

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Die Schalenzerstörung durch Mikroorganismen, Erscheinungsform, Verbreitung und geologische Bedeutung in Gegenwart und Vergangenheit.

Von W. WETZEL, Kiel, Geolog.-Paläont. Institut der Universität.

Mit 5 Tafeln.

Meereskundliche Arbeiten der Universität Kiel Nr. 41.

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	255
2. Beobachtungen an rezemtem Material	257
A. Methodische Bemerkungen	257
B. Die morphologischen Gruppen der mikroskopischen Schalenbohrungen und ihre systematische Einordnung	257
C. Beobachtungen über das Vorkommen der Bohrgänge	259
D. Ergebnis der Beobachtungen an rezemtem Material	261
3. Beobachtungen an fossilem Material	262
4. Biologische, fazieskundliche und lithogenetische Beurteilung der Bohrwirkungen an vorzeitlichen und rezemten Materialien	264
5. Schrifttum	266

1. Einleitung.

Seit Jahren mit dem Studium der mikroskopischen Schalenbohrer beschäftigt, erfuhr ich schon aus dem Briefwechsel mit Fachgenossen, daß diesen Dingen gleichzeitig auch andernorts Aufmerksamkeit geschenkt wird. Nunmehr liegen drei neue einschlägige Veröffentlichungen vor, nämlich von K. MÄGDEFRAU [1]; von J. v. PIA [2] und von H. KYLIN [11]. Diese sehr zu begrüßenden Arbeiten erlauben mir, in mancher Hinsicht mich mit kurzen Hinweisen zu begnügen; die ersten beiden Autoren unterstreichen auch die große geologische Bedeutung der behandelten Bohrwirkungen, um derentwillen auch ich ursprünglich die Beschäftigung mit unserem Thema begonnen habe. „Die beschriebenen Lebensspuren haben einen wichtigen Anteil an der Zerstörung von Hartteilen fossiler Tiere“ (MÄGDEFRAU). „Die bohrenden Thallophyten werden von vielen Forschern als die wichtigsten Zerstörer der leeren marinen Molluskenschalen angesehen“ (v. PIA). Letzterer Autor hebt auch den wichtigen geologischen Gesichtspunkt schon hervor, daß die Produkte der Schalenzerstörung wiederum als sedimentbildender Faktor in Erscheinung treten müssen, und denkt dabei besonders an Lagunen-kalk. Sehr verdienstvoll ist bei v. PIA die viele Seiten beanspruchende Zusammenstellung der umfangreichen, aber überaus zerstreuten Literatur. MÄGDEFRAU behandelt nur fossiles Molluskenmaterial und davon ganz bevorzugt Belemnitenrostren, die in der Tat besonders geeignete Objekte sind, um die verschiedenen Erscheinungsformen der Bohrungen nebeneinander zu studieren. Auch kann der Befund MÄGDEFRAU's bestätigt

werden, daß die in Kalksediment eingebetteten Belemniten besonders häufig von Bohrorganismen befallen erscheinen. Wenn ich selbst mich nur nebenher mit angebohrten Belemniten beschäftigte, so bestimmte mich die geologische Erwägung, daß gerade die Belemniten alle die verschiedenen Bohrangriffe verhältnismäßig gut überstanden haben dürften, so daß die Zerstörungsarbeit in diesem Fall, wiewohl häufig, doch geologisch gesehen von nebensächlicher Bedeutung ist. Auch spielen bei dem Befall der Belemniten, wie ihn MÄGDEFRAU beschreibt, Bohrwirkungen einer nicht mehr eigentlich mikroskopischen, beträchtlicheren Größenordnung wesentlich mit. Zum Teil faßt MÄGDEFRAU die größeren Bohrspuren als Erzeugnisse echter Parasiten auf, die, vielleicht mit Sarcodinen in Beziehung zu bringen, im lebenden Belemnitentier schmarotzten, zum Teil denkt MÄGDEFRAU an bohrende Schwämme (etwa bei *Talpina* und *Nygmities*). Auch die Schwammbohrungen, die ja von *Clione* besonders gut bekannt, habe ich ebenso wie die Wirkungen der Bohrasseln etc. außer Betracht gelassen. Ich nehme an, daß alle jene nichtmikroskopischen Bohrwirkungen quantitativ hinter den mikroskopischen zurücktreten, und unterstreiche den oben nach v. PIA zitierten Satz von der Bedeutung der letzteren. Die in Knochen bohrenden Pilze lasse ich hier gleichfalls außer Betracht.

Gerade hinsichtlich der mikroskopischen von Thallophyten herrührenden Bohrwirkungen erscheinen mir, auch nach Erscheinen der Arbeiten von MÄGDEFRAU und v. PIA, mancherlei Ergänzungen erwünscht, wovon im folgenden einiges vorgebracht werden soll, das keineswegs erschöpfend zu sein beansprucht, vielmehr zu weiteren Nachforschungen anregen mag. Während die Intensität der Zerstörung der von jenen mikroskopischen Thallophyten befallenen Konchylien aus Bildern hervorgeht, wie sie z. B. PRATJE [3] von Liasmuscheln gibt, scheint mir über die Häufigkeit solcher Wirkungen noch keine vollkommene Klarheit zu bestehen. Mein Bestreben war daher, zunächst an rezentem Material der Nord- und Ostsee, des Atlantischen und Stillen Ozeans zu ermitteln, welche Bohrscheinungen regelmäßig oder doch häufig auftreten im Gegensatz zu schon in der Literatur ausdrücklich als Seltenheiten bezeichneten (*Zygomitus*, *Siphonocladus*), welche morphologischen Merkmale von solcher Art sind, daß sie auch paläontologisch verwertbar sein können, und ob in Verbreitung und Häufung (Ökologie) bestimmter rezenter Vorkommen vielleicht doch ein Fingerzeig gegeben ist, mit dem auch fossile Vorkommen ökologisch gedeutet werden können — in dieser Hinsicht äußert MÄGDEFRAU sich skeptisch —. Der Vergleich mit rezenten Vorkommen kann dann einerseits die Möglichkeiten der Systematik der fossilen Spuren von neuem zur Diskussion stellen, wiewohl schon die Systematik der rezenten Funde nach v. PIA's Zusammenstellung in mancher Hinsicht noch fraglich ist, vor allem aber mag solcher Vergleich zu Aussagen darüber führen, innerhalb welcher Lebensräume auch der Vorzeit jene Bohrwirkungen sich als geologischer Faktor auswirkten. — Die Arbeit KYLIN's [11], auf die mich Herr Kollege HOFFMANN vom Kieler Botanischen Institut freundlichst aufmerksam machte, ist vor allem für die systematische Einordnung einiger wichtiger und bisher verkannter Bohralgenformen bedeutsam.

2. Beobachtungen an rezentem Material.

A. Methodische Bemerkungen.

Die Hauptmenge meines Untersuchungsmateriales lieferten die Muscheln und Schnecken verschiedener Meeresräume der Gegenwart. Sie erscheinen als Substrate der Bohrerstätigkeit, die in ihrer regional massenhaften Anhäufung die geologische Bedeutung auch der Zerstörungswirkungen gewährleistet. Dasselbe gilt von Riffkorallen und Kalkalgen. Indessen lag mir von Kalkalgen-Skeletten kein ausreichendes Material vor, während auf die Zerstörung der Riffkorallen durch bohrende Thallophyten schon PIA und DUERDEN eingegangen sind (oben wurde bereits v. PIA's Erklärung der Lagunenkalke erwähnt). Um eine Übersicht über die Hauptformen und die Häufigkeit der Bohrwirkungen in den Konchylienschalen zu gewinnen, wäre die Schaffung von Präparaten mittelst der Dünnschliffmethode zu umständlich gewesen. Wie bei anderer Gelegenheit erwies sich auch hier die Mikroskopierung geeigneter Splitter als zweckmäßig. Eine größere Menge von Splittern konnte jeweils auf einem Such-Objektträger in Kreosot durchmustert werden, worauf die mit deutlichen Bohrspuren versehenen Stücke auf besonderem Objektträger in Kanadabalsam eingebettet wurden. Etwa 70 solcher Dauerpräparate entstanden so als Vergleichssammlung für die Beurteilung der fossilen Vorkommen. Nur gelegentlich wurden die Bohrgänge isoliert durch Weglösen der Kalkschale, wobei sich indessen keine sehr deutlichen Bilder ergaben.

B. Die morphologischen Gruppen der mikroskopischen Schalenbohrungen und ihre systematische Einordnung.

Im folgenden soll versucht werden, eine Übersicht über die häufigeren Bohrwirkungen zu geben, wobei nach Möglichkeit der morphologische Befund mit den biologisch-systematischen Angaben der Literatur in Einklang zu bringen ist. Diese Zuordnung kann vorläufig nicht befriedigen, weil mein nach geologischen Gesichtspunkten ausgewähltes Material nur selten noch die Bohrorganismen selbst enthält, und weil es gerade nach dem hier zusammengestellten Material scheint, daß häufige und darum geologisch wichtige Formen bohrender Thallophyten biologisch weniger gut bekannt sind als manche Seltenheiten unter den Bohrorganismen. Hier kann nur durch Kulturversuche Ergänzung geschaffen werden, wie sie KYLIN [11] vorbildlich begonnen hat.

Zu nachstehender Tabelle ist zu bemerken, daß sie zwar auf Grund des mir vorliegenden rezenten Materiales aufgestellt wurde, daß sich aber mein fossiles Material — mit Ausnahme von Nr. 3 — ersterem zuordnen ließ. Wenn bei Nr. 2 in erster Linie Beziehung zu *Entocladia* gesucht wurde, so ist nicht ausgeschlossen, daß sich unter den vielen hierher gestellten Funden auch *Hyella*-ähnliche Bohrer befinden. Vermieden wurde die Anwendung der Bezeichnung *Chaetophorites*, wie PRATJE und MÄGDEFRAU sie für fossile Funde benutzen, da v. PIA diese Namengebung mit dem Hinweis bemängelt, daß *Chaetophora* nicht bohre. Ebenfalls ist eine nähere Beziehung der Gangsysteme zu *Gomontia* nach KYLIN nicht mehr annehmbar.

Die Ordnung der Formen geschah vorstehend unter Voranstellung der Größenverhältnisse. Man sieht so unschwer, daß eine großwüchsige Formengruppe (1—2a)

Tabellarische Übersicht.

Nr.	Ø (mm) der Gänge ¹⁾	Verlauf der Gänge ¹⁾	Verzweigung	Besonderheiten (Blasenbild. etc.)	Systemat. Zugehörigkeit	Wirt	Fundgeb.
1	0,013— 0,024	ziemlich gerade, gelegentlich Knickung	spärlich, al- ternierend dichotom	einmal wurde Zerfall des Ganginhaltes in spindelförm. Sporen (?) be- obachtet	(von <i>Hyella</i> durch viel bedeuten- dere Größe unterschie- den)	<i>Ostrea, My- tilus, Pla- cuna</i>	Helgol., Pazif. Küste, Chines. Küste
2	0,003— 0,007	vielfach gebogen und geknickt	reichlich, di- chotom, meist alter- nierend	Anfangsgruben und Endbla- sen häufig ²⁾	? <i>Entocladia</i>	<i>Mytilus, Ostrea, Placuna</i>	Ostsee u. Nordsee
2a	0,004— 0,007	ziemlich gerade	spärlich, Trifurca- tion beob.	Seltenheit! Endblasen birnförmig	? <i>Ostreobium</i>		Helgold.
3	0,0022	gebogen und ge- knickt	spärlich dichotom	birnförmige Endblasen	? <i>Plectonema</i>	? <i>Dreissena Nucula</i>	Süß- wasser; fossil (Glim- merton)
4	0,0014— 0,0028	gebogen	reichlich	Anfangsgruben, Endblasen (?)	? <i>Lithophy- tum</i>	<i>Mytilus, Anomia Pecten</i>	Ostsee u. Nordsee
5	0,0018— 0,0025	fast ohne Bie- gung	seltene (nur endständ. Dichoto- mie)	Anfangsgruben, Endblasen, Mutterblasen ²⁾	? <i>Ostracoba- be</i>	<i>Mytilus, Ostrea, Tapes, Pecten, Placuna, Fissurella, Buccinum, Concholepas</i>	Ostsee, Nordsee, Pazifik
6	0,0012— 0,0014	kurze, gerade Strecken mit terminaler An- schwellung am Knick- oder Verzweigungs- punkt	mässig häu- fig, dichotom	Endblasen an Seitenzweigen		<i>Ostrea, Pec- ten, Tapes, Astarte</i>	Nordsee

¹⁾ Abgesehen von der Ausbildung unmittelbar unter der Oberfläche, die häufig netzförmig ist. Die Anfangsgruben können u. U. auch von anderen Organismen herrühren als die anschließenden Gänge, z. B. nach KYLIN von *Gomontia*, die ungegliedert ist, aber mit den gegliederten Bohralgen vergesellschaftet vorkommt.

²⁾ Wenn unmittelbar unter dem Periostracum napfförmige Lösungsräume beobachtet werden, von welchen Bohrgänge ausgehen, spreche ich von „Anfangsgruben“. Am Ende verzweigter Gangsysteme im Innern der Kalkschale finden sich bei manchen Formen die „Endblasen“ genannten Ausweitungen. Wenn im Schaleninnern von kugeligen Hohlräumen strahlenförmig Gänge ausgehen, spreche ich von „Mutterblasen“.

einer kleinwüchsigen (3—6) gegenübersteht. Der Vergleich mit den Funden PRATJE's und MÄGDEFRAU's lehrt zugleich, daß unter meinem rezenten und fossilen Material einerseits größere und andererseits kleinere Bohrgänge in Konchylien vorhanden sind, als die von jenen Forschern beschriebenen. Gerade die extremen Formen (1 und 6) konnte ich aber auch bei anderweitigen Darstellungen rezenter Funde nicht unterbringen.

Nach den Darstellungen von BORNET und FLAHAULT [4], v. PIA [2] und KYLIN [11] sind an der Erzeugung unserer Bohrgänge folgende Thallophytengruppen beteiligt: Chlorophyceen (namentlich *Phaeophila*, *Entocladia*, *Gomontia* und *Ostreobium*), Cyanophyceen (besonders *Hyella*) und Pilze (*Ostracoblabe* und *Lithophytum* — letzteres nach v. PIA möglicherweise eine Flechte). Die biologisch-ökologische Trennungslinie liegt dabei zwischen den Chlorophyceen einerseits und den beiden anderen Gruppen andererseits, da, wie mir Herr Kollege HOFFMANN, Kiel, freundlicherweise mitteilt, die marinen Blaualgen den Pilzen in der Lebensweise erstaunlich ähnlich sein können. Ich möchte nun vermuten, daß in meiner Tabelle nur die Formen 1—2a, also die großwüchsige Gruppe, auf Chlorophyceen (vielleicht nicht ausschließlich) zu beziehen seien, dagegen Nr. 3—6 vornehmlich auf Pilze, zum Teil vielleicht auch auf Blaualgen. Etwas wird sich diese Vermutung durch Beachtung des Vorkommens der Bohrungen stützen lassen.

C. Beobachtungen über das Vorkommen der Bohrgänge.

Es darf zunächst nicht unerwähnt bleiben, obwohl darin nichts Überraschendes liegt, daß alle Arten von Bohrungen schon in noch lebenden Mollusken vorkommen, ebenso wie die Bohrungen von *Clione* etc. Gefunden wurden in lebender *Ostrea* Nr. 1, 3, 4, 5 und 6, in lebendem *Mytilus* Nr. 1, 2 und 4, in lebendem *Balanus* (der pazifischen Küste) Nr. 1, in lebender *Anomia* Nr. 4 und in lebenden *Ostrea* und *Balanus* vom Boden des Flugzeugstationsschiffes Ostmark (Atlant. Ozean) Nr. 5. Hier fällt nun schon auf, daß in zwei Fällen, wo der Wirt in relativer Lichtarmut lebte, der Befall lediglich von der kleinwüchsigen Bohrergruppe ausgeht. Es wurde nämlich die *Anomia* aus ziemlich tiefem und wohl auch getrübttem Hafenwasser vor einer Helgoländer Mole heraufgeholt. Der Bewuchs am Boden des großen, breiten Stationsschiffes dürfte gleichfalls nur geringe Belichtung erhalten haben. Letzterer Fall ist deswegen auch ökologisch beachtlich, weil sich daraus ergibt, daß die bohrenden Pilze, wohl als Sporen, zugleich mit den Larven der den Schiffsboden besiedelnden Schalenträger in küstenferne Gebiete gelangen können. (Das Schiff hatte als Neubau seine erste einmonatliche Liegeperiode im Ozean hinter sich, als sein Bewuchs bei der Überholung auf einer Kieler Werft von mir untersucht werden konnte.)

Es ist ferner wichtig, festzustellen, in welchen Fällen von regelmäßigem und in welchen von nur gelegentlichem Befall gesprochen werden kann. Regelmäßig befallen sind die Siedlungen von *Mytilus* im Flachwasser der Nord- und Ostsee, vielleicht mit der einen Einschränkung, daß in sehr ruhigem Wasser, in welchem auch gering-

fürige Beschädigungen des Periostracum unterbleiben, kein Befall erfolgt¹⁾). Wenn aus zerstörten *Mytilus*-Bänken ein *Mytilus*-Pflaster der Strandregion resultierte, so ist es dort kaum möglich, ein nicht befallenes Exemplar zu finden. So verständlich es ist, daß nicht eingegrabene, festsitzende Muscheln dem Befall ausgesetzt sind, so ist es doch nötig, die Allgemeinheit dieses Befundes hervorzuheben, zumal sie sich auch auf Gattungen wie *Ostrea*, *Chama*, *Anomia*, *Placuna* gleicherweise bezieht. Dabei sind in den Schalen dieser ökologischen Gruppe meistens mehrere Bohrerformen nebeneinander zu finden; eine häufige Formenkombination ist, wie es scheint, das Nebeneinander der Formen Nr. 1, 2 und 5 obiger Tabelle. Ebenso erwartungsgemäß ist der Befall der in der Brandungsregion verankert lebenden Schneckengattungen *Patella*, *Fissurella*, *Concholepas*, *Crepidula*, *Chiton*. Bei dieser ökologischen Gruppe, insbesondere bei *Patella*, fällt nun auf, daß die Besiedelung mit Bohrern, wenigstens die primäre (vor Einverleibung der Schale in den Strand sand eingetretene), wesentlich der Form 5 angehört. Diese überaus feinen Bohrgänge möchte ich Pilzen zuschreiben. Dabei machte ich mir einen Hinweis zu eigen, den ERCEGOVIC [5] gibt und v. PIA [3] wiederholt, daß nämlich die Cyanophyceen unter den Bohrern besonders unempfindlich gegenüber dem Wechsel der Lebensbedingungen, insbesondere auch gegen Trockenlegung, die z. B. bei den Lebensgewohnheiten von *Patella* eine große Rolle spielt, sind; diese Unempfindlichkeit möchte ich nun auf die vorgefundenen bohrenden Pilze ausgedehnt wissen. Es kommt noch ein weiterer Gesichtspunkt hinzu. Manche der brandungsbewohnenden Schnecken haben eine tiefdunkle Außenschicht (*Chiton*, *Trochus*-Arten wie *Tegula luctuosa*). In solchen beobachtete ich dieselben äußerst feinen Bohrgänge der Form 5. Hier dürfte nun der Lichtmangel, den die Bewohner der tieferen Schalenlagen in Kauf nehmen mußten, die Art der Besiedelung in derselben Richtung beschränken, wie bei den teilweise in Trockenheit lebenden Wirten. Dazu paßt auch der Befall, den ich in tiefen Lagen der sehr dickschaligen, großen Schnecken der Tropen und Subtropen fand (Nr. 4 und 5 in *Strombus* etc.).

Mehr oder weniger regelmäßig, aber anscheinend längst nicht so massenhaft wie bei den genannten Populationen von Muscheln und Schnecken, ist der Befall der mit jenen vergesellschafteten Balaniden; vielleicht erzeugen diese Cirripedier eine so lebhaftige Wasserbewegung, daß die Keime der bohrenden Thallophyten schwer zur Ansiedlung kommen. Indessen fand ich die pazifischen Riesenformen von *Balanus* wiederum stark befallen. PARKE u. MOORE [12] haben den Befall der Balaniden der Irischen See untersucht, wo er in gewissem Gegensatz zu meinen Befunden meist sehr stark auftritt. Im 6. Monat nach Beginn der Schalenbildung zeigt sich an den lebenden Kolonien der erste Befall. Nach und nach verstärkt sich die Infektion derart, daß die Schalenränder der Gehäuse wegbröckeln. Andererseits wird die Möglichkeit erwogen, daß sich aus der Infektion auch ein gewisser Nutzen für die Seepocken ergibt in Gestalt der Sauerstoffversorgung. Neben den beiden Grünalgen *Gomontia* und *Ostreobium*

¹⁾ Auffallend ist demgegenüber der starke Befall der *Mytilus*-Gesellschaften, die die erratischen Blöcke des Ostseebodens besiedeln. Die Blöcke werden von den „Steinfischern“ zu technischer Verwendung aus ziemlicher Tiefe (Rotalgenzone) heraufgeholt. Ich fand in den hier ansässigen Miesmuscheln erstaunlich dichte Gangsysteme der Formen 2, 4 und 5.

finden sich die Blaualgen *Hyella*, *Plectonema*, *Mastigocoleus* und *Microchaete*, von letzterer wird erstmalig neben epiphytischer auch endolithische Lebensweise festgestellt. *Gomontia* wird als Hauptursache grünlicher Verfärbung, *Hyella* als Hauptursache der Gelbfärbung und *Plectonema* als Hauptursache der Blaugrünfärbung der Schalen angegeben.

Nur gelegentlicher Befall kann den eingegrabenen lebenden Muscheln zugeschrieben werden. Bei den Bohrmuscheln *Pholas* und *Petricola* der Nordsee stellte ich bezeichnenderweise Befall durch die Bohrerform Nr. 4 fest.

Wahllos werden natürlich alle Konchylien befallen, die nach dem Tode der Tiere auf dem Meeresboden genügend exponiert liegen. Besonders lehrreich war in dieser Hinsicht das Studium des sog. „*Polygordius*-Schill“ im Flachwasser vor Helgoland. Dort fand sich praktisch jedes Bruchstück befallen, und es kommen nebeneinander die meisten der oben unterschiedenen Bohrformen (1 bis 5) vor.

D. Ergebnis der Beobachtungen an rezentem Material.

Das regelmäßige Vorkommen der mikroskopischen Bohrer in zum Teil enorm dichtem Befall betrifft einerseits diejenigen lebenden Konchylien der Flachsee bis hin zur Brandungszone, die sich durch festsitzende, nicht eingegrabene Lebensweise besonders exponieren, und andererseits die toten Schalen, die einige Zeit nicht einsedimentiert am Meeresboden exponiert liegen (Schill-Anhäufungen). Dabei ertragen gewisse bohrende Thallophyten, die wohl zu den Pilzen (und Blaualgen) zu rechnen sind, auch zeitweilige Trockenlegung. Die Unterscheidung verschiedener Formen mikroskopischer Bohrgänge (7 Formen der Tabelle S. 258), die zunächst vom morphologischen Standpunkt aus durchgeführt wurde, erhält eine größere Bedeutung dadurch, daß sich zwei Gruppen gegenüberstehen, von denen die zweite, schon an der geringen Größenordnung kenntliche, Organismen angehört, die auch unter erschwerten Bedingungen (Lichtmangel, zeitweilige Trockenlegung) zu existieren vermögen, wie es bei Pilzen und etwa auch Blaualgen annehmbar ist.

Die Formeneigentümlichkeiten der Bohrungen scheinen im wesentlichen durch die Art der Bohrer, nicht durch das Substrat bedingt; in verschiedensten Schalenstrukturen treten die oben unterschiedenen Gangtypen in nahezu der gleichen Weise auf. Allerdings ist bekannt, daß ein und derselbe Bohrer je nach der Tiefe, in die er vordringt, die Gestaltung seiner Bohrungen etwas modifizieren kann; dem wurde bei meinen Unterscheidungen Rechnung getragen.

Die Bedeutung der Zerstörungsarbeit, deren allgemeine Verbreitung im vorstehenden besonders betont wurde, ist nun offenbar die, daß die mikroskopisch angebohrten Konchylienschalen für nachfolgende anorganische Zerstörung, und zwar für mechanische und chemische, außerordentlich weitgehend vorbereitet sind, viel mehr als die megaskopischen Bohrwirkungen von *Clione* etc. vermögen. Die Auflockerung zu einem mikroskopischen Maschenwerk, wie es unsere Bilder zeigen, muß dem Anprall jedes einzelnen Sandkornes der bewegten Flachsee gegenüber eine starke Herabsetzung der Haltbarkeit bedeuten, und noch verhängnisvoller dürfte wohl die enorme Oberflächenvergrößerung der Kalkgebilde wirken im Hinblick auf das Löslichwerden des

Kalkes. In seiner letzten Arbeit hat der leider zu früh verstorbene H. KLÄHN [6] den Begriff „Kreidigkeit“ der Molluskenschalen geschaffen. Er meint damit das äußere Kennzeichen der vergrößerten Oberfläche der toten Muschelschalen, die eine entsprechend vergrößerte Anlösungsgeschwindigkeit aufweisen. Freilich denkt sich KLÄHN die „Kreidigkeit“ der Muscheln wesentlich dadurch entstanden, daß die organische Substanz im Kalkgerüst allmählich vernichtet wurde und mikroskopische Hohlräume hinterlasse. Nun ergab sich bei meinem Studien immer wieder, daß die kreidig erscheinenden toten Schalen von den geschilderten Mikrobohrergängen durchsetzt sind. Eine, wenn auch nicht die einzige Ursache der Kreidigkeit ist offenbar die Durchsetzung der Schalen mit massenhaften mikroskopischen Hohlräumen. Dabei können wir der KLÄHN'SCHEN Auffassung insofern weit entgegenkommen, als anzunehmen ist, daß gerade die besonders kleinräumig arbeitenden Bohrpilze wohl die in den Schalen angetroffene organische Substanz ausnutzen und abbauen dürften. Freilich werden zu den Pilzen, deren Wirksamkeit wir nachweisen können an den wenn auch äußerst kleinen und vermutlich bisweilen übersehenen Bohrgängen, noch Bakterien hinzukommen, deren Wirksamkeit nur vermutet werden kann, z. B. in den Fällen, wo wir in den Muscheln hernach äußerst feinkörnige Einlagerungen von Schwefeleisen finden (was nun wiederum die Festigkeit der Muschelschale erhöhen dürfte). Jedenfalls ist es eine von Organismen ausgehende Wirkung, die wesentlich dazu beiträgt, daß ein Teil der Kalkmassen, die von den Schalenträgern abgeschieden werden, nachträglich wieder in Lösung gehen.

(Kreidigkeit zeichnet in unseren Süßwasserseen fast regelmäßig die toten Muscheln, namentlich die Massen von *Dreissena*, aus, die wir in der „Zone der toten Muscheln“ zusammengelagert finden. Die Untersuchung von Dreissenen aus dem Schulensee und dem Wittensee bei Kiel ergab einen außerordentlich dichten Befall mit mikroskopischen Bohrern. Die Bohrspuren in Süßwassermuscheln sollen in unserem Zusammenhang nicht weiter verfolgt werden. Indessen ist zu bemerken, daß gerade unsere massenhaft auftretenden Bohrspuren nicht recht mit den aus Süßwasser mancherorts beschriebenen bohrenden Thallophyten übereinstimmen; sie erscheinen mir zu minutiös, um bei *Entocladia* untergebracht zu werden, in obiger Tabelle stellte ich sie als fraglich in die Nähe der Bohrerform Nr. 3.)

3. Beobachtungen an fossilem Material.

Mikroskopische Schalenbohrungen sind, wie zu erwarten, schon aus sehr alten Ablagerungen (seit dem Silur) bekannt und, nicht gerade zweckmäßig, mit den Gattungsnamen *Palaeachlya* DUNCAN und *Chaetophorites* PRATJE hauptsächlich bezeichnet worden. Meine Umschau nach fossilen Mikrobohrern bezweckte vornehmlich, den Fragen näherzutreten, unter welchen ökologischen oder faziellen Verhältnissen die Bohrspuren regelmäßig, gehäuft und daher mit sedimentpetrographischen Konsequenzen auftreten, und unter welchen Umständen sie fehlen. Ich beschränkte meine Suche auf Ablagerungen von jurassischem bis pliozänem Alter. Im folgenden werden positive und negative Befunde als gleich bemerkenswert nebeneinander gestellt.

Die Subfurcatenschichten des Unteren Bathonian von Bielefeld enthalten eine Austernbank. Die Austern sitzen zum Teil auf den großen Rostren des *Megateuthis giganteus*, die auch megaskopische Bohrspuren tragen. An mikroskopischen Bohrformen findet sich in den Belemniten Nr. 3 (*Entocladia*-artig mit Endblasen) und in den Austern Nr. 5 gleichfalls mit Endblasen. Die Austernbänke des Oberen Bathonian, der Cornbrash-Fazies, der Gegend von Hannover zeigen denselben Befall der Austern wie das ältere Vorkommen von Bielefeld. Ein drittes, ähnliches Vorkommen ist von den Ornatenschichten des Callovian von Popilany zu vermerken, wo *Gryphaea dilatata* den gleichen Befall wie die vorerwähnten Austern zeigt. Während man in diesen Fällen von regelmäßigem Auftreten der Mikrobohrer, wenn auch nicht von besonders dichtem Befall, sprechen kann, sind die Cyrenenbänke des Wealden von Sehnde bei Hannover, wie mir scheint, fast frei von Mikrobohrern. Nur wenige kleinwüchsige Bohrgänge wurden gefunden, obwohl die Muscheln ziemlich beschädigt eingesedimentiert sein dürften. Hier dürfte am Ablagerungsort ein so fäulnisreiches Bodenwasser gestanden haben, daß hauptsächlich Bakterien ihre Tätigkeit entfalten konnten. Dieser Befund paßt zu der Bemerkung von MÄGDEFRAU [1], daß im sauerstoffarmen süddeutschen Liasmeer Bohrspuren weit seltener zu finden seien als im Malm- und Senon-Meere. Was das letzteres betrifft, so mache ich einen Unterschied zwischen seiner Küstenzone (Gegend von Hannover) und seiner Tiefwasserzone (Lägerdorf in Holstein und Rügen). Im Emscher von Gehrden-Hannover und auch noch in der Quadratenkreide von Höfer westlich von Hannover sind Muscheln und Belemniten ziemlich regelmäßig befallen, in den mehr tonigen, küstenferneren Höferer Schichten nur mehr mit kleinwüchsigeren Bohrformen. Dagegen fand ich in den Gryphaeen und Inoceramen von Lägerdorf und Rügen fast gar keine Mikrobohrer. Die ganz vereinzelt gefundenen Bohrgänge waren allerdings auffallend grob. Wenn andererseits in den mächtigen küstennahen Senonschichten von Båstad in Schonen Mikrobohrer ganz vermißt wurden, so ist das vielleicht mit der dort besonders raschen Sedimentation in Zusammenhang zu bringen. Ebenso deute ich den negativen Befund in den senonen Quiriquina-Schichten Chiles. Im Tertiär nimmt die Beteiligung der Konchylien am Aufbau der Flachseesedimente noch zu gegenüber der Kreide. Man braucht hier nicht lange nach unseren Bohrspuren zu suchen — ich machte schon früher solche aus dem rumänischen Tertiär bekannt (KREJCI-GRAF und WETZEL, 8), indessen gibt es auch hier charakteristische negative Fälle. Im alttertiären Sand des Ledien von Gent zeigen die Austern Befall durch die Bohrformen 1, 2 und 5. Im oligozänen Sternberger Gestein suchte ich dagegen vergeblich, was wiederum mit besonders rascher Sedimentation der Konchylien erklärt werden könnte. Auch das untermiozäne Holsteiner Gestein erbrachte mir nur selten positiven Befund, und zwar fand sich in der besonders feinkörnigen Kieler Fazies die Bohrform Nr. 4 spärlich vertreten. Etwas überraschend ist demgegenüber das häufige Vorkommen von Mikrobohrern im obermiozänen Glimmerton von Niebüll. Freilich sind es hier ausschließlich die Bohrformen 3 und 5, die schillartige Einlagerungen im Glimmerton befallen haben, so daß hier ein Fall vorliegt, wo man auch aus faziellen Gründen Lichtarmut des Lebensraumes annehmen möchte, wie denn die Erzeuger jener Bohrformen auch oben als Pilze angesprochen wurden. Dazu paßt wiederum, daß die *Nautilus*-Schalen des oligozänen Septarientones von Itzehoe den Befall mit Bohrer-

form 4 zeigen. Die schon erwähnte Untersuchung des rumänischen Tertiärs hatte hinsichtlich der Mikrobohrer positive und negative Ergebnisse, die recht wohl zu den übrigen hier vorgebrachten Erfahrungen stimmen. Der miozäne Trümmerkalk von Targu Ocna (a. a. O., S. 108) enthält als Bildung flachsten Wassers nicht unerwartet die Bohrform 1. Der pliozäne Hydrobienschill von Valea Cimbra (a. a. O., S. 135) enthält kleinere, aber auch wohl zu Grünalgen gehörige Bohrformen. Interessant ist der Befund am pliozänen Oolith von Sarata-Monteoru (a. a. O., S. 146 und Taf. 2, Fig. 4). Hier sitzen die Bohrgänge der Form 3 in Schalenentrümmern, die den Kern von Oolithkörnern bilden. Es wurde also ein Flachwasserschill befallen, und der befallene Schill nachträglich oolithisiert. Dagegen sind die oberpliozänen Muschelpackungen von Soimesti (a. a. O., S. 154 und Taf. 4, Fig. 2) ganz frei von Mikrobohrern. In diesem Falle wurde aus anderen Gründen von uns seinerzeit ganz besonders rasche Einbettung der Cardiiden angenommen. Wiederum ziemlich regelmäßig befallen erscheinen die Austernbänke im belgischen Mittelpliozän der Gegend von Antwerpen. Es finden sich in den Austern nebeneinander dieselben verschiedenen Bohrformen 1, 2 und 5 wie in den Austern der heutigen Nordsee.

4. Biologische, fazieskundliche und lithogenetische Beurteilung der Bohrwirkungen an vorzeitlichen und rezenten Materialien.

Aus den Erscheinungsformen der fossilen Bohrgänge glaube ich den ohnehin wahrscheinlichen Schluß ziehen zu können, daß wenigstens seit dem mittleren Mesozoikum dieselben mikroskopischen Thallophyten bohrend tätig sind, die in den Meeresräumen der Gegenwart als häufig erkannt wurden. Wenn bisher die Form Nr. 3 nur fossil gefunden wurde, so liegt das wohl an der noch keineswegs gleichmäßigen Durchmusterung rezenter Schalenablagerungen, zumal aus etwas größerer Wassertiefe. Die für die fossilen Bohrspuren gegebenen Namen werden sich mit der Zeit vermutlich als entbehrlich herausstellen; freilich bedarf es noch genauerer Untersuchung der rezenten Mikrobohrer, wobei es noch an bestimmten Kulturversuchen fehlt, die hoffentlich bald durchgeführt werden.

Die Unterscheidung der wenig lichtbedürftigen Bohrer mit den im rezenten Material vertretenen Bohrgangformen 3 bis 5 darf mit einiger Wahrscheinlichkeit auf unser fossiles Material übertragen werden; wenigstens spricht letzteres nicht dagegen, die Funde im obermiozänen Glimmerton eher dafür. Damit würde, zumal wenn aus paläontologischen Untersuchungen noch weitere Bestätigungen hinzukämen, die Prüfung auf Mikrobohrer die *fazielle Beurteilung* der betreffenden Sedimente vertiefen können, sei es, daß der negative Befund in schalenreichen Flachsee-Ablagerungen zur Annahme besonders rascher Sedimentation führt, wie in den S. 263 behandelten Fällen, sei es, daß der Befund der auf Grünalgen zu beziehenden Bohrungen, also der Formen Nr. 1 bis 2a, wenn unsere diesbezügliche Deutung sich weiter bestätigt, die Annahme eines nicht zu lichtarmen Flachwasserraumes als Sedimentationsort erlaubt.

Das regelmäßige und häufige Vorkommen der mikroskopischen Bohrwirkungen, zumal in den Schillablagerungen der Gegenwart und Vergangenheit, in den Austernbänken, Miesmuschelsiedlungen etc., der Flachsee und in der Konchylienlebewelt der

Klippenküsten und Felsgründe legt die Bedeutung nahe, die gerade der hiermit gegebene Schalenabbau haben muß für die restlose Schalenzerstörung und damit für die Anreicherung der resultierenden Sedimente an gelöstem Kalk. Nicht nur, daß die von den Bohrern weggelösten Anteile des Schalenkalkes in gelöster Form dem Meerwasser zurückgegeben werden, nicht nur, daß die befallenen Schalen durch die oftmals bis zur Bildung eines Maschenwerkes fortschreitende innere Aushöhlung leichter werden und somit größere Anwartschaft haben, vom Wasser bewegt zu werden und in die Zonen stärkster mechanischer Aufarbeitung zu gelangen, sondern es ist auch, wie S. 262 ausgeführt, großes Gewicht darauf zu legen, daß gerade die von den mikroskopischen Bohrgängen stark durchsetzten Konchylienschalen, die „kreidig“ gewordenen Schalen, zugleich von geringer mechanischer Widerstandskraft und von erhöhter physikochemischer Löslichkeit sind. Alles führt dahin, daß schließlich am Boden des bewegten marinen Flachwassers, im endgültigen Sedimentationsbereich, eine verminderte Menge gut erhaltener Konchylienschalen und andererseits ein Überschuß gelösten Kalkes vorhanden ist. Ja, es ist die Auffassung möglich, daß der normale lithogenetische Endzustand der hier ins Auge gefaßten Vorgänge der nahezu fossil-leere Kalksandstein sei, wie er aus genügend zahlreichen Schichtbeispielen fossil bekannt ist, daß die gelegentlichen Fossilnester und Fossilbänke einem vorzeitigen Abschluß des organisch, mechanisch und physikochemisch bewirkten Zerstörungsvorganges der Schalen verdankt werden, insbesondere der zeitweilig stark beschleunigten Sedimentschüttung. Das schon wiederholt beachtete Fehlen der Felsiedler-Lebewelt in den fossilen Küstensedimenten ist verständlich nicht nur als Folge der mechanischen Zerstörung der toten, nicht mehr verankerten Schalen, sondern auch als Folge des in diesen Schalen besonders starken Befalles mit bohrenden Mikroorganismen.

Schließlich scheint mir auch das Wattenmeer und seine Sedimentation ein Beispiel für die quantitative lithogenetische Bedeutung der hier betrachteten Zusammenhänge zu bieten. Wenn wir den Schalenreichtum der Wattflächen mit ihren *Mytilus*-Bänken und *Hydrobia*-Populationen einerseits und die Spärlichkeit der Konchylieneinschlüsse im endgültigen, Sediment gewordenen Schlick andererseits bedenken und beim mikroskopischen Studium der Schlickproben immer wieder auf die charakteristischen syngenetisch gebildeten Kalzitrhomboederchen stoßen, so wird der Umfang der Schalenauflösung klarer als bei der ebenfalls schon oft gemachten Beobachtung, daß große Konchyliemengen der Strandregion in überraschend kurzer Zeit wieder verschwinden — hier ist ja je nach örtlichen Umständen auch mit der Möglichkeit von Rücktransporten ins tiefere Wasser zu rechnen. Aber ein wesentlicher Faktor, der zum schnellen Verschwinden der nur scheinbar intakten, allerdings schon megaskopisch „kreidig“ erscheinenden Konchylien führt, dürfte nach unserer Auffassung der sein, daß die mechanische und physikochemische Aufarbeitung der Kalkgebilde dann außerordentlich rasch vor sich gehen kann, wenn in der geschilderten Weise die mikroskopischen Schalenbohrer vorgearbeitet haben. Aus unserem Schlick würde nach Ablauf der geologischen Diagenese ein im ganzen gesehen ziemlich fossilärmer, feinkörniger Kalksandstein.

Die obige Aufzählung fossiler Vorkommen von mikroskopischen Bohrwirkungen ist im Vergleich mit den zugleich mitgeteilten negativen Befunden nicht übermäßig

umfangreich, hätte freilich unschwer beträchtlich erweitert werden können. Außerdem sind in jener Aufzählung keine Fälle mit so extrem dichtem Befall erwähnt worden, wie sie rezent häufig beobachtet werden. Wir deuten aber unsere Erfahrungen über die rezente und fossile Verbreitung der Bohrspuren so, daß die fossilen Fälle mehr im Rahmen des Endergebnisses des Zusammenwirkens sedimentbildender Faktoren zur Erscheinung kommen, daß nur eine Auswahl von Zerstörungswirkungen der Schalen überliefert ist, wenn die Natur auf halbem Wege der Zerstörung befindliche Stücke konservierte, daß wir aber in unseren rezenten Funden oft lithogenetisch unfertige Zustände vor Augen haben, deren geologische Bestimmung die restlose Beseitigung ist.

5. Schrifttum.

Die wertvolle und umfangreiche Literaturzusammenstellung bei PIA [2] gestattet hier die Beschränkung der Liste auf die für den Zusammenhang wichtigsten Arbeiten. Nachzutragen wäre in v. PIA's Liste als systematisch orientierendes Werk L. NEWTON, A handbook of the British seaweeds. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London 1931.

1. MÄGDEFRAU, K. Lebensspuren fossiler „Bohr“-Organismen. Beitr. naturkd. Forsch. Südwestdeutschl. **2**, 1. 1937.
2. V. PIA, J. Die kalklösenden Thallophyten. Arch. Hydrobiol. **31**, 2. 1937.
3. PRATJE, O. Fossile kalkbohrende Algen (*Chaetophorites gomontoides*) in Liaskalken. Ctbl. f. Min. etc. 1922.
4. BORNET, E. und CH. FLAHAULT. Sur quelques plantes vivant dans la teste calcaire des mollusques. Bull. Soc. bot. France, **26**, 1890.
5. ERCEGOVIC, A. Sur la valeur systématique de quelques algues perforantes récemment décrites. Acta botan. Inst. Univ. Zagrebensis, **9**. 1934.
6. KLÄHN, H. Die Anlösungsgeschwindigkeit kalkiger anorganischer und organischer Körper innerhalb eines wässrigen Mediums. Ctbl. f. Min. etc., Abt. A. 1936.
7. KREJCI-GRAF, K. und W. WETZEL. Die Gesteine der rumänischen Erdölgebiete. Arch. Lagerstättenforsch. **62**. 1936.
8. NADSON, G. Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Scripta botan. horti univers. Petrop. **18**. 1900.
9. DUERDEN, J. E. Boring algae as agents in the disintegration of corals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **16**. 1902.
10. FREMY, P. Cyanophycées perforantes. Bull. Soc. Linn. Normandie, sér. 8, **2**. 1929.
11. KYLIN, H. Über einige kalkbohrende Chlorophyceen. Kgl. fysiogr. Sällsk. Lund. Förhandl. **5**, 19. 1935.
12. PARKE, M. W. and H. B. MOORE. The biology of *Balanus balanoides*. II. Algal infection of the shell. J. of the Marine Biol. Assoc. of the Un. Kingd. **20** (N. S.) 1935/6.

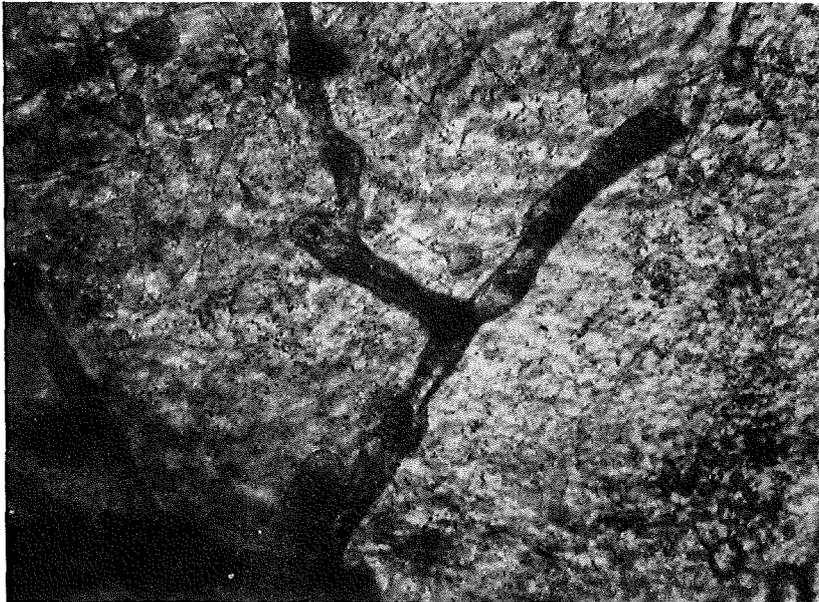


Fig. 1. *Ostrea edulis* von Helgoland, befallen von den Bohrerformen Nr. 1 und Nr. 5. Die großen Gänge von Nr. 1 (Durchmesser = 0,024 mm) besitzen noch einen körnigen Inhalt. Die äußerst feinen, kaum gebogenen Gänge von Nr. 5 tragen an Abzweigungen „Endblasen“. Auch „Mutterblasen“ sind ausgebildet, von denen strahlenförmig neue Gangstrecken entspringen (rechte und linkere obere, rechte untere Bildecke). Vergr. 220 ×. Zu S. 258.

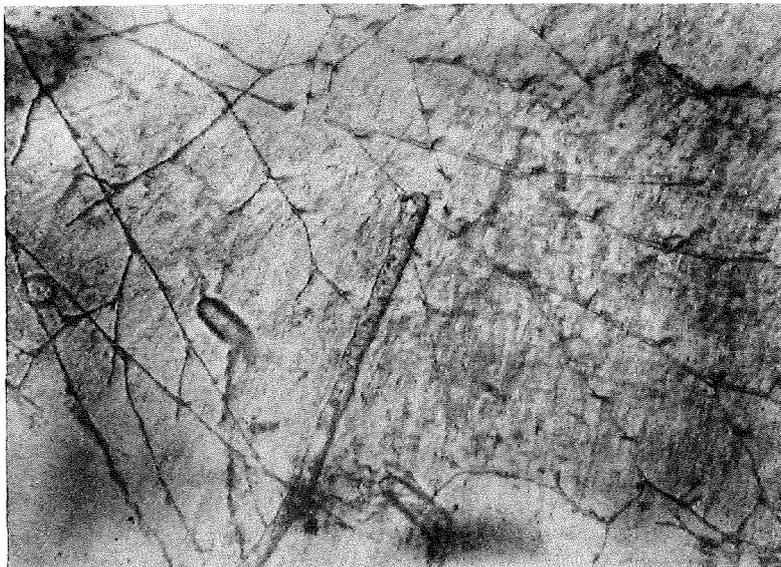


Fig. 2. *Ostrea edulis* von Helgoland, befallen von den Bohrerformen Nr. 1 und Nr. 6. Der Durchmesser beträgt bei Nr. 1 0,013 mm, bei Nr. 6 0,0011 mm. Die terminalen Anschwellungen der einzelnen Gangstrecken und der winklige Ansatz der folgenden Strecken sind kennzeichnend für Nr. 6. An einem Nebenzweige eine „Endblase“ (linker mittlerer Bildrand). Vergr. 220 ×. Zu S. 258, 259.

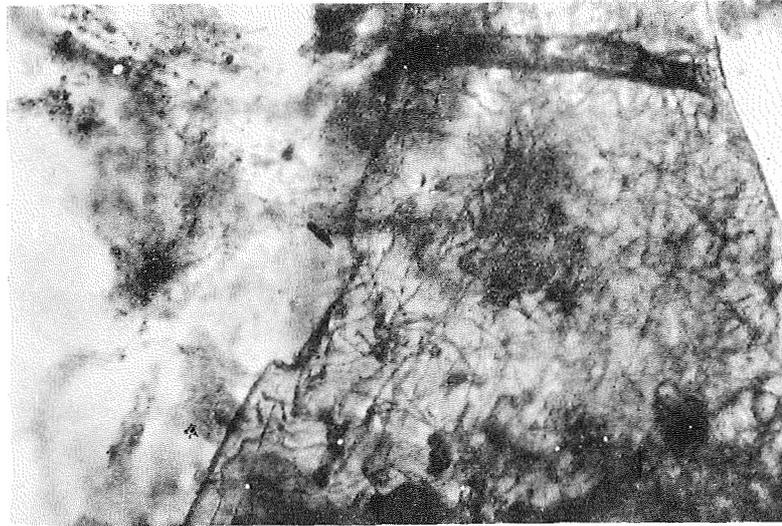


Fig. 3. Muschelbruchstück aus dem Helgoländer „*Polygordius*-Schill“, befallen von den Bohrerformen Nr. 1 (oben) und Nr. 4. Außerhalb des Bruchstückes Reste der die großen Gänge (1) erzeugenden Alge, deren Schlauchinhalte in spindelförmige Körper (? Sporen) zerfallen sind. Vergr. 220 \times .
Zu S. 261.

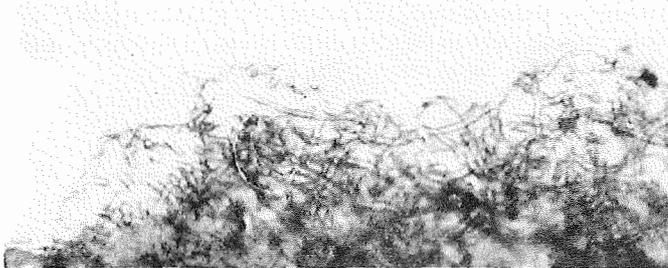


Fig. 4. *Mytilus edulis* von Schilksee bei Kiel, stark befallen von Bohrerform Nr. 2 (? *Entocladia*). Die Brüchigkeit der Schale wird durch den Verlauf des Oberrandes des Bruchstückes gekennzeichnet. Vergr. 207 \times .
Zu S. 259.

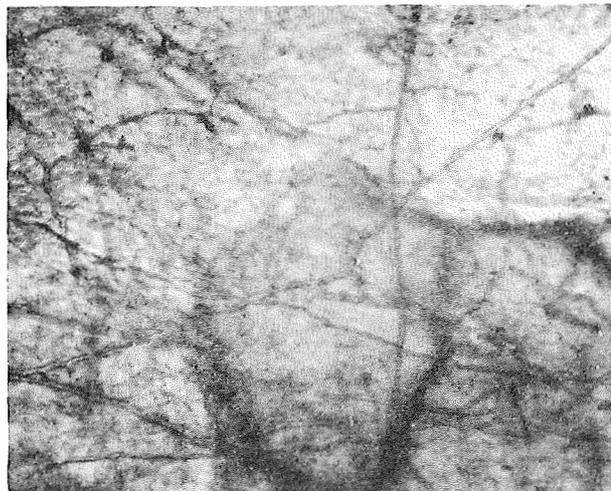


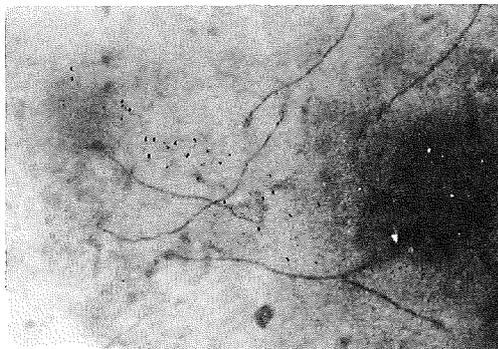
Fig. 5. *Mytilus edulis* von einem erratischen Block des Ostseebodens (Felsblocksiedler - Gesellschaft). Befall durch Bohrerform Nr. 2 (? *Entocladia*). Vergr. 220 \times . Zu S. 260.

Fig. 6. Placuna befallen von *Clione* (große Öffnungen) und den Bohrerformen Nr. 1 und 2, die zum Teil von den *Clione*-Höhlen ausgehen. Vergr. 45,4 ×. Zu S. 260.



Fig. 7. Schalenbruchstück aus dem Helgoländer „Polygordius-Schill“, befallen von der Bohrerform Nr. 2a. Gerade Gangstrecken mit terminalen Anschwellungen. Die Verzweigungsart (Trifurkation) ist bei keiner anderen Form beobachtet. Vergr. 220 ×. Zu S. 258, 261.

Fig. 8. *Nucula*-Schale aus dem obermiozänen Glimmerton von Niebüll, besiedelt mit Bohrerform Nr. 3. Feine Gänge mit birnförmigen Endblasen. Vergr. 220×. Zu S. 263.



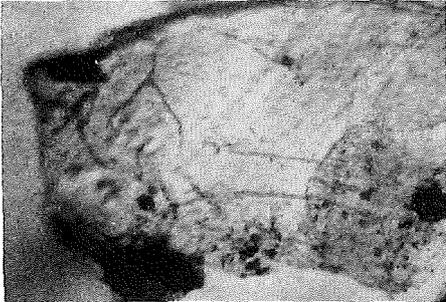


Fig. 9. *Ostrea edulisformis* aus den Subfurcaten-schichten (Unt. Bathonian) von Bielefeld. Befall durch Bohrerform Nr. 2 (? *Entocladia*). Vergr. 220 \times . Zu S. 263.

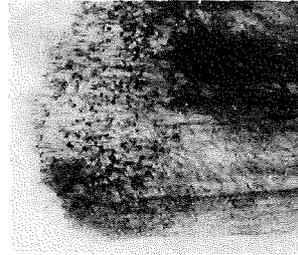


Fig. 11.



Fig. 10 und 11. *Mytilus edulis* von einer Austernbank bei Langeneß, Halligbucht. Zwei verschiedene Vergrößerungen. (Fig. 10 220 \times , Fig. 11 41 \times .) Befall durch die Bohrerform Nr. 4. Rechts feine, gebogene Gänge, links Häufung von unregelmäßig gestalteten „Endblasen“. Die Zerbrechlichkeit der Schale wird durch den Bruchrand links gekennzeichnet. Zu S. 258–260.

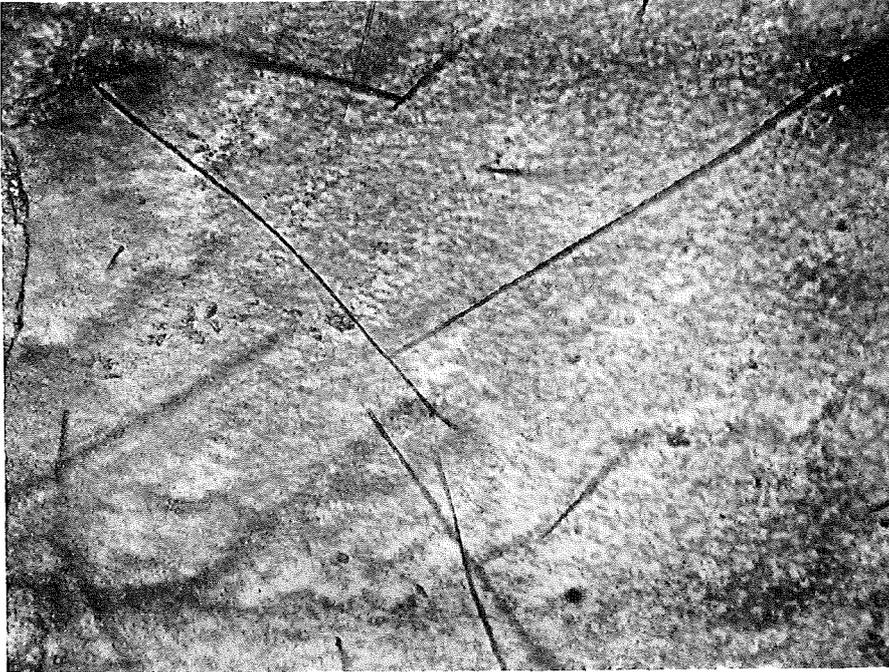


Fig. 12. *Tapes edulis* von Helgoland, befallen von Bohrerform Nr. 5. Feine, gerade Gänge, die die Schale in allen Richtungen des Raumes durchsetzen. Vergr. 220 \times . Zu S. 258.

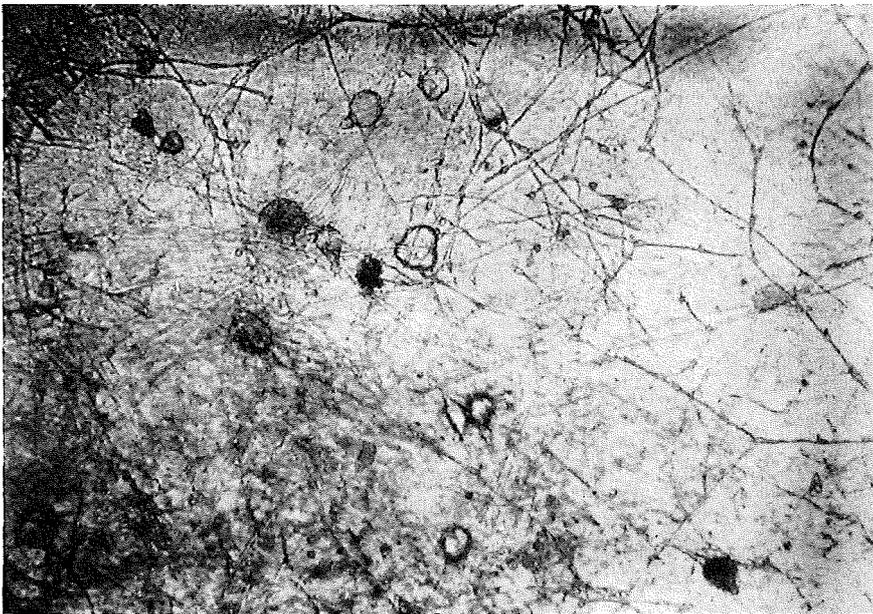


Fig. 13. *Pecten* sp. von Helgoland, befallen von den Bohrerformen Nr. 5 und 6. Nr. 5 ist durch nur wenige gerade Gänge vertreten. Nr. 6 ist kenntlich an dem gleichen Gliederbau, wie in Fig. 2 abgebildet. „Endblasen“ beider Bohrerformen. Vergr. 220 \times . Zu S. 258.