

Die Stammesgeschichte der Ammoniten im Lichte der
Abstammungslehre Steinmann's.

Von C. Diener

Wien, 24. Juni 1908.

In seinem kürzlich erschienenen Buche: „Die Grundlagen der Abstammungslehre“ (Leipzig, W. Engelmann, 1908) hat G. STEINMANN an Stelle der bisherigen Erklärungsversuche des organischen Entwicklungsganges einen neuen gesetzt, der den Vorzug besitzen soll, in manche der vorhandenen Probleme, insbesondere in dasjenige des unvermittelten, sozusagen explosiven Erscheinens und des Erlöschens großer Formengruppen des Tier- und Pflanzenreiches Klarheit zu bringen. Ich will an dieser Stelle die Stammesgeschichte der Ammoniten im Lichte dieser neuen Abstammungslehre etwas ausführlicher besprechen, nicht nur weil diese Molluskengruppe unter allen Evertebraten dem Paläontologen die vollständigsten Beispiele von allmählichen, über längere Zeiträume verfolgbaren Umbildungen liefert, sondern auch, weil sie vor 20 Jahren bis zu einem gewissen Grade den Ausgangspunkt der Ideen STEINMANN'S gebildet hat.

Nach der zumeist geltenden Auffassung sind die Ammoniten, eine der formenreichsten Abteilungen der Cephalopoden, in der obersten Kreide definitiv erloschen, doch ist ihre Entwicklung vorher schon mindestens einmal, nämlich an der Grenze der Rhät- und Liasepoche, in sehr einschneidender Weise unterbrochen worden, indem von den zahlreichen Formenreihen der Trias nur einige wenige in den Lias aufsteigen¹, während die überwiegende Mehrzahl ohne Hinterlassung von Nachkommen ausstirbt. Beide Tatsachen werden von STEINMANN bestritten. Die Ammoniten sind nicht erloschen, sondern schalenlos geworden und leben mit unverminderter Stammesbreite in den Oktopoden fort. Die lebende

¹ Nach POMPECKJ (Note sur les *Oxynoticeras* du Sinémurien supér. du Portugal etc. Comm. Service géol. du Portugal. T. VI. 1906—07. p. 332) gar nur eine einzige (*Phylloceras*).

Gattung *Argonauta* ist ein Nachzügler im breiten Strome dieses Umbildungsvorganges. Aber auch die Ammoniten des Jura besitzen ihre Vorläufer in verschiedenen triadischen Formenreihen, so *Macrocephalites* in *Juvavites*, *Sphaeroceras* in *Halorites*, *Liparoceras* in *Sagenites*, *Poecilomorphus* in *Tropites*, *Oppelia* in *Paratropites*, *Harpoceras* in *Eutomoceras* (recte *Discotropites*). Die Rhät-Liasgrenze fällt also keineswegs mit einer kritischen Periode in der Entwicklung der Ammoniten zusammen.

Die von STEINMANN entworfene Konstruktion solcher Stammesreihen ist durch keine einzige Tatsache begründet. Zumeist fehlen alle Zwischenformen. Wo kommen *Macrocephalites* bzw. *Juvavites*-ähnliche Formen im ganzen Lias vor? Einzelne dieser phyletischen Linien widersprechen direkt allen Erfahrungen, so die Ableitung von *Harpoceras* aus *Discotropites* (*Eutomoceras antea*). Wer jemals eine Ammonitenfauna des mittleren Lias bearbeitet hat, der weiß, daß in Ablagerungen dieses Alters eine ganze Anzahl von Formen auftritt, welche morphologisch und zeitlich als Bindeglieder zwischen den Gattungen *Arietites* und *Harpoceras* (im weiteren Sinne) aufzufassen sind. Ja die Verlegenheit, welchen Gattungsnamen man wählen soll, ist nicht selten so groß, daß die Entscheidung auf eine rein formale Wahl hinausläuft, die von dem Autor nach subjektivem Ermessen getroffen wird, weil jene Grenzformen eine gleichmäßige Verschmelzung der Gattungsmerkmale von *Arietites* und *Harpoceras* erkennen lassen. Ähnliches gilt für die supponierte Verwandtschaft von *Paratropites* mit *Oppelia*, deren älteste mitteljurassische Vertreter (Gruppe der *Oppelia subradiata*) sich so nahe an *Harpoceras* anschließen, daß jeder vernünftige Grund entfällt, ihre Anknüpfung an eine andere Gattung zu suchen.

In meiner Arbeit: „Über einige Konvergenzerscheinungen bei triadischen Ammoneen“ (Sitzungsber. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien 1905, math.-nat. Kl. Bd. CXIV. p. 663—687), bei der ich mich auf langjährige Untersuchungen an einem sehr reichen Fossilmaterial stützen konnte, habe ich auf die Gefahren hingewiesen, die einer Phylogenie der Ammoniten aus der Überschätzung morphologischer Ähnlichkeiten erwachsen. Gerade solche morphologische Merkmale aber sind es, denen STEINMANN bei seiner Rekonstruktion der Stammesgeschichte der einzelnen Klassen und Ordnungen des Tierreichs die größte Bedeutung beimißt. Ihre Überschätzung zieht sich wie ein roter Faden durch sein Buch und führt zu Verknüpfungen wie jene der Kasuare mit *Ceratosaurus* oder des *Phororhacos* mit *Belodon*. Die Frage, ob äußere Ähnlichkeit auf Konvergenz oder auf genetischen Beziehungen beruht, muß heute noch für eine Reihe einander zeitlich nahestehender Ammonitenformen unentschieden bleiben. Um so weniger ist es statthaft, Formen nur auf Grund ihrer habituellen Ähnlichkeit ohne weiteres miteinander genetisch zu verknüpfen, die durch große zeitliche

Zwischenräume getrennt sind. Wie groß ist nach der sorgfältigen Beschreibung von KOSSMAT die Übereinstimmung von *Neoptychites Telinga* in Form und Sutura mit einem triadischen *Ptychites*, und doch läßt sich die Lobenlinie dieses merkwürdigen indischen Ammoniten, wie GROSSOUVRE gezeigt hat, ohne Schwierigkeit auf jene von *Sonneratia* zurückführen. Wer die verwickelte Phylogenie der Ammoniten entwirren will, der muß die Geduld haben, die einzelnen Linien der zusammengehörigen Formenreihen Schritt für Schritt zu verfolgen. Was darüber hinausgeht, ist mehr oder minder geistvolle Kombination, aber für die exakte Forschung nur von sehr untergeordnetem Wert.

Selbst wenn man zugeben wollte, daß eine größere Anzahl von Formenreihen nebeneinander aus der Trias in den Lias übergeht, so würde dieses Zugeständnis nichts an der Tatsache ändern, daß mindestens einige, und zwar gerade die bezeichnendsten, erlöschen, ohne Nachkommen — genauer gesagt, ohne beschaltete Ammoniten als Nachkommen hinterlassen zu haben. Das gilt vor allem für die Familie der *Arcestidae*, eine der blühendsten und geschlossensten der Triasepoche. Im ganzen Jura findet sich keine Ammonitengattung, die auf eine auch nur entfernte genetische Beziehung zu den Arcestiden hinweisen würde. Auch wäre hier auf den phylogenetischen Charakter der anormalen Wohnkammern hinzuweisen, die, wie POMPECKJ dargetan hat, in sehr verschiedenen Formenreihen stets vor deren Erlöschen auftreten.

Ebenso schwach begründet ist die Hypothese von dem Fortleben der Ammoniten in der heutigen Molluskenwelt. STEINMANN beklagt es, daß die Idee von SUESS, *Argonauta* sei ein Nachkomme der Ammoniten, so wenig Anklang gefunden habe. Er übersieht jedoch, daß die wichtigsten Gründe, die SUESS vor ca. 40 Jahren zur Stütze seiner Meinung anführen konnte, eben durch spätere Beobachtungen hinfällig geworden sind.

SUESS ging von der Beobachtung aus, daß bei *Nautilus* ein flacher Ausschnitt auf der Externseite der Lage des Trichters entspreche. Da bei zahlreichen Ammoniten der Jura- und Kreideformation an dem Mundrand ein vorspringender Ventrallappen auf der Externseite an der Stelle eines solchen Ausschnittes sich befindet, so schloß er daraus, daß in diesen Fällen ein großer Teil des Körpers des Ammonitentieres nicht mehr in die Schale zurückziehbar gewesen sei. Es schien ihm dies bei den jüngeren Ammoniten auf eine Entwicklungsrichtung hinzuweisen, den Körper von der Schale frei zu machen. Diese Schlußfolgerung, zu der SUESS nach den damals vorliegenden Erfahrungen berechtigt war, ist heute nicht mehr statthaft, seit man weiß, daß die Aptychen, die auch den Ammoniten mit Ventrallappen des Peristoms eigen sind, den Deckeln von Gastropoden entsprechend als Verschuß der Schalenmündung nach dem Rückzug des Tieres in seine Wohn-

kammer gedient haben. Es war also auch bei diesen Ammoniten der Körper noch vollständig in die Schale zurückziehbar, wie bei dem lebenden *Nautilus*. Von einer Tendenz, den Körper aus der Umhüllung der Schale frei zu machen, kann also füglich nicht länger gesprochen werden. Auch steht mit der Annahme einer solchen Tendenz oder Entwicklungsrichtung der komplizierte Lobenbau der jüngsten cretaceischen Ammoniten entschieden im Widerspruch.

Man kann sich eine reiche Zerschlitzung der Suturen oder die Entwicklung zahlreicher Lobenelemente wohl nur als einen Vorgang vorstellen, durch den der Zusammenhang der Schale mit dem Körper noch inniger gestaltet wird, da ja die Suturlinie die innere Grenze des Haftmuskels angibt. Nun ist nicht zu bestreiten, daß bei den sogenannten Kreideceratiten eine regressive Entwicklung der Lobenlinie tatsächlich Platz greift, die ihren stärksten Ausdruck in der Rückkehr zum clydonitischen Lobenstadium bei *Neolobites Vibrayeanus* aus der Cenomanstufe findet¹. Aber gerade in den jüngsten Kreideschichten, die noch Ammoniten geliefert haben, kommen derartige Formen nicht mehr vor. Kein Ammonit überschreitet die Unterkante der Zone des *Nautilus danicus*. Aber im Maestrichtien finden sich noch Vertreter von *Pachydiscus*, *Scaphites*, *Baculites* und *Indoceras*. Die drei erstgenannten Gattungen besitzen reich zerschlitzte Loben, ja *Pachydiscus* wird in der Detailgliederung der einzelnen Lobenelemente kaum von einem anderen Ammonitengenuss übertroffen. *Indoceras*, vielleicht der geologisch jüngste, sicher bekannte Ammonit, besitzt allerdings, wie die *Pulchelliidae* oder *Engonoceratidae*, ceratitische Loben, dafür aber eine sehr große Zahl von Suturelementen. NOETLING hat an einem Exemplar aus dem Maestrichtien von Baluchistan deren nicht weniger als 75 (37 Loben, 38 Sättel) gezählt. Das bedeutet eine Differenzierung der Suturelemente, wie sie selbst von den Pinacoceratiden der Trias nicht erreicht wird. In dieser Richtung steht also eine progressive Entwicklung der Suturlinie einer regressiven in bezug auf die Detailgliederung der Lobenelemente gegenüber.

Im echten Danien fehlt bereits jede Spur von Ammonitenschalen, während die gleich gebauten Gehäuse von *Nautilus* durchaus nicht selten sind. Erst im Pliocän kennt man Reste der Schalen von *Argonauta*. Es fehlen somit alle Zwischenglieder, deren Abwesenheit gerade hier besonders schwer in die Wägschale fällt, weil die Bedingungen für die Erhaltung einer noch aus mehreren Schichten bestehenden, durch Scheidewände gestützten Schale eines der zahlreichen Verbindungsglieder, wie sie ja auch

¹ SOLGER'S Hypothese, daß die Reduktion der Loben mit einem Übergang von der schwimmenden zur kriechenden Lebensweise in Beziehung stehe, erscheint mir durch Tatsachen nicht genügend gestützt.

STEINMANN zwischen den Ammoniten und *Argonauta* annimmt, ungleich günstiger gewesen sein müssen als für die Erhaltung der zarten, einer Perlmutterschicht und der Kammerung entbehrenden *Argonauta*-Schale.

Allerdings sagt STEINMANN (l. c. p. 190): „Wenn man gegen den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Ammoniten und *Argonauta* geltend macht, daß *Argonauta* der Siphon und die Scheidewände der Ammoniten fehlen, so braucht nur daran erinnert zu werden, daß der Sepienschulp, den man doch jetzt allgemein von der mit Siphon versehenen Belemnitenschale ableitet, ebenfalls keinen Siphon mehr besitzt und daß fast alle zehnarmligen Tintenfische in ihrem Schulp weder Siphon noch Scheidewände mehr erkennen lassen, obgleich doch kaum jemand an ihrem Ursprung aus Vorläufern mit gekammerter Schale zweifeln kann.“ Aber gerade dieses Argument läßt sich auch gegen STEINMANN's Hypothese verwerten. Wenn die Ableitung des Sepienschulpes aus der gekammerten, mit Siphon, Rostrum und Proostracum versehenen Belemnitenschale uns durch Übergänge des einen in das andere Gebilde nahegelegt wird, so ist es um so mehr befremdend, daß wir ähnliche Übergänge der Ammoniten- zur *Argonauta*-Schale, ja daß wir selbst nur eine Ammonitenschale mit den ersten Spuren einer Tendenz zur Reduktion der Perlmutterschale, der Kammerscheidewände und des Siphon überhaupt nicht kennen. Der Nachweis solcher Schalen aber erscheint mir unerläßlich, wenn der Hypothese STEINMANN's eine sachliche Grundlage gegeben werden soll. Wenn man einer Orthogenesis, einer in einem bestimmten Sinne gerichteten Umbildung der Ammoniten das Wort redet, dann müßten doch irgendwelche Anzeichen für eine derartige Umbildung in einem bestimmten Sinne vorhanden sein; bei den Ammoniten aber fehlen solche Anzeichen, wie man sie z. B. bei den *Belemnoidea* so deutlich sieht, durchaus.

Wenn man von einem plötzlichen Erlöschen der Ammoniten am Schlusse der Kreidezeit spricht, so ist das, streng genommen, nicht richtig. Eine große Verarmung der Ammonitenfauna stellt sich schon im unteren Oligocen ein und im Maestrichtien ist die Zahl der überhaupt noch vorhandenen Gattungen auf vier reduziert. Was ist aus den zahlreichen, im Senon verschwundenen Gattungen des Emscher und Turon geworden? Sind sie alle durch den Verlust ihrer Schalen zu nackten Octopoden geworden? Man kann sich eine solche Umbildung wohl vorstellen, aber sicherlich nicht in der Weise, daß alle diese schalentragenden Cephalopoden nun mit einem Mal überhaupt keine Schalen mehr gebildet hätten. Es würde allen ontogenetischen Erfahrungen widersprechen, wenn sie nicht wenigstens in ihrer Jugend noch mit einer Schale versehen gewesen wären, mag dieselbe immerhin reduziert und mit dem Mantel des Tieres nicht mehr in fester Verbindung gewesen sein.

Was für die erloschenen Ammoniten der oberen Kreide gilt, das steht wohl auch für jene erloschenen Ammonitengeschlechter der Trias und des Jura in Geltung, für die wir unter den Ammoniten selbst keine Nachkommen ausfindig machen können. Es ist aber bis heute noch niemals ein Schalenrest gefunden worden, der auf eine jener Etappen hinweisen würde, die ein Ammonit auf dem Wege von einem beschalten zu einem nackten Cephalopoden unbedingt hätte zurücklegen müssen. Man wird gerade in diesem Falle den sonst mit Recht beliebten Einwand von der Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung nur mit großer Reserve machen dürfen, weil das riesige Material an fossilen Ammonitenschalen die Wahrscheinlichkeit ausschließt, daß dieses Material eben nur in einer ganz bestimmten Richtung zu allen Zeiten lückenhaft geblieben sein soll.

Soweit wir das formenreiche Heer der paläozoischen und mesozoischen Ammoniten mustern, nirgends tritt uns ein Anzeichen einer Tendenz zur Reduktion der Schale oder zur Loslösung des Tierkörpers von der Schale entgegen, wohl aber Anzeichen für das Gegenteil. Die verengten oder gar visierartig geschlossenen Mündungen vieler mesozoischer Ammoniten zwingen in Übereinstimmung mit der Skulptur der äußeren Schale zu der Vorstellung, daß die Tiere in ihren Wohnkammern verbleiben mußten, daß sie nicht wie *Nautilus* einen beträchtlichen Teil ihres Körpers aus der Wohnkammer herauszuschieben vermochten, sondern nur einzelne Tentakeln des wahrscheinlich viel stärker differenzierten Kopffußes. Ich kann daher auch STEINMANN'S Ableitung der *Cirroteuthidae* von paläozoischen Nautiloideen mit T-förmig verengter Mündung nicht teilen. Denn die Konsequenz einer Verengung des Peristoms scheint mir im vollen Gegensatze zu einer Entwicklungsrichtung zu stehen, die zu einer Loslösung des Tieres von der Schale strebt, da sie doch den Körper noch fester in die letztere bannt und selbst auf der bisher frei gebliebenen Mündungsseite abschließt. Ich werde in dieser Auffassung durch die Beobachtungen an *Orthoceras truncatum*, *O. dubium* und *Ascoceras* bestärkt, die zeitweilig Serien ihrer Luftkammern abstießen, bei denen also eine Entwicklungstendenz — sofern man durchaus von einer solchen sprechen will — keineswegs auf eine Befreiung des Körpers von der umhüllenden Schale, sondern auf ein teilweises Abstoßen des hydrostatischen Apparates gerichtet war.

Im übrigen mag hier auf jene Bedenken hingewiesen werden, die schon vor mehr als zehn Jahren von KOKEN (Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte. 1893. p. 344) gegen STEINMANN'S Hypothese erhoben worden sind. Wenn STEINMANN der Schale von *Argonauta* eine Reihe von Merkmalen zuschreibt, wie sie bei anderen Mollusken immer nur als das Ergebnis einer langen phylogenetischen Schalenentwicklung beobachtet worden sind, so hindert

uns nichts, Vorfahren von *Argonauta* anzunehmen, deren Schalen infolge zu großer Zartheit und Gebrechlichkeit nicht erhaltungsfähig gewesen sind, und das erste Auftreten dieser Vorfahren, die man unter den nackten Octopoden zu suchen hätte, zeitlich beliebig weit nach rückwärts zu verlegen.

Was das Problem des „plötzlichen Erscheinens neuer Cephalopodengruppen in einer großen Anzahl gleichzeitig auftretender Gattungen und Arten“ (NEUMAYR) betrifft, so ist es von STEINMANN ebensowenig einer befriedigenden Lösung näher gebracht worden als das Problem des Aussterbens der Arten. Er glaubt, einen richtigeren Weg einzuschlagen als seine Vorgänger, indem er das Bestehen eines solchen Problems einfach negiert. Er bestreitet (l. c. p. 49), daß „eine solche explosive Entwicklung, die durch Reichtum und Mannigfaltigkeit neuer Merkmale und Formen aus dem Rahmen der sonst angenommenen langsamen und schrittweisen Umbildung herausfällt, wirklich in einer kleineren oder größeren Stammreihe mit Sicherheit festgestellt“ sei. Ich halte den Nachweis einer solchen explosiven Entwicklung bei mehreren Ammonitenstämmen allerdings für erbracht, am besten vielleicht bei den Hoplitiden durch UHLIG (Sitzungsber. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. CXIV. 1905, p. 591—636). Die Ergebnisse dieser Arbeit, die wohl als einer der wichtigsten Beiträge zur Phylogenie der Ammoniten gelten darf, sind insbesondere deshalb von so großer Bedeutung, weil sie für einen in dem betreffenden Entwicklungsgebiete autochthonen, nicht kryptogenen Stamm eine unvermittelte, sprunghafte Artenbildung, eine rasche Dispersion der sich ungemein rasch differenzierenden Arten in hohem Grade wahrscheinlich machen. Ich kann aus diesem Grunde auch DEPÉRET nicht beistimmen, wenn er in seinem trefflichen Buche „Les Transformations du monde animal“ (p. 276) den Weg einer langsamen, schrittweisen Umbildung der Arten als den in der Natur allein herrschenden hinstellt.

Man mag über diese Fragen, die ja unstreitig zu den schwierigsten in der Abstammungslehre zählen, denken wie man will, STEINMANN'S Erklärungsversuch des Verschwindens großer, blühender Tiergruppen wie der Ammoniten, findet in Beobachtungstatsachen keine hinreichende Stütze. Ich gebe STEINMANN in seiner Kritik der bisherigen Versuche, eine befriedigende Erklärung für das sogenannte Aussterben der Arten ausfindig zu machen, vollkommen recht, aber ich glaube trotzdem, daß wir den Tatsachen gegenüber ein solches Aussterben der Arten nicht in Abrede stellen dürfen, obwohl wir eine allgemeine Ursache für diese allgemein verbreitete Erscheinung bisher nicht zu entdecken vermochten. Wenn in der Wissenschaft nur das Geltung haben dürfte, was man mit den vor unseren Augen noch in der Gegenwart wirksamen Kräften erklären kann, dann dürfte auch STEINMANN konsequenter-

weise kein enthusiastischer Vorkämpfer der Deckentheorie in ihrer extremsten Form sein; denn wir kennen auf der Erde keine Kraft, durch die Schichtpakete aus ihrem natürlichen Zusammenhang gerissen und über ganze Zonen eines Gebirges viele Kilometer weit in horizontaler Richtung geschleift werden.
