

## Ueber die Ceratiten von Olesa bei Barcelona

von

Martin SCHMIDT in Quedlinburg

Im Jahre 1893 hat A. BOFILL Y POCH (1,2) vom Bahnhof von Olesa nördlich von Barcelona, aus einem kleinen Muschelkalkaufschluss links neben dem Eingange in den Eisenbahntunnel zunächst der genannten Station, das Vorkommen von *Ceratiten* bekannt gemacht. Sie fanden sich dort in einer gelblichgrau verwitternden, ziemlich dünn-schiefrigen Lage von meist nur geringer Härte, in Gemeinschaft mit anderen, kleinen Fossilien von benthonischem Charakter. Die Schichten stehen in dem Aufschluss sehr steil, fast senkrecht. Weder nach rechts noch nach links ist es möglich, an einen bekannten stratigraphischen Horizont, etwa die Untergrenze des Muschelkalkes, Anschluss zu gewinnen, da Verwerfungen den Zusammenhang stören.

In dem auf der Nordseite der Bahnlinie betriebenen ausgedehnten Steinbruche ist ganz östlich die Untergrenze des Muschelkalkes, mit Hinzuziehung eines kleinen Aufschlusses in gipsführenden Rötmergeln in unmittelbarer Nachbarschaft, gut zu sehen. Vor allem fallen dort dann auch, an einer übergeneigten, den Nachsturz drohenden Gesteinswand, ebenplattige Kalke auf, gegen 20 m über der Rötgrenze, soweit sich messen lässt. Neben, d. h. geologisch gesprochen über ihnen folgen flaserig-fukoidische (1) Kalke von meist blaugrauer Farbe, ein Gestein, das von den Arbeitern in der Gegend wohl mit dem Namen *Piedra blava* bezeichnet wird.

Weiter in den Steinbruch hinein und auf die Tunnelmündung zu wird die Lagerung durch die schon erwähnten Brüche und starke Faltung bald recht verworren, so dass es auch hier bisher nicht möglich war, die Schichten des *Ceratiten*-Aufschlusses zu der Untergrenze des Muschelkalkes in sichere Beziehungen zu setzen und damit das Alter der wichtigen Lage eindeutig zu bestimmen.

Wegen dieser unklaren Lagerungsverhältnisse hat bisher keiner der Beobachter, die über das auffallende, in Spanien bis auf einige ganz unsichere Angaben (nach O. und E. FRAAS (3) bei Málaga, nach CALDERÓN in der Provinz Sória, nach BLAYAC in der Sierra de Gádor, um von den ganz unsicheren, später auch anders gedeuteten *Ceratiten* des Anis von Menorca ganz zu schweigen) einzig dastehende Vorkommen von *Ceratiten* in triadischen Kalken geschrieben haben,—

(1) Ich wende die vielfach gebrauchte Bezeichnung an, trotzdem die gekrümmten Wülste von meist dunklerer Farbe, die das Gestein fast ganz erfüllen, mit tangartigen Pflanzen sicher nichts zu tun haben, vielmehr wohl nichts anderes sind, als die immer wieder zerstörten, darum nur bruchstückweis erhaltenen Röhren von im Schlamm grabenden, unbekanntem Kleinwesen.

zuletzt A. TORNUST 1916 in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie der Wissenschaften (13) — den Versuch einer exakten Bestimmung des geologischen Niveaus der Ceratiten durchführen können. Erst VILASECA hat 1920 in seiner Arbeit über die Trias der Provinz Tarragona (14) in der vergleichenden tabellarischen Uebersicht sie entschieden der anisischen Schichtengruppe zugewiesen, augenscheinlich mit Rücksicht darauf, dass *Mentzelia mentzeli*, das ausgezeichnete anisische Leitfossil, in der unmittelbaren Nachbarschaft gefunden ist.

UEBERSICHT EINER UNGEFÄHREN GLIEDERUNG  
DER MITTLEREN EUROPÄISCHEN KONTINENTALTRIAS

Südalpine Namen		Alpine Faunen und Formen	Kontinentale Fazies	
Jul			Spanien	Deutschland
Ladin	Ob. Cordevol	St. Cassian	<i>Placunopsis teruel.</i> (Nodosen)	Lettenkohle Nodosen
	Mittl. Langobardj	<i>Daonella lommeli</i>	<i>Placun. ter.</i> (Trochiten)	
	Unt. Fassan	Ob. <i>Protrachyceras curionii</i> Unt. <i>Protrach. reitzi</i>	<i>Daon. vilanovae</i>	Trochiten
Anis	Ob. Illyr	<i>Ceratites binodosus</i>	<i>franc. var.</i>	Mittl. Muschelk.
	Pelson		<i>Myoph. orbic.</i>	
	Unt. Hydasp	<i>Dadocrinus</i>	<i>Mentz. Cer. Olesa</i>	<i>Coenoth. vulg.</i> <i>Cerat. anteced.</i>
			<i>Mentz.</i>	<i>Dielasma ecki</i> <i>Hung. stromb.</i>
Scyth				Röt

Ob. Muschelk.

Unt. Muschelkalk

Die Kenntnis von dem Vorkommen der eben genannten wichtigen Brachiopode verdanken wir ebenfalls der Aufmerksamkeit BOFILL's. Der ausgezeichnete Kenner der Geologie Kataloniens, Kanonikus J. ALMERA, fasste wie BOFILL, die Lage mit der *Mentzelia*, mit Annahme einer gewissen Ueberkippung als das Hangende des Ceratitenhorizontes auf. Aus dem von BOFILL 1898 (2) gegebenen (wohl besser umzukehrenden) Profil geht das klar hervor, trotzdem Einzelheiten nicht dargestellt werden. Es sollte wohl nur eine allgemeine Uebersicht geben und trägt den erwähnten tektonischen Besonderheiten in keiner Weise Rechnung.

BOFILL hat die gefundenen Ceratiten damals dem ausgezeichneten Kenner triadischer Cephalopoden, E. v. MOJSISOVICS in Wien, zur Bestimmung vorgelegt und eine briefliche Notiz von ihm über das Material veröffentlicht (2). MOJSISOVICS glaubte in einer der ihm im übrigen neuen Formen Anklänge an den seltenen (und damals noch wenig genau bekannten) *Ceratites antecedens* BEYR. des germanischen Unteren Muschelkalkes zu erkennen.

Nach A. TORNQUIST handelt es sich aber nicht um Formen so tiefer Horizonte. Er setzt sie in Beziehung zu den Nodosuskalken des germanischen Oberen Muschelkalkes. Im speziellen unterscheidet er drei Arten, den *C. occidentalis*, den er als nächsten Verwandten von *C. münsteri* bezeichnet, *C. evoluto-spinosus*, den er mit *C. spinosus* und vor allem *evolutus* in der deutschen Trias vergleicht, und *C. flexuosiformis*, der *C. flexuosus* und *atavus* recht nahe stehe. TORNQUIST stellt dann fest, dass die spanischen Arten allerdings alle drei in einer ganz bestimmten Weise von den nahe verwandten deutschen Formen abweichen. Er führt diese Abweichungen aber auf die Einwirkung anderer Lebensverhältnisse, vor allem geringerer Salinität der spanischen Muschelkalkmeere zurück.

Man sollte dann freilich annehmen, dass die deutschen Formen, die mit den spanischen verwandt sein sollen, ebenfalls ungefähr einem und demselben Horizont angehören müssten. Um dies zu entscheiden konnte sich TORNQUIST allerdings nur auf die sehr verdienstvolle, aber doch noch wenig vollständige und auch in der Kritik und vor allem der Horizontierung mancher Arten noch recht unsichere Monographie von E. PHILIPPI (5) stützen. Die erschöpfende und überaus erfolgreiche Bearbeitung der sehr viel reicheren Formenwelt der deutschen Ceratiten durch RIEDEL und STOLLEY (6, 12) lag ihm noch nicht vor. In ihr hat, abweichend von jener ersten bahnbrechenden Bearbeitung des schwierigen Gebietes, die vergleichsweise alte Art *C. münsteri* überhaupt erst ihre zweckmässige Abgrenzung erfahren. Und, was die Verteilung der Ceratiten in den Schichten betrifft, so weiss man jetzt genau, dass die vier anderen angeführten Formen, *C. spinosus*, *evolutus*, *flexuosus* und *atavus*, mindestens drei, zum Teil durch wesentliche Lücken getrennten verschiedenen Lagern und Zeitabschnitten der Entwicklung des Ceratitenstammes angehören. Es muss also jetzt doch etwas bedenklich erscheinen, dass sie ganz nahe Verwandte und

Zeitgenossen (13, S. 19) in einer und derselben, nur wenige Zentimeter mächtigen Lage der spanischen Trias haben sollen.

TORNQUIST sah jedenfalls nach den Vergleichen mit Formen der *Nodosus*-Gruppe in dem Lager der Ceratiten von Olesa Untere *Nodosus*-Schichten des Oberen Muschelkalkes. Er wurde in dieser Annahme dadurch bestärkt, dass das Ceratitenlager, wie er meinte, einige Meter höher lag, als die Schichten mit *Mentzelia mentzeli*, deren anisisches Lager er durchaus anerkannte. Wir werden gleich nachweisen können, dass auch diese Lagerungsverhältnisse anders zu beurteilen sind.

Es bestanden also über das Alter der Schicht von Olesa stark auseinandergehende Meinungen und es erschien nach alledem zweckmässig, nach den verschiedenen in betracht kommenden Gesichtspunkten die berühmten Ceratiten erneut zu untersuchen und den Versuch zu machen, ihre stratigraphische und paläontologische Stellung dem jetzigen Stande der Kenntnis anzupassen.

Es ist stets von den Beobachtern Klage geführt, dass es unmöglich war, dem zwischen Verwerfungen eingeklemmten und keinen charakteristischen Horizont des Triasprofils mit umfassenden schieferigen Kalkkomplex, der die Ceratiten enthält, ein genaues stratigraphisches Alter und Niveau zuzuweisen. Versuchen wir also zunächst, exakt festzustellen, welchem Horizont des bei Barcelona doch auch mindestens 100 m. mächtigen Muschelkalkprofils das Ceratitenlager angehört.

Wenn man von der Eisenbahnlinie zu der etwa 25 m tiefer am Talhange verlaufenden Strasse hinuntersteigt, findet man gerade unter dem klassischen Aufschlusse BOFILL's einen zweiten. Er zeigt dieselben Kalkschiefer und "fukoidische" *Piedra blava*, wie oben, aber fast genau saiger einfallend. Es gelang bei einem gemeinsamen Besuche des Aufschlusses, den ich mit Herrn Prof. BATALLER 1930 dort machte, diesem Gelehrten, auch dort ein Bruchstück eines Ceratiten im unverkennbaren Abfall der Ceratitenschiefer aufzufinden. Im letzten Jahre folgten ihm noch mehrere Funde (Dr. TEICHMUELLER). In diesem Aufschluss und seiner unmittelbaren Nachbarschaft lassen sich aber nach *rechts*, auf den Bahnhof zu, die Schichten ohne Störung bis zur zweifellosen Buntsandsteingrenze verfolgen und ungefähr messen, über Hangendes und Liegendes bleibt also kein Zweifel.

Als ich dann im letzten Jahre den Aufschluss auch mit Herrn Bergingenieur de LARRAGÁN vom Instituto Geológico zu Madrid besuchte, gelang es uns, *links* von der Schieferlage, also in ihrem Hangenden, in der *Piedra blava* mehrere Exemplare von *Mentzelia mentzeli* zu erbeuten. Dadurch ist, wie ich schon in meinem dritten Bericht an die Berliner Akademie hervorgehoben habe, völlig sichergestellt, dass die Ceratiten unter einer mittelanisischen Schicht mit *Mentzelia mentzeli* liegen, also selbst anisisch sein müssen. Die Ansicht von BOFILL und ALMERA hat sich im vollen Umfange bestätigt.

Steigt man noch tiefer hinab, zum Bachbett, so schwenkt das

Schichtfallen noch weiter um und man sieht, wenn auch ziemlich steil, so doch jetzt normal fallend über Buntsandstein und Rötmergeln einen gar nicht geringen Anteil des Muschelkalkes vor sich. Ziemlich tief unten in ihm sehen wir die schiefrigen Kalke—hier freilich schon ohne Ceratiten, darüber die *Pedra blava* mit auch hier von mir sicher nachgewiesenen Resten von *Mentzelia mentzeli*.

TORNQUIST hat nun im Hinblick auf seine früheren Studien in der Trias im Vicentin und auf Sardinien das Eindringen von Ammoniten in die spanische Trias aus dem unterladinischen Niveau der *Protrachyceras reitzi* und *curionii* mit dem "Nodosenniveau" des deutschen Muschelkalkes in Verbindung gebracht und ist ausserdem der Meinung, dass das Alter der Ceratiten von Olesa ungefähr dasselbe ist, wie das jener *Protrachyceras*—Faunen von Mora de Ebro—Camposines und Menorca. Diese letztere Meinung lässt sich aber angesichts des als mittelanisch erwiesenen Alters der Ceratiten von Olesa nicht mehr aufrechterhalten. Tatsächlich liegen jene Protrachyceraten, ganz wie sie VILASECA einrangiert, etwa zwischen 40 und 60 m über der Rötgrenze, also reichlich doppelt so hoch wie die Ceratiten. Leider ist noch kein Profil in Spanien bekannt, in dem auch die beiden Lager fossilführend übereinander zu beobachten sind. Petrographisch aber ist die Region der Ceratiten bei Olesa durch ihren ebenplattigen Charakter recht gut gekennzeichnet. Ein Schichtpaket von dieser in den Profilen der dickbankigen anisischen Kalke stets auffallenden Eigenschaft zeigt schon, wie wir oben sahen, der grosse Steinbruch von Olesa. Es ist, wenn auch nicht immer von genau derselben Mächtigkeit, in einer ganzen Reihe von Muschelkalkaufschlüssen an ganz verschiedenen Stellen Südspaniens zu beobachten, auch da, wo viel weiter oben, im Unteren Ladin, die *Protrachyceras* gefunden sind.

Es ist dann, um das Urteil über das Alter der Ceratiten von Olesa möglichst allseitig auf eine sichere Grundlage zu stellen, nicht zu umgehen, dass wir auch ihre *morphologischen* Eigentümlichkeiten, wenigstens die genereller Art, sowie die Beziehungen zu den deutschen Formen, mit denen sie TORNQUIST zusammenbringen will, in Kürze erörtern. Eine Revision sämtlicher bei Olesa vorkommenden Spezies, unter denen sich auch einige neue gefunden haben, ist von Herrn Prof. BATALER in Barcelona nach dem ausserordentlich reichen Material in seinen Händen in Bälde zu erwarten.

Es ging mir nun ähnlich wie MOJSISOVICS, ich konnte an den Ceratiten von Olesa nähere Formenbeziehungen eigentlich nur zu den ebenfalls im Unteren Muschelkalk, dem Aequivalent des Anis, vorkommenden, als *Ceratites antecedens* zusammengefassten Formen erblicken und muss auf diese Beziehungen zunächst etwas eingehen. Von der leider so seltenen Art des deutschen Anis habe ich nicht nur sämtliche Originale längere Zeit in Händen gehabt, sondern hatte auch das Glück, bei Gelegenheit der geologischen Aufnahmen im württembergischen Schwarzwalde eine Reihe neuer guter Stücke zu erbeuten, die mit den sonst in schwäbischen Sammlungen noch vorhande-

nen und später noch hinzugekommenen Exemplaren — im ganzen doch kaum über ein Dutzend guter Stücke — sicher das reichste Material aus diesem Kreise darstellen. Von einem Teil dieser Stücke habe ich schon vor längerer Zeit Abbildungen gegeben. (8). Die württembergischen Exemplare stammen vermutlich alle aus demselben Horizont, der zwischen zwei gut bekannten, in Schwaben sehr zuverlässigen Brachiopodenlagern, dem des *Dielasma ecki* und der *Coenothyris vulgaris*, etwa die Mitte hält. Dieses ziemlich reiche Material offenbart einen viel grösseren Formenreichtum, als man nach der ersten Beschreibung der Art zu vermuten berechtigt war. Eine Zerlegung in verschiedene Arten ist noch nicht vorgenommen und hat auch vielleicht keinen rechten Zweck, da es gar nicht ausgeschlossen ist, dass die vorkommenden Abweichungen von dem erstbeschriebenen Typus noch alle in dessen Variationsbreite einzubeziehen sind. Es ist recht interessant, dass die trefflichen Abbildungen der TORNQIST'schen Arbeit und mein eigenes Material von Olesa einen ganz ähnlichen Komplex von Varianten des dortigen Formtypus vorführen, noch mehr, wenn man das sonst noch von dem Fundorte vorhandene Material zu Hilfe nehmen kann. Die Formen weichen in der Grösse, in dem ziemlich stark wechselnden Wert der Nabelweite, in der Lage und Häufigkeit der Knoten und Rippen, die streng radial gerichtet oder nach vorn geneigt auftreten können, so wenig in der Flankenansicht von manchen der Schwarzwälder Exemplare ab, dass man MOJSISOVICS' Urteil über sie wohl versteht. (Nur hätte MOJSISOVICS, wenn ihm der ganze Formenreichtum der *antecedens* — Gruppe schon bekannt gewesen wäre, bei seiner Auffassung der Art aus ihr wohl mehrere Spezies kreierte, die er dann mit entsprechenden Arten aus dem spanischen Fundort zu vergleichen Gelegenheit gehabt hätte.) Dass auch erhebliche Unterschiede zwischen den beiden Gruppen vorhanden sind, werden wir später noch besonders hervorheben können. Vor allem hätte die eigenartige Form des *C. evoluto-spinosus* dabei im Formenkreise des *antecedens* ihr Analogon nicht gefunden. Von ihr ist später (S. 204-206) eingehend die Rede.

TORNQIST giebt also selber an, dass sich die spanischen Formen von den Typen PHILIPPI's, auf die er sie bezieht, stets deutlich unterscheiden, und zwar alle in derselben Richtung. Sie besitzen nach seinen Angaben "dichtere Berippung, grössere Involubilität und eine aus weniger Lobenelementen bestehende Suturlinie" als die Arten, deren nächste Verwandte sie darstellen sollen. Vor allem das letzte Kennzeichen spielt doch sonst bei Ammonoiden eine recht ausschlaggebende Rolle, so dass ein deutlicher Unterschied darin etwas bedenklich stimmen muss.

Ein Merkmal der spanischen Formen tritt bei TORNQIST's Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse sicher viel zu sehr in den Hintergrund, trotzdem er es in zweien seiner Artbeschreibungen erwähnt, das ziemlich steile und tiefe Abfallen der Nahtfläche, das dem Nabel eine tiefe, abgestufte Form verleiht. Es ist doch seit langem bekannt, dass diese Eigenschaften für die anisische Gruppe des

*C. antecedens* unbedingt charakteristisch sind, ebenso wie sie sich auch bei den alpinen Formen des *C. binodosus* und *trinodosus*, denen *C. antecedens* so nahe steht, ganz ähnlich ausgebildet finden. Alle drei besitzen am Uebergange der recht flachen Flanken in die steile Nahtfläche eine zwar gerundete, aber doch ganz deutliche Kante, die den Nabel sehr bezeichnend abstuft. Diese Eigenschaft kommt also ebenso ausgesprochen den spanischen Exemplaren zu. Sie besitzen auch, wie *C. trinodosus* und jüngere, noch nicht ganz erwachsene Stücke von *C. antecedens*, auf der Nabelkante knotenartige Vorsprünge der Rippenanfänge, die noch tief im Nabeltrichter auf den Windungen scharf vorspringen. Man braucht dazu nur TORNQVIST's Fig. 3 zu vergleichen. Bei allen flacheren Formen der eigentlichen Nodosen im Oberen Muschelkalk, vor allem bei den primitiven Formen, wie bei *C. atavus* und *flexuosus*, um nur uns hier interessierende Formen zu nennen, fällt die Nahtfläche ganz flach ab, erhebt sich dann auch bei den stärker evoluten Formen mit etwa quadratischem Röhrenquerschnitt nur zu mässiger Steilheit und besitzt nie eine Kante, in der Flanke und Nahtfläche gegeneinander absetzen.

Die Darstellung der *Loben* des *C. antecedens* ist PHILIPPI nach dem ihm vorliegenden, für deren Beobachtung wohl wenig geeigneten Material nicht besonders geglückt. Tatsächlich sind sie doch denen des *C. binodosus* in der Vertiefung des ersten Lateral und der schlanken Form aller Loben und Sättel gegenüber der breiteren, weniger tiefen Form bei den meisten Ceratiten der Nodususschichten noch recht ähnlich. Hilfsloben fehlen nicht ganz; zwei sind vorhanden, aber fast ganz auf die steil abfallende Nahtfläche beschränkt. Auf der Flanke ist nur etwas mehr als die Hälfte des ersten von ihnen zu sehen. Bei allen Ceratiten der Nodususschichten ist die Reihe der Loben komplizierter und scheint es noch mehr, weil sie bis zur Naht zu übersehen ist. Wir sehen eine Reihe der Entwicklung vor uns, deren anisische, altertümlichste Formen von allen späteren, wie es auch der historischen Entwicklung entspricht, durch eine auffallende Lücke getrennt sind. An welcher Stelle ist nun die wegen der erhaltenen Beschalung nicht allzu häufig vollständig zu beobachtende Lobenlinie der Ceratiten von Olesa einzureihen? Sie ist ebenfalls der von *C. antecedens* sehr ähnlich. Sie zeigt aber neben dem ersten und zweiten Lateral höchstens ein kleines Stück des ersten Auxiliars über dem Nabelrande, weniger als die von *antecedens*. Sie ist also in der Verwandtschaft wohl die altertümlichste von allen. Doch das musste man erwarten. Denn wenn man auch noch nicht imstande ist, die mittelanische Ceratitenschicht von Olesa exakt mit einem Horizont des germanischen Muschelkalkes zu vergleichen, so ist doch

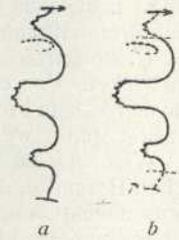


Abbildung 1. — Lobenlinie von *Ceratites evoluto-spinosus* Tornq.

a) vom original zu fig. 4 bei Tornquist.

b) von einem anderen Exemplar seiner aufsammlung beide im Mus. f. Nat in Berlin. Nat. Gr.

das eine wohl sicher, dass sie tiefer anzusetzen ist, als die Hauptschicht des *Ceratites antecessens* in Württemberg.

Danach muss man annehmen, dass die nach sehr beschränktem Material vorgenommene Bestimmung durch E. v. MOJSISOVICS, der eine der Formen von Olesa mit *C. antecessens* verglich, bei kritischer Betrachtung eher stärkere Abweichungen von den jüngeren germanischen Nodosen erkennen lässt, als die anisische Form des *C. antecessens*. Eine sogar recht auffallende, die nur in der meist nur freiliegenden Seitenansicht nicht hervortritt und daher leicht übersehen wird, ist denn auch allgemein verbreitet und lässt sie von *C. antecessens* leicht unterscheiden. Sie haben auf ihrer schmalen Externfläche einen scharf dachförmigen Kiel. Er ist auch auf dem Original zu seiner Fig. 4 von TORNUST gesehen und erwähnt, aber als das Erzeugnis einer Zerquetschung des Gehäuses angesehen. Tatsächlich ist er an seinem mir vorliegenden Stück gleichmässig auf zwei erhaltenen Strecken des Umfanges deutlich zu erkennen. Auch auf einem zweiten, von TORNUST gesammelten, aber nicht abgebildeten Exemplar seines *C. evoluto-spinosus* (das allerdings von dem beschriebenen und abgebildeten Typus der Art stark abweicht,) ist der Kiel völlig deutlich im ganzen erhaltenen Teil des Umfanges zu verfolgen. Er wurde von Herrn Prof. BATALLER bei den Ceratiten von Olesa zuerst in seiner wahren Bedeutung erkannt und, wenn ich dessen spezieller Bearbeitung seines schönen Materiales von dem Fundorte hier einmal vorgreifen darf, an einer ganzen Reihe von Exemplaren, die er präparieren konnte, gleichmässig verbreitet gefunden. Also noch ein gemeinsames Merkmal der Formen von Olesa bei sonst einigermaßen divergenter Entwicklung. Ein solcher Kiel findet sich nach MOJSISOVICS (4) noch bei mehreren bathyalen Mitgliedern des Genus *Ceratites* s. str., vor allem bei *C. hungaricus* (S. 35, T. xxx, Fig. 17 b), in ganz ähnlicher Weise entwickelt. Von dem sonstigen Formenwert des *C. evoluto-spinosus*, für den wir im Formenkreise des *C. antecessens* kein Analogon haben, ist erst später weiter die Rede.

Wenn wir zusammenfassen, haben wir also nach dem morphologischen Befund in den Ceratiten von Olesa eine tatsächlich *C. antecessens* nahestehende, aber in ihrer Lobierung noch ein wenig altertümlicher erscheinende Gruppe von Ceratiten vor uns, die ausserdem durch den Besitz eines dachförmigen Externkieses ausgezeichnet ist. Mit ihrem altertümlichen Habitus stimmt genau überein ihre Lage im mittleren Anis, unter einer gerade in der Umgebung des Fundplatzes an *Mentzelia mentzeli* wenigstens nestweis (WURM) reichen Lage. Sie liegen tiefer als die bis jetzt bekannte Hauptschicht mit *C. antecessens* in Süddeutschland und ganz wesentlich tiefer als das unterladinische Lager der *Protrachyceras* von Menorca und Mora de Ebro.

Diese Anschauung stand mir seit langem zweifellos fest. In Spanien hat ähnliches, wie ich schon hervorgehoben habe, S. VILASECA in seiner Arbeit über die Trias in der Provinz Tarragona vertreten. (So wenigstens in seiner tabellarischen Uebersichtsdarstellung; im Text der Arbeit zeigt er sich geneigt, sowohl die Daonellen, als auch die

*Protrachyceras* höher einzurangieren, als verspätet gegenüber ihrem sonstigen Niveau, infolge langer Wanderung).

Nach TORNQUIST lag dagegen die Ceratitenschicht, wie er irrtümlich annahm, über den Schichten mit *Mentzelia mentzeli* und sollte dann, unmittelbar über ihr, schon dem *Protrachyceras* führenden Fassan von Menorca und Mora entsprechen. Das muss aber schon nach der Lage derselben oberfassanischen Fossilschicht in den von mir gemessenen Profilen von Mora, von Pradell und vom Toro, wo überall viel tiefer sich die plattigen Aequivalente der Ceratitenschicht erkennen lassen, als unmöglich bezeichnet werden. Dann kommt erst noch die Frage, ob wir überhaupt berechtigt sind, auch nur einen Teil der germanischen Nodosusschichten mit den fassanischen Abschnitten mit *Protrachyceras reitzi* und *curionii* gleichzusetzen. Ich muss natürlich davon Abstand nehmen, in dieser Frage TORNQUIST's Ergebnisse in der vicentinischen und sardischen Trias zu kritisieren, trotzdem auch hier vielleicht eine Revision mit Berücksichtigung des jetzigen Standes der Kenntnis der germanischen Nodosen nicht unerwünscht ist. (1) Ich will mich darauf beschränken, auf einen in meinem diesjährigen Reisebericht (12) an die Akademie der Wissenschaften in Berlin bereits erwähnten Glücksfund im Muschelkalk bei Alicante aufmerksam zu machen, der doch die bisherige Ansicht in eigentümlichem Lichte erscheinen lässt. In dem ausgezeichneten, völlig ungestörten Profil von Espejeras bei Alicante waren mir wesentlich über dem von mir zunächst ins Langobard (Mittl. Ladin) gestellten, fossilreichen, besonders *Placunopsis teruelensis* und *Myophoria* cf. *goldfussi*, aber auch Trochiten ganz von der Form des *Encrinus liliiformis* führenden Schichtenabschnitte immer schon dunkle Kalkbänke aufgefallen, die auch noch durchaus muschelkalkartigen Habitus besitzen. In einem weit hinauf bis zum Keuper durchaus messbaren Profil bei Villora (ebenda S. 12) stellte ich *Placunopsis teruelensis*, also eine bis jetzt gut bewährte Leitform der langobardischen Schichten in Spanien, bis in noch wesentlich höhere Horizonte hinauf, kaum 10 m. unter dem Beginn der bunten Keupermergel, mit Sicherheit fest. (s. Tabelle auf, S. 196). Danach konnte ich diese Bänke dunklen, meist massigen Kalkes mit grosser Wahrscheinlichkeit noch dem Langobard zurechnen. Den sicheren Beweis gab der Fund eines Abdruckes eines ziemlich deutlichen grösseren Ceratiten vom ungefähren Habitus der jüngeren Nodosen Deutschlands. Der Fundhorizont liegt aber rund 100 m. höher, als der auch bei Alicante petrographisch noch zu erkennende Horizont von Olesa, und im Mittel 70 bis 80 m. über dem wahrscheinlichen Aequivalent des Unterladins mit *Protrachyceras* und *Daonella*, das auf dem spanischen Festlande jetzt bei Mora de Ebro und Pradell in der Provinz Tarragona mit voller Sicherheit auch in einwandfreien Gesamtprofilen feststeht.

(1) Dass der obere Horizont mit Cer. «münsteri» bei Alghero nicht mit dem Fassau verglichen werden darf, dürfte der von TORNQUIST selbst gemachte Fund von *Protrachyceras longobardicum* beweisen.

Nun gehört der Ceratit von Espejeras, soviel an dem immerhin nur recht mässigen Bruchstück zu erkennen ist, durchaus noch nicht der so charakteristischen terminalen Gruppe von Ceratiten im obersten germanischen Muschelkalkabschnitt an, wenn wir vorläufig einmal voraussetzen wollen, dass eine Bezugnahme auf die dortigen Verhältnisse unbedenklich erscheint. Wir haben also über ihm, wenn wir mit dem Mass der germanischen Einteilung messen wollen, noch eine gar nicht geringe Mächtigkeit als Aequivalent der obersten deutschen Nodosuschichten anzunehmen. Nach meiner Schätzung liegt die Ceratitenschicht etwa 25 m. unter der durch andere Fossilien bezeichneten (s. oben) Obergrenze des Langobard (s. auch die Tabelle auf S. 196). Ich habe diese stratigraphischen Daten hier zusammengestellt, um zu erläutern, wie gering auch vom stratigraphischen Standpunkte aus die Wahrscheinlichkeit ist, dass es sich bei den Ceratiten von Olesa um Formen der Nodosusgruppe und vom Alter der germanischen Nodosenkalke handeln kann.

Nun halten auch die morphologischen Vergleichspunkte, die für eine so nahe Verwandtschaft der Formen von Olesa mit gewissen Arten der Nodosen in Deutschland, wie sie TORNQUIST angenommen hat, sprechen sollen, der Kritik nicht allzu wirksam stand.

I. *Ceratites occidentalis* soll dem deutschen *C. münsteri* nächstverwandt sein. Was wir jetzt mit RIEDEL und STOLLEY als *C. münsteri* ansehen, ist allerdings nicht mit allen den Formen gleichzusetzen, die TORNQUIST unter dem Namen noch verstehen musste. Er vereinigte unter der Bezeichnung alle kleineren Ceratiten, die im erwachsenen Zustande binodose Berippung auf der Wohnkammer besitzen, abgesehen von dem für sich stehenden, eigenartigen *C. humilis* PHIL. mit plump rechteckigem Querschnitt der Wohnkammer.

Nun besitzt *C. münsteri* im älteren Sinne, wie auch TORNQUIST hervorhebt, etwa 11 Rippen auf der Schlusswindung, *C. occidentalis* deren 16. Diese Rippen springen bei dem letzteren nicht nur auf der Schlusswindung, sondern auch bei drei früheren Umgängen an dem abgebildeten Abguss vollkommen deutlich schon auf einer Nabelkante über einer senkrechten Nahtfläche kräftig angeschwollen vor und verlaufen dann als schmale, ziemlich scharf aufragende Wälle schräg nach vornausen, wo sie etwa bei  $\frac{2}{5}$  der Höhe einen ziemlich kleinen, runden Knoten tragen. An ihm können sie sich gabeln und verlaufen weiter als breite, zum Teil fast erloschene Falten zu den scharfen, längsgestellte Schneiden darstellenden Externknoten. Alle diese Eigentümlichkeiten finden sich bei einem Teil der von mir studierten Exemplare von *C. antecedens* aus dem Anis des Schwarzwaldes. Nur die letzten Rippen sind bei dem Stück von Olesa, soweit deutlich, nur einfache, nach vorn geneigte Wälle. Bei *C. münsteri* ist von einer Nabelkante keine Rede, ebensoweing von einer durch untere Rippenenden erzeugten Skulptur auf dem älteren Gewinde oder auf dem Abhange zur Naht. Die Rippen, soweit man überhaupt von solchen reden kann, zeigen sich erst nahe unterhalb der dicken, pyramidalen, oben aber zu dorniger Zuspitzung neigenden Flankenknoten, die auf

der Wohnkammer etwas länglich und nach vorn geneigt erscheinen können. Von den Flankenknoten verlaufen dann Anschwellungen zu den ebenfalls dornartig vorspringenden Externknoten, die etwas zahlreicher sind, als die lateralen. Das giebt das Bild gegabelter Rippen, trotzdem es sich vielfach nur um Abwechseln der Knoten handelt. Die Externseite ist auf der Wohnkammer bei den Formen, die jetzt noch zu *C. münsteri* gezählt werden, auffallend breit und abgeflacht. Diese Form ist, wie durch einen hervorragend zuverlässigen schwäbischen Sammler, Herrn Oberlehrer BURCKHARDT in Oberesslingen, durch Grabungen festgestellt wurde, in Württemberg so gut wie ganz auf eine einzige Lage in dem sonst durch *C. spinosus* eindeutig gekennzeichneten Abschnitt des dortigen Profiles beschränkt, also ziemlich hoch in den mittleren Ceratitenschichten.

2 *C. flexuosiformis*. Die beiden von TORNUST abgebildeten Stücke (Fig. 1 und 2) stimmen in der Grösse etwa mit den kleineren Exemplaren des schönen, aber seltenen germanischen *C. flexuosus* überein, die PHILIPPI abbildet. Doch ist diese Form oder vielmehr Formengruppe (s. u. S.) gewöhnlich recht eng genabelt und besitzt ganz flach zum Nabel einfallende Flanken. Auf den Flanken sind von stärkerer Skulptur nur bei  $\frac{1}{3}$  bis fast  $\frac{1}{2}$  der Seitenhöhe etwa 13 kleinere Knoten verteilt, zu denen vom Nabel fast faltenartige Rippen emporsteigen, und die auf der Wohnkammer meist verschwinden. Externknoten, zu denen elegant S-förmig geschwungene Teilrippen hinüberführen, sind fast doppeltsoviel vorhanden. Dazu kommen als das eigentliche Kennzeichen der Flexuosen, das sie den gleichnamigen Oepelien so ähnlich macht, vielfach ganz anders geschwungene Falten und Linien. Auf der sonst meist glatten Wohnkammer sieht man, dass diese Falten und Linien dem Mundrande parallel laufen, also nichts anderes sind, als Zuwachsspuren.

Die Stücke von Olesa besitzen eine Nr. 3 etwa entsprechende Nabelweite. Aus dem, wie auch TORNUST bemerkt, steil abfallenden Nabel kommen angeschwollen und schräg nach vorn geneigt 18 bis 20 scharf vorspringende Rippen heraus, die bei  $\frac{1}{3}$  der Höhe kleine, runde Knoten tragen. Gabelung findet zum Teil statt, auf etwa 30 Externknoten zu, wie bei Nr. 1. Die äusseren, abgeflachten Rippenteile sind nach TORNUST (als einzige fassbare Aehnlichkeit mit *C. flexuosus* PHIL.) etwas geschwungen. Innere Windungen sind nicht sichtbar. Die Suture zeigt ausserhalb der Nabelkante kaum eine Spur des ersten Auxiliars.

In diesem Falle gehören die Arten, denen nach TORNUST die Form besonders nahesteht, (neben *C. flexuosus* noch *C. atavus*) den untersten Ceratitenschichten an. Die spanische Form unterscheidet sich von ihnen in einer ganzen Reihe von Kennzeichen. Dagegen ist sie von Nr. 1 der Olesaförmigen nur ganz wenig verschieden, eigentlich nur in der Andeutung eines leicht geschwungenen Rippenverlaufes. Von der mit der Berippung kontrastierenden (eigentlichen flexuosen) Skulptur ist auch am Originalstück nichts zu sehen.

Bei alledem ist bei 1 und 2 der oben (S. 202) schon näher besproche-

ne Kiel noch gar nicht gerechnet, der bei mehr als einem der nach ihrer sonstigen Formung unter 1 und 2 fallenden Stücke mit aller Deutlichkeit präpariert werden konnte.

3. *C. evoluto-spinosus*. Das auffallendste Stück des ganzen von TORNUST behandelten Materiales ist etwas grösser als die übrigen und kann bei flüchtiger Betrachtung an die so häufigen, schönen Formen der Mittleren Ceratitenschichten, *C. evolutus* und *spinosus*, wohl etwas erinnern. Denn seine Wohnkammer stellt, etwa wie bei jenen, eine ziemlich breite, niedrige Röhre dar, mit sehr kräftiger Skulptur, innen aus kurzen, schrägen Rippen bestehend und aussen aus starken, kegelförmigen Knoten zu beiden Seiten der abgeflachten Externseite. Die kurzen, auf der Mitte der Höhe noch besonders knotenartig angeschwollenen Rippen stehen zu den Aussenknoten fast alternierend, wenn sie auch nur nach dem vorderen der über ihnen folgenden eine fast erloschene Rippenverbindung haben. Es entstehen so C-förmig nach vorn gebogene Rippen mit zwei starken Anschwellungen. Die Nabelweite erreicht etwa das Mass, wie bei *C. evolutus*, 31 von 76 mm = 41 0/0, bei etwa 23 mm externer Breite. Die erwähnte Skulptur herrscht nur auf der Wohnkammer und etwas weiter hinein. Noch weiter drinnen besitzen die gekammerten Umgänge eine der Grösse des Stückes entsprechende, etwas kräftige binodose Berippung. Gut erhalten sind hier 6 Externknoten, die etwa  $\frac{1}{5}$  des letzten Umganges einnehmen. Zu ihnen führen halb erloschene, zuletzt, wie man sehen kann, kräftiger werdende Rippen von weniger zahlreichen Flanken-knoten, die bei  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{5}$  der Seitenhöhe stehen, soweit es deutlich zu erkennen ist. Der Nabel ist in diesen Altersstadien kaum weiter als bei Nr. 1 und 2. Loben sind in dem Abschnitt ganz gut zu beobachten (s. Fig. 1 a a. S. 201). Sie sind mässig tief, L. 1 breit gerundet mit etwa 7 Zacken, L 2 schmal, auf den Lateralknoten. Auf der Nahtkante deutet sich der schlecht erhaltene erste Auxiliar an. So ist gegenüber den Loben von *C. antecessens* ein gewisser Unterschied nicht zu übersehen. Dass man ihn nicht allzusehr betonen darf, zeigt ein von TORNUST

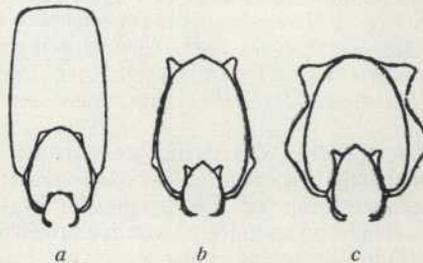


Abbildung 2. — Windungsquerschnitte.

- a) Wohnkammer von *Ceratites antecessens*.
- b) Letzter gekammertes teil.
- c) Wohnkammer von *C. evoluto-spinosus* Tornq, alle drei ergänzt. Nat. Gr.

selbst ebenfalls als *Cer. evoluto-spinosus* (es steht auf allen Etiketten, doch wohl irrtümlich, *C. evoluto nodosus*) bezeichnetes weiteres Exemplar, dessen fast ganz erhaltene Loben noch ganz den schlanken Typus der bathyalen Verwandten haben (s. Fig. 1 b)

Die Wohnkammerrippen sind nun von den Rippen des *C. spinosus*, wie diese bei einer Reihe von Exemplaren zu beobachten waren, nicht besonders verschieden, viel mehr schon von denen des *C. evolutus*. Bei diesen beiden Arten zeigt aber nicht nur die Wohnkammer, sondern gewöhnlich der ganze letzte Umgang schon diese spätere Form der Berippung. Der ganze Eindruck der Skulptur wird dadurch ein anderer. Die grobe Endskulptur tritt bei *C. evoluto-spinosus* viel unvermittelter auf, gleichzeitig mit deutlichem Evolvieren, durch das der früher mässig hoch sechseckige Querschnitt zuletzt fast quadratisch wird. Die nebenstehende Querschnittsskizze (Fig. 2 c) zeigt übrigens, dass die auffallenden Aenderungen der Skulptur die Querschnittsform der eigentlichen Röhre nur wenig beeinflussen. Dazu kommt dann auch hier auf der Externseite bis auf den Anfang der Wohnkammer hin der Kiel, ganz wie bei den Formen I und 2. TORNQUIST hat ihn, wie wir schon erwähnten, wohl gesehen, hielt ihn aber für ein Kunstprodukt, für das Erzeugnis einer Zusammenpressung der Schale.

In dieser Altersform der Schale — wir wollen einstweilen für derartige abschliessende Abnormitäten des Schalenbaues die übliche Bezeichnung beibehalten — unterscheidet sich nun unsere Art von der entsprechenden Ausbildung des *C. antecedens* besonders stark, ich möchte sagen, grundsätzlich. Mir sind von der deutschen Form schon eine ganze Reihe von Exemplaren mit Alterskennzeichen durch die Hände gegangen. Eines von ihnen habe ich einmal abgebildet (9 S. 528 - 531). Es zeigt, wie der Querschnitt in Fig. 2 a erkennen lässt, an Stelle der sechseckigen, mässig hohen Jugendform, wie sie auch die Stücke von Olesa besitzen, ein viel höheres, abgerundetes Rechteck, also Abflachung der Flanken und der verbreiterten Externseite. Von der Skulptur sind die Seitenknoten verschwunden. Die längsgestellten Externknoten sind mehr oder weniger in Spuren noch zu erkennen. Neuentstanden sind zahlreiche feine Falten und Linien, die dem Mundrande parallel laufen. Ich komme auf diese Altersskulptur später noch in einem besonderen Abschnitt zurück

Aus der Zusammenstellung der von TORNQUIST beschriebenen drei Arten von Ceratiten von Olesa mit ihren Taufpaten aus dem germanischen Nodosuskalk dürfte zur Genüge hervorgehen, dass irgend ein näherer Zusammenhang zwischen den spanischen Formen und den fünf mit ihnen verglichenen germanischen Arten, der uns zu einer stratigraphischen Gleichstellung nötigen würde, sich nicht verteidigen lässt. Es bestehen höchstens äusserliche Anklänge an jene Formen und auch diese viel weniger deutlich, als sie TORNQUIST zu sehen glaubte. Man würde, wenn verglichen werden soll, eher auf einige andere Formen der Nodosen des deutschen Hauptmuschelkalkes hinauskommen. Dazu gehören die germanischen Formen, auf die er sich

bezieht, wie wir jetzt wissen und ich oben schon einmal betonte, ganz verschieden alten Abschnitten der Ceratitengeschichte an. Andererseits sind, wenn wir von der Altersform des *C. evoluto-spinosus* absehen, die morphologischen Beziehungen zu den damals schon genügend bekannten anisischen Gruppen der germanischen Meere und auch des batyahilen Faziesgebietes in Form, Berippung, Beknotung, Nabelform und Nabelskulptur deutlich genug, jedenfalls ausserordentlich viel enger, als die zu den Nodosen. Halte ich dazu den zweifellos anisischen Charakter des Lagers, so muss ich die Ceratiten von Olesa als eine ihrem geologischen Alter und ihrer paläontologischen Entwicklung nach durchaus anisische, aber doch, wie wir später noch mehr erkennen werden, einigermaßen selbständige, besonders altertümliche Gruppe der Ceratitenentwicklung hinstellen, die bis jetzt nur im spanischen Kontinentalgebiet, ohne irgend bekannte Vorfahren im batyhalen Gebiet, wie ein Meteor in reicher Formenpracht auftaucht um gleich wieder spurlos zu verschwinden.

Ueber die Formentwicklung und Artbegrenzung bin ich ebenfalls nicht ganz der Meinung von TORNUST. Ich habe schon durchblicken lassen, dass ich einen Artunterschied zwischen *C. occidentalis* und *flexuosiformis* nicht anerkennen kann. Es scheint mir sogar empfehlenswert, diese beiden Formen nach dem reichen Material, das ich von Olesa durch eigenes Sammeln besitze und in anderen Sammlungen gesehen habe, auch mit den inneren Windungen von *C. evoluto-spinosus* zu einer und derselben, natürlich einigermaßen variablen Art zusammenzuziehen, zu der dann die Schlusswindung des Typus-exemplares von *C. evoluto-spinosus* die Altersform darstellen würde. Ich bin zu der Auffassung vor allem dadurch gekommen, weil abgesehen von der Altersform der Formenschatz der von mir zusammengebrachten Stücke des nahe verwandten *C. antecedens* ziemlich genau dieselben Varianten abläuft, wie die Hauptserie von Olesa. Dass die Endform der einen Gruppe, weil sie planktonisch war, sich von der der anderen Gruppe so auffallend, wie ich schon sagte, grundsätzlich unterscheidet, spielt dabei, wie wir weiter unten näher behandeln werden, gar keine so wichtige Rolle. Ich führe alle diese Formen von Olesa unter dem Artnamen *C. occidentalis* TORNUST., weil dieser von jeder jetzt doch nicht mehr zu rechtfertigenden Absicht in der Namensgebung frei erscheint. Neben dieser Art scheinen allerdings in dem mir zugänglichen Material einige Bruchstücke in der Variationsbreite der Hauptform doch nicht recht Platz zu haben. Es wird in der Bearbeitung des viel reicheren neuen Materiales, das Herrn Prof. BATALLER vorliegt, von ihnen die Rede sein.

### ALTERSFORMEN DER CERATITEN

Es ist seit der schönen Monographie von E. PHILIPPI üblich, die bei den meisten Ceratiten des germanischen Muschelkalkes zuletzt auftretende, besonders aus groben Rippen und Knoten bestehende

Skulptur im Gegensatz zu der "binodosen" Berippung und Beknotung der inneren Windungen, die sich nur bei einigen Arten bis zuletzt erhält, als Altersskulptur zu bezeichnen. In gewisser Weise durchaus mit Recht. Aber wir haben doch Formen, an denen diese äusseren Zeichen des Alters überhaupt nicht auftreten und als anderes Extrem solche, wie den in den Mittleren Ceratitenschichten unten so häufigen *C. compressus*, sowie auch viele spinose Formen, bei denen eine gewisse Altersberippung schon auf einer vergleichsweise frühen Stufe zur Entwicklung kommt. (Ich brauche wohl kaum zu sagen, dass es angesichts dieses Verhaltens wohl kaum angeht, solche auffallende Veränderungen, wie sie bei Ammoniten so verbreitet auch sonst im späteren Alter der Schale festzustellen sind, schlechtweg als "senil" zu bezeichnen, etwa im Hinblick darauf, das sie mit gewissen Rückbildungserscheinungen manchmal verknüpft auftreten können.)

Es sei gestattet, den Versuch zu machen, der Frage der «Altersformen» einmal vom biologischen Standpunkt etwas näherzutreten.

In früheren Arbeiten (10, 11) habe ich eine Reihe von Thesen über Lebensweise und Formbildung bei den Ammonoideen aufgestellt, von denen ich hier kurz dasjenige zusammenstelle, was mir für die folgenden Erörterungen wesentlich erscheint.

Das Ammonitentier war im allgemeinen durch seine Gaskammern zum Schweben im Wasser befähigt. Vor der letzten Kammerwand erzeugte es ferner ein präseptales Gasquantum, mit dem es das Schweben und Abtauchen in diejenigen Regionen die es zum Nahrungserwerb jeweilig aufsuchen musste und ohne Gefahr aufsuchen konnte, schnell genauer zu regulieren befähigt war, etwa nach dem Prinzip des Cartesianischen Tauchers. Ich konnte beim *Nautilus pompilius*, der zwar mit den Ammoniten bekanntlich nur weitläufig verwandt, aber speziell in diesem hydrostatischen Apparat ganz analog organisiert ist, eine bis dahin unbekannte Muskulatur nachweisen, die nach Lage und Faserrichtung eine andere Bedeutung, als die einer solchen Regulierung der Tauchtiefe gar nicht gehabt haben kann.

Der vertikale Ortswechsel ist bezeichnend für das Plankton, ebenso des Meeres wie der Süßwasserseen. Bedenken wir, dass die Ammonitentiere ganz sicher Kleintierfresser gewesen sind, in deren Innern man bis jetzt als einzige Nahrungsreste Skeletteile mikroskopischer Schwebewesen nachgewiesen hat, bedenken wir schliesslich die bei vielen bis ins Alter erhalten bleibende Dünnschaligkeit, eine Eigenschaft, die ebenfalls vor allem Planktonwesen eignet, so erscheint eine planktonische Lebensweise der Ammonoideen in diesem Zustande ihrer Ausbildung (also zunächst im Mesozoikum, ohne Berücksichtigung der paläozoischen Formen, bei denen im gleichen Schritt mit der offensichtlichen Verfeinerung des hydrostatischen Apparates sich aus noch ziemlich unbekanntem Anfängen die Tauchkünste der späteren Nachkommen allmählich entwickelt haben müssen), ausserhalb jeden Zweifels und die beste Deutung der auf uns gekommenen Reste ihrer Organisation zu sein. Die Amplitude der Tauchfähigkeit war sicher

recht verschieden und spricht sich an der Schale jetzt noch vor allem im Baue der Loben aus. Bei den in allen marinen Ablagerungen des Mesozoikums vorkommenden Arten mit besonders feingegliedelter Lobenentwicklung, bei denen vielfach die scharfe, flache Scheibenform des Gehäuses auch, wie man annimmt, auf gesteigerte Schwimffähigkeit deutet, wird der hydrostatische Tauchapparat vermutlich besonders leistungsfähig gewesen sein und dem leisesten Impuls des Besitzers gehorcht haben. Es scheint mir, dass vor allem in diesem extremen Falle die morphologisch ausreichend begründete Mitwirkung eines präseptalen Gasquantums praktisch so auf der Hand liegt, dass sie sozusagen als Denknottwendigkeit angesehen werden muss.

Ich habe dann darauf hingewiesen, dass der erwachsene *Nautilus* mit seiner im späteren Alter dicker und ungemein druckfest werdenden Schale in recht bedeutenden Tiefen benthonisch lebt und nur dort sich fortzupflanzen scheint. Wir finden nun von bestimmten Ammoniten für gewöhnlich in den Schichten zartschalige, nur mässig grosse Formen, diese aber in ungeheurer Zahl, nur gelegentlich aber von einigen dieser Arten viel grössere, auch in der Form zuletzt nicht selten abweichende, vor allem aber mindestens so dickschalig werdende, wie der alte benthonische, geschlechtsreife *Nautilus*. Solche Formen finden sich dann gewöhnlich ebenfalls in grösserer Zahl beisammen. Ich nehme keinen Anstand, sie ebenfalls als *benthonische* zu erklären. Sie werden, wie der *Nautilus*, in einer für ihren Schalenbau erreichbaren Tiefe an den Fundplätzen dem Brutgeschäft obgelegen haben. Es ist nun sehr charakteristisch und schon seit langem bekannt, dass solche Altersformen bei manchen Arten nicht nur in der Form von den Jugendstadien abweichen (Schwinden eines für den flinken Schwimmer nützlichen Kieles, Evolvieren), sondern auch durch Reduktion der Loben auffallen, was dann als «senil» gedeutet wurde. Diese auffallende Aenderung war nichts anderes, als der naturgemässe Rückgang eines Organes, dessen Verharren auf der früheren Höhe der Ausbildung für die wohl nur ausnahmsweise zum Lichte aufsteigende Altersform in so hohem Entwicklungszustande nicht mehr benötigt wurde.

Die Ceratiten von Olesa geben mir eine erwünschte Gelegenheit, solchen benthonischen Altersformen auch in diesem Verwandtschaftskreise einmal nachzuspüren. Wenn man die reichen ozeanischen Ceratitenfaunen durchsicht, die E. v. MOJSISOVICS in seinen bahnbrechenden Arbeiten zur Darstellung bringt, so ist man, von den deutschen Nodosen kommend, nicht wenig erstaunt über den fast ermüdend gleichartigen Charakter mancher Gruppen dieser Wesen, wenigstens der unseren Formen nahestehenden Abteilungen des *C. binodosus* und *cimeganus*. Fast überall dieselbe Grundform einer flachen Scheibe mit einer eleganten, aber meist nur wenig hervortretenden Dekoration aus feinen Knoten und Rippen, beide oft erlöschend. Eigentlich zeigt von vielen bei MOJSISOVICS dargestellten Arten nur der *Ceratites felsö-örsensis* (4, T. XIII, 1) und eine nicht benannte, nur in einem Bruchstücke vorliegende Form aus der Gruppe der *circumplicati* (T. XIII, 2) energischer modellierte Schalen. Die zweite von ihnen, aus den Trinodo-

susschichten, erinnert an gewisse germanische Nodosen, die erstere, aus den höher folgenden Reitzschichten, zeigt Skulpturelemente, die etwas vergrößert bei dem uns hier besonders beschäftigenden *C. evoluto-spinosus* zur Herrschaft gelangen. Sie evolviert auch ein wenig, wie nach der Abbildung scheint.

Bei Olesa ist das Verhältnis nicht viel anders. Eine Menge ziemlich flach scheibenförmiger, in der Dekoration am meisten an *C. trinodosus* erinnernder Formen herrschen weit vor. Ihre elegante Skulptur kommt besonders zur Geltung, weil in diesen Meeresräumen bei und nach der Einbettung sich meist die Schalen gut erhalten haben und an ihnen die Ornamente, vor allem die Kanten und Ecken der Knoten, viel schärfer hervortreten als auf den Steinkernen. Dazwischen schneit nun die ganz fremdartige Form des *evoluto-spinosus* mit ihren groben Flankenrippen und Externknoten hinein, wie aus einer fremden Welt. Aber wir sahen schon, dass bei einer näheren Betrachtung sich die leider stark zerstörten inneren Windungen ganz dem Charakter der häufigen Normalform anschliessen. Wir haben nichts als eine Altersform jener normalen Stücke vor uns.

Die Altersschale von *Nautilus pompilius* fanden wir durch einfache Verstärkung den Ansprüchen einer ständig benthonischen Lebensweise angepasst. Kann man nun in der starken Skulptur unseres Ceratiten eine ähnliche Anpassung sehen, auch wenn er nicht besonders dickschalig gewesen ist? Ganz sicher, denn die starken Rippen und Knoten erhöhen ebenfalls die Druckfestigkeit. Die zarte, oft etwas geschwungene binodose Skulptur der dünnchaligen Jugendexemplare war demgegenüber sicher vor allem für ein planktonisches Leben geeignet. (Ihre Skulptur mag für die Schwimmbewegung, wie ja des öfteren schon erörtert wurde, gewisse Vorteile geboten haben. Von diesen Gesichtspunkten soll aber hier nicht die Rede sein).

Die Ausbildung der Loben zeigt in ihrer normalen Form bei den Ceratiten allerdings ein vergleichsweise geringes Mass von Tauchfähigkeit an, das sogar in der Entwicklung in den kontinentalen Flachmeeren des deutschen Hauptmuschelkalkes noch zurückgeht; es war eben nicht mehr nötig. Das Plankton dieser flachen Randmeere, mit dem die Ceratiten auf der Weide sich hoben und senkten, kann nur eine geringe Tauchtiefe besessen haben. Wenn wir aber die anisischen Vorfahren mit den ladinischen Nodosen vergleichen, so finden wir bei jenen noch eine wesentlich energischer bewegte, auch in den Loben zackenreichere Sutura, entsprechend der grösseren Tauchamplitude zum Verfolgen des auf- und niederschwebenden Planktons im freien Ozean, aus dem diese Formen kamen, als sie z. B. in dem *Ceratites antecedens*, dem nahen Verwandten der bathyalen <sup>(1)</sup> *C. binodosus* und *trinodosus*, die germanischen Kontinentalmeere kolonisierten.

---

(1) Ein Ausdruck, der für die Thetys der Trias, wie bekannt, nur zum Teil passt den ich aber gebrauche, um das andere Extrem morphogenetischer Entwicklung der Umwelt, das im Triasozän unbedingt wirksam gewesen ist, in den Vordergrund zu rücken.

Hochseeammoniten konnten über ozeanischen Tiefen nie benthonisch werden, um sich fortzupflanzen. Sie lieben dünnchalig und planktonisch, ohne ihre Form wesentlich zu ändern, wie z. B. *Macrocephalites macrocephalus*, oder erhielten im geschlechtsreifen Alter, in dem sie vielleicht dann gar keine Nahrung mehr aufnahmen, die bekannte anomale Ausbildung der Wohnkammer. Es leuchtet wohl ein, dass die oben (S. 207) näher besprochene "Altersform" von *Cer. antecedens* ebenfalls hierhergehört. Beide Arten der Ausbildung stellen das volle Reifestadium der Hochseeformen dar, die auf benthonische Lebensweise im Alter wegen des zu grossen Tiefendruckes am Boden ihrer Meeresheimat notgedrungen verzichten mussten. Ich nenne das Altersstadium ihrer Schalen die planktonische Reifeform. Sie verharren bei einer rein planktonischen Lebensweise und benutzen ihren Tauchapparat bis zuletzt, weshalb sie ihn auch bis zuletzt in voller Ausbildungshöhe konservieren. Für ihre Art der Fortpflanzung besitzen wir das bekannte Beispiel einer in die Kalklagunen von Solnhofen verschlagenen Oppelienschale mit Jungen, die im mütterlichen Gehäuse eine Zeit lang Schutz, vielleicht sogar aus dem sich zersetzenden mütterlichen Körper, (wohl eher den dadurch herbeigelockten Kleinwesen?) ihre erste Nahrung erhielten.

Diesen planktonisch verharrenden Formen stehen andere gegenüber, die nur in der Jugend mehr oder weniger lange die dünne Schale und die Skulptur der Planktonformen besaßen und so lange auch, wie der junge *Nautilus*, ein ganz ähnliches Dasein geführt haben werden, wie die erste Gruppe zeitlich. Sie suchten und fanden aber, wie der *Nautilus*, wenigstens im Alter Fühlung mit der Bodenregion ihrer nicht besonders tiefen Meeresheimat, z. B. in Küstengebieten, und zogen dann ein beständiges Leben am Grunde dem planktonischen Schweben in den oberen Regionen vor. Sie haben dabei am freien "epibenthonischen" (H. SCHMIDT, 7) Umherschweben augenscheinlich festgehalten. (Es ist bis jetzt keine Ammonitenform bekannt, deren Schale den Gedanken an eine kriechende oder sonst enger an den Boden gebundene Lebensweise im Benthos wirklich rechtfertigen kann, man müsste denn das gelegentlich als krankhafte Erscheinung beobachtete Auftreten unsymmetrischer Stücke bei gewissen Liasammoniten so deuten wollen. Die sogenannten Nebenformen, z. B. der kretazischen Ammoniten, sind sicher, mit der vollendeten Ausbildung ihres Lobenapparates, planktonisch gewesen, wenn sie auch vielleicht in Tangmassen in gewisser Weise sesshaft ihr Wesen getrieben haben.) Auch sind die im allgemeinen zum Benthos übergegangenen Formen, wie es der *Nautilus* jetzt macht, wohl in Zwischenräumen ausnahmsweise zur Oberfläche emporgestiegen. Normalerweise verblieben sie in der Bodenregion, wo sie sicher auch ihre gewohnte Mikro-Nahrung in ausreichender Menge antrafen. Es ist bis jetzt kein Grund bekannt zu der Annahme, dass sie am Meeresboden sich auf ganz andersartige Nahrung hätten umstellen müssen. Aber von ihrer Schale verlangte der neue Aufenthaltsort mit seinem ständig ziemlich hohen Druck gewisse Anpassungen. Wie der

im Alter benthonische *Nautilus* wurden zunächst auch viele Ammoniten ohne sonstige Veränderungen ihrer Schale einfach dickschalig. Von vielen grossen Altersformen sind solche dicke Schalen wohl bekannt. Sie erfüllen manchmal förmlich mit ihren soliden Scherben die verwitternde Oberfläche der Schichten, in denen sie zur Ablagerung kamen, aber sehr oft für sich allein. Die dünnen Jugendschalen derselben Art finden wir an ganz anderen Stellen in der Schicht. Ich habe schon darauf hingewiesen, dass es wohl Laichplätze waren, in bestimmten günstigen Tiefen gelegen, wie die bekannten Fangplätze des geschlechtsreifen *Nautilus pompilius*, zu denen sich die erwachsenen Tiere hinzogen und wo sie nun die ihrem benthonischen Leben sich anpassenden Umbildungen ihrer Schale erlitten haben.

An Stelle der einfachen Wandverstärkung traten dann noch andere Veränderungen der Schale, durch die sie eine gesteigerte Druckfestigkeit erzielten. Flache, hochmündige Formen erniedrigten durch Evolvieren ihre Schlusswindung und näherten sie so mehr der besonders druckfesten Kreisform des Querschnittes. Vor allem aber trat an Stelle der feinen Berippung der planktonischen Jugendform eine sehr energisch bewegte, hohe Rippen und starke Knoten und Spitzen zeigende Skulptur, die wie ein stark gewelltes Blech die Gefahr des Zusammendrückens erheblich verminderte. Beispiele dafür zeigt der Obere Jura, in dem alle Riesenformen, d. h. alle wirklich ausgewachsenen Stücke, an Stelle der feineren Jugendskulptur starke Rippen und massige Knoten an ihrer vermutlich auch im ersten Entstehen schon stärkeren und ausserdem noch durch Ablagerung von inneren Perlmutterlagen dicker gewordenen letzten Schalenregion erhielten. Alle diese durch blosse Verdickung oder durch andere zweckmässige Umbildung der Schale druckfester werdenden Altersformen der Ammoniten fasse ich als benthonische Reifeformen zusammen.

Wir wollen hier zunächst die Entwicklung dieser benthonischen Reifeformen nur in dem auch sonst in dieser Arbeit behandelten Sondergebiet verfolgen, in dem sie eine ganz bestimmte Rolle spielen, bei den Ceratiten des germanischen Muschelkalkes. Seit PHILIPPI hat man sich gewöhnt, die einfachen, kräftigen, unter Umständen mit plumpen Knoten und Dornen verbundenen Rippen, die in dieser Gruppe mehr oder weniger früh die viel feinere, binodose Skulptur der früheren Windungen ersetzen, als Altersskulptur zu bezeichnen. Es kann sich im Hinblick auf die oben besprochenen Beispiele zweifelloser benthonischer Reife auch bei den nodosen Ceratiten wohl kaum um etwas anderes als um diese Art der Wandlung der Architektur des Gehäuses handeln, die den in flaches Wasser verschlagenen Meeresbewohnern den Uebergang zu benthonischer Lebensweise erleichterte. Wie sich diese Wandlung vollzogen hat, ist eines der interessantesten Probleme der Paläontologie.

Es ist kein Zweifel, dass die nodosen Ceratiten von bathyalen Formen der Gruppe des *C. binodosus* und *cimeganus* abstammen, wie sie im Anis in den Alpen als *Ceratites binodosus*, *trinodosus* und eine ganze Reihe anderer Arten beschrieben sind und vor allem in der

Gruppe des *C. antecedens* ja auch in unseren anisischen Triasmeeren eine ziemlich Rolle gespielt haben. Alle diese anisischen Formen besaßen von Haus aus eine planktonische Reifeform, die ich vom *antecedens* bereits oben charakterisiert habe und für deren Formentypus, der natürlich im Formenschatz der bathyalen Ahnen und späteren Verwandten kein völliges Novum darstellt, E. v. MOJSISOVICIS mehrfach in seinen Abbildungen der bathyalen Ceratiten augenscheinliche Beispiele vorführt. Die Ausbildung dieser Reifeformen besteht zunächst in einem Schwinden der binodosen Skulptur. Die Schalen werden also z. Teil ganz glatt, z. Teil erhalten sie zu der Altersform auch eine gewisse Altersskulptur in Gestalt von Zuwachslinien und entsprechenden Falten mit geringen knotenartigen Verstärkungen an den Aussenkanten der Röhre, in der Fortsetzung der externen Knotenspirale. Gleichzeitig erhält der Querschnitt der Wohnkammer die schon erwähnte, zugerundet rechteckige Form. Nach aller Wahrscheinlichkeit haben wir auch hier eine Andeutung einer anomalen Wohnkammer vor uns, eine Umbildung wohl im Dienste des Brutgeschäftes. Von einer besonderen Verdickung der Schale habe ich nie Spuren sehen können. Nach allem ist die Ausbildung solcher Schlusswindungen ein klarer Fall planktonischer Reife.

Diese ozeanischen Formen haben dann, eine staunenswerte Leistung, die Flachsee der kontinentalen Becken mit vollem Erfolg kolonisiert. Sie haben dort, wie sich in den Unteren Ceratitenschichten gut verfolgen lässt, es in der ersten Zeit verstanden, völlig ihren alten Gewohnheiten treuzubleiben. Sie blieben Planktonfischer, die sogar ihr Brutgeschäft noch in planktonischen Reifeformen der Schale erledigten. Man denke nur an die ziemlich verschiedenartigen, als *Ceratites flexuosus* beschriebenen Formen, die nichts anderes sein können, als solche Reifeformen der primitiven, durch mehrere stratigraphische Unterabteilungen sich zunächst überhaupt noch ganz planktonisch weiterentwickelnden Ceratitenarten unserer Flachmeere, Reifeformen, die Zuwachslinien und Falten unter die binodose Skulptur einmischen und sie zuletzt dadurch ersetzen. Nur eine Aenderung vollzog sich allgemein als Reaktion auf die geringere Tiefe der Becken. Die Amplitude des Steigens und Fallens musste sich ja im Flachmeer verringern, und mit ihr verringerte sich die Tiefe der Loben des Tauchapparates, mit dem die Ceratiten ihrer planktonischen Beute folgten. Die allmähliche Reduktion dieses in seiner Funktion zurückgehenden Organsystems lässt sich in allmählicher Verflachung der Lobenlinie bei unseren primitiven Nodosen deutlich verfolgen.

Aber die geringe Beckentiefe brachte alle Bewohner dieser Flachmeere leichter in Beziehungen zum Boden. Sie unterlagen dann doch früher oder später den Lockungen des benthonischen oder vielmehr epibenthonischen Lebens. Es wäre auch möglich, dass schon von den primitiven Formen des ersten Abschnittes die stärker skulpierten, wie *C. primitivus* und *pulcher*, diese ersten Abweichungen von der Tracht ihrer im Ozeanplankton schwebenden Ahnen deshalb erworben haben, weil sie sich schon etwas zu epibenthonischen Bodenschwimmern

umbildeten. Die Flachmeere von wechselnder Tiefe hatten natürlich nicht mehr den gleichmässigen, grosszügigen Betrieb der ozeanischen Planktonwirtschaft, so dass es diese Ceratiten unter Umständen wohl vorzogen, sich im Kleinleben nahe dem Grunde ihre Weide zu suchen. (Vielleicht spricht sich in der eigenartigen, sonst immer nur gelegentlich einmal auftretenden Mischung ganz nahe verwandter Arten von glatter bis stark skulptierter Schale gerade auf diesen ältesten Stufen der Entwicklung des ganzen in das Flachmeer übergesiedelten Kolonistenstammes der Ceratiten nur eine aus dem «besoin» sich immer wieder von neuem regelnde Sonderanpassung aus. Es ist das ja ein Vorgang der Schalenvariation, der auch sonst in den verschiedensten Ammonitenverwandtschaften schon beobachtet wurde und vielleicht allgemeiner mit gelegentlicher Anpassung an das Bodenleben in Beziehung zu setzen ist. Wir dürfen dann in dieser vor allem in der wechselnden Tiefe der Thetys so nahe liegenden Veränderung der Umwelt ein morphogenetisches Prinzip von hohem Range erkennen; das zu allen Zeiten seinen Einfluss auf den sonst meist so konservativen Formenbestand der bathijal en Regionen ausgeübt haben wird.)

Jedenfalls war für die eingewanderten Ceratiten durch die tiefgreifende Veränderung ihrer Umwelt ganz allgemein der Anlass gegeben, dass ausgesprochenere Altersformen in Hülle und Fülle entstanden. Ich rechne dazu schon besonders starke Ausbildung von Knoten und Stacheln auf der Schlusswindung (z. B. *C. münsteri*), kurze Flankenrippen (*C. robustus*), einfache Radialrippen (z. B. *C. compressus*), endlich die typischen Nodosenformen mit starken Rippen, die dick anschwellen am Rande der breiten Externseite einer im Querschnitt etwa zylindrischen, dadurch an sich schon druckfesteren Röhre. Schliesslich fehlt auch das den Querschnitt zuletzt günstig verändernde Evolvieren nicht (z. B. *C. enodis* und *evolutus*).

Es ist nun überaus seltsam, dass aus dieser sich mehr oder weniger zweckmässig dem Bodenleben anpassenden, zum Teil auch sicher schon vor Eintritt der eigentlichen benthonischen (Geschlechts-) Reife sich entwickelnden bunten Wirrsal solcher Altersformen sich gegen das Ende des ganzen Prozesses in einem Teil der ganzen Ceratitenbevölkerung eine Umkehr zum planktonischen Formentypus der ferneren Ahnen vollzieht. Wir sehen, mitten zwischen ganz extremen Formen der benthonisch adaptierten Nodosen im engeren Sinne, sich, anfangs noch plump (*C. levalloisi*), später immer eleganter scheibenförmig mit schmalem, zweikantigem Exterteil (*C. dorsoplanus*) an dessen Stelle zuletzt nur ein stumpfer Kiel verbleibt (*C. semipartitus*), ein neues Geschlecht flinker Schwimmer herauslösen mit einem vergleichsweise reichen Lobenapparat. Ihre Berippung kehrt ebenfalls, soweit sie zu sehen ist, zu dem zarteren, binodos angelegten Typus der ozeanischen Ahnen zurück, und man kann sich des Gedankens kaum erwehren, dass diese schnell sich entwickelnde letzte Blüte des Geschlechtes auch zum planktonischen Schweben und aus der dämmernden Tiefe der Bodengewässer zum Lichte der Sonne zurückgekehrt ist. Es war jedenfalls zu ihrem Heile, dass es sie nach

oben riss, denn ihre gleichzeitigen plumpen und grobrüppigen, augenscheinlich benthonisch verbleibenden Vetter, die man zunächst in denselben Schichten noch antrifft, verlieren sich bald und sind sicher vor ihnen erloschen. Sie selbst haben bis an das Ende des Muschelkalkmeeres, solange es ihnen noch normale Bedingungen bot, nicht nur ausgehalten, sondern sogar die Kraft gehabt, sich zu ungewöhnlich stattlichen Terminalformen zu entfalten. Interessant ist, zu sehen, wie sich ganz allmählich auf den Wohnkammern mit der Rückbildung zur planktonischen, schwimmenden Lebensweise auf der Scheibe die nun nicht mehr benötigte, für die schnellere Bewegung wohl sogar hinderliche grobe, druckfeste Berippung der benthonischen Reifeform (wie eine Art Dünung der Wellen der morphologischen Entwicklung) wieder verliert. Eine ganz ungezwungene Erklärung für diese letzten, so auffallenden Schicksale des Ceratitenstammes in unserem Muschelkalk würde natürlich eine letzte langsame Vertiefung dieser Meere bieten, die so stark wäre, dass sie den benthonischen Formen zum Verderben würde (?).

Das ganze, in der Geschichte der lebenden Wesen bis jetzt beispiellose Bild eines langwierigen Kampfes einer zähen Kolonistenschaar gegen widrige, einengende Verhältnisse des neuen Lebensraumes findet noch ein Schlusskapitel. Das Ende der Lettenkohlenzeit brachte in der Epoche des Grenzdolomites nocheinmal eine wirkliche Meeresflut mit einer ziemlich reichen Lebewelt. Unter ihren Resten fand sich auch einmal ein Ceratit, ein Epigone von geringen Massen, *C. Schmidt*. Seine inneren Windungen zeigen die flache Gestalt der flinken Schwimmer. Ganz unvermittelt tritt an ihre Stelle eine im Querschnitt fast kreisrunde Röhre mit binodoser Berippung und hohen, pyramidenförmigen, dornig endenden Knoten. Augenscheinlich ebenfalls eine benthonische Reifeform, aber ohne Anlehnung an die letzten, ihr zeitlich zunächst benachbarten Ceratiten des späteren Muschelkalkes. Viel näher steht sie den ersten Umbildungen, die wir bei den primitiven Ceratiten unseres germanischen Muschelkalkes als eine Art tastendes Vorstadium der späteren, zweckmässigeren Reifeformen sich einstellen sehen. Ich glaube daher nicht, dass *C. schmidt* mit den letzten Ceratiten des germanischen Muschelkalkes genetisch allzu enge verbunden ist. Eher war er wohl ein neuer Kolonist, vielleicht sogar aus dem Weltmeer, der, binodos veranlagt, wie die ganze Sippe, diese Anlage ganz so für benthonisches Dasein umformte, wie die frühen, primitiven Nodosen, nur wohl unter dem Drucke besonders ungünstiger Verhältnisse, in die er verschlagen war, besonders unvermittelt und in der Durchführung wenig ausgeglichen.

Kehren wir nun nocheinmal zu den Ceratiten von Olesa zurück. Es lohnt sich, sie mit dem reichen, fast kaleidoskopisch wechselnden Bilde der Nodosen des germanischen Langobard nocheinmal zu vergleichen, aber nicht, um dem Trugbild einer nahen Verwandtschaft zwischen ihnen und der einen oder anderen germanischen Form nachzuspüren. Wir wollen nur nach Analogie noch weitere Aufschlüs-

se suchen über ihre Formen im Verhältnis zu den rein pelagischen Verwandten derselben Zeitspanne in den benachbarten Meeresräumen.

Das durch den steten Vergleich geschärfte Auge wird nun aufmerksam auch kleine Wandlungen bemerken, die im Habitus der Formen auftauchen. Berippung und Beknotung werden (übrigens auch bei *C. trinodosus*) deutlich etwas gröber und entschiedener. Man muss argwöhnen, dass auch hier sich schon Beziehungen zum Benthos anbahnen, etwa bei den Bewohnern von Küstenmeeren, die beim Abtauchen den Boden regelmässiger erreichten. Dass im Alter solche Beziehungen dann ziemlich plötzlich sehr kräftig gewirkt haben müssen, zeigt uns die "Art" des *C. evoluto-spinosus*. Eine ganz normale, eigentlich mehr nach dem Modell der ersten Altersformen des germanische Muschelkalkes sehr energisch ausmodellerte und auch kräftig evolvierende benthonischen Reifeform. Den Uebergang zu ihr bilden die kräftigen einfachen Rippen, die z. B. Fig. 3 der Abbildungen TORNQVIST's deutlich zeigt und die bei anderen Exemplaren der Art in seinen Aufsammlungen, die mir vorliegen, besonders kräftig hervortreten.

Die Ceratiten von Olesa bieten uns also einen Einblick in das erste Werden der interessanten benthonischen Umbildungen, die bei ihren späteren germanischen Flachsee-Verwandten eine so grosse Entfaltung zeigen. Die Umgestaltung erfolgt hier, wohl unter besonderem Zwange, vergleichsweise schnell zu einem stark ausgeprägten Typus benthonischer Reife, der zu den rein planktonischen Reifeformen der bathyalen Verwandten und des deren Ausbildung noch festhalten den *C. antecedens* und der primitiven Nodosen in einen besonders auffallenden Gegensatz tritt. Die Ceratiten von Olesa wichen also von der Art des germanischen Anis in der Altersform noch deutlicher ab, als in anderen, oben besprochenen Unterscheidungsmerkmalen. Die Loben, augenscheinlich ein besonders konservatives Element in der Ausbildung des Ammonitenkörpers, und darum in der Systematik so wertvoll, haben bei den Formen von Olesa (die Darstellung in Fig. 2 bei TORNQVIST giebt leider ein völlig falsches Bild) noch bis fast zuletzt, wie vor allem das in unserer Fig. 1 b dargestellte Stück zeigt, den Typus der bathyalen mit tiefem, schmalem L I festgehalten. Erst ganz zuletzt sieht man am Original zu Fig. 4 TORNQVIST's den L I sich wenigstens etwas analog den Nodosen verbreitern und verflachen, wie oben schon kurz bemerkt wurde (Fig. 1, a).

Es ist wohl paläogeographisch von einem gewissen Wert, dass wir hier, doch wohl im Eingangsgebiet des spanischen Beckens, den ersten bisher bekannten, gleich sehr entschieden fortschreitenden Versuch einer Anpassung an die Bodennähe der Flachsee bei den Ceratiten vor uns sehen, viel früher, als die allgemeine Kolonisation des germanischen Beckens durch verwandte Formen, die vor allem erst sehr viel später, gegen Ende der Unteren Ceratitenschichten, sich bis zu den entsprechenden Umstellungen der Formen durchgearbeitet haben. Wie im spanischen Becken der Prozess weiter verlaufen ist, stellt jetzt, nachdem ganz sicher das Dasein von Ceratiten ziemlich hoch im

Langobard erweisen ist, eine besonders interessante Frage dar, für deren Lösung das nötige Fossilmaterial sich hoffentlich an günstiger Stelle noch finden wird.

Die unvermittelte, besonders energische Art der Umbildung bei der spanischen Form des Anis stand voraussichtlich damit im Zusammenhange, dass im spanischen Becken, wie man mehrfach in der Entwicklung und Verteilung der marinen Faunenelemente erkennen kann, die Meeresfüllung viel ausgesprocheneneren Flachwassercharakter besessen hat als im germanischen Muschelkalke geherrscht haben muss, weil ohne sie die Entwicklung der Ceratiten nicht zu denken ist, und nahm leichter und öfter auf weite Strecken bis zum Eintreten brackischen Charakters noch weiter ab.

Es wäre möglich, dass sich einmal ergibt, dass die spärlichen jüngeren Ceratiten des spanischen Langobard sich ganz unabhängig von der Ausbildung der germanischen Formenfülle entwickelt haben, so dass wir von dem Ceratiten von Espejeras eine Beziehung zu bestimmten benthonischen oder gar den späteren rückfällig planktonischen Formen der germanischen Meere gar nicht erwarten dürfen.

Die vorliegende Studie ist, wie ich eingangs ausdrücklich bemerkt habe, nur ein Versuch. Ich unternahm es, die reiche, aber fast chaotisch erscheinende Formenfülle der in die Flachsee übergegangenen Ceratiten morphogenetisch zu analysieren, im Hinblick auf Ansichten über Organisation und Leben der Ammoniten, die ich schon früher vertreten habe, und die ich durch die neue Anwendung auf dieses spezielle Gebiet tatsächlich ganz annehmbar bestätigt gefunden habe. Es ist ganz selbstverständlich, dass eine allgemeine Durchführung ähnlicher Untersuchungen in noch anderen geeigneten Ammonitengruppen meine jetzigen Deutungen nicht nur in mehr als einem Falle erweitern sondern auch vielfach berichtigen wird. Aber gerade die Durchführung in einem so sauber abgeschlossenen Sondergebiet, wie den germanischen Ceratiten, hat mich in der Ansicht bestärkt, dass ich mich in den Hauptsachen dessen, was in meinen Thesen an Neuem enthalten ist, auf dem rechten Wege befinde.

## R E S U M

El bell descobriment que feu el Sr. BOFILL i POCH a l'estació d'Olesa d'una capa amb Ceratites, ha sofert molts dubtes pertocant a la seva edat precisa, per causa d'una tectònica difícil. Vist el veinatge immediat de les capes amb *Mentzelia mentzeli*, els Srs. BOFILL i ALMERA, i més tard VILASECA han classificat els Ceratites dins l'Anisià, completament d'acord amb MOJSSISOVICHS qui compara una de les formes amb el *Ceratites antecedens* de l'Anisià germànic. Mr. A. TORNSQUIST les descrigué novament l'any 1916. (14). I relaciona les tres espècies que descriu: els *Ceratites occidentalis*, *fluxuosiformis* i *evoluto-spinosus* amb les formes del "Nodosenkalk" inferior dels alemanys, part del Langobardià de facies batial, i que sobrepassa més de 100 m. l'horitzó "Pelsonià" amb *Mentzelia mentzeli* i *Ceratites binodosus* i *antecedens*.

Certament, comparant-los meticulosament amb els Ceratites anisies hom hi constata relacions molt íntimes. Idèntica forma general molt comprimida, igual desenrotllament elegant de les costelles i dels tubèrculs, i ço que és més interessant, idèntic llombrícol graonat, desconegut en la llarga sèrie de Nodosos del Langobardià alemany. Es ben cert que hi han també moltes diferències importants, sobretot una aresta mitjana visible només sobre les mostres tretes de la ganga, tal com s'ha trobat més d'una vegada en els Ceratites batials de la regió mediterrània. El primer que la constata fou Mn. BATALLER. TORNSQUIST la havia vista sobre el seu *Ceratites evoluto-spinosus*, però la creia artificial, resultat d'una compressió de la conquilla.

Davant d'aquestes diferències estratigràfiques i morfològiques no hi ha més relacions serioses entre els Ceratites d'Olesa i els Nodosos del Langobardià alemany. La descripció de totes les formes trobades, promesa pel Prof. Mn. BATALLER, donarà tots els detalls sobre el desenrotllament de la interessant fauna d'Olesa. Mentrestant, vista la gran analogia amb el grup tan variable de l'*antecedens* alemany, jo reuneixo totes les formes que coneix de la capa, dins una sola espècie d'una variabilitat anàloga.

Falta parlar d'una altra diferència importantíssima entre ambdós grups. El *Ceratites antecedens*, com els *binodosus*, etc., de facies batial, no posseeix en la seva maturitat més que formes francament *planctòniques*, talment com els Ceratites primitius del Langobardià alemany.

Restant nedadors planctònics, han conservat el tipus discoidal de llur conquilla, però perderen la decoració binodosa. Llur cambra d'habitació s'ha tornat llisa i ornada amb una estriació paral·lela a l'emboadura. El mateix tipus que es coneix ja de temps en les *Oppelia*, trobades en el Portlandià de Solnhofen amb petites a l'interior de llur cambra d'habitació.

El Ceratites d'Olesa, probablement el primer que fins ara ha estat trobat en l'Anisià, desenrotlla ja una verdadera *forma de maturitat bentònica*, adaptada a la vida epibentònica sobre el fons de la mar tan poc fonda on l'havia transportat el seu destí. Es justament en els Nodosos d'Alemanya on es coneixen una profusió de tipus amb costelles sencilles i nusos grollers, que hom ha pres després de Philippi ( ) per formes de maturitat. Aquests són aquells que, condemnats a abandonar en un moment donat la vida pelàgica eren forçats a acomodar-se al règim epibentònic. En els Nodosos de la fossa germànica hom pot seguir a pler aquest procés de transformació que comença com anant a les palpentes, amb mesures diferents, per més que totes ja fan veure el blanc darrer. Més tard es desenrotlla un tipus definitiu. No es veu gairebé l'esculptura binodosa més en els exemplars més joves. Vers la maturitat és reemplaçada per costelles sencilles i forts, proveïts de nusos bastant grollers, que són, però, defensa suficient contra la pressió hidràulica de les regions més fondes, i potser contra els possibles atacs dels grans rapaços del fons del mar.

També en els Ceratites d'Olesa l'espècie *evoluto-spinosus*, fora d'un reforçament de tota la seva closea — en el Langobardià alemany no hi cap resta de la conquilla per poder-hi constatar un espessiment qual-sevol —, es presenta amb un tipus de maturitat bentònica. Costelles fortes una mica corbades cap endavant, acabades en dues rengleres de nusos, uns sobre els costats, i els altres en forma d'espines curtes i sòlides orlant l'aplanament extern bastant ample per cert, la mitjana del qual s'eleva en forma de carena ben marcada, que es perd vora l'emboadura. Veus aquí un tipus de maturitat bentònica ben netament manifestat, mes ben diferent del model definitiu dels Nodosos, tipus que s'acosta més aviat a les formes intermediàries, com són el *C. spinosus* al qual Tornquist ha pres la meitat del nom de la seva espècie. Aparentment, hom pot veure-hi un tipus d'adaptació una mica precipitada degut al canvi sobtat i immediat de l'ambient. Els Ceratites colonistes debien aprofitar-se'n millor d'aquestes condicions. Fou ben diferent el desenrotllament en els Nodosos del Langobardià germànic que conservaren durant força temps un veritable tipus plantònic de maturitat i no passaren més que per molts models intermediaris al tipus bentònic definitiu del *C. nodosus* s. s. Probablement les mars dels

Muschelkalk alemany eren prou fondes per permetre als cefalòpods d'origen planetònic un desenrotllament tant tardà.

Es ben estrany que a les acaballes del període Langobardià una part dels *Ceratites* torna a retrocedir a una adaptació bentònica. En lloc dels vers *Nodosos* de compostura quadrada, de costelles i nusos bastant grollers es retorna a les conquilles cada cop més disciformes arribant a perdre fins i tot la darrera costella sobre la cambra d'habitació. Les formes joves porten costelles fines de tipus binodós, s'acosten novament a les formes francament batials de l'Anisià i del Langobardià inferior. Hom no coneix encara les veritables circumstàncies que afavoreixen el retorn d'aquests ammonites al règim planetònic i que fessin desaparèixer ensems gairebé per tot arreu la forma bentònica tan ben adaptada del *C. nodosus* s. s. Gairebé no hi ha capítol més interessant en tota la paleontologia que aquest desenrotllament successiu de les diferents poblacions de *Ceratites* del Langobardià germànics colons durs i tenaços, infatigables dins un ambient cada cop més difícil i menaçador. El mateix desenrotllament fou una mica tràgic, i després d'una victòria completa, i un feliç retorn a la vida dels nedadors després dels avantpassats devia acabar amb la peripècia de la mar langobardiana dins el règim cada cop més terrestre de Keuper. Les conques salobres de l'època cordevoliana, de la Lettenkohle, ja no eren més favorables als *Ceratites*. Un sol d'entre ells es retroba en la capa terminal de la formació, la Dolomia limitrofe: forma bastant petita i sense relacions clares amb els grans predecessors. No cal dir que devia tornar a caure en una adaptació bentònica, molt especial però, i no gaire sortada. Deixalla raquífica d'un passat més feliç i ric.

---

## ZITIERTE SCHRIFTEN

1. BOFILL Y POCH, 1893. Descubrimientos paleontológicos en el Trias etz. Bol. Akad. Cienc. y Artes, de Barcelona.
2. idem 1898. Sur le Trias à Cératites et sur le Garumnien de la gare d'Olesa, Barcelona. Bull. Soc. Géol. France, 3 Sér. XXVI.
3. FRAAS, O. u. E. 1886. Aus dem Süden. Stuttgart.
4. MOJSISOVICS, E. v. 1882. Die Cephalopoden d. mediterranen Triasprovinz. Abh. K. K. Geol. Reichsanst. X.
5. PHILIPPI, E. 1901. Die Ceratiten d. ob. deutsch. Muschelkalkes. Paläontologische Abh. N. F. IV, 4.
6. RIEDEL, A. 1916. Beitr. z. Paläont. u. Stratigr. d. Ceratiten d. deutsch. ob. Muschelkalkes. Jahrb. Preuss. Geol. L. A. XXXVII.
7. SCHMIDT, H. 1930. Ueber d. Bewegungsweise der Schalencephalopoden. Palaeontol. Zeitschr. 12, <sup>3</sup>/<sub>4</sub>.
8. SCHMIDT, MART. 1907. Das Wellengebirge d. Geg. v. Freudenstadt. Mitt. Geol. Abt. Württ. Stat. Landesamts, 3.
9. idem 1907. Ceratites antecedens u. d. Abstamm. d. Nodosen. Centralb. f. Min. etz. Jahrg. 1907.
10. idem 1925. Ammonitenstudien. Fortschr. d. Geol. u. Paläont. 10.
11. idem 1928. Aptychen von Lytoc. cornu copiae Y. a. B. N. Jahrb. f. Min. etz. Beil.-B. LXI, Abt. B.
12. idem 1931. Weitere Studien i. d. iberisch-balear. Trias. Sitzungsber. Preuss. Akad. d. Wiss. Pys. math. Klasse 1931, XXXII.
13. STOLLEY, E. 1916. Ueber einige Ceratiten des deutschen Muschelkalkes. Jahrb. Preuss. Geol. L. A. XXXVII.
14. TORNUST, A. 1916. Die nodosen Ceratiten v. Olesa in Katalonien. Sitzungsber. Kais. Ak. d. Wiss. Wien, Math. nat. Kl. I, 125, 3/4.
15. VILASECA, S. 1920. Contrib. al Estud. d. Terrenys Trias. de la Prov. de Tarragona, Publ. Junta de Cienc. Nat. de Barcelona, VIII.