

Abereiddy Bay und die Welt der Graptolithen

Peter Bürki

Unsere dreiwöchige Ferienreise 2019 hatte Wales zum Ziel. Die Routenplanung stützte sich in erster Linie auf die in üblichen Reiseführern beschriebenen Sehenswürdigkeiten und führte uns in fünf Etappen in den Brecon National Park, auf die Insel Anglesey, in die Universitätsstadt Aberystwyth, nach St. Davids an der Küste von Pembrokeshire, sowie ins südenglische Bath.

Wie bei Ferienreisen üblich, gehörte es für mich auch dazu, etwas über die geologische Situation der besuchten Gegenden in Erfahrung zu bringen. Das Buch „Wales“ des British Geological Surveys [1] erwies sich dazu als sehr umfassend und detailliert, dadurch aber für den interessierten Laien eher schwer zu lesen. Als primär an den „Hobby-Geologen“ gerichtet erwies sich das in Wales erworbene Büchlein „The Rocks of Wales“ [2]. Was jedenfalls klar hervorgeht: in Wales bewegt man sich auf altem Boden. Die Gesteinsformationen stammen fast ausschliesslich aus dem Paläozoikum, grossenteils aus dem Kambrium (541 - 485 Mio J), Ordovizium (486 - 444 Mio J) und Silur (444 - 419 Mio J). Ja, diese drei Systeme wurden auch erstmals in Wales beschrieben und zwar von den berühmten Geologen Adam Sedgwick und Roderick Murchison. Murchison befasste sich mit den silurischen Schichten und benannte diese 1833 nach dem keltischen Volk der Silurer; Sedgwick befasste sich primär mit den kambrischen Schichten und benannte diese 1835 mit dem lateinischen Namen für Wales (Cambria). Über den Kontaktbereich der beiden Systeme stritten sie sich aufs Heftigste, und erst nach dem Tod von beiden löste Charles Lapworth das Problem, indem er das System des Ordoviziums dazwischenschaltete, wiederum nach einem keltischen Volk benannt.

Im Weiteren las ich die Wales betreffenden Seiten im Büchlein „Fossilien sammeln in England, Wales, Schottland“ [3]. Dort wurde auf die Fundstelle Abereiddy Bay hingewiesen, wo insbesondere Graptolithen zu finden seien.

Da die Abereiddy Bay nur wenige Kilometer von St. Davids, einem unserer Reisesstationen, entfernt liegt, wurde sie natürlich das Ziel eines Ausflugs. Die im Fossilien-Büchlein beschriebene Anfahrt zum Parkplatz an der Abereiddy Bay stimmte sehr genau, und auch den erwähnten Glace-Stand fanden wir vor. Aber wo sind die Fossilien? Ich fragte beiläufig den Aufseher, der uns zwei Pfund für den Parkplatz abknöpfte, ob er von solchen Fossilien gehört hätte. Er meinte, ich solle ihm kurz folgen; er machte ein paar Schritte auf das Strandgeröll, blickte auf den Boden, bückte sich und hob ein flaches Schieferstück auf. Meinen Sie so was? Tatsächlich hielt er ein Schieferplättchen mit weissen Graptolithen-Abdrücken in der Hand!



Bild 1 Die kleine Bucht Abereiddy Bay, Dyfed, South Wales



Bild 2 Graptolithensuche im Strandgeröll

Innert kurzer Zeit fanden meine Frau und ich weiter Schieferplatten mit Graptolithen; durch Aufschlagen konnten auch frische Bruchflächen erzeugt werden mit noch unverwitterten Abdrücken. Dazu nahmen wir einige Schieferhandstücke unverändert mit, um sie zu Hause mit etwas mehr Sorgfalt zu spalten. Am besten gelang dies, wenn eine Kante frisch gesägt wurde und so eine gute Angriffsstelle für einen kleinen, flachen Meißel bot.

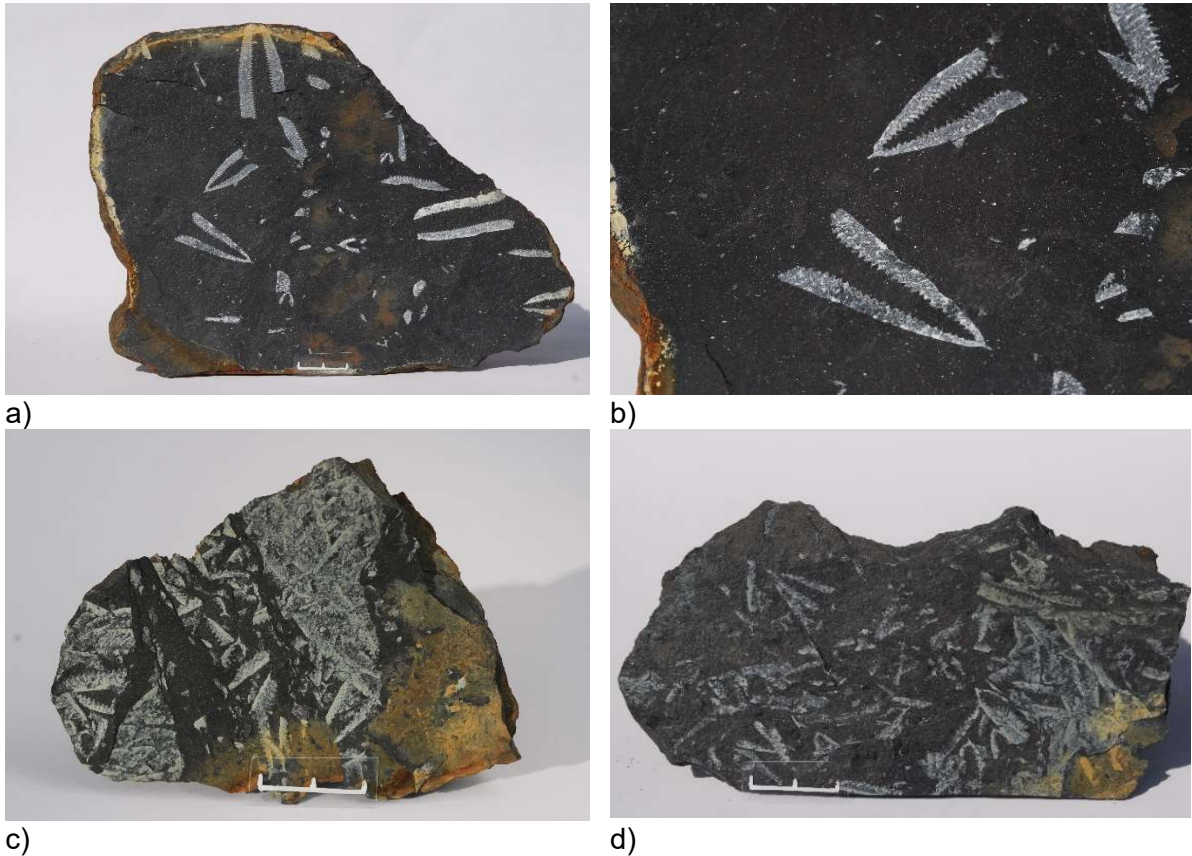


Bild 3 Graptolithen von der Abereiddy Bay; a) typische Stimmgabel-Form; b) Ausschnitt von a); c) verschiedene dünne, aufeinanderfolgende Schichten, alle mit Graptolithen belegt; d) Gespalten nach geradem Schnitt einer Kante. Skalenbreite 2 cm
Sammlung und Fotos: P. Bürki

Bei den in der Abereiddy Bay vorkommenden Graptolithen handelt es sich um *Didymograptus artus* oder auch *Didymograptus munchisoni*; auf Grund ihres typischen Aussehens werden sie auch als Stimmgabel-Graptolithen bezeichnet. Der Tonschiefer (mudstone, shale) stammt aus dem Ordovizium, genauer aus der regionalen Serie Llanvirn und regionalen Stufe Abereiddian gemäss britischer Gliederung¹, abgelagert vor ca 465 Mio Jahren [1].

Graptolithen-Abdrücke kommen auf dünnsten, aufeinanderfolgenden Schichtflächen vor, und haben somit praktisch nur eine zweidimensionale Ausdehnung (siehe Bild 3c). Die versteinerten Lebewesen besaßen offensichtlich keine harten, dreidimensionalen Schalen aus Kalzit, sondern vielmehr ein organisches Gehäuse, das nach Ablagerung auf dem Meeresboden durch die überlagernde Sedimentschicht flach gedrückt wurde.

Aber was weiss man sonst noch über diese urtümlichen Lebewesen? Eine oberflächliche Google-Suche bringt recht wenig zu Tage; der Wikipedia-Beitrag ist äusserst spärlich, andere Übersichtsdarstellungen, besonders in deutscher Sprache, fehlen weitgehend oder sind alt. Als „Türöffner“ erwies sich letztlich das Buch „Graptolite Paleobiology“ [4] von J. Maletz,

¹ Die britische Gliederung des Ordoviziums weicht von derjenigen der International Union of Geological Sciences ab [11]

welches mit dem Erscheinungsjahr 2017 den allerneusten Stand der Kenntnisse über Graptolithen zusammenträgt. Es ist wiederum akademisch-wissenschaftlich abgefasst, und den Anspruch, alles zu verstehen oder alles lesen zu müssen, darf unsereins nicht erheben. Aber insbesondere die einführenden und abschliessenden Kapitel sind gut lesbar und aufschlussreich, und einzelne zitierte Literaturstellen die einen besonders interessieren, lassen sich dann über Google oft doch noch auffinden. Und man staunt, was über diese Lebewesen seit 1735 alles erforscht wurde und welche Bedeutung sie erlangt haben.

Die folgende Zusammenfassung beruht weitgehend auf dem obigen Buch von Maletz [4].

Frühe Graptolithen-Forschung

Tatsächlich wurden fossile Graptolithen wissenschaftlich erstmals 1735 von Linné in seinem Werk *Systema Naturae* erwähnt, wo er auch den Begriff *Graptolithus* prägte (Bedeutung = Schriftstein); in seinem 1751 erschienenen Werk *Skanska Resa* wurde erstmals ein (gezeichnetes) Bild publiziert. Linné hatte eine anorganische Entstehung angenommen und diese Bezeichnung für anorganische Markierungen die wie Fossilien erscheinen, benutzt.

Im Anschluss daran befassten sich weitere Naturforscher mit diesen fossilen Strukturen, erkannten dabei sicher die organische Herkunft, spekulierten aber ziemlich frei über eine Zuordnung zu der damals bekannten Tier- und Pflanzenwelt (fossile Pflanzen, Cephalopoden, Bryozoen, Polypen, Nautiloidea, Blumentiere (Anthozoa))

Eine vertiefte wissenschaftliche Forschung setzte so ab 1850 ein, ausgehend von Deutschland (anhand von Graptolithen-Schiefer aus dem Silur in Thüringen und Sachsen), dann aber führend in Grossbritannien, im östlichen Nordamerika (Kanada) und in Schweden. Man erkannte, dass es sich bei den Graptolithen um koloniale Lebewesen handelte, wobei je ein Einzellebewesen (sogenanntes Zoooid) eine der für Graptolithen charakteristischen Zacken – genannt Theke - bewohnte, bzw. dort aus einer röhrenförmigen Öffnung herausragte. Die Theken sind in einer Röhre, bzw. in einem Röhrensystem aufgereiht; diese Röhren wurden als Rhabdosom bezeichnet, neuerdings [4] als Tubarium (engl. tubarium). Einzelheiten über die Zooide konnte man nicht in Erfahrung bringen, da keine fossilen Spuren von diesen Weichtieren erhalten sind. Die Zooide sind nur von den wenigen heute lebenden Formen der Pterobranchier (*Rhabdopleura*, *Cephalodiscus*) bekannt (siehe weiter unten).

Der Forschungsschwerpunkt in der zweiten Hälfte des 19 Jh. lag auf der Beschreibung und Einordnung (Taxonomie) der schier unermesslichen Vielfalt der gefundenen Arten, was auf Grund der mehrheitlich schlechten Konservierung der Fossilien ein schwieriges Unterfangen war und zu vielen Verwechslungen und Doppelbezeichnungen führte. Wichtige morphologische Unterscheidungskriterien waren (vergleiche dazu Abbildungen in Anhang 1a und 1b):

- Gestalt der Kolonie: diese variierte von weiträumigen, baum-, strauch- oder fächerartig verzweigten Kolonieformen der Dendroidea und der Dichograptide mit einer Ausdehnung der Kolonie bis zu fast einem Meter, hin zu viel weniger komplexen Kolonien mit Vierer-, Zweier- oder Einzel-Ästen (engl. stipes) der Tetragraptiden, Didymograptiden und Monograptiden. Entsprechend variierte die Anzahl der Theken und damit der Zooide von mehreren Tausend zu weniger als einer Handvoll.
Die gefundenen Graptolithen von Abereddy Bay haben eine typische, symmetrische Zwei-Ast-Anordnung.
- Anzahl von Theken-Reihen in einem Ast, ob ein-, zwei-, drei- oder vierreihig.

Bereits zu dieser Zeit wurde erkannt, dass erste Graptolithen durch spärliche Fossilienfunde bis ins Mittlere Kambrium nachweisbar sind, und dass sich dann ab dem Ordovizium explosionsartig eine riesige Artenvielfalt entwickelte (Bild 4).

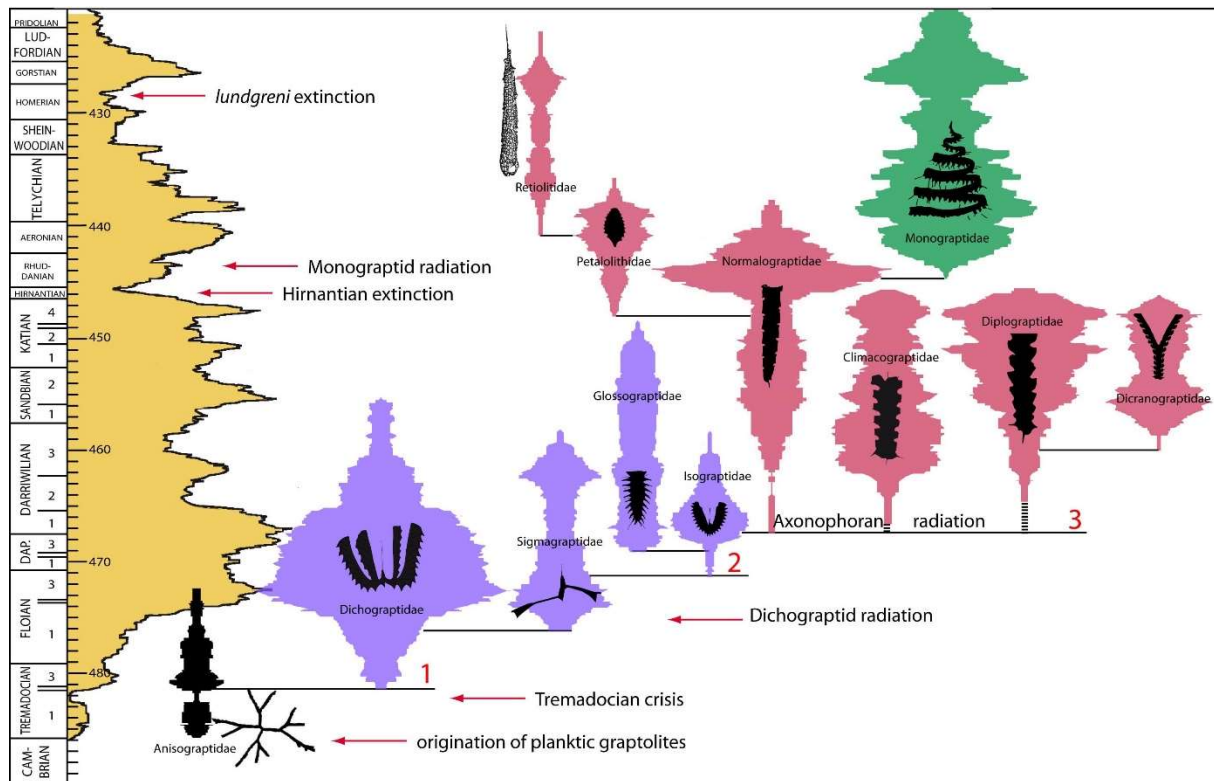


Bild 4 Artenvielfalt der verschiedenen Graptolithen-Familien im Ordovizium und Silur. Drei Events im Ordovizium sind markiert. (1) der Ursprung der Dichograptidae im späten Tremadoc; (2) der Ursprung der Isograptidae an der Basis des Dapingiums und (3) der Ursprung der Axonophora (biseriellen Graptolithen) an der Basis des Darriwiliums
Quelle [Jörg Maletz]

Weiter wurde erkannt, dass die Graptolithen anfänglich alle am Boden festsitzend (sessil) waren, z.T. krustenbildend, und sich dann – mit Ausnahmen - hin zu einer planktonischen, d.h. freischwebenden Lebensweise entwickelten; erstere werden unter dem Begriff Dendroidea zusammengefasst, letztere unter dem Begriff Graptoloidea. Einen Grund für diese Entwicklung kann bisher nicht eindeutig festgestellt werden. Mit dem Wechsel von sessiler zu freischwebender Lebensweise war auch ein Wandel der Koloniestrukturen von ausgedehnten, stark verästelten zu einfacheren und symmetrischeren Formen verbunden. Planktonische Graptolithen lebten überwiegend in oberen Wasserschichten und erfuhren eine weite geographische Verbreitung. An der Grenze zum Silur starben die meisten Arten aus und im Silur beschränkte sich die Artenvielfalt weitgehend auf die Monograptiden. Nur ganz wenige Arten überlebten bis ins Untere Devon, dann starben alle planktonischen Graptolithen aus, und einzig von ein paar sesshaften (benthische) Arten wurden Fossilien bis ins Karbon gefunden.

Als wesentliche Erkenntnis der Graptolithenforschung aus der 2. Hälfte des 19 Jh. erwies sich die Beobachtung, dass sich die Artenentwicklung (für geologische Zeitbegriffe) sehr rasch vollzog und vielen Arten nur eine kurze Existenzdauer von mehreren Hunderttausend bis wenigen Millionen Jahre beschieden war. Dies ermöglichte eine ausserordentlich detaillierte Stratigraphie der Ordovizium- und Silur-Systeme, die heute noch für die praktische Geologie – namentlich für die Erdöl-Prospektion - von uneingeschränkter Bedeutung ist. Zeugnis für

diese Aktualität ist z.B. die 2009 veröffentlichte Publikation «Graptolites in British Stratigraphy» [5].

Anhänge 1a und 1b geben einen kleinen Eindruck über die Formen- und Artenvielfalt der Graptolithen und ihre Bedeutung für die stratigraphische Zonierung des Ordoviziums und Silurs.

Als umfassendste und detaillierteste Zusammenfassung des Wissensstandes über Graptolithen anfangs des 20. Jahrhunderts darf vermutlich das epochale Werk „A Monograph of British Graptolites“ angesehen werden, das zwischen 1901 und 1918 in 10 Bänden publiziert wurde und die 370 zu dieser Zeit bekannten Arten umfassend beschrieb und illustrierte.

Neuere Graptolithen-Forschung

Ab dem 20. Jh. wurde die Graptolithenforschung in weiteren Ländern aufgenommen, namentlich in Polen, Russland, Australien und besonders in China, das bedeutende Fundstellen aufweist. Das Interesse verschob sich von der Artenbeschreibung und Taxonomie auf die Biologie der Graptolithen, d.h. auf den Körperbau, die Lebensweise, die Fortpflanzung und die Entwicklung innerhalb eines Lebenszyklus, und auf die evolutionäre Entwicklung.

Taphonomie

Eigentlich eher am Rande wurde auch der Mechanismus der Fossilbildung (Taphonomie) von Graptolithen untersucht, auf den hier kurz eingegangen wird, da er für die Erscheinungsweise vieler Graptolithen-Fossilien, besonders auch derer von der Aberiddy Bay, von Interesse ist.

Underwood [6] unterscheidet vier Erhaltungszustände von Graptolithen-Fossilien

- 1) Dreidimensionale Erhaltung des fossilen Tubariums (Gehäuses) in früh-verfestigten Kalksteinen (oder auch in Flint); sehr selten, aber besonders aufschlussreich (siehe unten).
- 2) Plattgedrücktes fossiles Tubarium (metamorphierte Gehäuse-Substanz, kerogen-artig oder verkohlt)
- 3) Pyritische Füllung des Tubarium-Hohlraums (Steinkern)
- 4) Abdruck des plattgedrückten Tubariums in Form einer hellen, weissen oder grünlichen Schicht (häufigste Erscheinungsweise, z.B. Aberiddy Bay Fossilien). Diese helle Schicht besteht aus Schichtsilikaten, z.T. zusammen mit organischer Restsubstanz und auch Pyrit

Die entsprechenden Abläufe bei der Fossilbildung sind in Bild 5 dargestellt:

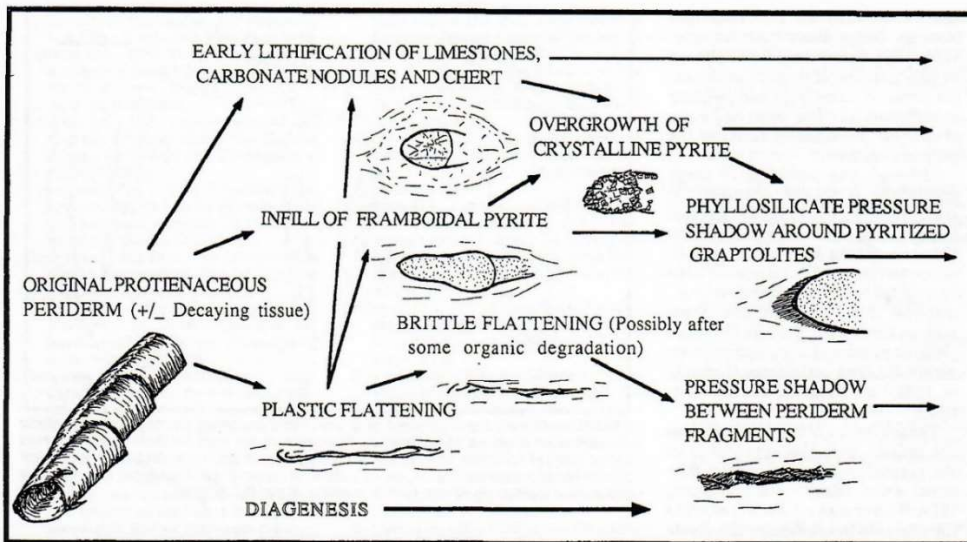


FIGURE 4—Summary diagram showing the taphonomic processes during graptolite preservation.

Bild 5 Verschiedene Bildungsmechanismen von Graptolithen-Fossilien Quelle [6]

Das Plattdrücken der Tubarien bewirkte natürlich eine gewisse Verzerrung der Graptolithen-Formen, was durch eine spätere tektonische Beanspruchung noch überlagert werden konnte; beides erschwert die Artenbestimmung (Taxonomie)

Underwood [6] untersuchte die mineralogische und morphologische Natur der nach 4) gebildeten Aberiddy Bay Fossilien mittels Rasterelektronenmikroskopie (Bild 6). Er konnte dabei eindeutig Schichtsilikate erkennen, die zusammen mit Plättchen von organischer Restsubstanz des Graptolithen-Gehäuses vermischt sind, z.T. auch zusammen mit Pyrit. Underwood bezeichnete die Schichtsilikate als Chlorit. Underwood nimmt an, dass die Bildung des Schichtsilikats nicht zeitnah zu der Ablagerung der Graptolithen im Sedimentschlamm erfolgte, sondern erst zu einem späteren Zeitpunkt, induziert durch einen erhöhten Druck im Rahmen einer schwachen (low-grade) Metamorphose. Das Schichtsilikat füllte dabei Hohlräume aus, die durch den erhöhten Druck entstanden sind (pressure shadow mineralization) oder zwischen den Plättchen der organischen Restsubstanz vorhanden waren. Weiter stellte er fest, dass die Farbe des Schichtsilikat-Films bei frischen Gesteinsstücken grünlich ist, und die bei den meisten Fundstücken typisch weisse Farbe erst durch Verwitterung entsteht.

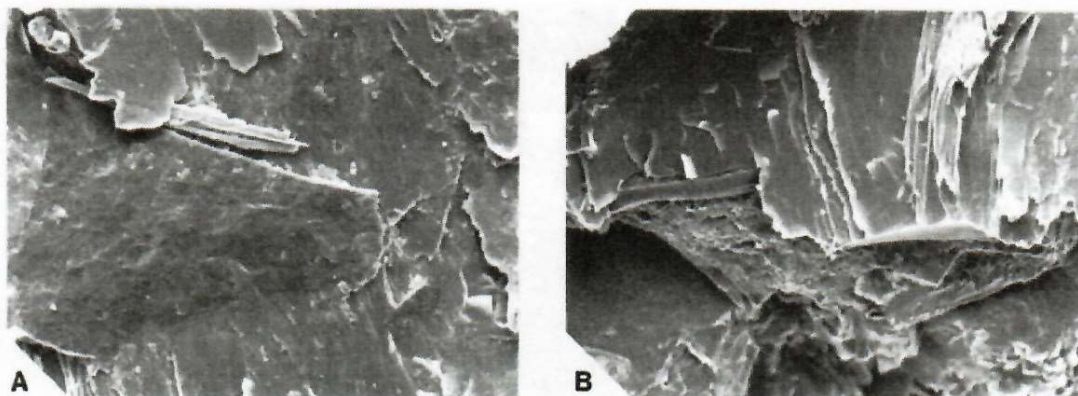


FIGURE 2—A. Surface view of a graptolite (?*Diplograptus* sp.) from the south of Aberiddy Bay, showing an angular periderm fragment set in a sheeted phyllosilicate matrix. BU24274. Width of field ca. 150 μ m. B. Broken end of a graptolite (*Didymograptus* sp.) from the south of Aberiddy Bay. The central granular material is pyrite surrounded by broken periderm (hard to distinguish from silicate, but a broken edge can be seen to the upper left of center) and totally encased in sheeted phyllosilicate. BU24274. Width of field ca. 200 μ m. C. Surface of a graptolite

Bild 6 Rasterelektronische Aufnahme von Graptolithen von der Aberiddy Bay Ausschnittsweise aus Quelle [6]

Solche Schichtsilikat-Filme kommen auch auf anderen Fossilien vor, besonders auch auf solchen von der berühmten Burgess Shale Fundstelle in Kanada, wo einzigartig erhaltene Fossilien mit Weichkörpererhaltung aus dem Mittleren Kambrium vorkommen. Page et al. [7] unternahm eine detaillierte, vergleichende Untersuchung der mineralischen Überzüge von Graptolithen und von Burgess Shale Fossilien. Neben den oben erwähnten Chloriten bestimmten sie auch Illit, helle Glimmer und Kaolinit als Mineralphasen. Sie kamen auch hier zum Schluss, dass die Bildung der Schichtsilikatfilme nicht, wie oft angenommen, in der Anfangsphase der Fossilbildung erfolgte und ausschlaggebend für die exzellente Erhaltung war, sondern erst im Nachhinein im Verlauf der Metamorphose.

Übrigens wurde die weisse Substanz auf den Graptolithen bereits im 19. Jh. als Schichtsilikat erkannt und Gümbelit benannt; später wurde Gümbelit auch als Hydro-Muskovit bezeichnet. Meines Wissens ist der Begriff bzw. das Mineral Gümbelit, nicht sauber definiert und kaum noch gebräuchlich.

Es scheint wahrscheinlich, dass bei der Fossilbildung der Graptolithen nach 4) die Bedingungen auf dem Meeresboden durch ein Sauerstoffdefizit geprägt waren, nahegelegt durch den hohen Kohlenstoffgehalt der schwarzen Ton- oder Schiefergesteine (Ablagerung von «Faulschlamm»), sowie auch durch die häufige Pyritbildung. Man nimmt heute jedoch an, dass dieser Sauerstoffmangel nicht, wie früher angenommen, der wichtigste Grund für die «gute» Erhaltung der Fossilien war, und die robuste organische Gehäusesubstanz auch gewisse oxidierende Bedingungen überdauert hätte; vielmehr hat der Sauerstoffmangel zu einem vollständigen Fehlen von Bodenlebewesen geführt und damit jedes Umwühlen der obersten Sedimentationsschichten (sog. Bioturbation) verhindert, was ausschlaggebend war für die perfekte Erhaltung der sehr feinen Tonschichtabfolge und der darin enthaltenen, flachgedrückten Gehäuse der Graptolithen. Ein weiterer Faktor, der zur guten Erhaltung der Aberiddy Bay Fossilien beigetragen hat, ist der Umstand, dass bei der leichten Metamorphose die Ablagerungsschichtung (bedding plane) und die Spaltungsschichtung (cleavage plane) parallel zueinander erhalten blieben.

Lebensweise und Gerüstaufbau

Über den Körperbau und die Lebensweise wurde anfänglich noch viel spekuliert, was auf den schlechten und oft nur bruchteilhaften Zustand der Fossilien in den typischen Graptolithen-Schiefen und natürlich auf das Fehlen jeglicher Überreste oder Spuren der oben erwähnten kleinen Einzellebewesen (Zooide) zurückzuführen ist. Während die sessile Lebensweise der ursprünglichen Generation der Graptolithen gut nachvollzogen werden konnte, wurde viel gerätselt über die planktonische, d.h. freischwebende Lebensweise. Man glaubte, fossile Hinweise auf Schwimmblasen zu finden, von denen einzelne oder eine Vielzahl von Ästen (engl. stipes) ausgingen, oder glaubte, dass sich Graptolithen über einen schnurartigen Körperfortsatz (sogenannte Nema) an Pflanzen anhängten (Bild 7). Maletz [8] nahm 2015 solche Spekulationen, die zum Teil unkritisch bis in die neueste Zeit in Lehrbüchern übernommen wurden, unter die Lupe und stellte fest, dass sie letztlich bar jeglicher Evidenz sind und fallen gelassen werden müssen.

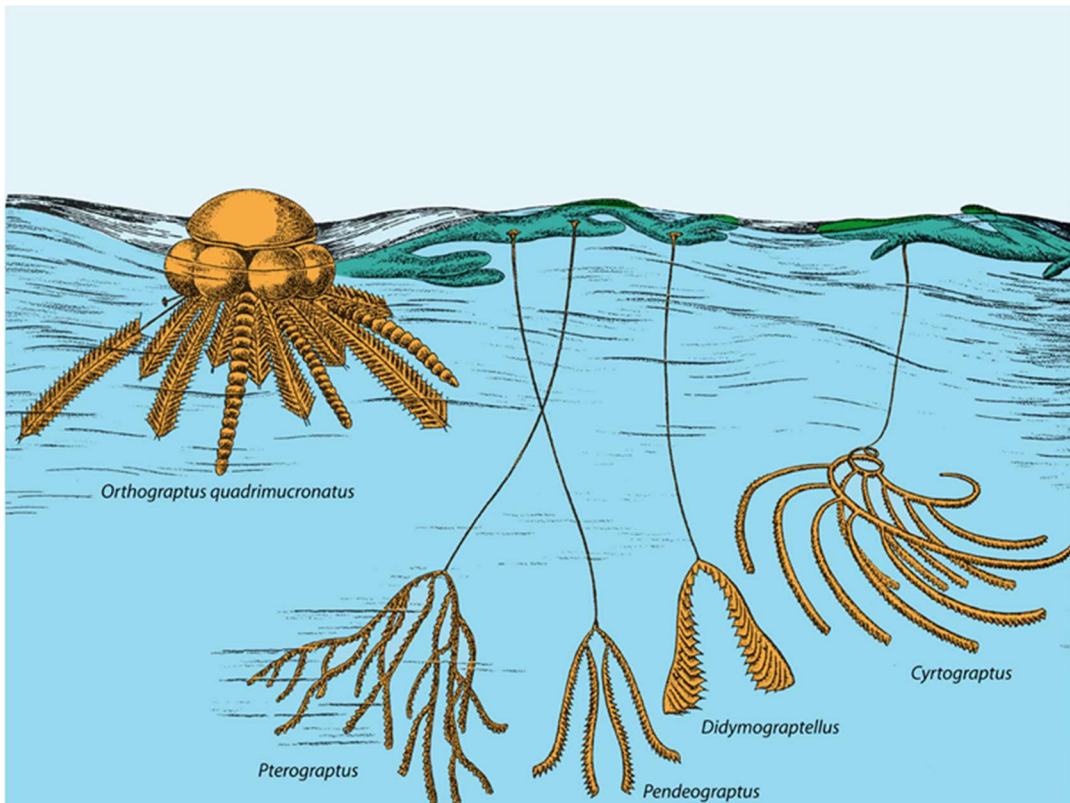


Bild 7 Spekulative, falsche Vorstellungen über die Lebensweise von Graptolithen
Quelle [Jörg Maletz]

Der grundsätzliche Aufbau des Tubariums konnte anhand «gewöhnlicher» Fossilien bereits recht detailliert erforscht werden. Bild 8 zeigt den Aufbau eines Astes (stipe) einer Kolonie: röhrenförmigen Theken, die Wohngehäuse der einzelnen Zooide, sind entlang des Astes aneinandergereiht, mit einer Öffnung nach aussen und der andern in den alle Theken verbindenden gemeinsamen Kanal. Innerhalb dieses gemeinsamen Kanals lag auch der alle Zooide verbindende Faden (Stolon). Die auf dem Bild nach oben zeigende Spitze ist die «Ur-Theke» der Kolonie, die sogenannte Sikula (siehe dazu weiter unten).

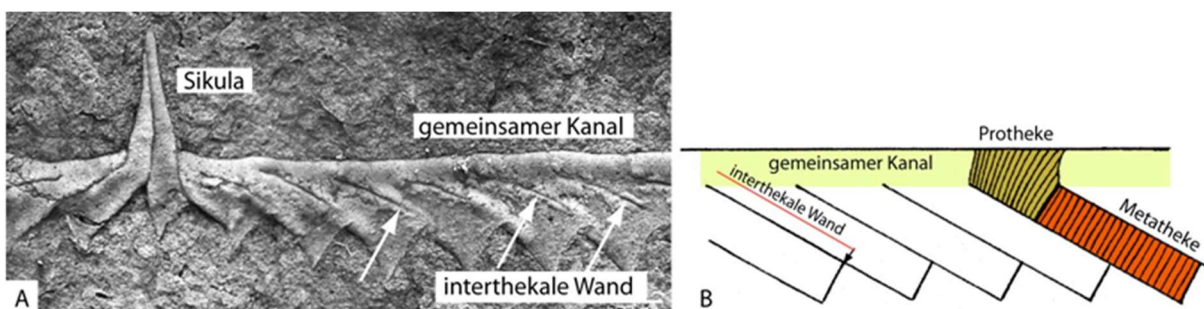


Bild 8 Aufbau eines Kolonie-Astes (stipe) mit den Theken, dem gemeinsamen Kanal und der Sikula (Ur-Theke; auf dem Bild mit Spitze nach oben).
Quelle [Jörg Maletz]

Als äusserst wertvoll für die vertiefte Erforschung des Baus der Tubarien der Graptolithen erwiesen sich Fossilien, die in Kalksteinen gefunden wurden, gemäss oben erwähntem Bildungstyp 1). Besonders bekannt dafür sind Fundstellen in Schweden. Im Gegensatz zu den weitverbreiteten und häufigen Funden in Tonsteinen (mudstones) und Tonschiefern (shale) sind Graptolithen-Fossilien in Kalkstein sehr selten, aber eben, umso wertvoller. Darin blieb

nämlich das organische Tubarium chemisch und formmässig weitgehend unverändert erhalten und kann durch Säurebehandlung herausgelöst und isoliert werden. Es wird vermutet, dass diese Art der Fossilbildung durch Einlagerung abgestorbener Graptolithen in Kalkschlamm-Ströme (Turbiditströme) erfolgte, was eine sehr rasche Füllung und Überdeckung des Tubariums mit Kalkschlamm bewirkte und damit den Sauerstoffzutritt unterband und die Zersetzung der robusten organischen Gehäusesubstanz verhinderte. Solche chemisch präparierten fossilen Graptolithen-Gehäuse wurden erstmals 1890 beschrieben. Detaillierte chemische und strukturelle Untersuchungen wurden aber erst durch den Einsatz moderner chemischer Methoden und besonders der Elektronenmikroskopie möglich (Bild 9). Zum einen wurden aliphatische Polymere als organische Restsubstanz der fossilen Tubarien festgestellt, wobei angenommen wird, dass die ursprüngliche Substanz ein Gerüstprotein war, höchstwahrscheinlich Collagen. Zum andern konnte der komplexe, doppelwandige Aufbau der Tubarien beobachtet werden (Bild 10). Dieser besteht aus einer inneren Schicht mit einem spiralförmigen oder ringsegment-artigen Aufbau und einer Aussenhaut, genannten Kortex. Es wurde richtigerweise angenommen, dass dieser Aufbau durch ein von den Zooiden ausgestossenes Sekret erzeugt wurde, wie es von rezenten Formen heute bekannt ist.

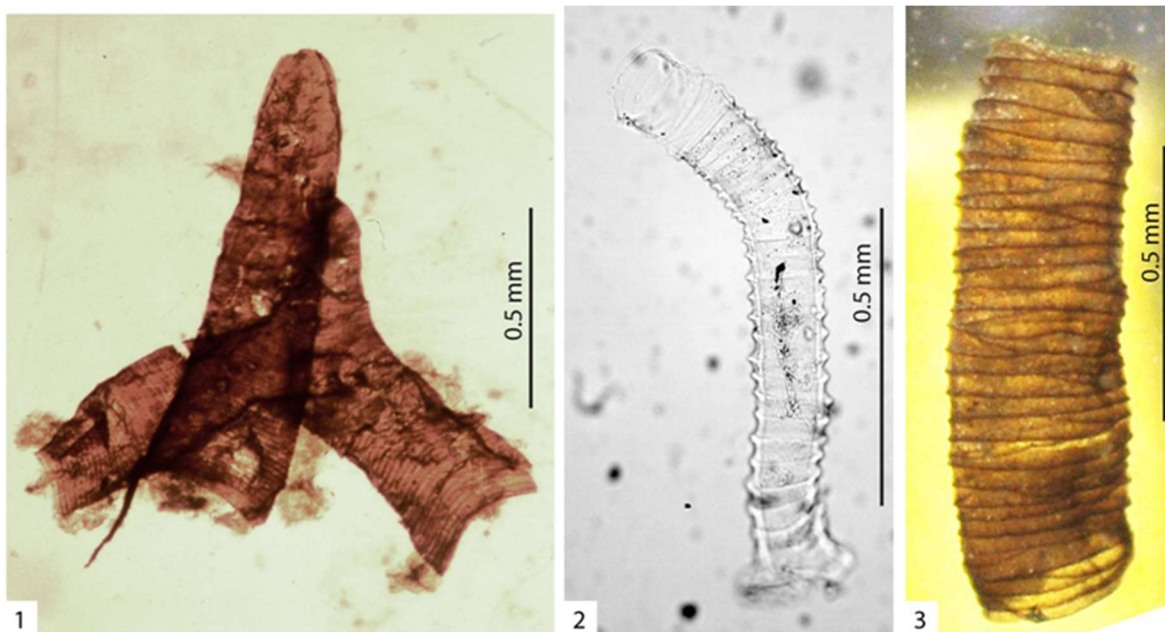


Bild 9 Elektronenmikroskopische Aufnahmen der Röhrenstruktur von chemisch isolierten fossilen Graptolithen-«Häuten» (Fusellum) (1). *Xiphograptus primitivus*, Ordovizium, Neufundland (2) *Rhabdopleura normani*, rezent, Atlantischer Ozean. (3) *Rhabdopleura*, Ordovizium, Öland. Quelle [Jörg Maletz]

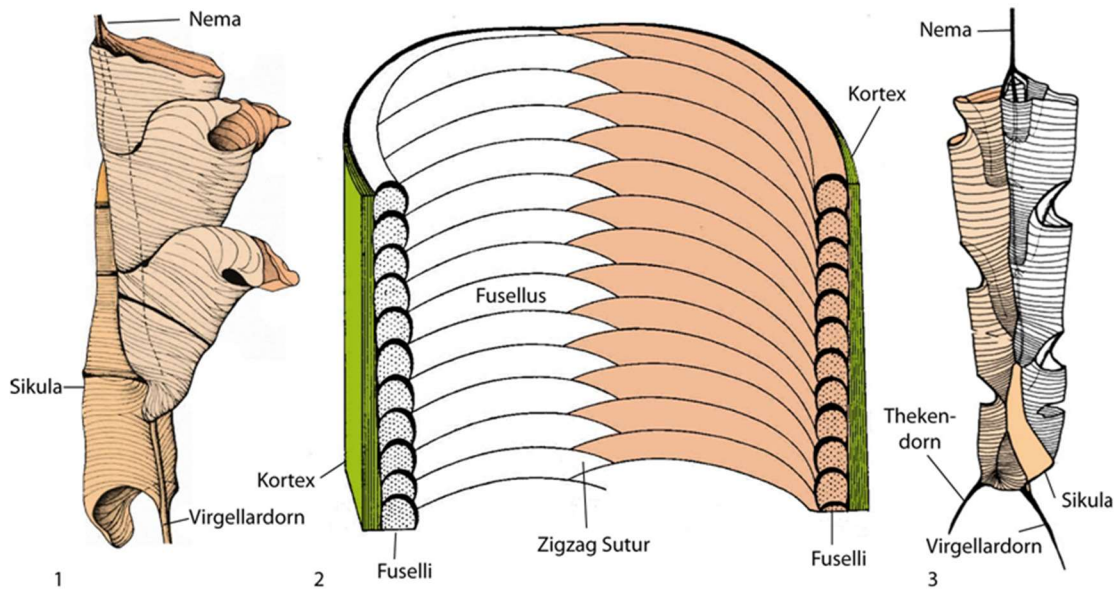


Bild 10 Darstellung des Aufbaus des Röhrenbaus von Graptolithen. (1) *Neocolonograptus lochkovens* aus dem Silur mit Fusellarkonstruktion (nach Urbanek, 1997). (2) Fusellarkonstruktion, Rekonstruktion nach Kozłowski (1938). (3). Fusellarkonstruktion von *Diplacanthograptus spiniferus* aus dem Ordovizium (nach Mitchell [12], 1987)
 Das Nema wird an der Sikula gebildet und ist ein Strang von Material an der Dorsalseite der Monograptidenkolonien. Es scheint der Stabilisierung der Kolonie zu dienen.
 Quelle [Jörg Maletz]

Neueste Erkenntnis: Es gibt doch lebende Graptolithen!

Bis vor kurzem wurde davon ausgegangen, dass Graptolithen spätestens seit dem Karbon ausgestorben sind. Es mag daher müßig erscheinen, diese mit existierenden Lebewesen zu vergleichen. Aber gerade dieser Weg erwies sich als sehr erfolgreich und für den heutigen Kenntnisstand über Graptolithen ausschlaggebend. Bereits 1872 wurde die Ähnlichkeit der Graptolithen mit den 1869 erstmals beschriebenen *Rhabdopleura*, eines auf dem Meeresgrund sesshaften kolonialen Lebewesens (Bild 11), erkannt, aber erst seit wenigen Jahrzehnten mit den modernen Methoden der Phylogenetik (Abstammungsforschung) intensiv untersucht.

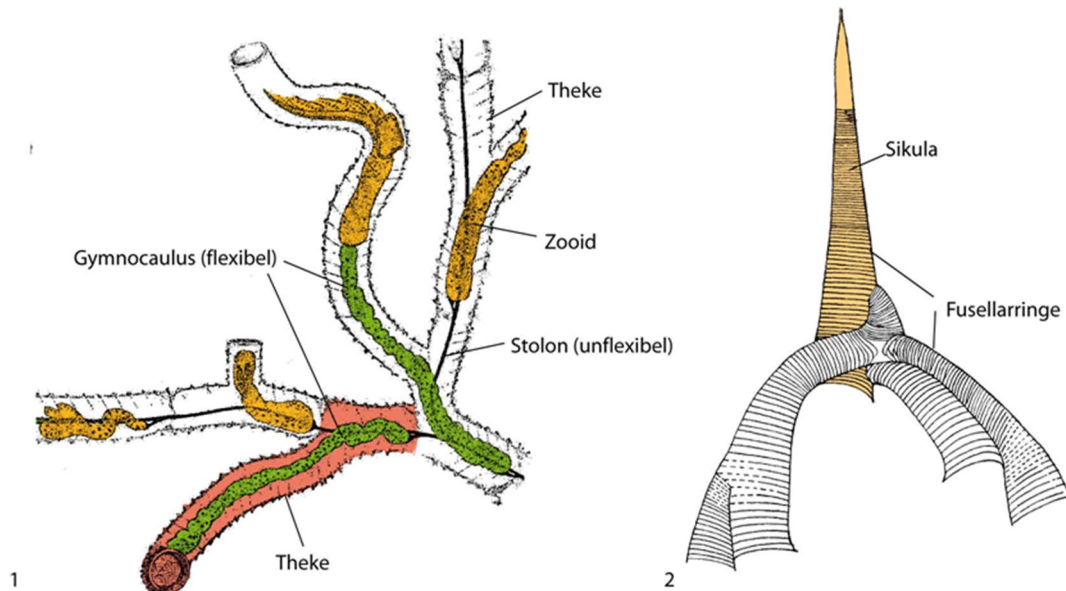


Bild 11 1) *Rhabdopleura* Kolonie, sesshafte Lebensweise. Beachte auch den Stolon, der die Zooide innerhalb des Tubariums miteinander verbindet und den flexiblen Gymnocalus, der es den Zooiden erlaubt, sich in ihre Röhren zurückzuziehen. (2) Rekonstruktion von *Didymograptus* (Ordovizium) mit Interpretation der Fusellarringe (Anwachsstreifen). Die Zooide dieser Form sind nicht bekannt. Quelle [Jörg Maletz]

Ein minutiöser Vergleich des Aufbaus der Tubarien der Graptolithen anhand der oben erwähnten fossilen Überreste von Kalkstein-Fossilien mit dem Tubarium der heutigen *Rhabdopleura* liess eine weitestgehende Übereinstimmung erkennen; ein Vergleich der DNA konnte aus naheliegenden Gründen natürlich nicht vorgenommen werden. 2013 wurden diese phylogenetischen Untersuchungen von Mitchell et al. [9] verfeinert und zusammengefasst und daraus postuliert, dass die *Rhabdopleura* als eine **lebende Gattung** der Graptolithen angesehen werden kann. Dementsprechend müssen auch die Zooide der Graptolithen denen der *Rhabdopleura* sehr ähnlich gewesen sein. Basierend auf den Eigenschaften der Lebewesen und den Eigenschaften der Tubarien wurden die *Rhabdopleura* und die Graptolithen in die Subklasse Graptolithina zusammengefasst und diese dem Stamm der Hemichordata zugeordnet. Bild 12 stellt die Einteilung über das ganze Reich der Tiere (genauer der vielzelligen Tiere) dar – der Mensch würde irgendwo unterhalb des Stammes der Chordata erscheinen. Es sei noch angefügt, dass eine zeitliche Rückverfolgung der *Rhabdopleura* anhand von Fossilien bisher nicht gelang.

Anhang 2 zeigt die weitere detaillierte Unterteilung der Unterklasse Graptolithina.

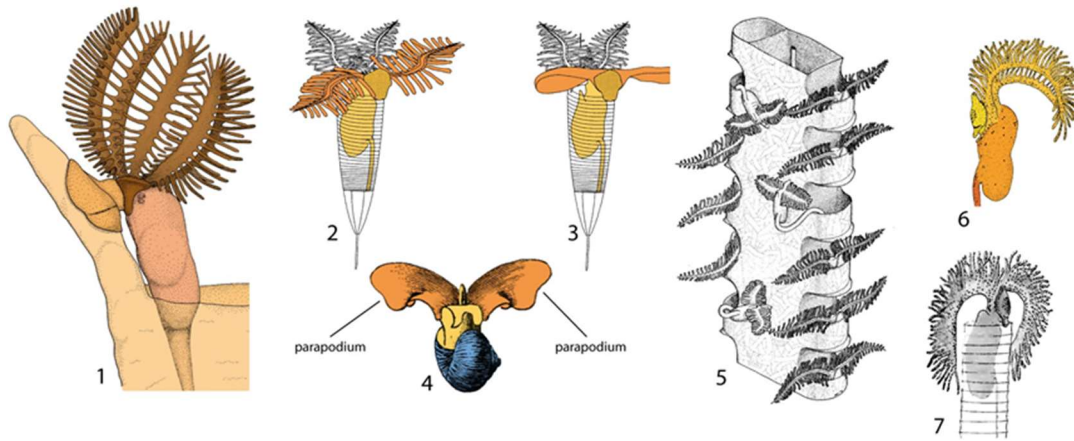


Bild 13 Darstellungen der Zooide und ihrer Anordnung in den Theken. (1): *Cephalodiscus* Zoid. (2-4) Theoretische Anatomie eines Graptolithenzooides im Vergleich mit der Meeresschnecke *Limacina antarctica*, die zum Schwimmen Parapodien ausgebildet hat. (5) Rekonstruktion einer biserialen Graptolithenkolonie mit hypothetischen Zooiden. (-7). Zooide der *Rhabdopleura*.
Quelle [Jörg Maletz; nach verschiedenen Autoren]

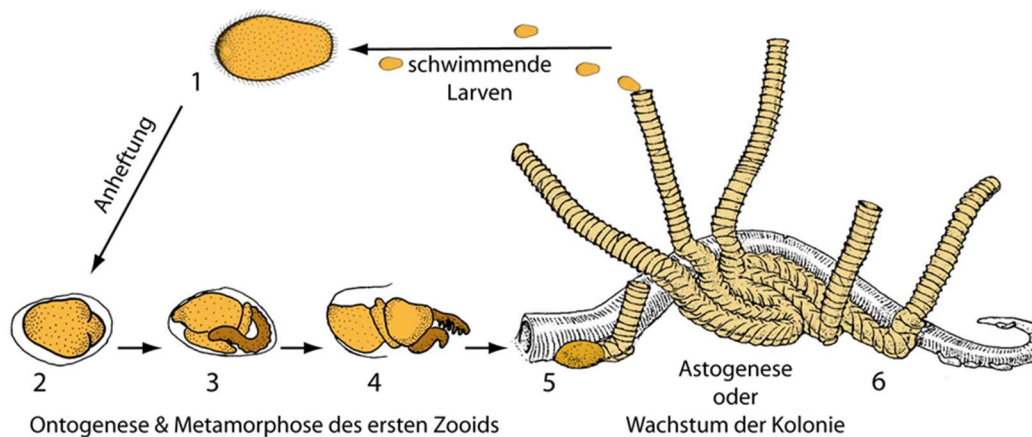


Bild 14 Lebenszyklus der *Rhabdopleura*. (1) schwimmende Larve. (2-4) Bildung des Kokons und Metamorphose der Larve. (5) Bildung der ersten Theke. (6) die entstandene Kolonie.
Quelle [Jörg Maletz]

Fazit

Der Wissenstand über diese eigenartigen Graptolithen ist immens und konnte in den obigen Ausführungen nur ganz oberflächlich beleuchtet werden; zur Veranschaulichung: das Buch von Maletz [4] führt rund 1000 Literaturzitate an. Aber, wie so üblich in der Wissenschaft, bleiben immer Fragen offen. Wie war die Wechselwirkung der Graptolithen mit anderen zeitgenössischen Lebewesen? Waren sie alleinige freischwimmende Bewohner der Tiefsee (viele andere freischwimmende Makrolebewesen wird es tatsächlich nicht gegeben haben)? Was war ihre Nahrung? Bildeten sie Teil der Nahrungskette anderer Lebewesen?

Welche evolutionären Faktoren haben ihre so rasche Entwicklung und Diversifizierung angetrieben? Was hat zu ihrem Verschwinden geführt? Waren es Faktoren wie Temperatur, Sauerstoff, chemische Zusammensetzung der Meere, oder wurden sie von anderen Lebewesen verdrängt?

Auf das eine oder andere wird man wahrscheinlich noch Antworten finden, besonders vermutlich was die evolutionäre Entwicklung angeht. Anderes wird wohl unbeantwortet bleiben. Es ist halt lange her

Literatur

- [1] M.F.Howells, Wales, British Regional Geology; British Geological Survey, 2009
- [2] Dyfed Elis-Gruffydd; The Rocks of Wales, Their Story; Gwasg Carreg Gwalch, 2019 (ISBN: 978-1-84584-295-4)
- [3] Herwig Wulf; Fossilien sammeln in England, Wales, Schottland; Edition Goldschneck, Quelle & Meyer Verlag, 2013 (ISBN: 978-3-494-01526-2)
- [4] Jörg Maletz, Graptolite Paleobiology; Topics in Paleobiology; Wiley Blackwell, 2017 (ISBN: 9781118515723)
- [5] Jan Zalasiewicz, D. Loydell, A.W.A. Rushton, M. Williams; Graptolites in British Stratigraphy; Geol. Mag. 146 (6) 2009, pp, 785-850
- [6] Charles. J. Underwood; Graptolite Preservation and Deformation; PALAIOS, V.7, 1992 p 178-186
- [7] A. Page, S.E. Gabbott, P.R. Wilby, J.A. Zalasiewicz; Ubiquitous Burgess Shale-style «clay templates» in low-grade metamorphic mudrocks; Geology 36 (11), 2008, p 855-858,
- [8] Jörg Maletz, Graptolite reconstructions and interpretations. Paläontologische Zeitschrift 89, 2015, p 271-286.
- [9] C.E. Mitchell, M.J. Melchin, C.B. Cameron, J. Maletz; Phylogenetic analysis reveals that *Rhabdopleura* is an extant graptolite; Lethaia 46 (2013), p. 34-56
- [10] Wikipedia; Systematik der vielzelligen Tiere (Ausdruck April 2020)
- [11] Wikipedia; Ordovizium (Ausdruck Mai 2020)
- [12] C.E. Mitchel, Evolution and phylogenetic classification of the Diplograptacea; Palaeontology 30 (2), 2013, p. 353-405

Verdankung

Herrn Prof. Dr. Jörg Maletz, Freie Universität Berlin, danke ich für seine wertvollen Korrekturen und Kommentare, die wesentlich zur Verbesserung des Manuskripts beigetragen haben, besonders auch für die Zurverfügungstellung der farbigen Bilder und Bildlegenden.

Meinem Freund Peter Zraggen, Mineraloge, danke ich für seine Kommentare zu geologischen Aspekten.

Verfasst im Juni 2020

Dr. Peter Bürki
Kinoweg 6
5034 Suhr

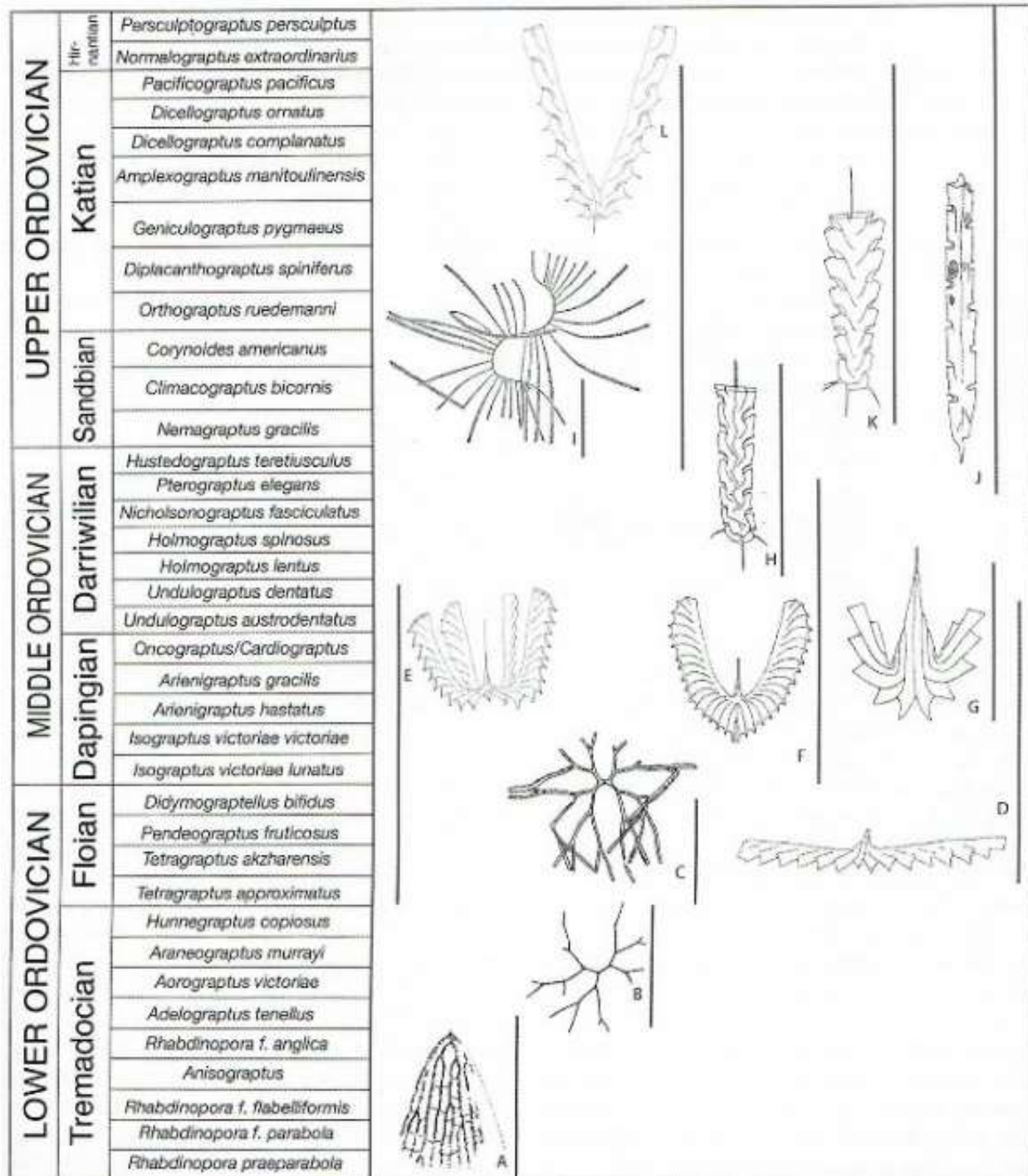
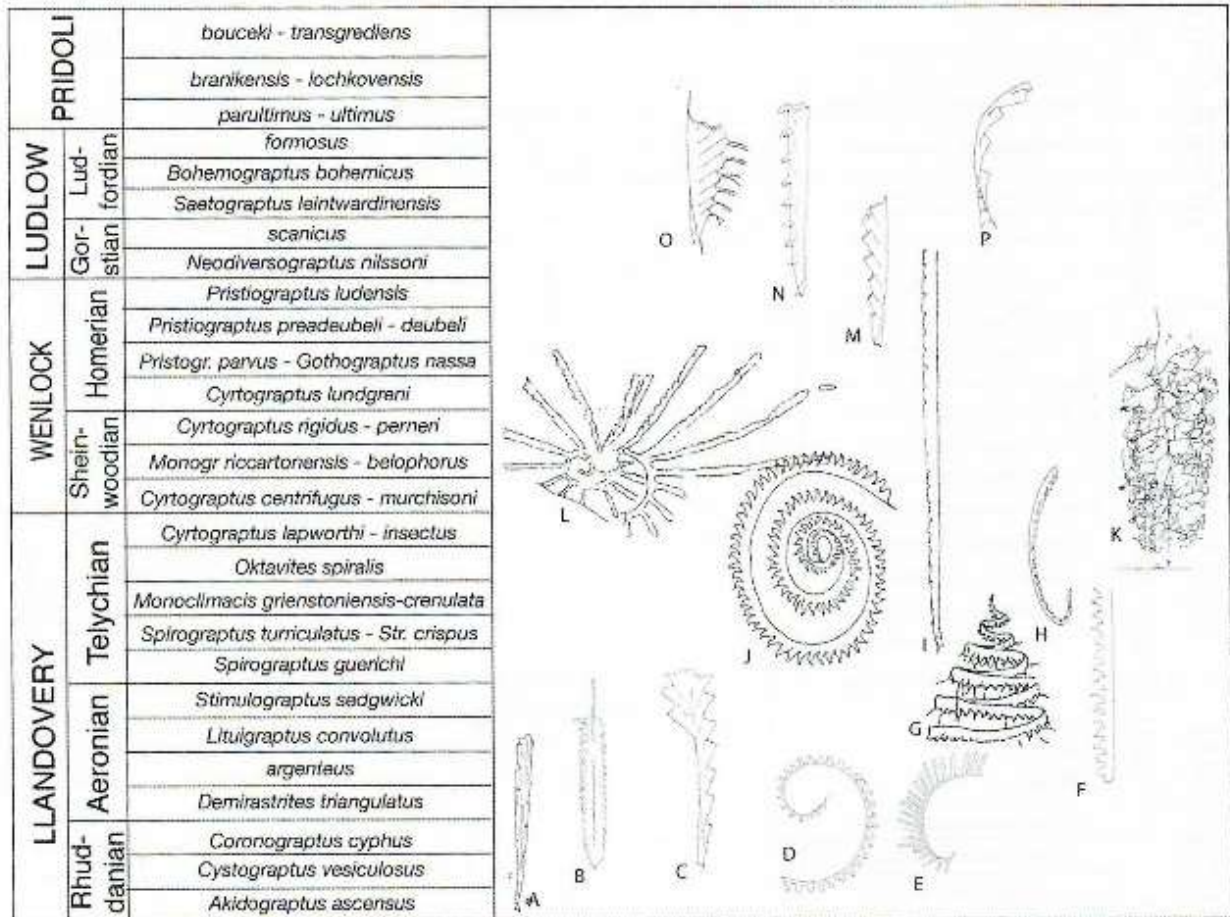


Figure 6.8 Ordovician biostratigraphy of Laurentia (North America) as an example of Ordovician biostratigraphy. A number of typical graptolite genera for the Ordovician are shown. (A) *Rhabdinopora* (Lower Tremadocian). (B) *Adelograptus* (Upper Tremadocian). (C) *Clonograptus* (Floian). (D) *Expansograptus* (Floian to Lower Darrivilian). (E) *Tetragraptus*, reclined (Floian to Lower Darrivilian). (F) *Isograptus* (Dapingian to Lower Darrivilian). (G) *Arienigraptus* (Upper Dapingian to Lower Darrivilian). (H) *Archiclimacograptus* (Darrivilian to Katian). (I) *Nemagraptus gracilis* (Sandbian). (J) *Normalograptus* (upper Darrivilian to Silurian). (K) *Amplexograptus* (Sandbian to Katian). (L) *Dicellograptus* (Uppermost Darrivilian to Katian). Graptolite illustrations from various sources, not to scale.

Figure 6.9 Silurian graptolite biostratigraphy (based on Koren et al. 1996; Loydell 2012), showing some of the characteristic Silurian graptolites. (A) *Akidograptus ascensus*. (B) *Petalolithus*. (C) *Dimorphograptus*. (D) *Demirastrites*. (E) *Rastrites*. (F) *Stimulograptus*. (G) *Spirograptus*. (H) *Streptograptus*. (I) *Monoclimacis*. (J) *Oktavites*. (K) *Retiolites*. (L) *Cyrtograptus*. (M) *Pristiograptus*. (N) *Heisograptus*. (O) *Saetograptus*. (P) *Bohemograptus*. Graptolite illustrations from various sources, not to scale.



Taxonomie der Pterobranchia, bzw Graptolithina

Table 7.1 The taxonomy of the Pterobranchia (from Maletz 2014a).

Phylum **Hemichordata** Bateson, 1885, p. 111
 Class **Enteropneusta** Gegenbaur, 1870, p. 158
 ?Class **Planctosphaeroidea** van der Horst, 1936, p. 612
 Class **Pterobranchia** Lankester, 1877, p. 448
 Subclass **Cephalodiscida** Fowler, 1892, p. 297
 Family **Cephalodiscidae** Harmer, 1905, p. 5
 Subclass **Graptolithina** Bronn, 1849, p. 149
 Incertae sedis Family **Rhabdopleuridae** Harmer, 1905, p. 5
 Incertae sedis Family **Cysticamaridae** Bulman, 1955, p. 42
 Incertae sedis Family **Wimanicrustidae** Bulman, 1970, p. 52
 Incertae sedis Family **Dithecodendridae** Obut, 1964, p. 295
 Incertae sedis Family **Cyclograptidae** Bulman, 1938, p. 22
 Order **Dendroidea** Nicholson, 1872b, p. 101
 Family **Dendrograptidae** Roemer in Frech, 1897, p. 568
 Family **Acanthograptidae** Bulman, 1938, p. 20
 Family **Mastigograptidae** Bates & Urbanek, 2002, p. 458
 Order **Graptoloidea** Lapworth, 1875, in Hopkinson & Lapworth 1875, p. 633
 Suborder **Graptodendroidina** Mu & Lin in Lin, 1981, p. 244
 Family **Anisograptidae** Bulman, 1950, 79
 Suborder **Sinograptina** Maletz et al., 2009, p. 11
 Family **Simagraptidae** Cooper & Fortey, 1982, p. 257
 Family **Sinograptidae** Mu, 1957, p. 387
 Family **Abrograptidae** Mu, 1958, p. 261
 Suborder **Dichograptina** Lapworth, 1873, table 1, facing p. 555
 Family **Dichograptidae** Lapworth, 1873, p. 555
 Family **Didymograptidae** Mu, 1950, p. 180
 Family **Pterograptidae** Mu, 1950, p. 180
 Family **Tetragraptidae** Frech, 1897, p. 593
 Suborder **Glossograptina** Jaanusson, 1960, p. 319
 Family **Isograptidae** Harris, 1933, p. 85
 Family **Glossograptidae** Lapworth, 1873b, table 1 facing p. 555
 Suborder **Axonophora** Frech, 1897, p. 607
 Infraorder **Diplograptina** Lapworth, 1880e, p. 191
 Family **Diplograptidae** Lapworth, 1873b, table facing p. 555
 Subfamily **Diplograptinae** Lapworth, 1873b, table facing p. 555
 Subfamily **Orthograptinae** Mitchell, 1987, p. 380
 Family **Lasiograptidae** Lapworth, 1880e, p. 188
 Family **Climacograptidae** Frech, 1897, p. 607
 Family **Dicranograptidae** Lapworth, 1873b, table facing p. 555
 Subfamily **Dicranograptinae** Lapworth, 1873b, table facing p. 555
 Subfamily **Nemagraptinae** Lapworth, 1873, p. 556
 Infraorder **Neograptina** Storch et al., 2011, p. 368
 Family **Normalograptidae** Storch & Serpagli, 1993, p. 14
 Family **Neodiplograptidae** Melchin et al., 2011, p. 298
 Superfamily **Retiolitoidea** Lapworth, 1873b, table 1 facing p. 555
 Family **Retiolitidae** Lapworth, 1873b, table 1 facing p. 555
 Subfamily **Petalolithinae** Bulman, 1955, p. 87
 Subfamily **Retiolitinae** Lapworth, 1873, table 1 facing p. 555
 Superfamily **Monograptoloidea** Lapworth, 1873, table facing p. 555
 Family **Dimorphograptidae** Elles & Wood, 1908, p. 347
 Family **Monograptidae** Lapworth, 1873b, table 1 facing p. 555
 possibly several subfamilies
