

Über die ethologische Bedeutung einiger Hauptzüge in der Stammesgeschichte der Cephalopoden.

Von

Julius Pia.

(Mit 3 Textfiguren.)

Die folgenden Seiten sind ein vorläufiger Bericht über einige neue, aber noch nicht hinreichend geprüfte Ideen, der deshalb erstattet wird, weil eine genaue Durcharbeitung voraussichtlich erst in einigen Jahren erfolgen wird können. Er lag zwei Vorträgen zugrunde, die ich im Frühjahr 1921 hielt und ist seither nicht umgearbeitet worden.

Wenn wir die Entwicklung einer Tiergruppe ethologisch verstehen wollen, müssen wir der Untersuchung den Begriff der Anpassung zugrunde legen. Jeder Organismus ist insofern angepaßt, als er die zum Leben notwendigen Eigenschaften hat. Mit einem so weit gefaßten Begriff der Anpassung ist jedoch nicht viel anzufangen. Im eigentlichen Sinn sprechen wir von Anpassung dann, wenn eine Tiergruppe sich von ihren Vorfahren oder ihren sonstigen systematischen Verwandten durch die Lebensweise und durch gewisse Merkmale unterscheidet, die ihr das Führen dieser abweichenden Lebensweise ermöglichen. Die Anpassung ist also etwas Relatives, wir erkennen sie nur durch Vergleich mit anderen, in anderer Weise oder in geringerem Grad angepaßten Tiergruppen. Um schließlich den Begriff der Anpassung streng zu fassen, ist es notwendig, ebenso wie etwa beim Begriff der Kausalität, nicht von einem Zustand oder einer Eigenschaft, sondern von einem Geschehen oder Werden auszugehen.

Ein Anpassungsprozeß ist ein solcher phylogenetischer Prozeß, durch den entweder der mögliche Höchstbetrag oder der Nutzeffekt irgendeiner Funktion gesteigert wird.¹⁾ Eine Anpassung an das Laufen ist also beispielsweise jede Veränderung des Baues oder auch der Instinkte, durch die ein gleichschwerer Körper in derselben Zeit über dieselbe Strecke mit weniger Energieaufwand fortbewegt werden

¹⁾ Prof. Abel wies in einer Diskussion in der Zoologisch-botanischen Gesellschaft mit vollem Recht darauf hin, daß es auch ontogenetische Anpassungsprozesse gibt, beispielsweise alles das, was man als Übung bezeichnet. Doch soll von diesen in dem gegenwärtigen Zusammenhang abgesehen werden.

kann oder aber durch die die überhaupt erreichbare Geschwindigkeit erhöht wird. Bei der Schätzung des Nutzeffektes kommt als Energieaufwand nicht nur die bei der Funktion unmittelbar verbrauchte Energie, sozusagen die laufenden Ausgaben, in Betracht, sondern auch die für den Aufbau und die Erhaltung der funktionierenden Organe benötigte, also gleichsam die Amortisation des investierten Kapitals. Bei einem gänzlich funktionslosen Organ wird dementsprechend die Anpassung nur in Rückbildung bestehen können.

Jede Veränderung des Genotypus (der Erbanlage) der Nachkommen im Vergleich zu den Vorfahren nennen wir eine Mutation. Dabei handelt es sich stets nur um die Verschiedenheit zweier unmittelbar auf einanderfolgender Generationen. Bei einem längeren phylogenetischen Prozeß ist also jeder einzelne Schritt eine selbständige Mutation. Es ist denkbar, daß eine neue Eigenschaft, die eine Funktion ermöglicht, durch eine oder mehrere Mutationen ganz ohne Beziehung zu dieser Funktion, also vom Standpunkt der Funktion aus rein zufällig, entsteht und erst als Folge davon eine gewisse Änderung der Lebensweise eintritt. In vielen Fällen sind aber die Anpassungen an eine von den Vorfahren abweichende Lebensweise so zahlreich und greifen so kompliziert ineinander, daß eine zufällige Entstehung äußerst unwahrscheinlich ist. Ich erinnere beispielsweise an die Wale im Vergleich zu ihren landbewohnenden Vorfahren. Wir müssen dann annehmen, daß die Erfordernisse der abweichenden Lebensweise die Ursache des Zustandekommens der neuen Eigenschaften waren. Häufig nimmt der wissenschaftliche Denkprozeß allerdings einen anderen Weg. Wir stellen eine auffallende phylogenetische Entwicklung fest und schließen daraus, daß sie irgendeine funktionelle Bedeutung haben müsse und daß diese die Ursache der Veränderung des Baues war. Wir postulieren also die Zweckmäßigkeit des beobachteten Vorganges auf Grund der Analogie mit anderen Fällen und suchen sie erst im nachhinein auch physikalisch wahrscheinlich zu machen. Allerdings müssen wir immer mit der Möglichkeit rechnen, daß irgendein bestimmter phylogenetischer Prozeß keine funktionelle Bedeutung hat, also keine Anpassung ist. Es wurde und wird freilich von gewiß sehr beachtenswerter Seite die Meinung vertreten, daß die Zweckmäßigkeit aller Reaktionen wesentlich zum Begriff des Organismus gehöre. Ich vermag mich dieser Ansicht nicht anzuschließen. Die Idee der Anpassung hat aber den großen Vorzuge, den begrifflichen Zusammenhang unserer Kenntnis von den Organismen wesentlich zu erhöhen, wofür vielleicht auch die kommenden Ausführungen ein Beispiel abgeben werden. In vielen Fällen haben wir tatsächlich nur die Wahl zwischen einer Begreifung des Beobachtungsmaterials nach teleologischen Gesichtspunkten in dem eben auseinandergesetzten Sinn oder gar keiner Begreifung.

Wenn die Funktion die Ursache der Beschaffenheit des Organes ist, dann muß — da wir einen vorausplanenden Verstand nicht wie bei mensch-

lichen Werken zur Erklärung heranziehen können — die Funktion früher als die Anpassung sein. Die neue Lebensweise muß auf Grund der schon gegebenen Organisation in einer wenn auch unvollkommenen, so doch zur Erhaltung der betreffenden Individuen genügenden Weise ausgeübt werden können. Dies ist, nebenbei bemerkt, wohl auch der Grund, warum primitive Formen so viel leichter eine neue Entwicklungsrichtung einschlagen als hochspezialisierte, deren Organe andere Verrichtungen als die, an die sie besonders angepaßt sind, fast überhaupt nicht mehr ausüben können.

Wenn wir die Funktion als Ursache der Anpassung bezeichnen, müssen wir meiner Meinung nach unter Vermeidung jedes Hereinziehens metaphysischer Begriffe in die Naturwissenschaft versuchen, zu erklären, wie ein solches Verhältnis auf Grund der mechanischen Kausalität statthaben kann. Der einzige ausführliche Versuch einer solchen Erklärung ist bisher die Selektionstheorie. Eine Untersuchung darüber, inwieweit diese heute überholt oder noch immer annehmbar ist, würde vom Gegenstand zu sehr abführen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß eine volle Lösung des Problems erst möglich sein wird, bis ganz neue phylogenetische Prinzipien aufgefunden sind, von denen wir bisher überhaupt noch keine Vorstellung haben. Ich meine aber doch, daß eine große Anzahl von gegen die Selektionstheorie erhobenen Einwänden beseitigt wird, wenn folgende Punkte recht beachtet werden:

a) Bezeichnen wir als biologische Art die Summe aller Individuen, die miteinander im Verhältnis freier Kreuzung stehen, so ist es als eine Erfahrungstatsache hinzunehmen, daß in einer solchen Art stets viele verschiedene Genotypen vorkommen. Es ist ferner sicher, daß die Zahl der innerhalb der ganzen Spezies vorhandenen verschiedenen Gene unter bestimmten Umständen durch Mutation vermehrt wird. Wenn also auch nach dem heutigen Stand der Kenntnisse eine Wirkung der Selektion auf reine Linien ausgeschlossen scheint, wird sie die für ihre Wirksamkeit notwendige genotypische Mannigfaltigkeit bei den in der Natur vorkommenden Arten doch in vielen Fällen dauernd vorfinden, obwohl die Selektion selbst natürlich auf eine genotypische Vereinheitlichung des Materials hinarbeitet.

b) Der oft erhobene Einwand, daß die ersten Schritte einer Entwicklung keinen funktionellen Wert haben, übersieht, daß diese Schritte nicht unter allen Umständen gar klein sein müssen, vor allem aber, welche ungeheure Rolle der Funktionswechsel in der Geschichte der Organismen offenbar spielt. Beispiele dafür werden sich im folgenden ergeben.

c) Es wird oft behauptet, daß bei kräftiger Wirkung der Selektion nicht so oft die fast unveränderten Vorfahren neben den hochspezialisierten Nachkommen noch lange Zeit weiter leben könnten. Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß beide miteinander gar nicht in Konkurrenz stehen. Das Einsetzen eines Anpassungsprozesses ist nach unserer Auffassung ja

eben das Zeichen dafür, daß eine neue Lebensweise angenommen wurde, in der Regel aber natürlich nicht von allen Individuen einer Gruppe, sondern nur von einem Teil. Dieser Teil wird allerdings von den spezialisierteren Nachkommen rasch verdrängt, was aber nicht hindert, daß ein anderer Teil der Vorfahrengruppe bei seiner ursprünglichen Lebensweise noch lange verharrt. Die erste Voraussetzung für den Beginn eines Anpassungsprozesses ist eben immer das, was man eine freie Stelle im Haushalt der Natur nennen könnte, mit anderen Worten die Tatsache, daß eine Anzahl Individuen einer Art, die bei ihrer ursprünglichen Lebensweise wegen Übervölkerung im weitesten Sinn zugrunde gehen müßten, am Leben bleiben können, falls sie von den Vorfahren abweichende Gewohnheiten annehmen. Wenn eine solche Änderung der Lebensweise wirklich eintritt, dann werden oft die einzelnen Elementararten innerhalb der biologischen Spezies, die früher als funktionell gleichgültige Varianten erschienen, sich als verschieden zweckmäßig erweisen und der Selektion einen Angriffspunkt bieten. Neu auftretende Mutationen, die von der Selektion bei durch lange Zeit gleichbleibender Lebensweise in der Regel als unzweckmäßig rasch wieder ausgemerzt werden, können jetzt, wo die Harmonie zwischen Bau und Funktion gestört ist, viel eher zweckmäßig sein und daher bevorzugt werden. Aus dieser Vorstellung ergibt sich auch, daß die allgemeine Richtung, die ein Anpassungsprozeß nimmt, durch die bei seinem Einsetzen vorgenommene Änderung der Lebensweise bestimmt ist. Die genaue Art der Anpassung an die neuen Verhältnisse, sozusagen die besondere Form der Lösung des vorliegenden Problems, hängt aber nur davon ab, welche vom Standpunkt der Funktion aus zufälligen, aber doch mehr oder minder zweckmäßigen Mutationen der Selektion zur Verfügung stehen. Daraus erklärt sich auch, daß von verwandten Gruppen oft etwas verschiedene Wege beschritten werden, die sich bei Erreichung höherer Spezialisationsgrade und wenn die betreffenden Formen miteinander in Konkurrenz treten, oft als verschieden zweckmäßig erweisen. (Sogenannte fehlgeschlagene Anpassungen.) Wir sehen daraus nur wieder, daß eben der Natur kein planmäßiges Vorgehen durch an sich funktionell bedeutungslose Zwischenstufen zu einem fernen Endzweck zugeschrieben werden darf.

d) Sehr wesentlich für die Wirkung der Selektion scheint mir auch der Umstand zu sein, daß die Individuenzahl einer Art durchaus nicht immer — wie dies in schematisierenden Darstellungen häufig angenommen wird (vgl. etwa Doflein in «Abstammungslehre» p. 133; die Schematisierung ist aber hier wohl absichtlich) — in den verschiedenen Jahren ungefähr gleich ist. Vielmehr folgen sehr häufig günstige und ungünstige Perioden so aufeinander, daß eine Art sich durch einige Zeit stark vermehren kann, dann aber — nicht selten durch ein katastrophenartiges Massensterben — wieder auf einen geringen Prozentsatz ihres Bestandes reduziert

wird. Aus mathematischen Gründen ist einleuchtend, daß dadurch der Selektion viel mehr Exemplare zur Verfügung stehen, als wenn die Ausmerzungen alle Jahre gleichmäßig geschähe. Nehmen wir einen ganz schematischen Fall: Von einer Art leben 100 Individuen, die jedes Jahr 300 Nachkommen erzeugen. Die Selektion könnte also jährlich unter 400 Exemplaren die 300 minder gut angepaßten aussondern. Das gäbe bis zum Ende des fünften Jahres 1200 Exemplare. Nun stellen wir uns aber vor, daß die Art sich unter sehr günstigen Bedingungen durch fünf Jahre ganz ungehemmt hätte vermehren können, so daß (was natürlich praktisch nicht möglich ist) die ganze Zeit gar kein Individuum gestorben wäre. Wir hätten also am Ende dieser Zeit $100 \cdot 4^5 = 25.600$ Individuen. Wenn nun durch eine Verschlechterung der Lebensverhältnisse wieder nur 100 Exemplare am Leben bleiben können, müssen 25.500 zugrunde gehen. Die Selektion könnte also unter 25.600 Individuen die 100 bestangepaßten aussondern, so daß selbst eine sehr selten vorkommende Mutation, wenn sie nur sehr vorteilhaft wäre, unter den Überlebenden in einem bedeutenden Prozentsatz vertreten sein könnte. Dagegen wären unter der ersten Annahme nur 1300 Individuen überhaupt der Selektion unterworfen worden. Erinnerung man sich an das periodische Auftreten gewisser Schädlinge unter den Insekten oder Nagetieren und ähnliche Fälle, so wird man zugeben müssen, daß unser zweites Schema wenigstens manchmal der Natur wesentlich näher kommt als das erste. Nicht unwichtig für die ganze Überlegung ist auch, daß vermöge der Mendelschen Gesetze eine einmal aufgetretene Mutation bei fortgesetzter Kreuzung nicht einfach wieder verschwinden, sondern immer wieder an einer Anzahl Individuen sichtbar werden wird, so daß also beim Einsetzen der Selektion tatsächlich alle in der vorhergehenden Vermehrungsperiode entstandenen Mutationen noch vorhanden sind.

e) Was besonders die in der Stammesgeschichte so wichtigen Anpassungen an den activen Ortswechsel betrifft, möchte ich noch darauf hinweisen, daß sie neben ihrer direkten auch eine große indirekte Bedeutung haben. Es wird bei vielen Tierarten vorkommen, daß sie — sei es infolge Nahrungsmangels, sei es infolge fortwährender Beunruhigung durch Feinde — gezwungen sind, bis zum Eintritt starker Ermüdung in Bewegung zu bleiben. Zweifellos ruft aber die körperliche Ermüdung bei den Tieren geradeso wie beim Menschen eine außerordentliche Verlangsamung und Verschlechterung der psychischen Reaktionen hervor. Dem Kulturmenschen ist die daraus entspringende Gefahr vielleicht nicht immer ganz gegenwärtig. Man braucht sich aber nur ins Gebirge, besonders im Winter, oder ins Feld versetzt zu denken, um sie deutlich einzusehen. Gar mancher touristische Unfall ausgezeichneter Alpinisten ist erwiesenermaßen nur darauf zurückzuführen, daß sie infolge Ermüdung den objektiven Gefahren des Gebirges nicht mehr gewachsen waren. Daraus ist zu schließen, daß diejenigen Individuen einer

Population, die rascher ermüden, ihren Feinden leichter zum Opfer fallen, auch dann, wenn es gar nicht direkt auf die Geschwindigkeit der Flucht ankommt.

Sei dem wie immer — die Grundlage der ganzen Paläobiologie ist jedenfalls die Vorstellung, daß alle Lebewesen angepaßt sind. Das bedeutet aber zweierlei:

a) daß die meisten wichtigeren Entwicklungsvorgänge der Stammesgeschichte als Anpassungsprozesse zu verstehen sind;

b) daß diese Anpassungsprozesse so rasch verlaufen, daß wir nicht mit großen Serien fossiler Tiere rechnen müssen, die an eine veränderte Lebensweise noch nicht merklich angepaßt sind. Mit dieser Annahme stimmt die Erfahrungstatsache der starken Verschiedenheit im Entwicklungstempo desselben Stammes zu verschiedenen Zeiten überein. Denn die Beobachtungen sprechen sehr dafür, daß die Perioden sogenannter explosiver Entwicklung in der Regel durch eine Veränderung der Lebensweise bedingt sind.

Diese sehr allgemein gehaltenen Erörterungen habe ich hauptsächlich deshalb vorausgestellt, um bei meinen nun folgenden speziellen Darlegungen nicht — wie es mir schon öfter geschehen ist — im vitalistischen Sinn mißverstanden zu werden. Nun sollen einige der wichtigsten Erscheinungen in der Stammesgeschichte der Cephalopoden darauf hin geprüft werden, inwieweit sie sich als Anpassungsprozesse verstehen lassen. Die ethologische Deutung einer fossilen Form wird hauptsächlich auf zwei Wegen gewonnen: durch die Untersuchung ähnlich gebauter lebender Tiere und durch die Analyse des Baues von mechanischen Gesichtspunkten aus, wobei man die Fossilien ähnlich wie menschliche Geräte unbekannter Verwendung betrachtet. Eine von der Morphologie unabhängige Kontrolle des Ergebnisses liefert die Art des geologischen Vorkommens. Nur dort, wo alle Methoden übereinstimmende Resultate ergeben, wird eine gewisse, manchmal recht hohe Sicherheit zu behaupten sein (vergleiche etwa die Hippuriten oder die Ichthyosaurier). Abel hat auf einen großen Teil der fossilen Cephalopoden besonders das erste Verfahren in ausgezeichneter Weise angewendet. Leider fehlen uns für einen anderen wichtigen Teil streng vergleichbare lebende Analoga. In den folgenden Ausführungen wird die physikalische Methode in den Vordergrund gerückt sein, die für sich allein freilich nur sehr hypothetische Ergebnisse liefern kann.

1. Die primäre Funktion der Kammerung der Cephalopodenschale.

Wir treffen die Bildung von Querböden in der Schale bei mehreren fossilen und rezenten Gastropoden von sehr verschiedener systematischer Stellung und Lebensweise (vgl. Abel, Paläozoologie p. 164) und, was wahrscheinlich stammesgeschichtlich nicht ohne Bedeutung ist, auch

bei den Conularien (vgl. Steinmann, Figur 496 E). Die funktionelle Bedeutung dieser Septen ist wohl folgende: Bei ganz kleinen Formen ist der Größenunterschied zwischen der Larve zur Zeit der ersten Anlage der Schale und dem erwachsenen Tier relativ nicht gar so bedeutend. Wenn im Lauf der Phylogenie die Größe der Arten aber zunimmt (wie dies bei den Cephalopoden ähnlich wie bei den Wirbeltieren im allgemeinen zuzutreffen scheint), werden die Weichteile im ältesten Abschnitt der Schale zu einem Anhang, der nur schwer entsprechend funktionell auszunützen, zu ernähren und vor Degeneration zu bewahren ist. Es ist deshalb vorteilhaft, wenn der Körper sich aus dem ältesten Schalenabschnitt zurückzieht und diesen zur Fixierung in seiner Lage durch einen Querboden abschließt. Sobald die Bildung von Septen zu einer periodisch wiederkehrenden Erscheinung geworden ist, muß der Körper in regelmäßigen Zeiträumen in der Schale vorrücken und diese dabei am Vorderrand weiterbauen. Nun ist aber zu bedenken, daß diese Vorrückung schon in mäßiger Meerestiefe unter einem Druck von vielen Atmosphären zu geschehen hat. Das Tier ist gewiß nicht imstande, diesen Druck, der es wie einen Kolben in seine Schale und gegen das letzte Septum preßt, durch Muskelkraft so zu überwinden, daß es unter Bildung eines Vakuums zwischen Körper und Septum vorrücken könnte. Andererseits erscheint die Füllung des sich bildenden Raumes mit Wasser schon deshalb untunlich, weil zu diesem Zweck der Mantel gerade zur Zeit, wenn die Schale lebhaft weitergebaut wird, teilweise von ihr gelöst werden müßte. Auch wären zur Erneuerung dieses Wassers wohl besondere Einrichtungen notwendig. Dagegen wird die Vorrückung leicht möglich, wenn hinter dem Körper eine Gasmenge ausgeschieden wird, deren Druck dem äußeren Wasserdruck das Gleichgewicht hält. Ob die auch denkbare Ausscheidung einer Flüssigkeit bei irgend einer Art vorkommt, weiß ich nicht.

Man könnte nun allerdings fragen, warum den Nachteilen einer allzu langen und spitzen Körperform nicht durch Annahme einer mehr kurzkegeligen Gestalt ausgewichen wurde, wie sie ja bei den sogenannten *Brevicones* unter den Orthoceren auf einer höheren Entwicklungsstufe als die, von der wir jetzt sprechen, tatsächlich vorkommt. Auch dafür läßt sich vielleicht eine teleologische Erklärung vermuten. Aus geometrischen Gründen ist nämlich anzunehmen, daß die Tiere mit langem, mehr zylindrischem Gehäuse sich stärker aus der Schale hervorstrecken und wieder zurückziehen konnten als kurzkegelförmige. Zur Ermöglichung einer geometrischen Betrachtung wollen wir uns den Weichkörper in ganz schematischer Weise als eine homogene, kompressible Masse vorstellen, die durch Volumzunahme gleichsam aus der Schale hervorquellen und durch Zusammenpressung wieder in sie hineingedrückt werden kann. Ich sehe dabei davon ab, daß das Zurückziehen des Körpers in Wirklichkeit sicher teilweise dadurch ermöglicht wird, daß Wasser aus der Mantelhöhle austritt. Aus

der Figur 1 ergibt sich sogleich, daß bei dem breviconen Typus ein bestimmter Körperabschnitt, um sich zurückzuziehen, sein Volumen viel mehr vermindern muß als bei dem longiconen, hier zylindrisch angenommenen Typus. Denn er muß in jenem Fall nicht nur seine Länge, sondern auch seinen Querdurchmesser verringern, in diesem Fall aber nur seine Länge. Dies ist natürlich einfach eine Folge davon, daß das Volumen eines Kegels nur ein Drittel so groß ist als das eines Zylinders mit gleicher Grundfläche und gleicher Höhe. Sollte eine kegelförmige Schale dieselbe absolute Vorstreckbarkeit ermöglichen wie eine zylindrische von gleichem Mündungsdurchmesser, so müßte sie dreimal so lang sein als diese. Eine Unterstützung findet diese Erklärung darin, daß — soviel ich augenblicklich sehe — nie oder doch nur ganz selten Arten mit stark verengter Mündung vorkommen, die der Schalenform nach den longiconen Orthoceren entsprechen. Bei verengter Mündung ist ein Vorstrecken des ganzen Körpers ja natürlich ausgeschlossen.

Nachdem die Luftkammerung der Schale als Hilfsmittel für die periodische Vorrückung eine gewisse Ausbildung erfahren hatte, so daß ein merklicher Auftrieb entstand, erwies sie sich auch in anderer Richtung als zweckmäßig. Zwei Punkte dürften hier in die erste Reihe zu stellen sein:

1. Der Weichkörper konnte jetzt schwerer als Wasser, also relativ dicht und muskulös werden, ohne daß das Tier deshalb an Schwimmfähigkeit verlor.

2. Die Schale konnte bei Annahme von solchen Lebensweisen beibehalten werden, die sonst regelmäßig mit ihrem Verlust verbunden sind (nektonisch, planktonisch).

Diese Leistungen sind gegenüber der primären Aufgabe der Kammerung als ein Funktionswechsel anzusehen. Wenn also Dacqué (Formenkunde p. 108) sagt: «Das Schalenorgan ist seiner ursprünglichen Bedeutung und Anlage nach durch und durch ein hydrostatischer Apparat», so sehe ich mich gezwungen, dieser Vorstellung eine entgegengesetzte gegenüberzustellen. Sie läßt sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die Schale der Cephalopoden ist wie die der anderen Mollusken im wesentlichen ein Schutzpanzer.

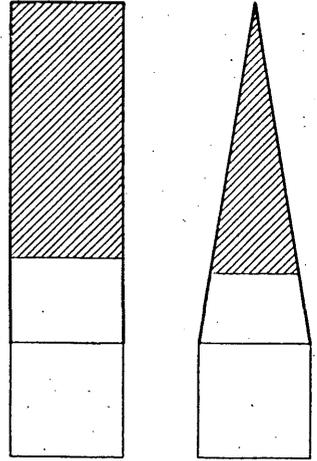


Fig. 1. Schema der Volumsänderung des Körpers beim Zurückziehen in die Schale, für longicone und brevicone Orthoceren. Stark umrissen die Schale, schwach umrissen der vorgestreckte Weichkörper. Die schraffierten Flächen bezeichnen den Raum, den derjenige Körperabschnitt im zusammengezogenen Zustand einnimmt, der die Schale nie verläßt. Es wurde angenommen, daß das Tier sich um ein Drittel der Wohnkammerlänge vorstrecken kann. Dann beträgt die Zusammenpressung jedes Teiles beim Zurückziehen für die zylindrische Form ein Viertel, für die Kegelform die Hälfte des Volumens im vorgestreckten Zustand.

2. Die Luftkammerung wurde ursprünglich als eine Vorrichtung zur Ermöglichung des periodischen Vorrückens in der Schale erworben.

3. Sekundär erhielt die Luft in den Kammern die Funktion, das spezifische Gewicht des ganzen Tieres so weit zu vermindern, daß andere Teile auch bei Annahme einer schwimmenden Lebensweise relativ schwer gebaut werden konnten.

4. Als einen hydrostatischen Apparat darf man wohl nur ein Organ bezeichnen, das — nach dem Typus der Schwimmblase der Fische — zur Ermöglichung des aktiven Auf- und Niedertauchens dient. Als solches läßt sich die starre Schale der Cephalopoden mit ihrer mindestens nicht rasch veränderlichen Luftfüllung gewiß nicht auffassen. Die wenigen Beobachtungen, die bisher am lebenden *Nautilus* gemacht wurden, scheinen allerdings dafür zu sprechen, daß er seinen Auftrieb willkürlich ändern kann. Wie dies geschieht, wissen wir nicht; die Schale spielt dabei aber sicher keine Rolle.

2. Der Siphon.

Die Funktion des Siphon ist nicht bekannt. Ziemlich sicher scheint aber, daß er nicht bloß ein funktionsloses Rudiment des ursprünglich bis an die Schalenspitze reichenden Weichkörpers ist. Dagegen spricht nicht nur seine im wesentlichen unveränderte Ausbildung vom Kambrium bis zur Gegenwart, sondern auch sein histologischer Bau beim rezenten *Nautilus*. Er enthält eine wohl entwickelte Arterie und einen Sinus, durch den das venöse Blut zurückströmt, ist also offenbar für einen ziemlich lebhaften Austausch irgendwelcher Stoffe eingerichtet. Zur Befestigung des Tieres in der Schale kann er wohl nicht dienen, weil er keine darauf deutenden Gewebe aufweist, obwohl zuzugeben ist, daß eine solche Anheftung durch einen sich allmählich dehnenden Strang während der Vorrückungsperiode nicht ohne Nutzen wäre. Dagegen scheinen mir zwei Leistungen als mögliche Funktionen des Siphon in Betracht zu kommen:

1. Bei vielen Gastropoden mit Septenbildung in der Schale werden die so abgekapselten ältesten Teile des Gehäuses brüchig und fallen ab (Abel, Paläozoologie p. 164). Die Schale der Mollusken ist eben trotz ihres vorwiegenden Aufbaues aus mineralischer Substanz keineswegs tot, geradeso wenig wie etwa der Zahn der Wirbeltiere, bedarf daher, um ihre normale Beschaffenheit beizubehalten, der Verbindung mit dem übrigen Körper. Ein Verwittern der älteren Schalenteile ist bei den erwähnten Gastropoden belanglos, nicht aber bei den Cephalopoden, sobald einmal der Auftrieb der Luftkammern für sie unentbehrlich wurde. Der Siphon dürfte also die Aufgabe haben, die älteren Gehäuseabschnitte mit dem Körper zu verbinden und dauernd fest und luftdicht zu erhalten. Er ist sozusagen die Pulpa des gekammerten Teiles der Schale.

2. Es ist zwar sicher, daß durch den Siphon weder Luft aus den Kammern ausströmen noch Wasser in sie eintreten kann. Die Siphonhüllen sind aber wohl nicht so dicht, daß nicht eine Diffusion zwischen dem Blut im Siphon und dem Gas in den Kammern möglich wäre. Wie wir noch sehen werden, müssen wir annehmen, daß der Luftdruck in den Kammern dem hydrostatischen Druck in jener Meerestiefe gleich ist, in der die Vorrückung erfolgte. Wenn sich ein Individuum später aber lange in einer anderen Tiefe aufhält, kann es, um eine dauernde Belastung der Schale zu vermeiden, vorteilhaft sein, den Druck in den Kammern dem äußeren Druck wieder anzugleichen. Dies könnte auf rein physikalischem Weg dadurch geschehen, daß im Blut gelöstes Gas durch die Siphonhüllen austritt oder umgekehrt das Blut beim Durchströmen des Siphons Gas aufnimmt, je nachdem, auf welcher Seite der Membran der größere Druck herrscht. Immerhin möchte ich diese Funktion des Siphons gegenüber der zuerst erwähnten als eine höchstens untergeordnete betrachten.

Wie dem auch sei, jedenfalls bin ich der Meinung, daß der Siphon nicht ein Rudiment der Körperspitze, sondern eine Neuerwerbung ist, daß der gekammerten Schale mit Siphon eine solche ohne Siphon vorherging, ähnlich der der Conularien. Nun wird allerdings von Vielen angenommen, daß *Endoceras* und Verwandte mit ihrem dicken Siphon uns gleichsam einen Übergang zwischen der ungekammerten und gekammerten Schale vorstellen. Diese Ansicht, die übrigens beispielsweise auch von Stromer (p. 256) bezweifelt wird, ist wohl nicht haltbar. Die Gründe, die mir dagegen zu sprechen scheinen, sind besonders folgende:

1. Die angenommene Reihe: ungekammerte Schale — *Endoceras* — *Orthoceras* ist mir weder funktionell noch entwicklungsmechanisch, als ein Fortschritt vom Einfacheren zum Komplizierteren, irgendwie verständlich.

2. *Endoceras* mit seinen vielen sehr großen Arten hat durchaus keinen primitiven, sondern vielmehr einen spezialisierten Habitus.

3. Die Gattung *Endoceras* und die meisten anderen Genera mit dickem Siphon erscheinen erst im Silur. *Actinoceras* soll schon im Kambrium vorkommen, gerade diese Gattung ist aber sicher sehr hoch spezialisiert. Dagegen hat die einzige unterkambrische Gattung, *Volbortella*, stets einen sehr dünnen Siphon.

4. Der Bau des Siphons von *Endoceras* und ähnlichen Formen läßt sich ganz gut als eine sekundäre, von *Orthoceras* ausgehende Anpassung verstehen, wie wir gleich sehen werden.

3. Der Anpassungstypus von *Orthoceras*.

Abel hält *Orthoceras* für eine frei schwimmende Form der obersten Wasserschichten (Paläozoologie p. 185). Offenbar liegt dem die Vorstellung

zugrunde, daß diese Tiere mit der Spitze der Schale das Wasser durchteilten. Wir müssen uns jedoch fragen, ob denn überhaupt anzunehmen ist, daß *Orthoceras* dauernd oder doch durch lange Zeit horizontal im Wasser liegen konnte. Die luftgefüllte Schale von *Orthoceras* allein, ohne Körper, war jedenfalls leichter als Wasser, geradeso wie die des rezenten *Nautilus*. Da die Luftkammern nur die eine Hälfte einnahmen, während die relativ dickschalige Wohnkammer sich mit Wasser füllte, stand ein treibendes, leeres *Orthoceras*-Gehäuse offenbar senkrecht und ragte mit der Spitze etwas aus dem Wasser heraus. Nun kennen wir aber kein kiemenatmendes Meerestier, das spezifisch leichter als Seewasser wäre und also zum Untertauchen aktive Schwimmbewegungen ausführen müßte, etwa wie eine Ente. Wir müssen deshalb schließen, daß auch ein lebendes *Orthoceras* spezifisch ziemlich gleich schwer wie das Meerwasser war: Daher war der Weichkörper schwerer als Wasser. Die Verteilung der Masse war also eine solche, daß auf der einen Seite die leichten Luftkammern lagen, auf der anderen der schwere Weichkörper. Der Schwerpunkt des Gewichtes des ganzen Tieres samt der Schale muß deshalb viel mehr gegen die Mündung zu gelegen haben, als der Schwerpunkt des verdrängten Wassers oder — wie man auch sagen könnte — der Schwerpunkt des Auftriebes. Das lebende *Orthoceras* stand daher in der Ruhelage im Wasser senkrecht, mit der Mündung gegen abwärts (wie dies in jüngster Zeit Walther in seiner Allgemeinen Paläontologie p. 287 ganz richtig angibt). Ob das Tier sich vorübergehend horizontal legen konnte, möchte ich nicht zu entscheiden wagen. Ein Schwimmen mit der Spitze voraus war kaum möglich. Eher wäre eine horizontale oder doch stark schräge Stellung denkbar, wenn die Fortbewegung mit der Mündung voraus erfolgte, weil dann der Wasserwiderstand beim Umlegen der Schale mithalf. Rasches Schwimmen war aber auf diese Art sicher nicht möglich. *Orthoceras* war also kein guter Schwimmer, sondern bewegte sich kriechend oder langsam schwimmend über den Meeresboden hin. Der Trichter diente wahrscheinlich noch vorwiegend oder ausschließlich der Wassererneuerung in der Mantelhöhle. Seine Verwendung als Schwimmorgan ist ja sicher eine sekundäre. Auch beim Schwimmen stand die Schale steil aufgerichtet. Die Stellung wäre etwa mit der eines schimmenden Seepferdchens zu vergleichen.¹⁾ Wahrscheinlich konnte sich das Tier jedoch auf der Flucht relativ rasch mit der Spitze voraus senkrecht vom Boden erheben. Es dürfte im Altpaläozoikum kaum viele Feinde gegeben haben, die ihm dabei folgen und es in seiner immerhin recht festen Schale angreifen konnten.²⁾

¹⁾ Dieser Vergleich wurde von Prof. Abel in einer Diskussion vorgebracht.

²⁾ Nach Abschluß dieser Arbeit erhielt ich von Herrn R. Ruedemann zwei Arbeiten, aus denen hervorgeht, daß einzelne Orthoceren sich wahrscheinlich doch kriechend mit horizontaler Schale fortbewegten. Es ist allerdings auffallend, daß jede Spur einer Abnützung der feinen Skulptur fehlt. Als typisch für die ganze Gruppe ist diese Bewegungsart wohl nicht

Sollte eine raschere horizontale Fortbewegung möglich werden, so mußten vor allem Einrichtungen entstehen, die das Umlegen der Schale erleichterten oder ihr sogar dauernd eine horizontale Stellung sicherten. In der Tat sind verschiedene solche Einrichtungen in verschiedenen Stämmen entstanden und die Anpassungen an eine horizontale Lage im Wasser scheinen mir eine Erklärung für mehrere Entwicklungen in der Stammesgeschichte der Cephalopoden zu liefern, die bisher einer ethologischen Deutung nicht zugänglich waren.

4. *Ascoceras*.

Dieser Fall ist mechanisch ganz besonders klar, weshalb ich mit ihm beginne. In der Jugend ähnelt *Ascoceras* einem ganz schwach gekrümmten löngiconen *Orthoceras*. Dann aber werden seitlich in der Wohnkammer eine Anzahl von Luftkammern angelegt und alle alten Luftkammern abgeworfen (vergl. Zittel, Fig. 1049, 1050; Dacqué: Abstammungslehre, Fig. 10, 11, p. 190). Die mechanische Folge dieser Änderung ist klar. Während der Schwerpunkt des Auftriebes in der Achse der Wohnkammer bleibt, wird der Schwerpunkt des Gewichtes nach einer Seite verschoben. Das Tier muß sich also im Wasser umlegen, wahrscheinlich in eine ungefähr horizontale Stellung. In dieser Lage konnte es natürlich viel besser als früher mittels des Rückstoßes des Atmungswassers gegen rückwärts schwimmen. Ein sehr rascher Schwimmer wird es bei seiner gedrungenen, stumpfen Körperform wohl nicht gewesen sein, doch kann der in der allgemeinen Form ähnliche *Octopus* ja auch ganz gut schwimmen.

5. Die Bedeutung der Obstruktionsringe und anderer Kalkgebilde im Siphon.

Die Einlagerung spezifisch schwerer Kalkmassen in den Siphon muß zur Folge haben, daß der Schwerpunkt des Gewichtes nach hinten verlegt wurde und dadurch in die Nähe des Schwerpunktes des Auftriebes kam. Dann war natürlich nur eine sehr geringe Kraft notwendig, um das Tier im Wasser umzulegen. Diese Wirkung wurde dadurch unterstützt, daß in vielen Fällen die Menge des ausgeschiedenen Kalkes und die Weite des Siphon selbst gegen die Spitze der Schale zunimmt, weil dadurch das Gewicht dieser Kalkteile einen günstigeren Hebelarm erhielt (vergl. etwa Zittel, Fig. 1038).

6. *Endoceras*.

Die außerordentliche Verdickung des Siphon bei dieser Gattung hatte vielleicht eine ähnliche Bedeutung, indem ein Teil der spezifisch schweren

Körpermasse gegen die Schalenspitze zu verschoben wurde. Der Siphon von *Endoceras* ist randständig. Dies deutet wohl darauf hin, daß nicht alle Radien innerhalb der Schale mechanisch gleichwertig sind, daß also die Stellung keine senkrechte war.

7. *Orthoceras truncatum* und ähnliche Formen.

Das Abwerfen der älteren Luftkammern mußte natürlich auch zur Folge haben, daß der Schwerpunkt des verdrängten Wassers mehr gegen vorne und näher zum Schwerpunkt des Gewichtes rückte. Die Hauptbedeutung der erwähnten Einrichtung mag aber wohl darin gelegen haben, daß bei fortschreitendem Wachstum der Auftrieb der Schale überhaupt zu groß wurde und es dem Tier unmöglich gemacht hätte, unterzutauchen.

8. Die Belemniten.

Handelte es sich bei den bis jetzt besprochenen Anpassungen an eine horizontale Lage im Wasser durchwegs um kurze, blindendige Seitenäste, so gelangen wir nun zu einer Lösung des Problems, die von einer reich verzweigten, durch lange Zeit blühenden Hauptgruppe unter den Cephalopoden ergriffen wurde. Mit der Funktion des Rostrums der Belemniten hat Abel sich eingehend beschäftigt. Er gelangt nach einem genauen Vergleich mit ähnlichen Einrichtungen rezenter Tiere zu dem Ergebnis, daß das Rostrum bei der Hauptmasse der Belemniten als Grabstachel benützt wurde. Nur für einige kleinere Gruppen nimmt er eine abweichende Verwendung an. Seine Deutung soll hier nicht angefochten werden. Was mir zweifelhaft scheint, ist nur, ob es sich da um die primäre Funktion des Rostrums, auf Grund derer es ursprünglich erworben wurde, handeln kann. Die massive Struktur der Rostren (mit Ausnahme derer von *Cuspi-teuthis* und *Mucroteuthis*) entspricht so garnicht dem, was wir sonst bei auf Festigkeit gebauten Skelettelementen zu sehen gewohnt sind. Es scheint sich vielmehr um ein Organ zu handeln, das wesentlich mit Rücksicht auf ein möglichst hohes Gewicht konstruiert ist. Daß die Belemnitenrostren durchaus nicht besonders fest waren, geht wohl auch daraus hervor, daß sie bei manchen Arten relativ oft schon zu Lebzeiten zerbrochen wurden (vgl. Abel, Cephalopoden Fig. 79—85). Die radialfaserige Struktur muß geradezu als mechanisch besonders ungünstig bezeichnet werden.

Um die ursprüngliche Bedeutung des Rostrums zu verstehen, müssen wir uns zunächst wieder fragen, welche Stellung ein leeres Belemniten-skelett im Wasser hätte einnehmen müssen. Hafferl hat eine Berechnung angestellt, die uns bei Beantwortung der Frage als Grundlage dienen kann (Abel, Cephalopoden p. 165). Er gelangt zu dem Ergebnis, daß der Auftrieb des Phragmokons wesentlich größer ist, als das Gewicht des Rostrums. Wenn dies auch nicht für alle Belemniten gelten dürfte, so doch sicherlich für die ursprünglichsten, wie die *Atractiten*, mit sehr großem

gekammerten Skelettabschnitt. Das ganze Gehäuse ohne dem Weichkörper müßte also auch bei diesen Belemniten an der Meeresoberfläche schwimmen (wobei grundsätzlich ohne Belang ist, daß es wahrscheinlich nie in unverletztem und luftgefülltem Zustand von dem umschließenden Körper getrennt wurde). Hafferl glaubt das Gewicht des Phragmokons und Proostracums ganz vernachlässigen zu können. Der Schwerpunkt des ganzen Skelettes lag zweifellos im Rostrum, der des verdrängten Wassers aber im Phragmokon. Beide waren also sehr weit voneinander entfernt. Infolgedessen mußte auch dieses ganze Skelett senkrecht im Wasser schwimmen, aber umgekehrt wie ein *Orthoceras*, so daß die Spitze gegen unten gerichtet war und das Proostracum herausragte. Durch dieselbe Überlegung wie bei *Orthoceras* können wir erschließen, daß auch der Weichkörper der Belemniten schwerer als Wasser war. Während aber bei *Orthoceras* durch das Hinzufügen des Weichkörpers die beiden Schwerpunkte weiter auseinander-rücken und das vorhandene Drehmoment vergrößert wird, geschieht bei einem Belemniten das Umgekehrte. Es fehlen natürlich die Daten, um die mechanischen Verhältnisse am lebenden Tier rechnerisch zu verfolgen, wir dürfen aber wohl vermuten, daß der Schwerpunkt des Gewichtes und der des Auftriebes ungefähr zusammenfielen, daß das Tier also im Wasser annähernd im indifferenten Gleichgewicht war, sich nach Belieben und ohne große Kraftanstrengung horizontal oder auch schräg stellen konnte. Vielleicht war ein geringes Übergewicht des Körperhinterendes in vielen Fällen vorhanden, was bei Gebrauch des Rostrums zum Durchwühlen des Bodens ganz zweckmäßig erscheint. Nun müssen wir die Atractiten aber wohl irgendwie von *Orthoceras* ableiten. Wir gelangen also zu dem Schluß, daß das Belemnitenrostrum ursprünglich — geradeso wie die seitlichen Luftkammern von *Ascoceras* oder noch besser die Obstruktionsringe — zu dem Zweck erworben wurde, um eine wagrechte Lage des Körpers im Wasser zu ermöglichen. Nun verstehen wir auch, warum es in erster Linie «auf Gewicht» gebaut ist. Seine anderen Funktionen sind alle sekundär. Eine Bestätigung der entwickelten Vorstellung erblicke ich wieder darin, daß der Siphon, der bei *Orthoceras* fast immer der Schalenachse genähert ist, bei den Atractiten regelmäßig ganz an der Außenwand liegt. Übrigens mag die allererste Anlage des Rostrums wohl auch mit dem Schutz der gebrechlichen Gehäusespitze zusammenhängen, die durch sekundäre Kalkauflagerungen verstärkt wurde, sobald dies infolge Umwachsung der Schale durch den Mantel möglich war. Der Weg zur Ausbalancierung des Körpers, der von den Belemniten eingeschlagen wurde, ist vom menschlichen Standpunkt aus ein erstaunlich komplizierter und wenig zweckmäßiger. Ein Techniker hätte eine ähnliche Aufgabe sicher dadurch gelöst, daß er die Luftkammern mehr in die Mitte des ganzen Körpers verschoben und entsprechend verkleinert hätte, nicht dadurch, daß er ihren Auftrieb durch ein Gegengewicht größtenteils wieder aufhob. Dies ist in meinen Augen

wieder ein Beispiel dafür, daß die Methode der Anpassung nicht durch einen Plan, sondern durch die zufällig zuerst sich bietenden Mutationen bestimmt wird.

9. Die Wohnkammerlänge involuter Formen.

Bekanntlich ist die Länge der Wohnkammer besonders bei den Ammonoideen sehr verschieden. Eine vollständige Diskussion der funktionellen Bedeutung dieser Verschiedenheiten ist hier nicht beabsichtigt. Es soll nur auf zwei Punkte, die mit dem früher Besprochenen zusammenhängen, hingewiesen werden:

a) Nehmen wir als Bezugsmaß den Schalendurchmesser, so ist wohl einleuchtend, daß ein Ammonit mit langer Wohnkammer sich bei derselben Dehnung der vor dem Haftmuskel gelegenen Körperabschnitte viel weiter aus der Schale hervorstrecken konnte, als ein solcher mit kurzer Wohnkammer.

b) Es ändern sich aber mit der Länge der Wohnkammer auch die statischen Verhältnisse des ganzen Tieres. Bei einer Länge des Wohnraumes von etwa ein Drittel bis ein Halb Umgang liegen die spezifisch schweren Teile des ganzen Systems, nämlich der Weichkörper, ganz auf einer Seite und der Schwerpunkt des Gewichtes wird von dem des Auftriebes sehr weit entfernt sein. Ist dagegen die Wohnkammerlänge ungefähr ein Umgang, dann verteilt sich der spezifisch schwerere Körper des Tieres annähernd ringförmig um den leichten Kammerteil der Schale, besonders dann, wenn die Umgänge nur langsam zunehmen. Der Schwerpunkt des Gewichtes wird dem des Auftriebes näher rücken, allerdings nicht mit ihm zusammenfallen, weil ja der Durchmesser der Wohnkammer nicht ihrer ganzen Länge nach gleich ist.

10. Die Entstehung der Einrollung der Cephalopodenschale.

Die Vorteile, die eine involute Schale gegenüber einer geradegestreckten gewährt, sind gewiß mannigfaltige. In teilweisem Anschluß an Daqué (Formenkunde p. 108) können einige dieser Vorteile etwa folgendermaßen bezeichnet werden:

Die dünnchalige und zerbrechliche Spitze des Gehäuses ist geschützt.

Der Wegfall des internen Teiles aller Windungen gestattet es, die Schale dicker, den Körper schwerer oder die Gaskammern relativ kleiner, d. h. die Zunahme des Gewindes rascher zu machen.

Die sehr bedeutende Verminderung der Fläche, auf der die jetzt größtenteils von der Wohnkammer und von einander umhüllten Luftkammern direkt an das umgebende Wasser grenzen, verringert sehr die Möglichkeit eines Gasverlustes, was besonders beim Aufsteigen in höhere Wasserschichten in Betracht kommt.

Ein involutes Gehäuse ist jedenfalls viel besser steuerbar als ein stabförmiges. Aber auch der Wasserwiderstand wurde durch die Einrollung

vermindert, da ja *Orthoceras*, wie wir sahen, nicht in wagrechter, sondern in fast senkrechter Stellung schwamm. Durch die Entstehung eines engen oder ganz geschlossenen Nabels wurde die Reibung noch weiter herabgesetzt, weil jetzt die Bildung der so stark bremsenden Wasserwirbel in der Nabelgegend vermindert war.

Fast alle diese Vorteile können aber erst eintreten, wenn die Einrollung schon einen ziemlich bedeutenden Grad, mindestens einen ganzen Umgang erreicht hat. Nun scheint es aber doch recht sicher, daß die involuten Nautilen in mehreren selbständigen Stämmen durch Vermittlung von nur wenig gekrümmten Formen aus ganz geradegestreckten Ahnen hervorgegangen sind. Es fragt sich, ob auch diese ersten Stadien einer beginnenden Krümmung und Einrollung als zweckmäßig begriffen werden können. Bisher wurde diese Frage meistens verneint. Hier scheint aber auch wieder ein Funktionswechsel vorzuliegen. Nach meiner Vermutung war die ursprüngliche funktionelle Bedeutung einer Krümmung der Schale die, daß durch sie die Stellung der Wohnkammer und im besonderen der Schalenmündung gegen die Horizontale geändert wurde. Um diesen Gedanken zu erläutern, setze ich einen Längsschnitt des bekannten *Phragmoceras broderipi* in der Stellung bei, die es ungefähr im Leben eingenommen haben muß. Ich wähle diese Form, weil die Gestalt der Schalenmündung uns hier Auskunft über den Ort und die Stellung des Trichters gibt. Man sieht, daß er ziemlich genau horizontal gerichtet war, was für die Fortbewegung durch Rückstoß offenbar die günstigste Stellung ist. Wäre der gekammerte Teil der Schale gerade, so würde der Trichter mehr schräg gegen unten weisen. Dabei ist noch zu bedenken, daß beim Schwimmen der exzentrisch angreifende Rückstoß das Bestreben hatte, die Schale so zu drehen, daß der Trichter sich noch mehr senkte. Es ist jedenfalls beachtenswert, daß wir einen ähnlich vorgezogenen Trichter, wie bei *Phragmoceras broderipi*, meines Wissens niemals auf der konvexen Seite der Schale finden. Bei anderen Formengruppen mag die Bedeutung einer geänderten Stellung der Wohnkammer zur Horizontalen auch eine andere als bei der abgebildeten Art gewesen sein; ich meine aber doch, daß dieser Gesichtspunkt ein ethologisches Verständnis der gekrümmten Nautiloideenschalen nicht mehr ganz unmöglich erscheinen läßt. Man wird auch zugeben müssen, daß der Wasserwiderstand schon bei einem solchen gekrümmten Gehäuse immerhin geringer als bei einem

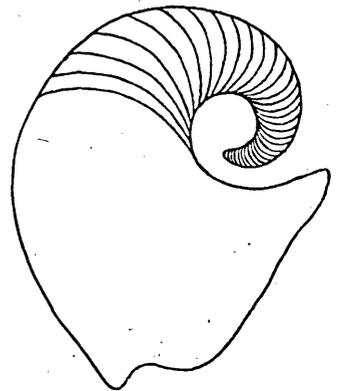


Fig. 2.

Schale von *Phragmoceras broderipi* Barr. in der vermutlichen Schwimmstellung des lebenden Tieres. Etwa ein Drittel natürlicher Größe.

geraden war, wenn man nur immer auf dessen senkrechte Stellung achtet. Ich bin übrigens durchaus nicht der Meinung, daß der Übergang von der geraden zur involuten Schale durch sehr viele, sehr kleine Schritte erfolgt ist. Viel wahrscheinlicher ist mir, daß er durch wenige, ziemlich bedeutende, sprunghafte Mutationen zustande kam. Bekanntlich ist die Krümmung der Schale bei manchen Arten ungeheuer variabel. Darin werden sich sicherlich genotypische Unterschiede innerhalb der Art aussprechen, so daß die Selektion gleich zwischen stark verschiedenen Extremen wählen konnte.

Eine gewisse Schwierigkeit für die vorgetragene Auffassung liegt darin, daß manche schwach gekrümmten Gattungen, wie *Cyrtoceras*, *Gomphoceras*, *Phragmoceras*, nicht selten Kalkeinlagerungen im Siphon aufweisen. Es ist klar, daß diese dem Einfluß der Krümmung der Schale auf die Stellung der Gehäusemündung gerade entgegenwirken mußten. Es ist kaum möglich, ohne genaues Studium der in Betracht kommenden Arten eine Meinung darüber auszusprechen, in welcher Weise diese Schwierigkeit zu beheben ist. Vielleicht wäre folgender Weg dazu denkbar: Bei den schwach gekrümmten Arten mußte sich die Stellung des Wohnraumes zur Horizontalen im Laufe des Wachstums jedenfalls ändern, weil die Schale sich ja dabei nicht im geometrischen Sinne ähnlich blieb, sondern einen immer größeren Teil eines ganzen Umganges einnahm. Der Absatz von Kalk im Siphon könnte dazu gedient haben, diese Verschiebung der Gleichgewichtslage zu verhindern. Die Sache wäre grundsätzlich nicht viel anders, als das Abwerfen von Luftkammern bei Orthoceren, die teilweise Kompensation einer im Laufe der Ontogenie sich schließlich übertreibenden, an sich zweckmäßigen Wirkung. Ich möchte auf diese Vermutung aber keineswegs viel Wert legen.

11. Der Bau des einzelnen Septums.

Über diesen Gegenstand habe ich mich in mehreren Publikationen bereits geäußert. Der Vollständigkeit halber und um gewisse Zusammenhänge besser zu beleuchten, soll meine Hypothese hier ganz kurz wieder gegeben werden.

a) Das *Nautilus*-Septum. Es charakterisiert sich durch eine sehr einfache Sutura und dadurch, daß es gegen vorne konkav ist. Wenn das Tier taucht, so preßt der Wasserdruck den Weichkörper gegen das Endseptum. Dieses wird dabei auf Zug, nicht auf Druck beansprucht. Nun haben die von Pfaff angestellten Versuche ergeben, daß die Zugfestigkeit der Septen von *Nautilus pompilius* kaum ein Sechstel so groß wie die Druckfestigkeit ist und daß das Endseptum bei einem Wasserdruck von wenig mehr als 30 Atmosphären zerreißen muß. Der lebende *Nautilus* ist jedoch schon in einer Tiefe von 550 m gedreht worden. Daraus folgt für mich, daß die Luft in den Kammern unter einem ziemlich hohen Druck steht, was wieder daher rührt, daß die Vorrückung in der Schale nicht nahe der Oberfläche,

sondern in beträchtlicher Tiefe ausgeführt wird, wie dies auch der Lebensweise von *Nautilus pompilius*, so weit wir sie kennen, entspricht. Diese Tiefenzone seines gewöhnlichen Aufenthaltes verläßt *Nautilus* hauptsächlich gegen oben, wobei das Endseptum den inneren Gasdruck nach Art eines Gewölbes aufnimmt und deshalb unter sehr günstigen Festigkeitsbedingungen steht. Ganz dieselben Verhältnisse sind nach dem Bau der Septen und unseren früheren Darlegungen schon für *Orthoceras* anzunehmen. Der Gewölbeform des Septums verdankt auch der ursprüngliche einfache Laterallobus der Nautilen seine Entstehung, während er bei Orthoceren mit kreisrundem Querschnitt fehlt. Steinmann (p. 303) führt den Laterallobus auf den Haftmuskel zurück, man muß sich aber wohl fragen, ob dieser nicht erst sekundär die aus einem ganz anderen Grund freigeordnete Stelle einnahm.

b) Das Ammoniten-Septum. Es unterscheidet sich vom *Nautilus*-Septum hauptsächlich durch die starke Faltung der randlichen Teile und durch eine mehr gegen vorne konvexe Gestalt. Dies schließt freilich nicht aus, daß ein Schnitt, der durch zwei einander gegenüberliegende Sättel geführt wird, auch bei Ammoniten eine gegen vorne konkave Linie ergibt. Die Aufgabe der Gliederung der Sutura in mehrere große Loben und Sättel besteht meiner Ansicht nach darin, die Scheidewände gegen äußeren und inneren Druck nach beiden Seiten zu verspreizen. Der Überdruck von außen scheint dabei etwas mehr berücksichtigt zu sein als der von innen, was dafür sprechen würde, daß die Ammoniten zur Vorrückung in der Schale eine relativ geringe Tiefe aufsuchten, so daß der Luftdruck in den Kammern nicht groß war.

Unabhängig von dieser Hypothese muß aber noch die Frage beantwortet werden, warum bei allen spezialisierten Ammoniten die Hauptelemente der Sutura in sich noch sehr kompliziert und fein gefaltet sind. Es wird dadurch zunächst die Ansatzfläche des Septums an die Außenschale vergrößert und ein Losreißen an dieser besonders gefährdeten Stelle verhindert. Fragen wir aber weiter, warum das Septum nicht einfach am Rand verdickt wurde, so müssen wir folgendes überlegen: Das bestkonstruierte Septum war für den Ammoniten wertlos, so lange er sich in einer Vorrückungsperiode in der Schale befand. Wenn er beispielsweise während dieser Zeit aus irgendeinem Grunde im Wasser emporstieg, so dehnte sich die zwischen Endseptum und Weichkörper bereits ausgeschiedene Luft gewaltsam aus und konnte das Tier eventuell ganz aus der Wohnkammer herausdrängen. Daher war es für den Ammoniten wichtig, die Vorrückung möglichst rasch zu besorgen. Eine der Bedingungen für eine rasche Vorrückung war nun, daß die notwendige Luftmasse schnell abgeschieden wurde. Dies wurde durch eine Vergrößerung der das Gas absondernden hinteren Hautoberfläche des Ammoniten erreicht, und diesem Zweck dienen die vielen feinen Faltungen. Die Fältelung konnte sich nicht auch auf

die Mitte der Hinterfläche erstrecken, weil sonst die Gewölbekonstruktion der Septen zerstört worden wäre. Wir gelangen also zu dem Ergebnis, daß die Gliederung der Sutura in mehrere Loben und Sättel der Verspreizung des Septums gegen innen und außen diene, die feine Zerschlitzung aber der besseren Befestigung an der Außenschale und besonders einer rascheren Vorrückung. Erinnern wir uns des weiter oben Gesagten, so sehen wir, daß also die Zerschlitzung der Lobenlinie eine Ausgestaltung jener Funktion vorstellt, die wir als die allerursprünglichste der Luftkammern überhaupt angesehen haben, nämlich die periodische Vorrückung in der Schale zu ermöglichen. Für weitere Einzelheiten verweise ich auf meine Arbeit über die Gattung *Oxynticeras*. Nur eine Ergänzung möchte ich zu der dort gegebenen Darstellung noch hinzufügen. Es ist gelegentlich die Frage erörtert worden, ob bei gleicher Größe der Vorrückung zwischen zwei kompliziert gebauten Septen mehr Luft enthalten ist als zwischen ganz einfachen. Die Frage läßt sich mit Sicherheit dahin beantworten, daß die in einer Kammer von bestimmtem Querschnitt enthaltene Gasmenge nur von der Größe der Vorrückung, nicht aber von der Gestalt der Septen abhängig ist. Den Beweis dafür kann man in zweierlei Art führen:

1. Denken wir uns zwei Cephalopoden von ganz gleicher Umgangsform, deren einer aber eine ganz einfache Sutura haben möge, der andere eine hochkomplizierte. Beide mögen in 20 einzelnen Vorrückungen ihre Schale um einen ganzen Umgang weiterbauen. Die Gesamtgasmenge, die dabei abgeschieden wurde, muß offenbar gleich sein, nämlich gleich dem Volumen des letzten Umganges, das nach der Voraussetzung bei beiden Individuen dasselbe ist. Es kann deshalb auch die bei der einzelnen Vorrückung gebildete Gasmenge bei dem einen Exemplar nicht konstant größer als bei dem andern gewesen sein. (Das Volumen der Septen dürfen wir wohl vernachlässigen.)

2. Noch einfacher läßt sich der Beweis führen, wenn man sich das Problem in die Ebene übertragen denkt. Vergl. Fig. 3. Wir ersetzen die Schale in ganz schematischer Weise durch zwei parallele Gerade, die Nautilensepten durch zwei sie verbindende Senkrechte, die Ammonitensepten aber durch zwei kongruente gebrochene Linien, deren Ansatzstellen an den Parallelen gleich weit abstehen, wie die der beiden Senkrechten auf der anderen Seite der Figur. Die Fläche zwischen den zwei gebrochenen Linien, die uns also den Inhalt einer Luftkammer mit komplizierter Sutura vorstellt, zerlegen wir in einzelne Parallelogramme und verlängern deren Grundlinien bis zu den beiden Senkrechten. Der Raum zwischen diesen wird dadurch in Recht-

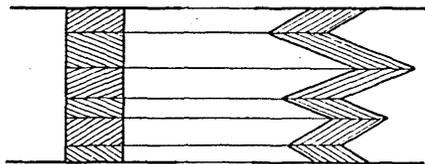


Fig. 3.
Vergleich des Volumens von Luftkammern mit gerader und gezackter Sutura.

ecke zerlegt. Jedes dieser kleinen Rechtecke ist flächengleich mit dem ihm gegenüberstehenden Parallelogramm, weil es gleiche Grundlinie und gleiche Höhe hat. Daher ist auch die Gesamtfläche zwischen den beiden Senkrechten gleich der Gesamtfläche zwischen den beiden gebrochenen Linien.

12. Die sogenannten Nebenformen.

Ihre ethologische Deutung ist außerordentlich schwierig. *Niponites* mit ganz unregelmäßiger Aufrollung der Schale war wohl sessil bentonisch. *Turrilites* dürfte wegen seiner großen Ähnlichkeit mit Schnecken kriechend gelebt haben. Daß die Aufrollung seiner Schale unsymmetrisch wurde, scheint darauf hinzudeuten, daß der Auftrieb hier nicht groß genug war, um die Schale zu tragen, so daß sie wie bei einer Schnecke seitlich herabhing. Was aber die Formen mit um 180° umgebogener Wohnkammer, wie *Macroscaphites*, *Hamites*, *Heteroceras*, *Crioceras*, *Scaphites* betrifft, bei denen die Mündung gerade gegen den gekammerten Teil des Gehäuses gerichtet ist, so können sie wohl unmöglich gekrochen sein. Aber auch als gute Schwimmer können wir sie nicht auffassen, weil ihre Schale in vielen Fällen die geschlossene Spirale verläßt und fast immer sehr hoch skulpturiert ist. Es bleibt also nur die Vorstellung, daß wir es mit planktonischen Tieren zu tun haben. Walther (Allgemeine Paläontologie, p. 287) meint, daß die Schale von *Scaphites* halb innerlich war. Dagegen spricht schon die starke Skulptur, noch mehr aber der gerade bei dieser Gattung nachgewiesene Aptychus.

13. Der Aptychus.

Daß die Aptychen Deckel mit einer ganz ähnlichen Funktion, wie die Deckel der Gastropoden sind, wird jetzt wohl ziemlich allgemein angenommen. Ich glaube aber, es ist möglich, sich über die Art, wie sie am Körper angebracht waren und funktionierten, eine ziemlich gut begründete etwas genauere Vorstellung zu machen. Der Aptychus saß wahrscheinlich einer Hautfalte des Mantels auf. Die Stellung, in der wir ihn gewöhnlich finden, nämlich der Externseite der Wohnkammer von innen anliegend (vergl. Zittel, Fig. 1158), ist diejenige, die er einnahm, wenn das Tier vorgestreckt war. Er wurde dann nicht wie ein Schneckendeckel mit herausgeschoben, sondern gegen die Externseite und gegen das Innere der Wohnkammer zurückgezogen, während der Kopf sich unter ihm vorstreckte. Offenbar traten die Ammoniten im Tode gewöhnlich aus der Schale heraus. Deshalb finden wir die Aptychen nur selten in Verschlussstellung. Um in diese zu gelangen, wurde der Deckel von der Externseite her über den Kopf und von innen durch die Schalenmündung geschoben. Der Aptychus auf der bekannten Figur von *Oppelia steraspis* befindet sich in einer Zwischenstellung (vergl. Daqué: Formenkunde, Fig. 71). Beim Austritt aus der Schalenmündung klappten die beiden

Hälften, die durch ein elastisches Band verbunden waren, wahrscheinlich von selbst auf und konnten jetzt durch einen entsprechenden Muskel der Mündung fest angepreßt werden. Um ein Zurückziehen zu ermöglichen, mußte der Deckel zuerst etwas gelüftet und dann etwas zusammengeklappt werden. Das häufige Vorkommen von Aptychen bei Gattungen mit sehr unebenem Mundrand macht es übrigens wahrscheinlich, daß der Deckel die Wohnkammer vielfach nicht ganz außen, sondern etwas hinter der Mündung verschloß, wobei er sich von innen gegen die Schale stützte. Die skizzierte Vorstellung erklärt nicht nur die Lage, in der die Aptychen gewöhnlich gefunden werden, wenn sie noch in der Schale enthalten sind, sondern auch folgende Eigentümlichkeiten:

1. Die kalkigen Ammonitendeckel sind im Gegensatz zu den Schnecken-deckeln zweiklappig, weil sie sonst nicht in die sich gegen hinten verengernde Wohnkammer zurückgezogen und vor allem nicht der gewölbten bis zugeschärften Externseite von innen angelegt werden könnten, ohne dem Tier zuviel Raum wegzunehmen.

2. Die einklappigen Anaptychen sind durchwegs hornig, also elastisch, gehören übrigens vielfach, wenn auch nicht ausschließlich, zu langsam anwachsenden Schalen mit breiter Externseite.

3. Bei *Scaphites* sind die beiden Hälften des Deckels sekundär wieder verwachsen, wenn auch wahrscheinlich nicht bis zu vollständiger Starrheit (Zittel, Fig. 1086). Bei dieser Gattung ist aber auch die Mündung wesentlich enger als der Teil der Wohnkammer, in dem der Aptychus gewöhnlich liegt, und die Externseite ist ungemein breit (vergl. Zittel, Fig. 1205, 1206).

Aus der ganzen hier dargelegten Auffassung geht allerdings hervor, daß die Aptychen mit der sogenannten Kopfkappe von *Nautilus pompilius* kaum homolog sein können. Wie wir gleich sehen werden, ist eine solche Homologie aber auch aus allgemeinen Gründen nicht so wahrscheinlich, wie man oft meint.

14. Die Schale von *Argonauta*.

Sie wird in der Regel als eine Neubildung angesehen, die nur der Brutpflege wegen erworben wurde. Nur wenige Autoren, vor allem der geniale Steinmann, sind der Meinung, daß es sich in *Argonauta* um einen letzten, stark abgeänderten Nachkommen der Ammoniten handelt und daß die Schale von diesen ererbt ist. Ich glaube nun nicht, daß man diese Meinung so schlankweg von der Hand weisen darf, wie es meistens geschieht. Die Gründe, die eine Ableitung der *Argonauta* von den Ammoniten immerhin diskutabel erscheinen lassen, liegen meiner Ansicht nach weniger in der Ähnlichkeit der Skulptur mit der gewisser Ammonoideen, auch nicht in der angeblichen Unwahrscheinlichkeit, daß die Ammoniten vollständig ausgestorben seien, wohl aber in folgenden Punkten:

1. Die Schale von *Argonauta* mit ihrer spiralen Einrollung und ihrer komplizierten Skulptur hat nicht den Habitus einer als bloßer Brutpflegeapparat entstandenen, ja überhaupt nicht einer jungen Neubildung, sondern den eines sehr alten, teilweise rudimentären Organes mit komplizierter Geschichte. Dies ist natürlich im wesentlichen nur ein Gefühl, ich glaube aber nicht, daß so leicht ein Naturhistoriker sich diesem Gefühl ganz verschließen wird, der eine Serie von *Argonauta*-Schalen unbefangen betrachtet.

2. Daß man bei den Cephalopoden aus gewissen allgemeinen Ähnlichkeiten oder Unähnlichkeiten der Schale nicht auf den systematischen Verwandtschaftsgrad schließen darf, zeigt in der deutlichsten Weise *Spirula*. Hätten wir von dieser nur die fossilen Skelette, so würden wir zweifellos annehmen, daß sie *Nautilus* viel näher steht als *Sepia*. Erst die Untersuchung des Weichkörpers belehrt uns vom Gegenteil. Ebenso gut ist es möglich, daß die Ammoniten im Bau des Körpers der *Argonauta* viel ähnlicher waren, als dem rezenten *Nautilus*, obwohl der Schalenbau zweifellos mehr mit diesem übereinstimmt.

3. Die Organisation des Kopfes von *Nautilus pompilius* mit den etwa 90 kurzen Tentakeln ist wohl kaum primitiv, sondern hoch spezialisiert. Daß der Kopf der altpaläozoischen Nautiloideen ganz anders gebaut gewesen sein muß, lehren uns die Formen mit verengter Mündung. Es scheint mir viel wahrscheinlicher, daß die Vorfahren der Ammoniten mit diesen gleichzeitigen, wenn auch etwas einseitig spezialisierten Nautiloideen eine ziemliche Ähnlichkeit hatten, als mit dem rezenten *Nautilus*, der von ihnen durch einen unermeßlichen Zeitraum getrennt ist.

4. Daß verschiedene fossile Cephalopoden ähnlich wie *Argonauta* mittels besonders angepaßter Arme eine äußere Kalklage der Schale ausschieden, ist mindestens sehr wahrscheinlich (*Discoceras*, manche *Orthoceras*, auch ein *Lytoceras*).

5. Die schon einmal erwähnte *Oppelia steraspis* spricht sehr dafür, daß wenigstens bei manchen Ammoniten die jungen Tiere einen beträchtlichen Teil ihrer Entwicklung in der Schale der Mutter zurücklegten.¹⁾

6. Ein häufig angeführtes Gegenargument ist die Tatsache, daß die Schale von *Argonauta* jeder Spur der Kammerung entbehrt. Da ist nun aber zu bemerken, daß ihr ja überhaupt die Perlmutter-schicht, aus der die Septen ausschließlich bestehen, fehlt. Wenn wir annehmen dürfen, daß dieser Mangel ein sekundärer ist, mußten mit dem Schwund der Perlmutter-schicht notwendig auch die Septen wegfallen, wobei wir uns von dem hier vertretenen Standpunkt aus vorzustellen hätten, daß die Luftkammern vorher infolge einer Änderung der Lebensweise funktionslos geworden waren.

¹⁾ In einer Diskussion äußerte Prof. Abel die Ansicht, wir hätten in diesem Falle wirklich die Jungen dieses einen Individuums vor uns, weil alle die kleinen Schalen im Gegensatz zu anderen, anders zu deutenden Ansammlungen kleiner Ammoniten gleich groß sind.

Viel schwerer wiegt der Einwand, daß nach der Ansicht der meisten neueren Autoren auch manche Octopoden Rudimente einer echten inneren Schale haben. Denn die Konsequenz scheint mir unter der Annahme einer näheren Verwandtschaft der Ammoniten mit *Argonauta* allerdings unvermeidlich, daß alle Octopoden von Ammoniten abstammen. Dann wäre es aber wohl nicht wahrscheinlich, daß die Schale nur bei einem Teil der Gruppe in den Körper hinein verlegt und hier rückgebildet wurde, während sich bei *Argonauta* umgekehrt der Zusammenhang zwischen Körper und Schale sehr gelockert hat. Auch fehlen dafür, daß der Verlust der Schale sich bei den Ammoniten ebenso wie bei den Decapoden auf dem Weg über ein inneres Skelett vollzogen hätte, alle paläontologischen Anzeichen. Der Besitz eines solchen inneren Schalenrestes würde vielmehr entschieden für eine Ableitung der Octopoden von den Decapoden sprechen. Oder wäre es vielleicht denkbar, daß das Schalenrudiment von *Octopus*, das auffallenderweise paarig ist, ein verkümmerter *Aptychus* ist?

Selbstverständlich wollte ich mit diesen Ausführungen über *Argonauta* nicht etwa den Beweis für ihre Verwandtschaft mit den Ammoniten antreten, sondern nur wieder einmal daran erinnern, daß diese Frage immerhin einer genaueren Überlegung wert ist, als von vielen Paläontologen und Zoologen heute zugegeben wird.

Überblicken wir noch einmal im Sinne der in diesem Vortrag skizzierten Hypothesen die Geschichte der Cephalopoden, so hätten wir also, ausgehend von *Orthoceras*, drei große Stämme vor uns. In dem ersten blieb die Schale relativ primitiv, nur daß sie involut wurde. Er führt zum rezenten *Nautilus*, der in vielen, aber gewiß nicht in allen Merkmalen ursprüngliche Zustände bewahrt hat. Im zweiten, der mit den rezenten Dekapoden endet und dem doch wohl auch die Belemniten am nächsten stehen, wurde die Schale nicht eingerollt, aber in den Körper, den sie ursprünglich schützend umhüllte, eingeschlossen und allmählich zu einem inneren Stützskelett umgewandelt, im Prinzip nicht unähnlich, wie die Deckknochen der Wirbeltiere. Wir haben hier einen Fall einer im ganzen Tierreich sehr häufig geltenden Regel, daß nämlich lebenskräftige Stämme freibeweglicher Tiere im Laufe der Entwicklung vom passiven Schutz durch einen Panzer zum aktiven Schutz, durch verbesserte Sinnes-, Angriffs- und Bewegungsorgane übergehen. Der dritte Hauptstamm brachte in den Ammoniten die involute Schutzschale bezüglich aller ihrer wesentlichen Funktionen zur höchsten Vollendung. Nach einer noch sehr zweifelhaften Vermutung unterlag aber vielleicht zuletzt auch er, so weit seine Glieder nicht vollständig ausstarben, der eben angeführten Regel, nur daß die Schale bei ihm nicht zu einem Stützskelett umgewandelt, sondern mit Ausnahme der Weibchen einer einzigen Gattung vollständig abgeworfen worden wäre.

Genauere Bezeichnung der im Text abgekürzt zitierten Arbeiten.

(Da es natürlich ausgeschlossen ist, diesen Vorbericht so mit Figuren auszustatten, daß er auch für den Nichtpaläontologen vollkommen verständlich wird, habe ich mich bemüht, möglichst oft auf Abbildungen in einigen wenigen Handbüchern zu verweisen, die für jedermann verhältnismäßig leicht zu beschaffen sein dürften.)

O. Abel: Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. (Jena 1916.)

O. Abel: Lehrbuch der Paläozoologie. (Jena 1920.)

E. Dacqué: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. (Berlin 1921.)

E. Dacqué und F. Doflein in: Die Abstammungslehre, zwölf gemeinverständliche Vorträge über die Deszendenztheorie im Licht der neueren Forschung. (Jena 1911.)

J. v. Pia: Untersuchungen über die Gattung *Oxynoticeras* und einige damit zusammenhängende allgemeine Fragen. (Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien vol. 23, fasc. 1, 1914.)

G. Steinmann: Einführung in die Paläontologie. (Leipzig 1907.)

E. Freih. v. Stromer: Lehrbuch der Paläozoologie. 1. Teil: Wirbellose Tiere. (Leipzig und Berlin 1909.)

J. Walther: Allgemeine Paläontologie. Geologische Fragen in biologischer Betrachtung. (Berlin 1919.)

K. A. v. Zittel: Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). 1. Abteilung: Invertebrata. 2. Auflage. (München und Berlin 1903.)

Erst während des Druckes erhielt ich die für die behandelten Fragen äußerst wichtige und überhaupt ganz ausgezeichnete Monographie von

A. Naef: Die fossilen Tintenfische. (Jena 1922.)

Sie konnte hier leider nicht mehr berücksichtigt werden.

(Erschienen Mai 1923.)