

EXPERIENTIA

Vol. XI - Fasc. 10

Pag. 373-416

15. X. 1955

Rezente und fossile Lebensspuren, ihre Deutung und geologische Auswertung

Von W. HÄNTZSCHEL¹, Hamburg

In den Sedimentgesteinen mariner wie terrestrischer Lebensräume finden sich oft in grosser Zahl die Fossilien, mit deren Hilfe die Paläontologie das Leben der Vorzeit erforscht. Zumeist sind es nur die Hartteile der Organismen, die erhaltenfähig und überliefert sind. Doch ermöglichen innerhalb gewisser Grenzen diese «Körperfossilien» bei günstiger Erhaltung eine direkte morphologische Untersuchung und damit eine Feststellung ihrer systematischen Zugehörigkeit. Bei zeitlich lückenlos einander folgenden Formen lassen sich phylogenetische Beziehungen ermitteln. Oft ist auch eine Rekonstruktion der ökologischen Verhältnisse des ehemaligen Biotops möglich, besonders dann, wenn fossile Biozönosen und nicht nur Thanatozönosen vorliegen und wenn außerdem aus petrographischen Kennzeichen und der geologischen Gesamtsituation des fossilführenden Sediments auf den Ablagerungsraum geschlossen werden kann. So bildet das Studium dieser Körperfossilien den Hauptinhalt der paläontologischen Forschung.

Neben diesen steht eine andere grosse Gruppe, die als *Spurenfossilien* oder mit ABEL² als *Lebensspuren* bezeichnet wird, deren Untersuchung aber aus mancherlei Gründen vernachlässigt worden ist. Man versteht hierunter alle jene Zeugen tierischen Lebens, die uns als Kriechspuren, Lauffährten, Wohnbauten, Grabgänge, Freßspuren und dergleichen entgegentreten. SEILACHER³ definierte als Lebensspuren «alle Formen, die einem unbelebten Substrat durch die Tätigkeit lebender Organismen aufgeprägt sind und weder mit dem Körper des Organismus verwachsen, noch beim Ortswechsel aktiv mitgeführt werden». Neuerdings schlug HAAS (1954) die folgende, wesentlich knappere Fassung vor: «Lebensspuren sind von Lebewesen hinterlassene Gebilde oder Merkmale.»

Für diesen Forschungszweig hat sich, soweit er rezente Tiere betrifft, die Bezeichnung *Ichnologie* bzw.

Neoichnologie eingebürgert; ihr entspricht für die fossilen Lebensspuren der Terminus *Paläo-Ichnologie* oder in kürzerer, sprachlich auch zulässiger Form *Palichnologie*. Bei Spurenfossilien, die zum Teil wegen allzu schlechter Erhaltung oder aus anderen Gründen schwer deutbar sind, ist die unverbindliche Bezeichnung «Problematikum» üblich geworden; doch werden auch in ihrer systematischen Stellung unklare Körperfossilien vielfach so bezeichnet. Als solche Problematika sind sie in den paläontologischen Sammlungen ein etwas unbequemes Material und bildeten früher, wenngleich zu Unrecht, eine Art Rumpelkammer im grossen Reich der Fossilien. So ist verständlich, dass die Lebensspuren, besonders in den Zeiten überwiegend morphologisch-systematischer Forschungsrichtung, in der Paläontologie kein Daseinsrecht hatten und weitgehend vernachlässigt blieben. Das zeigt sich rein äusserlich im Fehlen eines entsprechenden Kapitels in den Paläontologie-Lehrbüchern. Von seiten der Neo-Zoologie, die ja aus stofflichen Gründen mit der Paläontologie in enger Beziehung steht oder wenigstens stehen sollte, war nur wenig Hilfe bei der Bearbeitung und Deutung fossiler Lebensspuren zu erwarten, da diese Dinge abseits der eigentlichen Arbeits- und Interessenbereiche der Neozoologie liegen, soweit diese nicht in ökologischer Richtung forscht. Seitdem sich die Geologie aber in den letzten Jahrzehnten verstärkt der Meeresgeologie und dem auch für praktische Ziele, wie die Erdölprospektion, unerlässlichen Studium der Sedimentgesteine zuwendete, traten die Lebensspuren wieder mehr in das Blickfeld des Geologen, Sedimentologen und Paläontologen. Zweifelsohne ist die Bedeutung der Spurenfossilien geringer als die der Körperfossilien, aus denen wir unsere Kenntnisse vorzeitlicher Faunen, phylogenetischer Zusammenhänge und dergleichen schöpfen, aber besonders für paläogeographische und palökologische Fragen kann das Studium der Lebensspuren recht ertragreich sein, wie im einzelnen noch darzulegen sein wird.

Wie in der allgemeinen Geologie und allgemeinen Paläontologie sich das aktualistische Forschungsprinzip, also der Vergleich mit Vorgängen und Erscheinungen der Gegenwart, bewährt hat, wenn es nicht ausschliesslich und kritiklos angewendet wurde, so gilt das in gleichem Maße für die Palichnologie. Ohne ein gründliches Studium der *Lebensspuren rezenter Formen* kann palichnologische Forschung niemals er-

¹ Geologisches Staatsinstitut Hamburg.

² O. ABEL, *Vorzeitliche Lebensspuren* (G. FISCHER, Jena 1935). — W. HÄNTZSCHEL, *Die Lebensspur Ophiomorpha LUNDGREN im Miozän bei Hamburg, ihre weltweite Verbreitung und Synonymie*, Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg 21, 142 (1952), Taf. 13-14; *Lebensspuren als Kennzeichen des Sedimentationsraumes*, Geol. Rdsch. 43, (1955).

³ A. SEILACHER, *Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. II. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia)*, Neues Jb. Geol. Paläont., Abh. 96, 421 (1953); Taf. 1; 98, 87 (1953), Taf. 7-13; *Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren*, Z. dtsch. geol. Ges. 105, 214 (1954), Taf. 7-8.

folgbringend betrieben werden. Es ist unerlässlich, vergleichende Untersuchungen an lebenden Objekten in der Natur und in Experimenten im Institut vorzunehmen, wenn eine palichnologische Untersuchung eine



Abb. 1. *Asterias*-Kriechspur im Sandwatt am Nordstrand bei Wilhelmshaven nahe der Niedrigwasserlinie. Am oberen und unteren Bildrand sind Trichter und Kothäufchen von *Arenicola* erkennbar.
Maßstab = 15 cm. Verfasser phot. 1935.

tragfähige Grundlage haben soll. Da nun aber, wie erwähnt, seitens der Neozoologie dafür keine wesentlichen Vorarbeiten vorliegen, muss der Geologe und Paläontologe selbst diese Forschungen betreiben, und er wird sie um so besser lenken und auswerten können, als er die Dinge im Gesichtswinkel seiner Wissenschaft sieht und seine Fragestellung speziell auf das Erdgeschichtliche gerichtet ist. Das bedeutet nicht, dass er dabei der Mithilfe eines Zoologen, etwa eines in der marinischen Ökologie erfahrenen, ganz entraten könnte oder sollte, aber der Geologe trägt doch seine eigenen, von den neoökologischen abweichenden oder sie ergänzenden Fragen an die Natur heran. So wurden, um ein fast schon klassisch zu nennendes Beispiel zu geben, um 1925–1930 von RICHTER¹ (Frankfurt am Main) im Wattenmeer der deutschen Nordseeküste neben anderen aktuogeologischen Studien auch Lebensspurenbeobachtungen an verschiedenen Gattungen der Vermes angestellt, die sich später als ungemein ertragreich für die Deutung und geologische Auswertung entsprechender fossiler Formen erwiesen. Zahlreiche Arbeiten, die ein überaus reiches Beobachtungsmaterial sammelten, entstammen der von RICH-

TER 1928 gegründeten Forschungsanstalt für Meeresgeologie und Meeresspaläontologie «Senckenberg» in Wilhelmshaven, und die Erforschung der Lebensspuren der Watten- und Nordseefauna überhaupt ist eine der mannigfachen, neuartigen Aufgaben dieses Instituts (Abb. 1 und 2). So sehr unsere Kenntnisse rezenter Lebensspuren auch in den letzten Jahrzehnten vermehrt wurden, so dürftig sind sie jedoch noch im Hinblick auf das Ganze. Gross ist die schwer in ein System zu bringende Mannigfaltigkeit und Vielfalt der Formen, und fast unzugängig sind noch manche Lebensräume, wie die abyssischen Tiefen der Weltmeere, in deren Sedimenten auch Lebensspuren aufgezeichnet sind. So werden gerade aus der aktualistischen Betrachtung heraus die sehr beträchtlichen Schwierigkeiten sichtbar, die sich der Deutung fossiler Fährten, Grabgänge, Bauten und dergleichen entgegenstellen und deren sich die Palichnologie stets bewusst sein muss.

Was lehren nun die Beobachtungen rezenter Lebensspuren mariner Wirbelloser im einzelnen für die Beurteilung fossiler? Überraschend ist die *Vielfalt* jener Formen schon bei einer einzigen Tierart, wenn wir etwa das Amphipod *Corophium*, den durchaus nicht immer nur Schlick bewohnenden «Schlickkrebs», herausgreifen. Je nach seiner Lebensäußerung, Kriechen, Graben, Fressen, sind die im Sediment hinterlassenen und durchaus erhaltungsfähigen Lebensspuren so verschiedenartig, wie man sie mannigfaltiger kaum er-

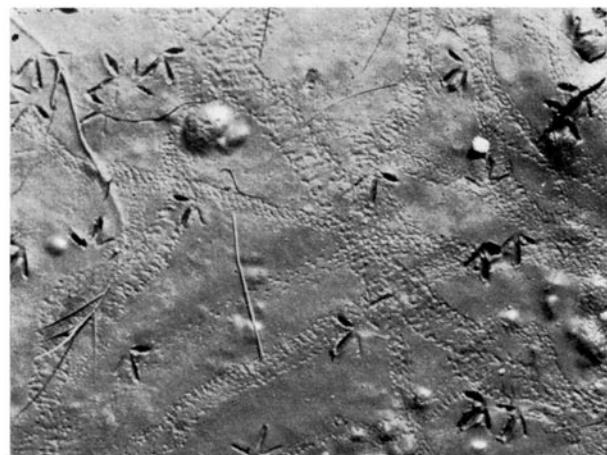
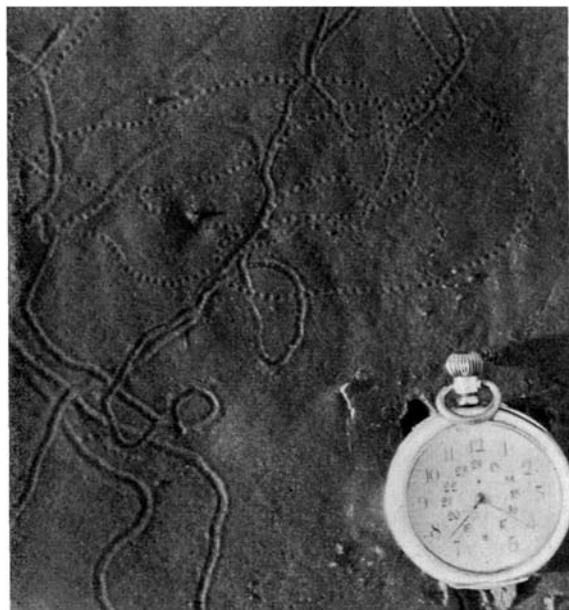


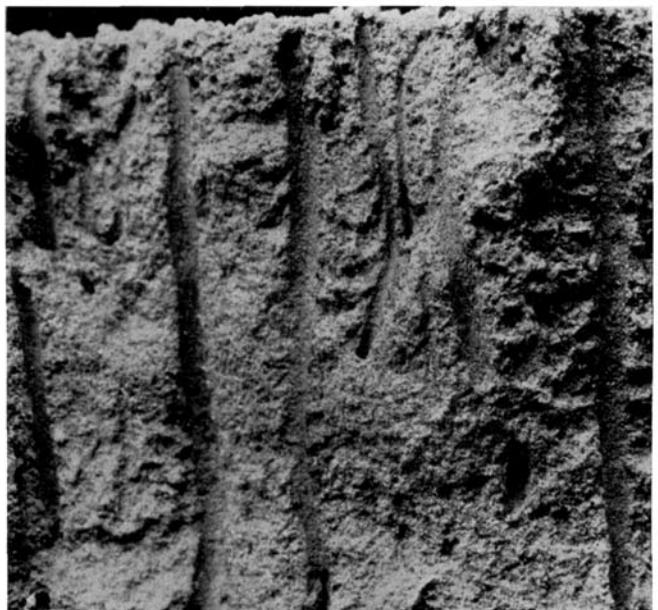
Abb. 2. Strandkrabben- und Vogelfährten auf stark tonigem Schlick.
Watt der südlichen Jadebucht, Bereich der Hochwasserlinie.
Verfasser phot. 1934.

warten kann (Abb. 3). Was hier für die Art gilt, trifft in gleichem Maße für höhere taxonomische Einheiten zu, wie etwa das Beispiel der Zweischaler lehrt. Trotz ihrer geringen Vagilität sind ihre in Lebensspuren sichtbaren Lebensäußerungen so mannigfaltig, dass fast das ganze, 1953 von SEILACHER vorgeschlagene «System» der Lebensspuren (Abb. 10) daran aufgezeigt werden kann: *Cardium* hinterlässt im Wattensediment oft

¹ R. RICHTER, Flachseebeobachtungen zur Geologie und Paläontologie, VII–XI und XII–XIV. – Senckenbergiana 6, 119 (1921); 8, 200 (1926); Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Überblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. Paläontol. Z. 9, 193 (1928).



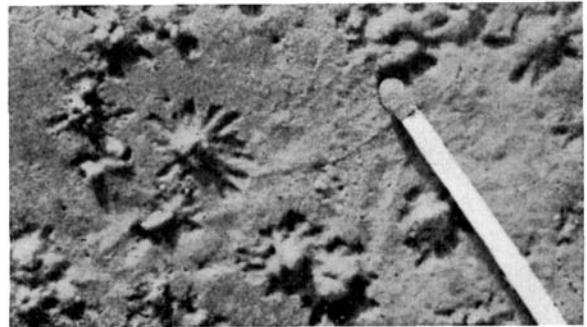
3a



3b



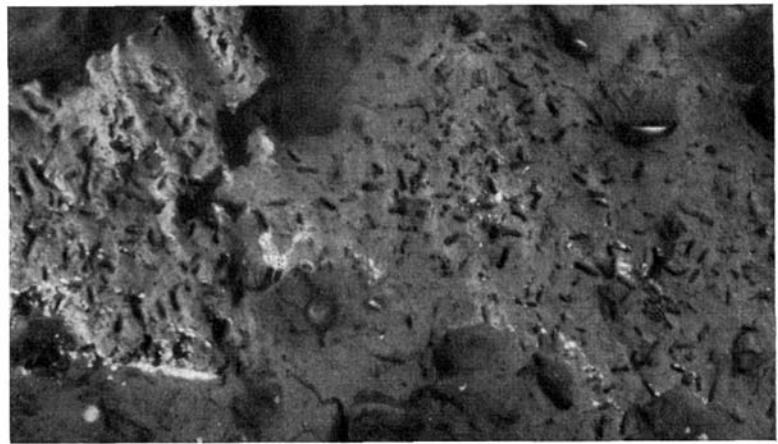
3c



3d



3e



3f

Abb. 3. Lebenssspuren des Schlickkrebses *Corophium* auf den Watten der Jadebucht. a glatte und perlchnurartige Kriechspuren; b Grabgänge in Form einfacher Schächte; c Nahaufnahme einer Perlspur; d sternförmige Fraßspuren; e U-förmiger Grabgang; f Scheitelbögen der U-Bauten, durch Abtragung entstanden. – Photos F. TRUSHEIM, A. SCHWARZ und Verfasser, 1929, 1930 und 1938.

kurze, doch bezeichnende «Kriechspuren»; *Scrobicula-*

sternförmige «Weidespuren»; *Teredo* bohrt im Holz Gebilde, die als «Fressbauten» zu bezeichnen sind;

Bohrmuscheln, wie *Pholas*, stecken in einem «Wohnbau», und dicht an der Oberfläche siedelnde Muscheln, wie *Cardium* oder *Macoma*, hinterlassen im Sediment mandelförmige «Ruhespuren».

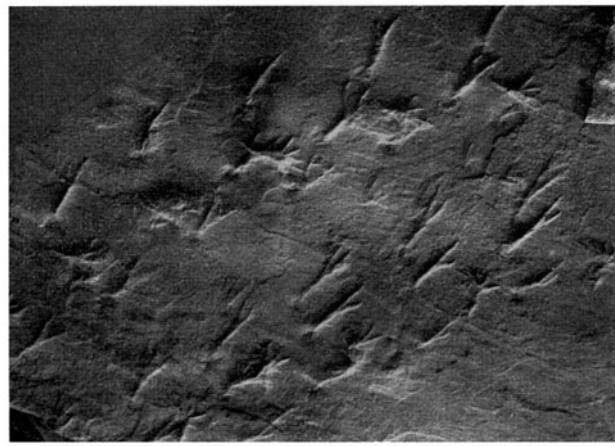


Abb. 4. *Paramphibius* WILLARD. Oberdevon von Pennsylvanien, USA. WILLARD führte die Fährte auf eine hypothetische Amphitienordnung Ichthyopoda zurück; sie wurde jedoch, wie *Limulus*-Vergleichsbeobachtungen erwiesen, von Xiphosuren erzeugt. Neben den zweiteiligen Abdrücken der Gehfüße sind die kleinen, an mehrzehige Wirbeltierfußspuren erinnernden Abdrücke des Flabellums erkennbar. — Photo K. E. CASTER, Cincinnati, USA.

Anderseits ist neben dieser Heteromorphie auch eine oft überraschende *Formübereinstimmung* von Lebensspuren *ganz verschiedener Urheber* feststellbar. Für sehr einfache Formen, wie ungegliederte glatte Rinnen, ist das verständlich, da ja die verschiedenartigsten Vermes, Gastropoda, Crustacea oder andere Tiergruppen sie erzeugen können. Aber auch besondere Formen, wie beispielsweise Perlkettenfährten, werden in verschiedenen Lebensräumen und von Tieren völlig verschiedener systematischer Zugehörigkeit erzeugt: vom Amphipod *Corophium* im Wattengebiet, vom Annelid *Hirudo* in fluviatil-brackischen Schlammern, von Kleinschnecken in terrestrischen Sanden und schliesslich, nach Unterwasserphotos zu schliessen, von unbekannten Tieren auf dem Boden der Tiefsee. Es wäre ein leichtes, die Zahl der Beispiele für derartige «Konvergenzen» zu vermehren. Nur eines sei noch genannt, weil es die Schwierigkeiten der palichnologischen Forschung recht eindringlich vor Augen führt: Arthropodenspuren, und zwar die Schreitfährten von *Limulus*, ähneln oft so weitgehend solchen mehrzehiger kleiner Vertebraten, dass entsprechende fossile Fährten wiederholt falsch gedeutet worden sind (Abb. 4). Erst nach vielen Jahrzehnten wurden auf Grund sorgsamer Beobachtungen an rezenten Limuli diese für paläogeographische oder palökologische Schlüsse zum Teil folgeschweren Bestimmungsfehler erkannt und berichtigt.

Es ergibt sich aus den neoichnologischen Studien mit aller Klarheit die Tatsache, dass es nur wenige Lebens-

spuren gibt, aus deren Form allein mit einiger Sicherheit auf die systematische Stellung des Urhebers zu schliessen wäre: bei dreigeteilten bandförmigen Kriechspuren und Weidespuren auf Gastropoda, bei fünfstrahligen, früher zumeist als Körperfossilien gedeuteten Ruhespuren auf Asteroidea oder Ophiuroidea, bei eigentümlichen spitzwinkligen «Kratzspuren» an Grabgängen auf Arthropoda und bei bestimmten Schreitfährten mit sehr typischen, an Zehenabdrücke erinnernden Eindrücken auf Limuliden. So sind also einer palichnologischen Untersuchung, sofern sie lediglich eine Beschreibung und Ermittlung des Urhebers zum Ziel hat, von vornherein ziemlich enge Grenzen gezo gen.

Zu alledem kommt hinzu, dass *Art und Zustand des Sediments* (petrographische Zusammensetzung, Wassergehalt, etwaige Wasserbedeckung u.ä.) die Form von Lebensspuren sehr massgebend zu beeinflussen vermögen. Die Fährte des gleichen Tieres wird auf Sand stets anders als auf wässrigem Schlick oder standfestem Ton aussehen. Für die Grabgänge von *Arenicola marina* zeigte sehr anschaulich WELLS, wie stark deren Form vom Sediment abhängig ist. Überdies muss der Paläontologe noch die diagenetischen Umwandlungen im Sediment berücksichtigen und schliesslich, besonders bei Sedimenten in stark verfalteten, tektonisch beanspruchten Gebieten, mit tektonisch verursachter Verformung rechnen, die die Rekonstruktion der ursprünglichen Form erschwert.

So unerlässlich und notwendig die Rezentbeobachtung als Hilfsmittel zur Deutung fossiler Lebensspuren ist, so darf eine weitere Schwierigkeit dabei nicht übersehen werden. Nicht alle Lebensräume sind uns gut zugängig, und allzu einseitig stammt das meiste Beobachtungsmaterial an rezenten Lebensspuren des marinischen Bereiches aus der unmittelbaren *Strand- und Küstenzone*, überwiegend der mittleren Breiten. Erst in neuerer Zeit ist der Tropenstrand stärker mit berücksichtigt worden, von dem bisher nicht viel mehr als reine Gelegenheits- und Zufallsbeobachtungen vorlagen. Für ausgedehnte Beobachtungen in grösseren Meerestiefen fehlt es zur Zeit noch an der geeigneten Technik. Zwar haben uns schon seit Jahren Unterwasserphotos Einblicke in Meeresgebiete gegeben, die der direkten Einsicht verschlossen waren; im ganzen gesehen, sind aber die wenigen bisher vorliegenden Beobachtungen noch unzureichend, räumlich allzu beschränkt und auch oft nur unsicher ausdeutbar, da ja die Urheber nicht unmittelbar ermittelt werden können. In allen bisher auf Lebensspuren untersuchten Lebensräumen überwiegen auch die Beobachtungen der direkt zugänglichen und zumeist auffälligeren Oberflächenspuren. Doch sind, worauf in neuerer Zeit SEILACHER mit Recht nachdrücklich hinweist, fast noch wichtiger die im Innern des Sediments verborgenen «Innenspuren». Sie sind dort in Gestalt verzweigter Grabgänge, Bauten und dergleichen angelegt und

haben eine weit grössere Aussicht, fossil zu werden, als die leicht auslöschen Spuren an der Oberfläche des Sediments.



Abb. 5. *Chondrites*. Grosse Fukoiden aus dem Oberkreideflysch von Tullnerbach bei Wien (Belegstück: Geol. Staatsinstitut Hamburg, Photo W. HÄHNEL, Hamburg). Vgl. Abb. 7.

Zusammenfassend lässt sich also sagen: Die Beobachtung und Untersuchung rezenter Lebensspuren ist unerlässlich für die Deutung und geologische Auswertung fossiler und leistet dabei eine unentbehrliche Hilfe, sie zeigt aber gleichzeitig auch eindringlich die grossen Schwierigkeiten der palichnologischen Forschung. Sie kann nicht dazu verhelfen, den Urheber einer fossilen Fährte, den Erzeuger eines Grabganges oder dergleichen in fossilen Sedimenten eindeutig zu ermitteln. Aber doch hat das Studium der rezenten Formen den Weg zu einer auf das fossile Material übertragbaren Gliederung der Fülle der Lebensspuren gewiesen. Wir sahen, dass sie auf taxonomischem Weg nicht möglich ist, konkret gesprochen, dass man beispielsweise nicht auf Grund einzelner Kennzeichen oder morphologischer Eigenheiten mit Sicherheit stets Wurm- von Gastropoden- oder Arthropodenspuren unterscheiden kann. Schon frühzeitig war erkannt worden, dass morphologische Merkmale allein nicht als Einteilungsprinzip verwendbar sind, dass aber gleiche ökologische Verhältnisse auch bei sehr verschiedenen Tiergruppen zu gleichartigen Lebenspurentypen führen.

Die aufgezeigten Schwierigkeiten und der Mangel an aktualistischen Beobachtungen liess früher *Fehldeutungen fossiler Lebensspuren* in grosser Zahl entstehen und oft lange Jahrzehnte bestehen. Nur ein kleiner Teil dessen, was wir heute in der Paläontologie als Lebensspuren von Tieren rubrizieren, ist seit jeher als solche erkannt worden. Man vertrat z. B. allgemein die Auffassung, dass all jene Gebilde, die als verzweigte

Grabgänge von Millimeter- bis Zentimeterstärke fossile Sedimente in oft so grosser Zahl durchsetzen,

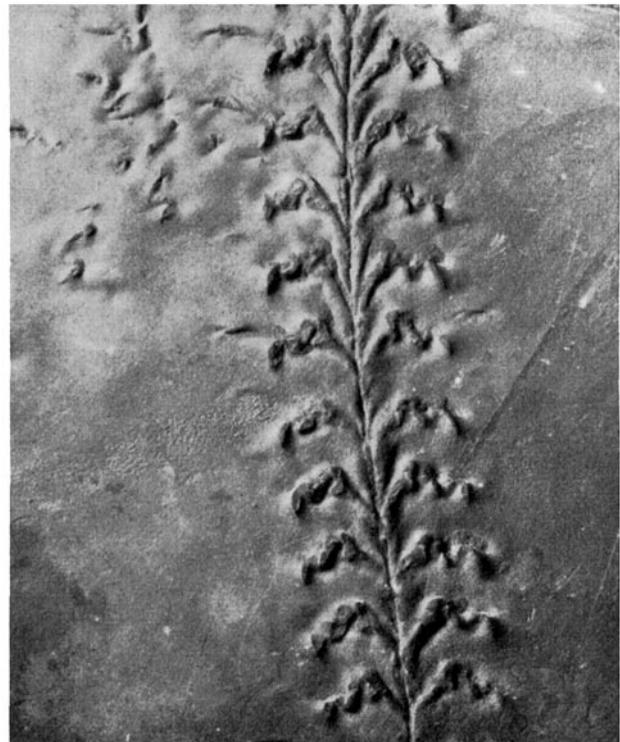


Abb. 6. *Palmichnium* RUD. RICHTER, 1954. Unterdevon-Sandstein von Koblenz (Belegstück: Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main. Photo R. MOLL †). Pflanzenähnliche Fährte eines grossen Arthropoden (vgl. Natur und Volk 84, S. 261–269, Frankfurt am Main 1954).

infolge ihrer Verzweigung nur als verzweigte Organismen, also als Pflanzen, gedeutet werden konnten (Abb. 5–7). Speziell waren es die *Algen*, an die gedacht

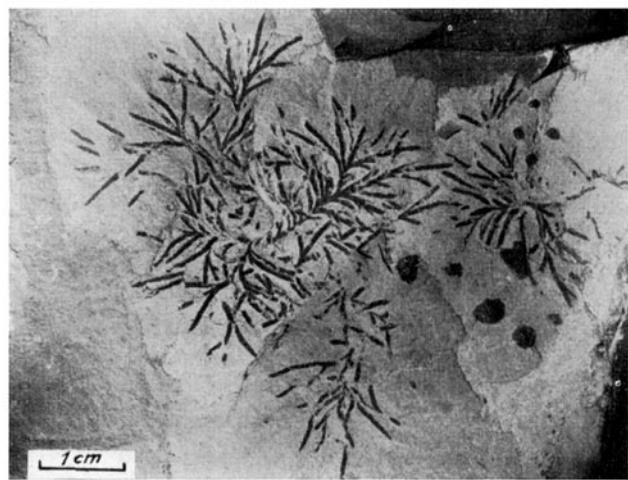


Abb. 7. *Chondrites*. Kleine Fukoiden des Oberkreideflyschs von Kropfsdorf bei St. Veit (Wiener Wald). (Belegstück: Geol. Staatsinstitut Hamburg, Photo W. HÄHNEL, Hamburg.) Diese Formen wie auch die der Abbildung 5 wurden früher als Algen gedeutet; sie stellen aber zweifellos Lebensspuren dar (A. SEILACHER: «Stopfbauten» = regelmässig verzweigte Fressbauten mit terminalem Verzweigungsmerkmal, wahrscheinlich von marinen Vermes stammend).

wurde und deren ganze Formenfülle zu Vergleichen verlockte. So wurden zahlreiche neue Algengattungen, ja sogar Familien aufgestellt, die, wie sich später erwies, nichts mit Thallophyten zu tun haben, sondern nur Lebensspuren umfassen. In der Namengebung kam



Abb. 8. Verzweigte Kriechspur von *Nereis*. Schlicksandwatt am Nordstrand Wilhelmshaven. Das Tier kehrt soeben in der Fährte um, dabei an sich selbst vorbeigleitend. Verfasser phot. 1935.

das zum Ausdruck, indem die Namen rezenter Formen für die fossilen «Gattungen» wenig abgeändert verwendet wurden, zum Beispiel *Fucus* → *Fucoides* bzw. allgemein *Fucoiden* (Abb. 5 und 7). In den Publikationen der vermeintlichen Algen wurden die «verwandten» rezenten Gattungen mit abgebildet, um von der Richtigkeit der Deutung und Identität mit dem verglichenen Genus zu überzeugen. Gelegentlich modifizierte man sogar, zum Beispiel in einigen Schriften SAPORTAS die Zeichnungen der Spurenfossilien zugunsten der Algengestalt, was so weit ging, dass vereinzelt sogar eindeutig anorganogene Bildungen auf Schichtflächen, «Marken» wie Rippeln oder Trockenrisse, als pflanzliche Organismen dargestellt wurden. Der entscheidende Vorstoß gegen das Dogma der pflanzlichen Deutung gelang erst um 1880 dem Schweden NATHORST. Er erbrachte wohl als erster 1873 den Nachweis, dass Wurmspuren durchaus verzweigt sein können (Abb. 8), und zeigte in einer grossen, 1881 erschienenen Arbeit an Hand zahlreicher Beobachtungen, dass überdies eine grosse Anzahl mariner Wirbelloser verzweigte Fährten anlegen und diese vielfach völlig mit den bisher als Algen angesprochenen Fossilien übereinstimmen. Um die gleiche Zeit war es in den Vereinigten Staaten JAMES, der in wenig beachteten und vielfach übersehenen Arbeiten die gleiche Überzeugung aussprach und besonders im Hinblick auf die reichen Problematikafunde im Ordovizium von Cincinnati (Ohio) auf die Unhaltbarkeit der meisten Algendetungen aufmerksam machte. Gleichzeitig erkannte er klar die grosse, seither noch immer nicht abgewandte Gefahr, die der palichnologischen Forschung aus dem

weit verbreiteten Brauch erwächst, Beschreibungen und Benennungen einzelner, oftmals noch unzureichend erhalten Fährten- oder Problematikafunde zu geben. JAMES schrieb 1885: «Es ist tatsächlich an der Zeit, gegen den Brauch, über jede Lebensspur zu berichten und sie als unbekannte marine Pflanzen zu bezeichnen, Einspruch zu erheben. Wenn das nicht getan wird, wird die Wissenschaft mit einer so grossen Zahl unnützer Namen überlastet werden, dass ein Chaos daraus resultiert. Die Errichtung neuer Arten ist schon viel zu weit gegangen, und wenn jede Marke, die ein Wasserspritzer erzeugte, jeder Weg eines Wurms oder eines Mollusks, jeder Abdruck einer Arthropodenextremität als Fortschritt der Wissenschaft beschrieben wird, dann ist es wahrlich Zeit, Halt zu rufen und die bisher beschriebenen Formen kritisch zu sichten, ehe man neue schafft.» Ein Blick in das ausgedehnte, aber sehr zersplitterte Schrifttum, das in Einzel- und Faunenbeschreibungen, in den Monographien einzelner Tiergruppen, in paläobotanischen Arbeiten u.ä. niedergelegt und verstreut ist, zeigt, wie gut JAMES die Situation schon damals erkannte. Leider aber ist sein Mahnruf allzuwenig beachtet worden, und dieselbe Klage ist heute in gleichem oder sogar verstärktem Maß angebracht. Es ist hier nicht der Ort, alle damit zusammenhängenden Fragen, insbesondere auch die der *Nomenklatur* der Fährten und Spuren, zu erörtern oder die teilweise fast unüberwindlichen Schwierigkeiten aufzuzeigen, die der Anwendung des Typusverfahrens hier entgegenstehen. Es ist gebräuchlich, die fossilen Lebensspuren binär zu benennen und – wenigstens teilweise – in der Handhabung der Namen den Internationalen Regeln der Zoologischen Nomen-



Abb. 9. *Spongia ottoi* GEINITZ. Cenomansandstein von Wendischcarsdorf bei Dresden. (Belegstück: Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie Dresden.) Früher als Schwamm gedeutete Lcbensspur (Weidespur von Arthropoden oder Vermes?). (Vgl. Senckenbergiana, 12, 261–274, Frankfurt am Main 1930.)

klatur zu folgen. Dabei darf indes nie übersehen werden, dass es sich bei der hier üblichen Benennung niemals um Arten und Gattungen im Sinne der systematischen Botanik und Zoologie handeln kann. Die Namen entbehren hier eines systematischen Inhalts und sind mehr als ein Verständigungsmittel zu werten.

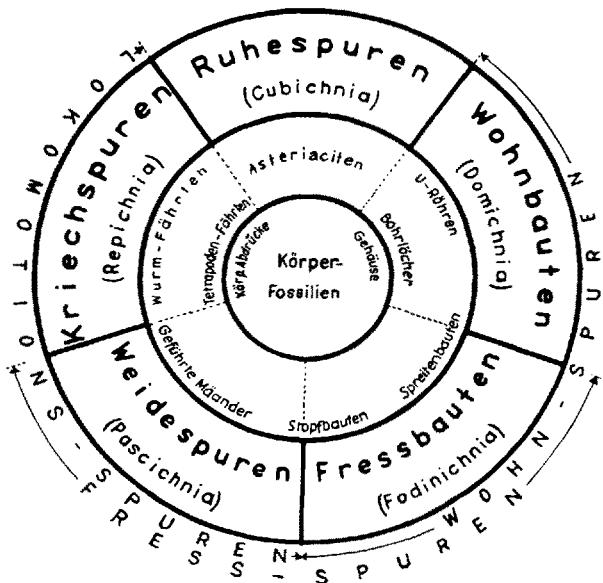


Abb. 10. Schema für die ökologische Spurendeutung nach SEILACHER. Abnahme der taxonomischen Bestimmbarkeit von aussen nach innen. Im Mittelfeld sind einige Spuren der ihrem ökologischen Charakter entsprechenden Kategorie zugeordnet. (Aus SEILACHER, 1953, S. 433, Abb. 6.)

Viele fossile Lebensspuren tragen geradezu irreführende «Gattungs»-Namen, die sich durch die frühere irrgäige systematische Deutung als Pflanzen, Spongien oder dergleichen erklären. So heißt zum Beispiel eine sternförmige Weidespur aus der Oberkreide Sachsens nach ihrer ersten Beschreibung als Schwamm *Spongia ottoi* (Abb. 9). Zu Unrecht wurden auch U-förmige Grabgänge aus verschiedenen Formationen mit denen

der rezenten *Arenicola marina* verglichen und danach als *Arenicoloides* bezeichnet, obgleich sie einen grundsätzlich anderen Typ darstellen. Um fossile Fährten allgemein nomenklatorisch als solche zu kennzeichnen, wird mit Recht empfohlen, die Endsilbe -ichnus dem «Gattungs»-Namens anzufügen.

Nur wenige Versuche sind bisher unternommen worden, die Fülle der Lebensspuren zu ordnen; doch zeigte sich dabei, dass nur auf ökologischer Grundlage eine solche Einteilung befriedigend ist. Schon O. M. REIS (1910) erkannte, dass zum Beispiel verschiedene Formen von Röhrenbauten «mechanisch-biologische Typen» darstellen, und vor allem verfolgte RICHTER konsequent dieses ökologische Prinzip und schuf in mehreren Arbeiten im besonderen für die U-Bauten und für alle Lebensspuren der Vermes ein solches System. In neuerer Zeit war es SEILACHER, der durch



Abb. 12. Helminthoiden. Oberkreideflysch vom Dambachtal bei Purkersdorf (Wiener Wald). (Belegstück: Geologisches Staatsinstitut Hamburg, Photo W. HÄHNEL.) Typus der «geführten Mäander» als Weidespuren.

sorgfältige und ausgedehnte Lebensspurenstudien im deutschen Wattenmeer zeigte, welche Schlüsse für die Untersuchung und Klassifizierung der Spurenfossilien daraus abgeleitet werden können. Sein in Abbildung 10 wiedergegebenes *Einteilungsschema* beruht darauf, dass verschiedene Tiere bei ähnlichem ökologischem Verhalten in ähnlichen Biotopen, auch übereinstimmende oder wenigstens ähnliche Lebensspuren erzeugen. So sind, um dieses System etwas zu erläutern, die *Ruhespuren* (Cubichnia) (Abb. 11) von Epipsammonten verschiedener systematischer Stellung (*Crangon*, *Pleuronectes* u.a.) durch folgende gemeinsame, stets wiederkehrende Eigenarten charakterisiert: es sind isolierte Eindrücke von bestimmtem, etwa dem Tier entsprechendem Umriss, viele solche Spuren liegen parallel (rheotaktische Gleichrichtung, durch Orientierung nach der Strömung verursacht); durch Überlagerung mehrerer Einzelabdrücke kann – als Übergang zu

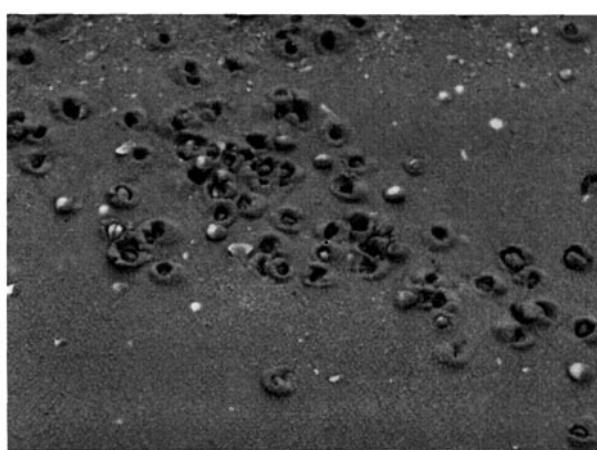


Abb. 11. *Cardium* im Feinsandwatt bei Old Oog östlich Wangeroog. Die Tiere sind aus der ursprünglichen Siedlung ausgespült und im Begriff, sich neu einzugraben, wobei «Ruhespuren» entstehen. Verfasser phot. 1934.

Kriechspuren – Horizontalrepetition entstehen. Typische fossile Ruhespuren, teils von Asteroiden, teils von Ophiuren stammend, finden sich zum Beispiel nicht selten in Rhät- und Jurasandsteinen Süddeutschlands, sind aber auch aus dem Paläozoikum (*Cruiziana*: Erzeuger offenbar Trilobiten) bekannt. Seit man diese Gebilde aus dem deutschen Jura kennt, wurden sie bisher immer für Steinkerne der Tiere selbst, also für Körperfossilien, gehalten und demzufolge meist als *Asterias* bezeichnet.

Während die *Kriechspuren* (*Repichnia*) meist als uncharakteristische, gelegentlich verzweigte Rinnen oder Tunnel auftreten (Abb. 8), führt die im Kriechen oder Wühlen ausgeübte Fresstätigkeit vagiler Sedimentbewohner zu eigenartigen Formen, die als *Weidespuren* (*Pascichnia*) (Abb. 12) zu bezeichnen sind. Hierbei handelt es sich um unverzweigte, stark gewundene Bänder und Tunnel, die eine volle Ausnützung der Nahrung bietenden Flächen ermöglichen. Bei sehr dichter Anlage führt das zur Form der Mäander, die auf Schichtflächen besonders paläozoischer und tertiärer Gesteine als «Nereiten» und «Helminthoideen» anzutreffen sind. RICHTER bezeichnete sie als geführte Mäander und sah hierin das Abbild von Thigmotaxis. Bei der Entdeckung dieser Fossilien vor etwa 100 Jahren bereiteten sie der Paläontologie erhebliches Kopfzerbrechen. So schrieb SCHAFHÄUTL 1851 von den «rätselhaften wurmförmigen Gestalten» der Helminthoideen (Abb. 12), dass er keine Form in der Tier- oder Pflanzenwelt habe auffinden können, der diese Fossilien auch nur einigermassen ähnlich seien. Die Nereiten versuchte man zum Teil anfangs als die noch erhaltenen Wurmkörper selbst zu deuten, worauf der an die rezente *Nereis* anklingende Name hinweist.

Stets als Innenspuren werden die mannigfach gestalteten *Wohnbauten* (*Domicinia*) angelegt; sie sind der dauernde Wohnsitz halbsessiler Angler und Strudler. Zu dieser Kategorie zählen die vielen zylindrischen Formen, die senkrecht zur Oberfläche des Sediments angelegt werden, wie zum Beispiel die Röhren von *Lanice*, gleichgültig ob es sich dabei um die U- oder W-Form oder um eine einfache, blind endende Röhre handelt. Eine letzte Kategorie stellen schliesslich die *Fressbauten* (*Fodinichnia*) dar, die von halbsessilen Sedimentfressern zugleich als Wohnung und als Bergwerk benutzt werden. Zu dieser Gruppe rechnen also, um wiederum ein Beispiel aus der Fauna der Nordsee zu geben, die U-Röhren oder einfachen Schächte des Schlickkrebses *Corophium* (Abb. 3b und e), ebenso die weitverzweigten Gangsysteme von *Nereis diversicolor* in den Wattensedimenten. Durch stetige Lageänderung solcher als Fressbauten dienender U-Röhren entstehen die fossil häufigen, gut durch das bekannte Muschelkalkfossil *Rhizocorallium* charakterisierten «Spreitenbauten».

Dieses vom Rezenten her erarbeitete Einteilungsschema erwies sich als übertragbar auf alle fossilen

Lebensspuren. Wie bei jedem System, das wir in die Natur tragen, gibt es selbstverständlich auch hier bei einzelnen Formen Zweifel, wo sie einzugliedern sind; ebenso kommen gelegentlich Überschneidungen vor.

Untersuchen wir nun, in welcher Weise und inwieweit die Spurenfossilien *geologisch auswertbar* sind. Gegenüber den oft nur ortsfremde Zusammenschwemmungen darstellenden fossilen Faunen sind sie zunächst wichtig als Zeugen autochthonen Lebens im oder auf dem Sediment. Nicht selten sind manche Sedimente von so zahlreichen Grabgängen durchsetzt, dass eine kennzeichnende Struktur dieser Gesteine, das «Wühlgefüge», entsteht, so zum Beispiel bei turonen Sandsteinen Sachsens und Böhmens. Mächtige Serien des an Körperfossilien zumeist recht armen Flysches zeichnen sich wenigstens örtlich durch grosse Häufigkeit an Spurenfossilien aus, ohne dass von den Urhebern jener Fährten oder Bauten auch nur der geringste Schalen- oder Gehäuserest oder sonst ein Hinweis zu finden wäre. Sind solche Lebensspuren dann für eine solche Schichtfolge kennzeichnend, so können sie für die stratigraphische Bezeichnung ausschlaggebend werden, wie die Beispiele Bilobiten-Sandstein, *Harlania*-Sandstein oder *Phycodes*-Schichten zeigen. Weltweite Verbreitung in einer nur geringmächtigen Schichtfolge bei grosser Individuenhäufigkeit, also Leitfossilcharakter im strengen Sinn, haben Lebensspuren jedoch nur sehr selten. Es liegt in ihrer Natur, dass sie in gleicher Weise lange, erdgeschichtliche Zeiträume hindurch immer wieder vorkommen müssen, wenigstens soweit dies Tiergruppen betrifft, die eine grosse erdgeschichtliche Lebensdauer haben. Die oft weltweite Verbreitung einzelner Formen mehrere Formationen hindurch erwies zum Beispiel eine Untersuchung des Verfassers (1952) an eigenartigen, als *Ophiomorpha*¹ zu bezeichnenden Grabgängen, die mit Sedimentkugelchen tapezierte Wände haben: diese «Gattung» ist weithin in Kreide und Tertiär Europas, Asiens und Nordamerikas verbreitet; verschiedenartige Benennung in den einzelnen Ländern, durch verschiedene, ohne Kenntnisnahme voneinander publizierende Autoren (ein typischer Fall «nationaler Paläozoologie» JELTZKYS), verschleierte diesen Sachverhalt, der sich erst nach gründlichen Literatur- und Materialstudien klärte.

Brauchbar sind Lebensspuren zumeist für die in tektonisch stark gestörten Gebieten zu treffende Entscheidung, ob die Schichten *überkippt* sind. Besonders bei U-förmigen Grabgängen wird sofort zu sagen sein, wo Hangendes und wo Liegendes ist, da das U stets, soweit es nicht auf einer Schichtfläche in der Horizontalen angelegt ist, mit seinem Bogen zum Liegenden weist. Auch bei rinnenförmigen Fährten, Trittsiegeln von Vertebraten und ähnlichen, ist die Orientierung

¹ W. HÄNTZSCHEL, *Die Lebensspur Ophiomorpha LUNDGREN im Miozän bei Hamburg, ihre weltweite Verbreitung und Synonymie*, Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg 21, 142 (1952), Taf. 13–14.

jener primär negativen Formen meist leicht zu treffen. Komplikationen können allerdings durch Tunnelgänge und ihre Ausfüllung, durch diagenetische Vorgänge und ähnliches entstehen. Auch bei der Beurteilung offensichtlich im Sedimentinnern angelegter Spuren ist Vorsicht geboten. Es ist sehr häufig zu beobachten, dass Lebensspuren an der Unterseite von Sandsteinbänken als Positivformen, also erhaben, auftreten; sie stellen dann die Sandausfüllung der primär negativen, vielfach auf einer unterlagernden Tonschicht angelegten Spur dar. Diese Fragen der Fossilisation von Lebensspuren, die hier nicht weiter diskutiert werden sollen, spielten bei dem Streit um die Pflanzen- oder Lebenspurendeutung um 1885 nach NATHORST's entscheidender Veröffentlichung eine wichtige Rolle. Die Erhaltung als «demi-relief» an der Unterseite der Ge steinsbänke warf hinsichtlich der Genese viele Fragen auf, und die Verfechter der Lebenspurendeutung hielten den Vertretern der Pflanzendeutung die Unmöglichkeit einer Fossilisation von Pflanzen, speziell von Algen, im Halbreif vor. Nur eine gedankliche, etwas gezwungene Konstruktion der Paläobotaniker liess auch dies als möglich erscheinen.

In erster Linie aber können Lebensspuren mit dazu verhelfen, das *paläogeographische Bild des Sedimentationsraumes* zu rekonstruieren; freilich können sie nicht als alleinige Zeugen dafür verwendet werden. Erschwert wird die geologische Auswertung der fossilen Lebensspuren in dieser Richtung dadurch, dass wir bislang nur unzureichende und nicht übersichtlich gesammelte Kenntnisse der rezenten Formen aus einer begrenzten Anzahl von Biotopen, vornehmlich Strand und Flachsee, besitzen. Allzu einseitig sind unsere Erfahrungen hauptsächlich auf das leichter zugängliche Gebiet der *Flachsee* beschränkt. So nimmt es nicht wunder, wenn allein das Vorkommen von Lebensspuren in einem Sediment früher allgemein, und nicht selten auch heute noch, als beweisend für dessen Absatz in einem Flachmeer angesehen wurde, zumal wenn gleichzeitig andere als Flachseekriterien betrachtete Erscheinungen, wie Rippelmarken, diesen Schluss zu bestätigen schienen. Es kann aber kein Zweifel bestehen, dass diese Schlussfolgerung irrig ist. Wie für Rippelmarken ihr Vorkommen in neuerer Zeit auch in tiefem Wasser erwiesen wurde, so zeigten auch Unterwasserphotos und vor allem die aus dem Tiefseeboden der Weltmeere ausgestanzten, oft meterlangen Bohrkerne das Vorkommen von Lebensspuren in grösseren Tiefen, wie es auch zu erwarten war. Gerade in solchen Stillwasserbereichen sind die Aussichten der Lebensspuren, fossil zu werden, weit grösser als in der lebhaft bewegten Flachmeer- und Küstenzone, in der stets starke Umlagerungen vorherrschen. Besonders vor eilig wurden und werden in der geologischen Literatur aus Lebenspurenvorkommen Rückschlüsse auf fossile Gezeitenbereiche, also Watten, gezogen. Zweifellos sind für jeden Wattenwanderer die zahllosen Kriech-

spuren, Grabgänge und Wohnbauten dieses Biotops so auffallend, dass sich bei entsprechend häufigen fossilen Funden der Vergleich und Analogieschluss geradezu aufdrängt, aber es ist hier grosse Vorsicht geboten. Noch kennen wir kaum sichere faunistische oder ökologische Kriterien der rezenten Gezeitenräume, da viele Formen der Wattenfauna auch in gezeitenfreien oder -schwachen Meeren, unterhalb der Niedrigwasserlinie oder bisweilen sogar erheblich tiefer siedeln. Daher ist der nicht selten aus Lebenspurenfunden gezogene Schluss auf «fossile Watten» zumeist nicht zwingend. Gerade im Wattengebiet ist mit einer raschen Zerstörung der Oberflächenspuren und auch der Innen spuren durch tiefer reichende, durch Strömungsverlagerungen oder meteorologische Ursachen verursachte Umlagerung der Sedimente zu rechnen. Man darf bei diesen Vergleichen und Rückschlüssen von den heutigen Flachmeeren her auch nie übersehen, dass die gegenwärtige Grossmorphologie der Erde, die Konfiguration der Kontinente und ihrer Schelfränder, auf sehr lange erdgeschichtliche Zeiträume gesehen, wohl nur eine der Gegenwart eigene Form ist. Wir wissen nicht, und erst in neuerer Zeit hat RUTTEN derartige Gedankengänge ausgesprochen – ob der Charakter der Flachmeere der Vorzeit entsprechend anderer Gestaltung des Kontinents und seines Schelfrandes nicht anders gewesen ist als heute: dann aber wäre ein Vergleich zwischen heutiger und fossiler Flachmeersedimentation unzulässig, er wäre ein Vergleich inkommensurabler Größen. Jedenfalls steht fest – und das erweisen auch jene bislang noch so minimalen Einblicke in die Verhältnisse tieferer Meeresregionen – dass rezente Lebenspuren in allen Tiefen vorkommen und dass für die fossilen dies in gleichem Maße gelten wird. Aus dem Vorkommen von Lebenspuren in marinen Sedimenten allein sind keinesfalls irgendwelche zwingenden Schlüsse über die Meerestiefe des Sedimentationsraumes abzuleiten. Doch zeichnet sich, wenngleich begrenzt, eine Möglichkeit ab, auf die neuerdings SEILACHER (1954)¹ aufmerksam macht. Es fällt auf, dass bestimmte Spuren-Vergesellschaftungen offenbar auch bestimmten Sedimenten eigen sind. So vermisst man bei den Lebenspuren der als Flysch bezeichneten Ablagerungen die Ruhespuren, die in anderen Sedimenten, wie den erwähnten jurassischen Sandsteinen Süddeutschlands, geradezu dominieren. Anderseits herrschen im Flysch die Weidespuren, die dagegen in den süddeutschen Jurasandsteinen fehlen. SEILACHER ist wohl im Recht, hierin keine Zufälligkeiten, sondern wenig beachtete und noch weiter zu klärende Zusammenhänge zu sehen. Er nimmt an, dass das Ruhespuren erzeugende Vergraben als Schutzbedürfnis nur im flachen Wasser einen ökologischen Sinn als Schutzmaßnahme vor Feinden haben kann, dass also ein Fehlen von

¹ A. SEILACHER, *Die geologische Bedeutung fossiler Lebenspuren*, Z. dtsh. geol. Ges. 105, 214 (1954), Taf. 7–8.

Ruhespuren, wie es den Flysch charakterisiert, auf dessen Ablagerung in grösserer Tiefe hinweist. Es ist zu hoffen, dass auf diesem Wege Lebensspuren und vor allem ihre noch zu wenig untersuchten Vergesellschaftungen sich für paläogeographische und allgemein-sedimentologische Schlussfolgerungen als wichtige Kriterien erweisen, zumindest in Ergänzung anderer.

Neben der grossen Zahl mariner Sedimente treten in Verbreitung und Häufigkeit die des *fluvial-limnischen* und *terrestrischen Ablagerungsbereiches* zurück. Aber auch in ihnen haben sich mehrfach Lebensspuren als alleinige Zeugen tierischen Lebens in jenen Biotopen erwiesen und damit ein Bild der nur in ihren Spuren aufgezeichneten Fauna vermittelt. So zeigten Fährtenfunde in den fast gänzlich fossilfreien Bändertonen Schlesiens und Norddeutschlands, dass auch jene glazialen Staueseen nicht unbesiedelt waren. An Hand der Fährten war die Existenz mannigfacher Arthropoden nachweisbar. Eine einwandfreie Bestimmung der Urheber liess sich hier allerdings nicht durchführen; aber als Faunennachweis genügt sie vorerst. So unwahrscheinlich es erscheint, so konnten nicht selten auch in fossilen terrestrischen Sedimenten Fährten nachgewiesen werden, wobei allerdings noch wenig geklärt ist, durch welche Vorgänge sie in den lockeren, wohl kaum verfestigten Sanden fossil werden konnten. Neben den vielfältigen Fußspuren landbewohnender Reptilien, die oft auch für die Altersbestimmung der sie bergenden Schichten verwendbar sind, wenn andere entscheidende Fossilien fehlen, sind auch die Fährten kleiner Wirbelloser aus solchen Ablagerungen bekannt; so entdeckte man beispielsweise Skorpionfährten im permischen Coconinosandstein Arizonas, der im berühmten Grand-Cañon-Profil die «Gelbe Wand» bildet. Hier wie bei den grossen Wirbeltierfährten, deren Formenfülle zum Beispiel in den Triassandsteinen des Connecticut Valley schon 1858 HITCHCOCK in einer umfangreichen «Ichnology of New England» beschrieb,

überrascht immer wieder die Seltenheit von Knochenfunden der Fährtenerzeuger gegenüber der Häufigkeit der Fährten selbst. Bei jenen Kleinfährten des Coconinosandsteins konnte auch erkannt werden, dass verschiedene hangaufwärts, andere hangabwärts angelegt waren, wie durch entsprechende Vergleiche mit Fährten rezenter Tiere im Dünensand festgestellt werden konnte. Gute Einblicke in das Tierleben der Rotliegendzeit ergaben die berühmten Fährtenfunde, die in diesen Schichten 1926 bei Nierstein am Rhein gemacht wurden, die jedoch noch einer eingehenden Durcharbeitung harren. Aus den wenigen, bisher von SCHMIDTGEN beschriebenen Funden lässt sich entnehmen, wie gut hier ein früheres Faunenbild von Landtümeln und ihrer Umgebung aus den aufgezeichneten Spuren entworfen werden kann. Weitere Beispiele anzuführen, mag sich erübrigen.

Bei allen Schwierigkeiten, die die Palichnologie bietet, ergänzen doch die Spurenfossilien unsere naturnotwendig so bescheidenen Einblicke in das Leben der Vorzeit wenigstens örtlich recht wesentlich. Gerade darin, dass hier die unmittelbaren Zeugnisse von Lebensäußerungen der Tiere und nicht nur ihre Hartteile vorliegen, liegt der besondere Reiz palichnologischer Forschung, die aber auch zu schärfster Beobachtung an reichem, gut erhaltenem Untersuchungsmaterial und gründlichem Überdenken der Schlussfolgerungen auf Erzeuger, Umweltverhältnisse und Sedimentationsraum zwingt.

Summary

A study of the recent tracks and trails is important for the interpretation of the fossil ones with which palichnology, as a branch of paleontology, has to deal in contrast with the more significant fossils preserved as shells, bones etc. Only such a study can prevent the errors being possible on the geological, especially paleogeographical interpretation of fossil tracks. The ecological point of view is a determining factor for their classification and determination while a classification according to taxonomic units is not possible.