheln zusammengefegt (Myoph. orbicularis, M. goldfussi, Gervillia costata, G. socialis) und zu kompakten Massen In der obersten Lettenkohle mag bei der Umwandlung in ein arides Gebiet außerdem ein Massensterben innerhalb des abgesperrten deutschen Triasmeeres eingetreten sein. Einzelne Formen haben sich

jedoch noch erhalten oder sind von den Rändern, wo einmündende Flüsse ein Weiterleben erlaubten, bei erneuter Füllung des Beckens wieder zugewandert, um bei wiederkehrender Verdampfung des Wassers auch abzusterben. So verstehe ich die Schuppenlagen im Gips- und Steinmergel-Keuper Badens und Württembergs.

Eine ganz andere Bedeutung hat jedoch nach meiner Ansicht das rhaetische Bonebed. Bei dem damals zweifellos bestehenden Übergreifen des Meeres über das ganze weite deutsche Triasgebiet kann von Wasserknappheit keine Rede mehr sein. Ich vergleiche daher dieses Bonebed mit den ähnlich entstandenen, gerade so massenhaft und flächenförmig auftretenden tertiären Lamna-Lagen. Im badischen Miozan und in anderen tertiären Schichten liegen bei Meerestransgressionen zahlreiche Haifischreste, Rochenzähne, Otolithen usw. an der Basis der übergreifenden Serie. Gerade so wie das Rhaet-Bonebed in Württemberg haben wir am Bodensee im untersten marinen Miozän eine handhohe Lage, die vollsteckt von solchen Knochen; an der Grenze von Kreide und Paleozän in Schonen, in Dänemark und als Geschiebe in Pommern, kommen Breccien vor, die von Haifischzähnen wimmeln; bei Ausbreitung des Gault und Cenoman in Nordostdeutschland tritt dasselbe ein. Um Auswaschungen älterer, schon sedimentierter Reste kann es sich in keinem dieser Fälle handeln. In dem flachen Wasser nahe der Küste muß eine reiche Fischfauna gelebt haben, deren Reste solche charakteristischen Ufersedimente erzeugte. Im Rhät werden dort auch die Krokodilier. Labvrinthodonten und Dinosaurier gehaust haben. deren Knochen sich ebenfalls im Bonebed finden; die kleinen Beutler mögen von angetriebenen Leichen gelebt haben. Dieser Auffassung gemäß müßte man das Rhaetbonebed eigentlich zum unteren Lias rechnen, was ja die Franzosen zeitweilig mit dem ganzen Rhaet als "Infralias" auch taten. Deshalb ist es sehr beachtenswert, daß Erni kürzlich das Fortleben von Ceratodus parvus, Sargodon tomicus, Acrodus minimus, d. h. von den typischen rhätischen Bonebedformen bis in die Angulatuszone des Lias beschrieb (Centralbl. N. Jahrb. 1926, No. 7, S. 241).

Bei der Abfassung des Catalogus-Heftes habe ich mich aber noch auf den bei uns üblichen Standpunkt gestellt und die rhätische Fischfauna mit aufgenommen. Es interessiert vielleicht, wo solches Bonebed nachgewiesen ist. Gehen wir von Württemberg Degerloch, Nellingen, Fridingen, Nürtingen, Tübingen) aus. so kommt erst eine von SCHALCH und Peyer betonte Lücke bis Hallau (Kanton Schaffhausen), dann eine zweite von dort bis zum Dinkelberg bei Basel. Darauf ist das Bonebed im Aargauer, Basler, Berner, Solothurner Jura nachgewiesen, weiter in den

Alpen Savoyens und der Maurienne; damit schließt man an die Franche Comté an. Isoliert ist das Vorkommen in Unterelsaß bei Niederbronn und im Kraichgau. In England nimmt es einen Streifen ein, der von der Severn-Mündung bei Bristol quer durch das Land nach Yorkshire zieht. Isoliert steht das Rhaet von Elgin (Linksfield) in Schottland. Bänke im Teutoburger Wald, bei Göttingen und Gotha in Thüringen geben einigermaßen die Verknüpfung der englischen Vorkommen mit den schwäbischen wieder. - Ein Teil der Lücken wird sicher dadurch bestimmt, daß die verbindenden Schichten verdeckt sind (Nordfrankreich, Norddeutschland, südlicher Schweizer Jura), ein anderer geht ebenso auf ein Fehlen von Anfang an zurück, z. B. zwischen Tübingen und Hallau, zwischen Hallau und Dinkelberg und zwischen Dinkelberg und Niederbronn. Dort haben wir die alte, erst später im Lias untergetauchte Schwarzwald-Schwelle. Das mag ebenso für die Strecke Autun-Niederbronn gelten. da die Vogesen sich ähnlich verhielten. Aber möglicherweise ist die Lücke Degerloch-Kraichgau erst durch Abtragung der obersten Trias im Neckarbecken von Heilbronn geschaffen.

Also um das Oberrheinische Massiv herum, um das Plateau central im Osten, um den älteren Rumpf von Wales im Süden und Osten ziehen sich diese Ablagerungen des Rhät-Bonebeds. Man könnte sie bei Gotha und Göttingen als zum Rande des Thüringer Waldes und Harzes gehörig ansehen, aber sie fehlen ganz an der Böhmer Masse. Diese ist in Franken erst viel später vom Liasmeere erreicht worden, in dem sudetischen Anteil überhaupt nicht.

Die Hauptmasse dieses Bonebed ist somit an den Pforten des eindringenden Liasmeeres abgelagert. Das Gestein muß petrographisch als eine Breccie bezeichnet werden und geht im südwestlichen England sogar in ein Konglomerat mit gerollten Komponenten über. Dort enthält sie auch, wie die vorher genannten Kreideschichten, in Menge die für flache küstennahe Sedimente leitenden Phosphorite.

Ungemein einheitlich ist die Fauna des Bonebeds; überall haben wir Sargodon tomicus, Aerodus minimus, Hybodus plicatilis, Hybodus cloacinus, Ceratodus parvus, Gyrolepis-Schuppen. Diese Gleichförmigkeit spricht nach meiner Ansicht gegen Aufarbeitung vorhandener Keupersedimente.

Schon früher habe ich auf den Unterschied zwischen der triadischen Fischfauna der Alpen und Deutschlands aufmerksam gemacht. STOLLEY erklärte, dies müsse wesentlich schärfer herausgearbeitet werden, und hat es getan. Seitdem wurde die Zugehörigkeit von Belonorhynchus zu Saurichthys nachgewiesen, Ceratodus tritt in den Alpen auf, Semionotus,

Lepidotus sind gemeinsam. Also so furchtbar verschieden sind die Tiergesellschaften nicht. Dadurch, daß eine Reihe von Colobodus-Spezies abgetrennt und Paralepidotus genannt werden, ist der Charakter der Gesamtfauna nicht geändert. Die Arten werden in der germanischen Triassee gewiß andere gewesen sein als in der Tethys, und a priori war zu erwarten, daß in der letzten größere Mannigfaltigkeit, in der ersten größere Individuenzahl vorkommen würden, was ja aus den zahllosen Bonebed-Schuppen in den Sedimenten zwischen Oberschlesien und dem Plateau central, zwischen Alpenrand und Schottland sich ergibt. Es sei hier nochmals auf die Spärlichkeit der Haifischreste in der alpinen Serie gegenüber dem massenhaften Vorkommen in dem germanischen Gebiet hingewiesen.

Wir wenden uns nun einem dritten, viel schwierigeren Abschnitte zu, der Frage, welche Fische der Trias als Süßwasserbewohner zu betrachten sind. Daß die in der Tethys vorhandenen Formen alle Meeresbewohner waren, ist zweifellos, selbst wenn sie wie bei Raibl, Lunz und Giffoni mit typischen Landpflanzen zusammenliegen. Hatten wir in diesen Gegenden Atolls mit einem an die heutige Vegetation der Riffe erinnernden Bewuchs durch Cycadeen und Baumfarne, so gelangten deren Trümmer leicht in die Lagunen. Die Fische der deutschen Trias vom oberen Buntsandstein bis zum Grenzdolomit waren gleichfalls an Salzwasser gebunden. Aber mit denen des tieferen Buntsandsteins und des Keupers gelangt man schon in Ungewißheit.

Vor allem möchte ich den Ceratodus gleich vorweg behandeln. Dieser gilt allgemein nach Art des heute lebenden Neoceratodus forsteri für einen echten Dipnoer, der in Binnenseen eines ariden Klimas lehte. Das läßt sich für die Mehrzahl der triadischen Arten kanm anfrecht erhalten. Die im oberen Muschelkalk, im Grenzdolomit und im Rhaet, in der alpinen Trias nachgewiesenen Spezies waren Meeresbewohner; denn zur Zeit des oberen Muschelkalks und der Lettenkohle hatte der deutsche Triassee sowohl noch erheblichen Umfang, als auch rein marinen Charakter und reichlich Wassermassen. Auch in den englischen Stonesfield Slates mit Echiniden und Trigonien und im Aargauer Unterlias tritt Ceratodus als marin auf. Als Kronzeugen für Wüstenbildung im mittleren Buntsandstein und im Keuper möchte ich ihn ablehnen. Er war ein Fisch des ruhigeren, schlammig-sandigen Users und lebte wahrscheinlich in geringer Tiefe. Später in der Kreide, vielleicht schon von der Jurazeit an, mag er Flußmündungen bevorzugt haben, aber ohne, wie auch seine palaeozoischen Vorfahren, zum ausschließlichen Süßwasserbewohner und zum Lungenfisch geworden zu

sein. Wenn wir ihn im mittleren Keuper antreffen, so besagt das recht wenig, sobald man daran denkt, daß diesem Komplex auch Bänke mit Myophoria raibliana, M. whatleyae und anderen typisch marinen Muscheln eingeschaltet sind. Bei Überflutungen niederer Barren, denen wir die sporadische Einwanderung solcher Arten zuzuschreiben haben, kann auch der am Ufer hausende Fisch mitgegangen sein und sich eine Zeitlang gehalten haben. Hinzuweisen ist darauf, daß im Keuper der Würzburger Gegend sich beide Formen, Ceratodus und Myophoria raibliana, vorfinden. Es mag gar nicht ausgeschlossen sein, daß gerade in der oberen Trias Ceratodus den Übergang aus dem Meere in die Gewässer des Landes vollzog. — Der Keuper Englands, welcher innerhalb der germanischen Facies am wenigsten nahe dem Meere entstand, ist arm an diesem Tier, das in Menge dort erst im Rhät erscheint.

Als Süßwasserabsätze werden betrachtet 1. die Oberkeuperbildungen Schonens in Schweden. 2. die kohleführenden Sandsteine und Schiefer des Newark-System in New Jersey. Connecticut und Massachusets im nordöstlichen Teil der Vereinigten Staaten Nordamerikas, 3. die Karoo-Formation mit den Beaufort- und Stormberg-Beds. 4. die Hawkesbury-Series in New South Wales, Australien. In allen vier Gebieten und in diesen Schichtkomplexen fehlt jeglicher marine Einschlag, vor In Schonen zeigen sich zwar viele an Anoplophora allem Haie. erinnernde Muscheln, aber typische Gervillien, Myophorien und andere Salzwasser beweisende Reste fehlen. In allen vier Gegenden sind die in einzelnen Bänken häufigen Fische und Landpflanzen triadischen Charakters mit Sumpfkohlen verknüpft, so daß man mit einem gewissen Recht an Absätze von Landseen denken darf. Daß diese Becken vom Meere abgeschnitten waren, ist unwahrscheinlich, da Gips- und Salzausscheidungen fehlen. Kohlen sollen ja gerade auf Senken mit Flußverbindungen hindeuten.

Überblicken wir nun, was für Genera von Fischen darin nachgewiesen sind, so sehen wir, daß viele der aus marinen Komplexen bekannten darunter vertreten sind. In Schonen Pholidophorus, in New Jersey und angrenzenden Gebieten Semionotus, Dictyopyge, Ptycholepis, in Australien wieder Semionotus, Ceratodus und in New South Wales Semionotus, Saurichthys, Dapedius, Dictyopyge, Lepidotus, Pholidophorus.

Diese Gattungen hätten demnach in beiden Arten von Wasser leben können, am besten anscheinend Semionotus, der ja in drei ganz verschiedenen Gebieten als häufiger Typus vorkommt. Die nordamerikanischen Semionoten wurden früher freilich als besondere Gattung

Ischypterus abgetrennt, werden aber, seit sie 1895 SMITH-WOODWARD zum europäischen Genus Semionotus stellte, allgemein auch in Amerika von HAY, EATON und EASTMAN so bezeichnet. Dictyopyge ist eine Form des deutschen Buntsandsteins, des englischen Keupers und mag darin als Brackwasserfisch gelten, kommt aber auch im Newarksystem als Süßwasserform vor. Durch Pholidophorus, Saurichthys, Dapedius, Lepidotus haben die australischen Hawkesbury Series die meiste Verknüpfung mit der marinen Fischfauna. Aus Schonen kennen wir zu wenig Reste, um sicher zu urteilen.

Dagegen besitzen die drei Hauptgebiete besondere, ihnen eigene Typen: New Jersey-Connecticut, abgesehen von den sog. Ischypteriden, unter den Coelacanthinen das Genus Diplurus, unter den Catopteriden die von HAY deshalb als Redfieldius selbständig gemachte Gruppe. In New South Wales entspricht dem unter den Coelacanthinen Gosfordia, unter den Paläonisciden Myriolepis und Apateolepis, unter den Semionotiden In Südafrika kehren Muriolepis und Cleithrolepis wieder. Cleithrolepis. dazu gesellen sich Atherstonia und Hydropessum. Alle diese Spezialgattungen müßte man als Süßwasserfische betrachten, wenn die Auffassung der Sedimente richtig ist, und es würde sich daraus ergeben, daß Coelacanthinen. Catopteriden und Paläonisciden während der Trias im Süßwasser leben konnten und selbständige Formen darin entwickelten. Das würde den rezenten Perca, Esox, Salmo und der Amia entsprechen, welche letzte marine jurassische Vorläufer hat und jetzt in den nordamerikanischen Flüssen gedeiht. Ihr würde sich paläobiologisch am besten auch Ceratodus anschließen, der in Südafrika mit einer Art (C. kannemeyeri) in der Karooformation beobachtet wurde und in der jurassischen Binnenseebildung der Kota-Maleri Group Vorderindiens zahlreicher vertreten ist. Ähnlich hat sich Stromer kürzlich (Zeitschr. d. D. geol. Ges. Vol. 77, S. 353-360) geäußert.

In der triadischen Gesamtfauna fällt die Seltenheit der Rochen auf, von denen sich nur ganz wenige und dazu noch anzuzweifelnde Reste fanden. Die ganze große Familie der Lamniden ist auch noch nicht vertreten, sie erscheint erst von der mittleren Juraformation etwas reichlicher, nachdem sie mit Einzelzähnen (Sphenodus) im mittleren Lias schwach beginnt. Was aus dem Rhät oder anderen triadischen Bonebeds mit diesem Namen bezeichnet wurde, ist ausnahmslos unsicher, wahrscheinlich falsch bestimmt. Bemerkenswert ist die reiche Entwicklung, welche nach den Beschreibungen von Stensiö die Coelacanthinen in Spitzbergen mit Axelia, Sassenia, Wimania, Mylacanthus, Scleracanthus und zwar mit ausnahmsweise großen Tieren gewinnen.

Von den Triasfischen hat Abel Thoracopterus, Megalopterus, Gigantopterus, Dollopterus paläobiologisch eingehend behandelt und sie wegen ihrer ungewöhnlich großen und breiten Brustflossen für Flugfische erklärt. Ich will dieser Meinung nicht direkt widerstreiten, möchte jedoch auf einige Punkte aufmerksam machen, welche damit nicht so ganz stimmen. Bei Dollopterus paßt der ganz plumpe, mit dicken schweren Schuppen bedeckte Körper zu solcher Bewegungsart ganz und gar nicht. Bei den anderen ist ihr alleiniges Vorkommen in den doch kleinen Lagunen mit Faulschlamm zwischen den Riffen alpiner Algenkalke schwer zu erklären. Flugfische müssen unbedingt freie offene See haben und verlangen bei der kräftigen Bewegung ganz frisches Wasser. Daß sehr lange und große Flossen nicht immer auf Fliegen hinweisen, lehren die chinesischen Zierfische aus der Gruppe der Cypriniden.

Zweitens ist festzustellen, daß fast alle Triasfische von mittleren Dimensionen sind, daß wirklich große Arten bis auf wenige Stücke fehlen. Die allermeisten sind von Karpfen- oder Weißfisch-Größe und viele sind sogar klein zu nennen, so daß Speziesnamen wie modestus, pusillus, parrus wiederholt gebraucht wurden. Die Saurichthys-Belonorhynchiden sahen wie Muränen aus und hatten deren Länge. waren nur vielleicht die Coelacanthinen Spitzbergens. Sehr viele der triadischen Tiere scheinen mäßige Schwimmer gewesen zu sein, mehr Standfische mit geringem Aktionsradius. Ganz sicher ist dies von Saurichthys zu vermuten, der auf dem Grunde im Schlamme lag, so daß nur der kräftige Kopf heraussah und auf Beute lauerte, wie bei den Aalen. Wegen dieser Lebensweise finden wir ihn weit verbreitet und gut erhalten in bituminösen Schiefern und Kalken. Die Catopteriden mit ihren Griffelzähnen und Weißfischhabitus hausten wie diese gesellig, gründelten den Boden und die Steine ab und nährten sich wohl hauptsächlich von Pflanzen und von dem, was an Kleintierzeug auf den Algen lebte. Für die Kenper- und Buntsandsteinfische mag als Nahrung auch die Krebswelt der Seen und Tümpel, also Ostracoden und Estherien in Betracht gekommen sein, weil wir ja gerade diese Phyllopoden in zahllosen Individuen in den Mergelschiefern jener beiden Schichtgruppen Die Lepidoten und vor allem Colobodus dürften als Muschelknacker aufzufassen sein, haben nach ihren oft sehr kräftigen runden Mahlzähnen jedenfalls härtere Nahrung gesucht und ausgenutzt. Dabei ist auch an ein Abweiden von Crinoidenrasen zu denken, deren feine Arme von jenen Tieren sehr wohl zerbissen werden konnten. Bemerkenswert erscheint es wenigstens, daß Terebratelbänke und Trochitenkalke vor196 W. Deecke,

zugsweise runde Lepidotus-(Pycnodus) Zähne liefern. Auch an und in den alpinen Riffen war zweifellos ein reicher Tisch für diese Ernährungsart gedeckt. - Raubfische werden die Palaeonisciden gewesen sein, welche die schlankste Körperform durchweg besitzen, aber, da sie selber durchweg klein bleiben, nur Kleinzeug gefressen haben können. den sehr zahlreichen Haien wissen wir leider zu wenig. Sie müssen ungemein häufig gewesen sein, erreichten aber, nach Zähnen und Flossenstacheln zu urteilen, auch keine erhebliche Länge. Niemals erlangen die Zähne die Stärke und Größe der jurassischen oder gar der tertiären Haie, und die Stacheln sind selten über fingerlang. Das weist auf Tiere von 2¹/₂ höchstens 3 Fuß hin. Einige müssen sogar Zwergformen gewesen sein, z. B. der im Rhät-Bonebed so massenhaft vorhandene Acrodus minimus, welcher in unglaublich großen Scharen an den Pforten des vorgreifenden Liasmeeres sich aufgehalten hat. Die Haie mit den starken Zähnen (Carcharodon) entfalten sich im Meere überhaupt erst nach dem endgültigen Aussterben der Meeressaurier. - Einen schweren plumpen Eindruck machen die Coelacanthinen, welche mit ihren vielen weichen Flossen als Standfische gelten dürfen. Dies Flossengewimmel oder -gewedel ist gerade geeignet, ruhig den Platz zu bewahren, und die breite Schwanzflosse erlaubte plötzlichen raschen Ortswechsel, falls Gefahr drohte oder Nahrung in Sicht kam. Ähnliches mag von Ceratodus gelten. - Caturus, Eugnathus, Ophiopsis, Mesodon, Dapedius erscheinen erst in der oberen Trias und werden die Lebensweise ihrer jurassischen Nachkommen schon besessen haben, d. h. Caturus und Eugnathus waren Räuber, welche den kleinen Pholidophoriden, Leptolepiden, Halyciten zu Leibe gehen konnten und gerade mit diesen zusammen in den Schichten liegen.

Auf frisches bewegtes Wasser weisen am meisten die Haie hin, Semionoten eher auf ruhiges und vielleicht sogar auf modriges. Fische der Tiefsee fehlen bislang in der Trias, ja es fehlen alle Vertreter der freien offenen See, abgesehen von den sog. Flugfischen. Man könnte hauptsächlich an Haifische denken, welche ja seit alter Zeit im Meere hausten, selbst wenn man annimmt, was POMPECKJ gelegentlich vertrat, daß die Fische überhaupt im Süßwasser entstanden und erst später ins Meer einwanderten. Ihr Verhalten in der Trias würde zunächst dafür sprechen; denn die offene Triassee ist einsam; alle bekannten marinen Fischlager sind entweder innerhalb der damaligen Landmassen oder an deren Küsten gebildet. Höchstens macht Spitzbergen eine Ausnahme, was ich aber nicht glaube, weil die dortigen Mixosaurier ebenfalls noch keine Hochseetiere waren und Labyrinthodonten zugleich dort

vorkommen. Überlegt man sich aber, was wir aus den Hochseesedimenten von Jura und Kreide haben, so ist dies ebenfalls nicht sehr viel mehr, so daß dieser Mangel vorläufig noch, wenn man will, ebenso gut auf die ungünstigeren Erhaltungsbedingungen geschoben werden darf.

Über die Gesamtentwicklung der Triasfische sagt schon ZITTEL im Handbuch Bd. 3, p. 321 das Richtige. Obwohl einige Palaeonisciden, Coelacanthinen und Crossopterygier vom Palaeozoikum in die jüngere Formation hinaufsteigen, ist der Schnitt am Rande des Perm trotz mancher neuen Funde immer noch scharf genug, und im Muschelkalk als der ersten marinen Schichtgruppe treten mit den Hybodontiden (Hybodous, Acrodus), mit den Catopteriden. Lepidotiden lauter früher unbekannte Typen auf. Viele von diesen reichen durch das ganze Mesozoikum wie die genannten Haie, wie Heterolepidotus, Lepidotus, Pholidophorus, Leptolepis, gleich den Ichthvosauriern und Dinosauriern. Mit dem im Keuper vergreifenden Tethysmeere stellen sich andere in Jura und Kreide erst voll entwickelte Gattungen ein (Caturus, Eugnathus, Mesodon, Dapedius). Nach der Rhättransgression erhalten die Haie mit den Lamniden (Sphenodus) eine abermalige Bereicherung und gefährliche Konkurrenz, die schließlich die mesozoischen gleichartigen Gruppen vom beherrschenden Platze verdrängte.

Was aus dem Paläozikum übrig bleibt, sind spärliche Reste von Pleuracanthus, Platysomus, Palaeoniscus und eine Reihe von Palaeonisciden in neuen triadischen Gattungen. Die Hauptverbreitung der Relikten liegt in Südafrika, wo wir die Perm-Trias Grenze innerhalb der geschlossenen einheitlichen Gesteinsserie überhaupt nur schwierig zu ziehen in der Lage sind, und es ist wegen der Gleichartigkeit der Lebensbedingungen in derartigen Binnenbecken von vornherein wahrscheinlich. daß sich darin ältere Typen länger hielten, als in der offenen See. Bei den Pflanzen sehen wir das gleiche, weshalb so es schwer ist, nur nach solchen Fossilien bei gleichbleibender Facies Trias und Lias z. B. im nördlichen Franken oder in Schlesien, in Vorderindien und Neuseeland voneinander zu trennen. Die südafrikanischen Genera sind Atherstonia, Hydropessum, Helichthys, Caruichthys, Ecrinosomus nebst Palaeoniscus und Platysomus. In Australien haben wir dafür Coccolepis und Myriolepis and in Spitzbergen, um die Liste vollständig zu machen, Acrorhabdus Boreosomus, Glaucolepis. Diesen stehen in Europa nur Urolepis und Gyrolepis gegenüber, wobei das letzte Genus viel Unsicheres umfaßt und vielleicht ganz zu streichen ist. Einen eigenen Charakter erhält die triadisch-jurassische Fauna Australiens durch Archaeomene, Aphnelepis, Aetheolepis, Elpisopholis, welche bisher anderswo noch nicht nachgewiesen sind.

Vergleichen wir diesen Entwicklungsgang mit anderen marinen Tiergruppen, so brauche ich über die allgemeine Bedeutung der Perm-Triasgrenze kein Wort zu verlieren. Die Palaeonisciden haben ungefähr dasselbe Ausklingen wie die palaeozoischen Brachiopoden: sie sind beide in der Trias noch vorhanden, werden immer weniger und erlöschen etwa in der Mitte der Juraformation. Caturus, Eugnathus und die übrigen vorher mit diesen genannten Gattungen verhalten sich zunächst ähnlich wie Pharetronen, Hexacorallen, Seeigel, wie Trigonia, Austern, Pectiniden und Brachvuren: sie tauchen alle gleichzeitig im alpinen Keuper auf und entfalten sich erst im Jura. Hybodonten, Lepidotus und Konsorten gleichen Lima und Gervillia, welche auch das ganze Mesozoikum hindurch laufen, aber im Beginn der Trias unvermittelt auftauchen. Daß die Triasgenera der Fische alle mit der Kreide untergehen, liegt zweifellos an ihrer höheren Organisation, während Korallen, Cidariten und die genannten Zweischaler ja noch heute blühen. Nur Trigonia hat das Schicksal geteilt und die rezenten australischen Arten finden ihr Analogon in Neoceratodus.

Für die Fische stellt also die Trias-Juragrenze keinen absoluten Wendepunkt dar, vielmehr sehen wir eine fortlaufende Entwicklung ähnlich wie bei den anderen genannten Klassen und Ordnungen. Um so unverständlicher bleibt das Verhalten der triadischen Ammoniten, welche in denselben Regionen lebten und so momentan erlöschen.