

# Thesen

1902

über

## die Organisation und Lebensweise ausgestorbener Cephalopoden.

Von

**Prof. Dr. Otto Jaekel**

in Berlin.

---

(Abdruck a. d. Zeitschr. d. Deutsch. geolog. Gesellschaft, Bd. 54  
Jahrg. 1902.)

---

ASTEN Nr. 50

# **Thesen**

über

## **die Organisation und Lebensweise ausgestorbener Cephalopoden.**

Von

**Prof. Dr. Otto Jaekel**  
in Berlin.

---

(Abdruck a. d. Zeitschr. d. Deutsch. geolog. Gesellschaft, Bd. 54,  
Jahrg. 1902.)

---

Herr OTTO JAEKEL stellte in der Februar-Sitzung die nachfolgenden Thesen auf, über die in der März-Sitzung sowie einer ausserordentlichen Sitzung im April discutirt wurde. An den Discussionen beteiligten sich die Herren BRANCO, BEUSHAUSEN, v. MARTENS, OPPENHEIM, J. BÖHM, MENZEL, JENTZSCH, JANENSCH, FINCKH, BLANCKENHORN, ZIMMERMANN und BRANDES. Um ein übersichtliches Referat darüber zu erstatten, sind die Thesen mit allen diesbezüglichen Discussionen hier im Zusammenhang abgedruckt worden.

---

1. Die Orthoceren können wir uns nicht als freischwimmend vorstellen, wohl aber als festgewachsen wie die Conularien, derart, dass ihre gekammerte Schale aus einer sockelartigen, festgewachsenen Embryonalkammer emporwuchs und mit dieser zeitlebens durch conchyoline Ausscheidungen in biegsamer Verbindung blieb.

2. Die Septal- und Kammerbildung diente wie bei Korallen, Hippuriten und einigen sessilen, emporwachsenden Gastropoden dazu, den Körper über den durch Sedimentation wachsenden Boden zu erheben, ohne ihn zu einer wesentlichen Änderung seiner Form zu zwingen, und bei den Orthoceren gleichzeitig dazu, die aufrechte Stellung der Schale und damit des Tieres auf einer relativ kleinen Basis zu erleichtern.

3. Der Siphonalstrang erscheint hierbei als der durch die Kammerbildung eingeengte Abschnitt des Körpers. Gegenüber anderen gekammerten Schalthieren wird seine Anlage verständlich dadurch, dass der Körper erst secundär aus der ursprünglichen Haftkammer oder Embryonalkammer hervorstößt, und letztere also ein integrierender Teil des ursprünglichen Körpers war.

4. Die siphonalen Kalkabscheidungen (Obstructionsringe und endosiphonale Kalkablagerungen im untersten Schalenteil von Endoceren) dienen zur Beschwerung des Körpers als Gegengewicht gegen die, eine aufstrebende Stellung garantierende Kammerbildung.

5. Die eingerollten *Nautiloidea* im engeren Sinne hatten die Anheftung aufgegeben, entweder von Anfang an oder in frühen Stadien ihrer Entwicklung. Ihre Urkammer (Protoconch) bestand aus Conchyolin und war deshalb nicht erhaltungsfähig, sodass nicht festzustellen ist, ob dieselbe vom Tier mit und in die Schale aufgenommen wurde, oder ob sich der gekammerte Schalenteil von der Urkammer trennte. Möglich ist Beides, wahrscheinlicher als Regel das Erstere. Bei einem *Nautilus Barrandei* aus dem alpinen Keuper sehe ich ihren ovalen Eindruck in dem folgenden Schalenumfang. Die erste Kammer der Nautiliden ist also nicht ihr Protoconch, sondern ihre erste Luftkammer, die am unteren Ende dieselbe Narbe zum Durchtritt des Siphos aus der Urkammer in den gekammerten Teil der Schale zeigt wie bei Orthoceren.

6. Die halbinvoluten Nautiliden, die Cyrtoceren im weiteren Sinne, sind nicht Übergangstypen von den Orthoceren zu den eingerollten Nautiliden, sondern Rückschlagstypen der letzteren. Die Einrollung in jeder Form bat eine Freiheit des Individuums, also mindestens eine frühzeitige Ablösung, wenn nicht eine mangelnde Anheftung zur Voraussetzung.

7. Die Formen mit verengtem Ostium (der sog. Mundöffnung) wie *Gomphoceras*, *Phragmoceras*, *Tetrameroceras*, *Hexameroceras* haben wahrscheinlich mit ihrer ganzen Schale im Boden eingebettet gesessen und nur ihre Fangarme und ihren Trichter herausgestreckt, der hier ein „Sipho“ wie bei anderen Mollusken, d. h. eine Atemröhre war.

8. Die Ammoniten und Belemniten waren von Anfang an frei, da sie ihre Embryonalkammer in Form einer verkalkten, eiförmigen Blase in ihre eingerollte Kammerschale aufgenommen haben.

9. Das Rostrum der Belemniten war kein Rostrum, d. h. Wasserteiler, sondern ein Paxillus, ein Pfahl zum Einstecken in den Boden; die Belemniten waren also nicht frei und, wie allgemein angenommen wird, gut schwimmende, sondern sitzende Tiere.

10. Die höheren „Dibranchiaten“, die eigentlichen Tintenfische, sind zu einer kriechenden bzw. retrograden Schwimmbewegung mit Hilfe des Trichters übergegangen. Mit Ausnahme der Sepien, die sich den Belemniten anschlossen und in *Spirulirostra* und *Spirula* interessante Rückschlagstypen aufweisen, wird von den übrigen Dibranchiaten das Skelet rückgebildet, bei den bodenbewohnenden, wesentlich kriechenden Octopoden vollständig, bei den schlanken Oigopsiden, die zu besseren Schwimmern wurden und sogar paarige Endflossen besitzen, ist das Belemnitenskelet nach gänzlicher Obliteration des „Rostrums“ zu einem biegsamen, aus Conchyolin gebildeten, der Wirbelsäule vergleichbaren axialen Stützapparat geworden.

Über das Verhältnis der Cephalopoden zu den übrigen Mollusken erlaube ich mir noch folgende Thesen anzuschliessen:

11. Als Stammformen oder als Vorreihe der Cephalopoden betrachte ich die Conularien, in denen sich die Körperform und Schalenbildung der Orthoceren anbahnte und im Besonderen der Bau von 4 Kiemen konsolidierte, der aus der Körperform der Cephalopoden schwer zu verstehen wäre. Seitenglieder dieser Vorreihe bilden die Hyolithen, die mit ihrer unvollkommenen Septalbildung und ihrer ausgeprägten Deckelbildung gewisse Analogien mit Cephalopoden darbieten. (Die Aptychen sind dabei als cuticulare Verkalkungen der Kopfkappe aufgefasst, die bei *Nautilus* zum äusseren Verschluss des Ostiums dient).

12. Die Bellerophoniten sind frei lebende Nachkommen der

Cephalopoden, deren Schale die Kammerung aufgab, in ähnlicher Weise wie diese bei den beschalteten Dibranchiaten verloren ging. Der Trichter als Atemloch lag median an der Externseite wie bei den Ammoneen, während er bei den zur kriechenden Lebensweise übergegangenen Pleurotomariiden als Kiemenöffnung in den Schlitz an die Seite rückt. Die Gastropoden sind auf diesem Wege degenerierte Cephalopoden, die aber bei bescheidenen Lebensansprüchen ihre animalen Organe rückbildeten und bei schwerfälliger Beweglichkeit die seitwärts hängende Schale zur Defensive weiter ausbildeten.

13. Einen aufsteigenden Seitenzweig der Bellerophoniten bildeten wohl die Pteropoden, die zu pelagischer Lebensweise übergingen und demgemäß ihre Schalenbildung erleichterten.

14. Die Bivalven sind nicht die primitivsten und ursprünglichen, sondern die am stärksten rückgebildeten Mollusken, die wahrscheinlich durch Entwicklungshemmung aus den Embryonaltypen höherer Formen hervorgingen.

---

Durch die Form, in der ich die vorstehenden Ansichten einmal zur Sprache bringen wollte, wünschte ich darüber keinen Zweifel zu lassen, dass dieselben zunächst nur eine Discussion anregen sollen. Eine solche schien mir notwendig, weil die biologische Beurteilung dieser ausgestorbenen Mollusken hinter deren morphologischen und systematischen Behandlung wohl allmählich zu weit zurückgeblieben ist. Es liegt ja in der Natur der Untersuchung toter Schalenreste, dass dabei die formalen Gesichtspunkte in den Vordergrund treten, aber es dürfte doch kaum zu bestreiten sein, dass namentlich bei so aberranten Typen wie Orthoceren und Belemniten ein Verständnis ihrer Organisation nur durch eingehende Erwägungen über ihre Lebensweise angebahnt werden kann. Da der Sinn der Veränderungen von Organen nur auf biologischem Wege klar gestellt werden kann, der Palaeontologe aber dauernd mit Veränderungsprocessen zu tun hat, so ergibt sich auch auf diesem Gebiete unabweisbar die Notwendigkeit biologischer Betrachtungsweise, wie sie im Gebiet der Wirbeltiere ja auch längst von den Palaeontologen geübt wird. Wenn ich mit dem Umfang meiner Thesen weit über das hinausgehe, was in älterer und z. T. neuester Zeit über die Lebensweise der Ammoniten veröffentlicht wurde, so liegt es mir durchaus fern, damit radicale Revolutionsgelüste zu betätigen, sondern nur der Wunsch nahe, das Interesse der Fachgenossen möglichst auf das ganze Gebiet einschlägiger Fragen zu lenken. Ich gebe mich der Hoffnung hin, dass eine derartige Anregung auch für die morpho-

logische Beurteilung der Cephalopoden nicht fruchtlos verlaufen wird.

Zur Erläuterung der Thesen 1 bis 4, die sich mit der Organisation der Orthoceren befassen, möchte ich zunächst Folgendes bemerken:

Mit der bisher üblichen Auffassung, dass die Orthoceren sich wie die schlanken Tintenfische der Gegenwart (*Oigopsida*) durch das Wasser bewegten, dass also die Spitze des Orthoceregehäuses bei der Bewegung nach vorn gerichtet war und als Wasserteiler diente, scheinen mir namentlich folgende Punkte ihrer Organisation unvereinbar:

a) Die Kalkschale der Orthoceren ist viel zu dick und schwer für eine pelagische Lebensweise, überdies bei einigen Formen noch durch besondere Kalkausscheidungen beschwert.

b) Die äussere Sculptur der Schale schliesst die Möglichkeit aus, dass dieselbe in die Weichteile des Körpers eingebettet war; demnach konnten active Schwimmorgane nur am Mündungsende der Schale („Ostium“) aus dieser hervortreten.

c) Die Schale weist nicht nur sehr verbreitet eine ausgeprägte Quersculptur auf, sondern kann sogar mit ringförmigen Anschwellungen versehen sein (annulate Formen). Beide Erscheinungen sind unvereinbar mit einer rostralen Function der Schale, da durch dieselben dem Wasserdruck geradezu Reibung und Widerstand geboten würde.

d) Die streng symmetrische Form der Schale steht in scharfem Gegensatz zu den Schalen der Tintenfische und findet auch, abgesehen von ihrer Schwere, kein Analogon in der Schalenform der Pteropoden, die eine so ausgeprägte einaxige Bilateralität ebenfalls vermissen lassen.

e) Die gerade Abstutzung des Ostialrandes schliesst neben der symmetrischen Gesamtform auch die Möglichkeit aus, dass die Orthoceren ihre Schale nach Art der Schnecken als kriechende Tiere auf dem Rücken trugen.

Dagegen sprechen meines Erachtens folgende Momente für die Sessilität der Orthoceren:

a) Der radiär-symmetrische Bau, der überall im Tierreich für sessile Formen charakteristisch ist, kommt in der Rundung des Querschnittes, der geraden Abstutzung des sog. Mundrandes typischer Orthoceren, der Stellung der 3 oder 5 submarginalen Eindrücke in der Wohnkammer,<sup>1)</sup> des regelmässigen Dickenwachs-

---

<sup>1)</sup> Diese eigentümlichen Eindrücke in halber Höhe der Wohnkammer scheinen mir homolog zu sein den zwei knopfartigen Vorwölbungen des Dibranchiaten-Mantels, mit denen diese den Zusammenschluss zwischen Mantelrand und Eingeweidesack verfestigen und in

tums und einer gelegentlich auftretenden, regelmässigen, radiär-symmetrischen Anordnung von Längsleisten auf der Oberfläche zum Ausdruck und erklärt sich ungezwungen nur durch statische Druckverhältnisse beim Wachstum.

b) Die Schale ist am unteren Ende in der Regel abgebrochen, was z. B. bei äusserlich ähnlichen Schneckenschalen wie *Fusus*, *Turritella*, *Terebra* oder den z. T. sehr schlanken Gehäusen von Pteropoden nur ausnahmsweise der Fall ist. Unter den Tausenden beobachteter Orthocerengehäuse sind Anfangskammern nur bei einigen wenigen Formen bekannt geworden. Die Schalenspitze ist also fast ausnahmslos abgebrochen, und dieser Umstand spricht dafür, dass sie beim Absterben des Tieres durch einen äusseren Widerstand festgehalten war. In den Fällen, wo die Schalenspitze in guter Erhaltung beobachtet wurde, zeigte sie eine Narbe, die ebenso wie die an der ersten Luftkammer der Ammoniten dem Siphon allem Anschein nach eine Verbindung mit dem Inhalt einer bisher unbekanntem Urkammer bot.

c) Die Uebereinstimmung des Schalenbaues der Orthoceren mit dem der Conularien scheint mir unverkennbar zu sein. Auch die Conularien zeigen einen radiär-symmetrischen Bau; auch bei ihnen dominiert eine Quersculptur, auch bei ihnen zeigte sich regelmässig die Schalenspitze abgebrochen; ausserdem scheint mir ihre ausgeprägte Tetramerie ein Licht zu werfen auf verschiedene bisher unerklärte Organisationsverhältnisse der Cephalopoden, so s. B. den Besitz von vier Kiemen bei den älteren Cephalopoden, der bekanntlich innerhalb dieser Klasse verloren geht und einer Dibranchie weicht, ferner der auffälligen ersten tetrameren Zellteilung von Cephalopoden-Embryonen. Nachdem man bis vor kurzem über die Lebensweise der Conularien ohne alle Anhaltspunkte war und aus der äusseren Aehnlichkeit der Schale mit gewissen Pteropodengehäusen auf eine ebenfalls pelagische Lebensweise der Conularien folgerte, ist von RUEDEMANN in Dolgeville U.-S. ein äusserst interessanter, allerdings kaum in der Litteratur beachteter Fund gemacht worden, nämlich eine Colonie junger Conularien, die mit einer verhältnismässig grossen kegelförmig auf-

---

bestimmte Lage bringen. Während diese Eindrücke sich aber bei den Tintenfischen auf die Trichterseite beschränken und offenbar mit deren Leistungskraft in engstem Zusammenhang stehen, scheinen sie bei den Orthoceren, wo sie sich auf den ganzen Umfang verteilen, mehr zur Festhaltung des Tieres an der Wohnkammerwand zu dienen, an welcher sie dann bei eingezogenen Armen die Grenze zwischen Kopf und Rumpf kennzeichnen würden.



ruhenden Basalkammer am Boden bezw. an Fremdkörpern angewachsen waren.<sup>1)</sup>

Schon RUEDEMANN hat im Anschluss an einige von A. E. VERRILL<sup>2)</sup> geäußerte Ideen die Meinung kurz ausgesprochen, dass die Conularien Vorfahren der Cephalopoden sein könnten. Gegen

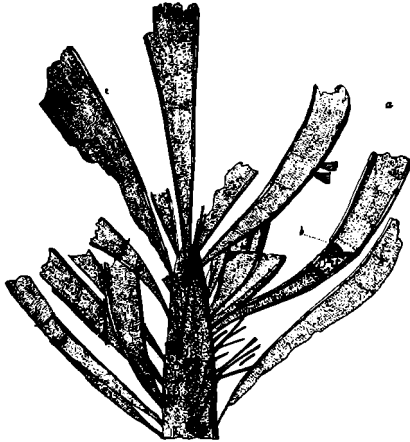


Fig. 1. Vergrößerte Abbildung einer Colonie junger Conularien, die auf der Schale eines grossen Individuums angewachsen waren und nun zusammengedrückt sind (nach RUEDEMANN, a. a. O. t. 4, f. 40).

den naheliegenden Einwand, dass die Conularien gegenüber den kalkschaligen Cephalopoden ein chitinöses Skelet besaßen, weist er auf die chitinös skeletirte *Chondrophora* hin und betont im Anschluss an die Ansichten von HYATT u. a., dass die Anfangskammer verschiedener Nautiloideen chitinös sein mochte. Hierzu möchte ich bemerken, dass die Schale der Conularien meiner Ansicht nach nicht aus Chitin, sondern aus Conchyolin bestand und somit der Molluskenschale principiell nahe stand. Zudem finden wir in sehr verschiedenen Tierstämmen, wie Anthozoen, Bryozoen, Brachiopoden, dass sog. hornige Skelettbildungen den kalkigen vorgehen.

RUEDEMANN scheint nun allerdings die Auffassung zu haben, dass die Conularien nur in der Jugendzeit sessil und später frei waren, oder es wenigstens sehr wohl sein konnten. Die Annahme einer solchen Möglichkeit scheint mir wesentlich eine Concession

---

<sup>1)</sup> R. RUEDEMANN: The discovery of a sessile *Conularia* (15<sup>th</sup> Ann. Rep. of the State Geologist. Vorläufige teilweise Berichte im Amerikan Geologist 1896, XVII, S. 158; XVIII, S. 65.

<sup>2)</sup> Americ. Journ. of Science II, 1896, S. 80.

an die bisherige Beurteilung dieser Tierformen zu sein und ist wohl auch bisher nicht näher begründet worden. Im übrigen würden dieser Annahme ungefähr dieselben Bedenken entgegenstehen, wie einer freien Beweglichkeit der Orthoceren. Da hier nun aber die Sessilität für jüngere Exemplare und zwar sehr verschiedener Grösse nachgewiesen ist, und kein Moment in der Schalengestalt ausgewachsener Conularien auf andere biologische Verhältnisse dieser letzteren hinweist, so sind wir wohl nicht nur berechtigt sondern verpflichtet, bis zum Beweis des Gegenteils eine Sessilität auch der ausgewachsenen Conularien anzunehmen. Aus dem Obersilur von Ludlow in England (Lower Ludlow beds) brachte ich eine Conularie mit, die mit ca. 70 cm Höhe sicher als ausgewachsen gelten kann, und an ihrem spitzen Ende, entsprechend einigen bei RUEDEMANN abgebildeten Jugendformen, so auffallende Sackungserscheinungen im Wachstum zeigt, dass ich sie direct als Beleg für eine dauernde Sessilität anführen zu können glaube.

d) Eine Querkammerung der Schale, d. h. in primitiver Form, ein durch Bildung von Böden bewirktes Vorrücken in der Schale<sup>1)</sup>, findet sich ausschliesslich bei sessilen Formen und nicht nur als typische Erscheinung bestimmter Tierformen, wie Korallen, Chaetiden, Sphinctozoen, sondern auch vereinzelt in anderen Abteilungen und zwar bei solchen Formen, die im Gegensatz zu ihren Verwandten mit der Sessilität ein verticales Emporwachsen verbanden, wie z. B. *Richtiofenia* unter den Brachiopoden, *Hippurites* unter den Bivalven, *Vermetus* unter den Gastropoden. Gerade diese besonderen Fälle lassen die Kammerung als eine Folge aufrechter Sessilität erscheinen und also umgekehrt einen Rückschluss aus solcher Kammerung auf diese Lebensweise zu.

Es wäre auch bei der bisherigen Beurteilung der Orthoceren schwer gewesen, für die Kammerbildung irgend einen wahrscheinlichen Grund anzuführen. Im Gegenteil wäre es höchst befremdlich gewesen, dass gerade der Teil der Schale durch die Luftkammerbildung am zerbrechlichsten organisirt gewesen wäre, der

---

<sup>1)</sup> Die Kammerung der kalkschaligen Foraminiferen kann hier nicht zum biologischen Vergleich herangezogen werden, denn sie bedingt keinen Abschluss des Tieres von den rückwärts liegenden Kammern. Die Kammern sind alle von dem protoplasmatischen Inhalt erfüllt und bleiben durch diesen mit einander in allseitiger Communication. Höchstens könnten einige sandschalige Foraminiferen, die auf dem Meeresgrund leben, eine echte Kammerung besitzen. Leider wissen wir über die Lebensverhältnisse dieser Tiefenformen noch sehr wenig; da aber einige derselben angewachsen sind, ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass stabförmige gekammerte Formen auch hier in aufrechter Stellung lebten.

bei der Schwimmbewegung als Rostrum gerade die grösste Widerstandskraft hätte entfalten müssen.

Im besonderen mag die Bildung von Luftkammern bei den Orthoceren das Körpergewicht wesentlich erleichtert und dadurch den Druck ausgeglichen haben, der sonst auf der Schalenspitze geruht hätte. Die letztere wird dadurch an der Basalzelle wesentlich auf Zug gespannt und dürfte unter diesen Umständen kaum vorteilhafter haben sein können. Denn die Befestigung an einem Punkt erlaubt eine balancierende Bewegung nach allen Richtungen und lässt sich durch aufrecht gespannte, den Schalenanfang ringförmig umfassende Ligamente ohne Schwierigkeit vorstellen. Die orthogenetisch<sup>1)</sup> fortschreitende Ausbildung der Kammern übt einen zunehmenden Zug auf die Haftkammer aus, und da die Ausbildung eines neuen Formverhältnisses allmählich in immer frühere Stadien der Ontogenie verschoben zu werden pflegt, so ist es erklärlich, dass die Kammerung schliesslich bei einem Teil der Formen zur Ablösung führte.

e) Der Siphonalstrang, der immer das absonderlichste Rätsel der Cephalopoden-Organisation bildete, ist bekanntlich sehr verschieden gedeutet worden, aber keine dieser Deutungen ist als befriedigend allgemein acceptirt worden. Als Befestigungsorgan des Tieres in der Schale ist er schwerlich aufzufassen, weil einerseits das Tier in der Wohnkammer durch den Haftmuskel befestigt ist, andererseits der Sipho bei *Nautilus* durchaus nicht den histologischen Charakter eines Ligamentes hat, und schliesslich unverständlich bliebe, dass er dann zeitlebens die ganze Schale bis zur Spitze durchzieht und nicht auf die letzte Septalwand concentrirt wird.

Wenn wir nun von der Vorstellung ausgehen, dass die gekammerte Cephalopodenschale von einer sessilen Urschale ausging, so erscheint sofort die Siphonalbildung in ganz anderem Lichte. Der Sipho ist dann nichts anderes, als der durch die Kammerbildung eingeengte Teil des Körpers. Er wird in biologischer Beziehung vergleichbar dem Nabelstrang der Wirbeltiere, namentlich aber dem durch die Stielglieder eingeengten Abschnitt der Pelmatozoen, und diese Analogieen erscheinen auch insofern nicht bedeutungslos, weil verschiedene Momente auf stammesgeschichtliche Beziehungen dieser Tiertypen hinweisen. Ich möchte dabei übrigens von vornherein die Unterstellung ausschliessen, dass ich die Wirbeltiere etwa von Cephalopoden oder Pelmatozoen ableiten wolle, es scheinen mir

---

<sup>1)</sup> O. JAEKEL: Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. GUST. FISCHER, Jena 1902.

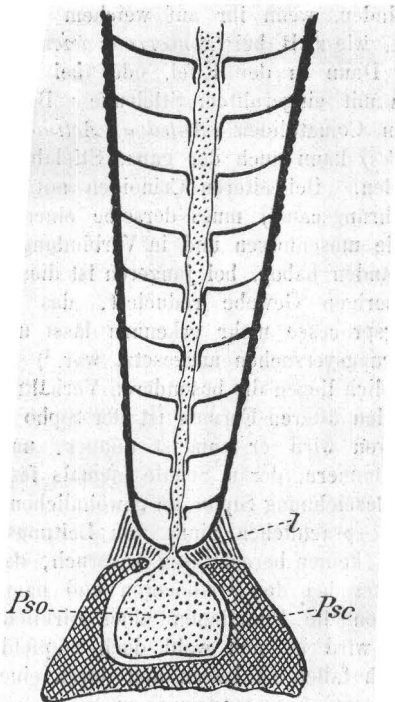


Fig. 2. Schematisches Bild des Schalenanfanges eines Orthocerenkörpers. Pso = der Urkörper, Psc = die Urschale, darüber das Thecosoma, der mittlere, von Kammern eingeengte Teil des Körpers, der sich oben in das Cephalosoma fortsetzt, das bei den Octopoden allein übrig bleibt.

im Gegenteil Gründe dafür zu sprechen, dass die Mollusken, ebenso wie die Echinodermen ihre Entstehung der Entwicklungshemmung höherer Tiertypen aus dem Kreis der Episomatiden<sup>1)</sup> verdanken.

Der Siphonalstrang würde hiernach einen Abschnitt der Leibeshöhle umschliessen, der den Urkörper mit dem definitiven Körper in Verbindung erhielt. Die Analogie mit dem Crinoidenstiel erstreckt sich übrigens auch auf genetische und histologische Verhältnisse. Beide sind bei den älteren Formen weit und wurden bei den jüngeren mehr und mehr eingeengt, indem die Eingeweide daraus verdrängt wurden. Die Wurzel, die bei älteren Crinoideen und Cystoideen eine umfangreiche Blase bildet, wird bei den jüngeren lediglich zu einem Haftorgan für den Stiel; und sie kann

<sup>1)</sup> O. JAEKEL: Ueber die Stammform der Wirbeltiere (Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1896, S. 116).

ganz verschwinden, wenn ihr auf weichem Grunde eine Ansatzfläche mangelt, wie z. B. bei *Ctenocrinus acicularis* im devonischen Ufersand bei Daun in der Eifel, oder bei *Millericrinus* sowie Rhodocriniden mit eingerolltem Stielende. Bei anderen Formen, wie z. B. den Comatuliden (*Antedon*, *Actinometra*, *Uintacrinus* und *Marsupites*) kann auch der ganze Stielabschnitt des Körpers reduciert werden. Bei älteren Crinoiden mit weitem Stielstrang (dem sog. Nahrungschanal) muss derselbe einen wesentlichen Teil der Leibeshöhle umschlossen und in Verbindung mit dem Wurzelabschnitt gestanden haben, bei jüngeren ist dieser ganze Abschnitt zu einem faserigen Gewebe reduciert, das keine bestimmten Differenzierungsprozesse mehr erkennen lässt und daher mannigfaltigen Erklärungsversuchen ausgesetzt war.<sup>1)</sup>

Ganz ähnlich liegen die besonderen Verhältnisse der Siphonalbildung. Bei den älteren Formen ist der Siphon vielfach sehr weit, bei den jüngeren wird er zumeist dünner, um schliesslich bei denen zu verkümmern, deren Schale niemals festgeheftet war.

Auf die Bezeichnung Siphon im gewöhnlichen Sinne von Atemröhre oder im sprachlichen Sinne von Leitungsröhre hat dieses Organ hiernach keinen berechtigten Anspruch; da nun wahrscheinlich der Trichter bei den Orthoceren und namentlich auch bei den Gomphoceren die Functionen eines wirklichen Siphon gehabt haben dürfte, wird es sich wohl doch empfehlen, den Namen Siphon allmählich fallen zu lassen und durch eine passendere Bezeichnung, wie etwa Kammerstrang, zu ersetzen.

Die auffälligen Erweiterungen des Siphonalrohres bei Orthoceren, die bisher jeder Erklärung spotteten, würden nun dadurch motiviert erscheinen, dass eine Verengerung der Luftkammer das Gewicht und damit die Stabilität des Gehäuses am Boden erhöhte. Dem gleichen Zweck würden allerdings in anderer Weise auch die siphonalen Kalkausscheidungen zuzuschreiben sein. Es wären das die konservativ-vorsichtigen Typen, die dem fortschrittlichen Zug ihrer Genossen gegenüber sich selbst eine Schranke gegen freiheitliche Gelüste gesetzt hätten. Diese der Schalen-Erleichterung entgegengesetzte Erscheinung würde also physiologisch ebenfalls als Regulationsprozess des statischen Druckes und Zuges aufzufassen sein.

Hiernach würde der Cephalopodenkörper bei diesen Formen aus 3 Teilen (A—C) bestehen, deren bisherige Unterscheidung nur auf ihre Schalenbildung Bezug nahm:

A. Das „Prosoma“, der gewebliche, lebende Inhalt (Pso)

---

<sup>1)</sup> Vgl. JAEKEL: Stammesgeschichte der Pelmatozoen I, 1890, S. 77—79.

der sog. Embryonalkammer, die ich als Embryonalsack oder Pro-saccus (Psc der Fig. 2) bezeichnen möchte.

B. Das „Thecosoma“ (Kammerstrang für Siphon, Siphoncle), der durch die Absonderung der Luftkammern verengt und verdeckt ( $\Theta\eta\chi\eta$  = geschlossene Büchse) Abschnitt des Körpers, der das Cephalosoma mit dem Prosoma in Verbindung hält und von den verkalkten oder häutigen Siphonalduten umschlossen wird.

C. Der eigentliche, die wichtigen Weichteile umschliessende, die Arme und Sinnesorgane tragende Abschnitt des Körpers, das „Cephalosoma“ (deutsch „Körper“), das von der Wohnkammer, bezw. dem Proostracum oder dem Sepienschulp ( $\gamma$ ) umschlossen wird, bezw. vorher durch die äussere Wand der Kammern umschlossen wurde. Um für diese letzteren unter sich homologen Skeletteile einen gemeinsamen Namen zu haben, schlage ich dafür die Benennung „Thorax“ ( $\Theta\omega\rho\alpha\zeta$  = Brustharnisch) vor.

Zu These 5 möchte ich Folgendes bemerken:

Die Einrollung der Schalen, wie sie uns bei den Nautiliden schon im Untersilur in vollkommener Weise entgegentritt — dass die Lituiten dieselbe bei weiterem Wachstum wieder aufgeben, beeinträchtigt die Bedeutung ihrer ersten Einrollung ja nicht — beweist unwiderleglich, dass die Nautiliden frei waren, denn eine Anheftung dieser Tiere ist in erwachsenem Zustande ausgeschlossen. Das bei den meisten regelmässig symmetrische Wachstum ihrer Schale macht es aber auch sehr wahrscheinlich, dass sie überhaupt nie sessil, sondern von Anfang an frei waren. Es wäre ja allerdings denkbar, dass sich ihr gekammerter Teil, also ihr Siphosoma und Cephalosoma, von dem angehefteten Prosoma freigemacht hätten und erst damit die Möglichkeit symmetrischer Einrollung erlangt hätten.

Diese Auffassung könnte eine Stütze finden in der von BRANCO vertretenen Annahme, dass die erste kappenförmige Kammer der Nautilidenschale der eiförmigen Anfangskammer der Ammoniten und Belemniten entspräche. Demgegenüber möchte ich mich aber doch der HYATT'schen, auf die Siphonalnarbe gegründeten Ansicht anschliessen, dass die kappenförmige erste Kammer der Nautiliden der zweiten Kammer der Ammoniten entspricht, und die echte Anfangskammer der Nautiliden also verloren ging. Hierfür bin ich erfreulicher Weise in der Lage, einen Beleg anführen zu können. Ein *Nautilus Barrandei* HAUER, den ich vor vielen Jahren in den roten Keuperkalken des Röthelstein bei Aussee fand, lässt zwar den Anfang der Schale vermissen, zeigt aber dessen Eindruck auf der Innenfläche der nächsten Windung. Dieser Eindruck schliesst sich zunächst mit scharfen Seitenkanten den noch erhaltenen Kammern an. Allmählich nach dem Apex zu ver-

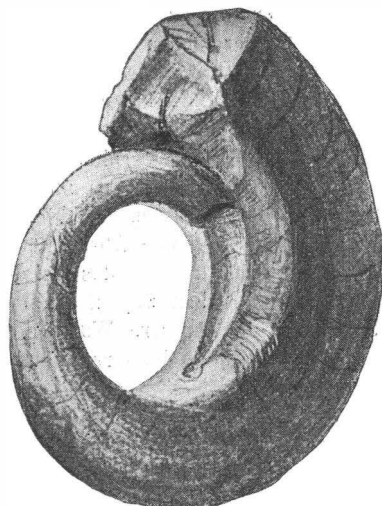


Fig. 3. Ein *Nautilus Barrandei* HAUER aus dem Keuperkalk vom Röthelstein mit dem Abdruck der eiförmigen Anfangskammer (wenig verkleinert. Orig. Mus. f. Naturk. Berlin).

schmälert sich dieser Eindruck der gekammerten Schale ganz regelmässig, um dann plötzlich mit einer ovalen Verbreiterung zu enden. Diese ovale Verbreiterung kann nur als Eindruck der eiförmigen Urkammer gedeutet werden, die dann derjenigen des Belemnitenphragmocons oder von *Goniatites compressus* genau entsprechen würde, während bekanntlich bei den eng eingerollten Ammoniten diese Urkammer in der Regel durch Zusammendrücken etwas deformiert ist. Dass diese eiförmige Urkammer bei *N. Barrandei* verkalkt war, ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, da sie sonst auf die nächste verkalkte Windung schwerlich einen so regelmässig ovalen Eindruck verursacht hätte. Da aber bei den älteren Nautiliden die dieser entsprechende Urkammer fehlt, so ist es wohl sehr wahrscheinlich, dass sie erst im Laufe der Phylogenie Kalksalze zur Ausscheidung brachte und anfangs aus Conchyolin bestand, aus dem wohl auch die Urkammer der Orthocerén bestanden haben mochte.

Zu These 6 bezüglich der Einrollung nimmt man wohl als phylogenetischen Entwicklungsweg ganz allgemein an, dass allmählich aus den geraden die schwach gekrümmten Formen entstanden, dass bei letzteren die Krümmung stärker wurde und schliesslich zu einer spiralen Einrollung führte, dass also etwa die Formen *Orthoceras*, *Cyrtoceras*, *Phragmoceras*, *Gyroceras*, *Nautilus* die phyletischen Etappen dieses Umbildungsprocesses darstellen.

Aber schon die Chronologie dieser historischen Dokumente muss uns stutzig machen. Wenn jene Umbildung wirklich diesen einfachen directen Weg eingeschlagen hätte, wäre es auffallend, dass die Hauptverbreitung der schwach involuten Typen nicht an dem Punkte zu finden ist, wo sie danach phylogenetisch zu erwarten wäre, nämlich im untersten Silur, sondern dass die Mehrzahl dieser Formen im Obersilur, Devon und Carbon und noch später erscheint. Und wenn man nun auch annehmen wollte, dass diese jüngeren Typen nur jenen älteren Process wiederholten, so wäre zu erwarten, dass solchen Einleitungen wenigstens hier und da auch die weiteren Etappen der Einrollung gefolgt wären. Das ist aber nicht der Fall. Keine spezifische Formenreihe leitet von diesen einzelnen jüngeren Typen zu ganz eingerollten *Nautilus*-Formen über. Man mag für jeden einzelnen Fall eine dies erläuternde Erklärung beibringen, aber es hiesse jedenfalls den Tatsachen im Ganzen Zwang antun, wenn man die unvollständig involuten Formen als Durchgangsstadien zwischen die geraden und die ganz involuten einzuschalten suchte. Den Tatsachen trägt man zweifellos besser Rechnung, wenn man sagt, dass bei den Nautiliden ebenso wie später bei den Ammoniten zu verschiedenen Zeiten einzelne mehr oder weniger evolute Typen erscheinen, ohne einen directen Uebergang zu involuten Typen zu zeigen.

Betrachten wir nun die Frage in biologischem Lichte, so wäre ein allmählicher Uebergang von geraden zu involuten Schalen allerdings denkbar, wenn wir den Orthoceren eine freie Schwimmbewegung zuschreiben. Tragen wir aber gegen eine solche Annahme nach dem oben gesagten Bedenken, und rechnen wir mit der Möglichkeit, dass die Orthoceren sessil waren, dann hört auch die Möglichkeit auf, uns den Uebergang zwischen diesen und den involuten, zweifellos freien Nautiliden als einen allmählichen vorzustellen. Denn es wäre undenkbar, dass sich ein aufrecht gestelltes Tier allmählich so weit geneigt hätte, bis es schliesslich seine angeheftete Spitze in seine späteren Windungen hätte aufnehmen können. Involute Schalen müssen mindestens, soweit das Wachstum ihrer gekammerten Schale in Betracht kam, frei gewesen sein. Ich würde nun bei der Plasticität und activen Bildungsfähigkeit eines unentwickelten Organismus keine Bedenken tragen, die Einrollung als einen Process anzusehen, der in einem oder wenigen, historisch kaum noch nachweisbaren Sprüngen erfolgen konnte. Die Annahme, dass die Orthoceren sessil waren, macht meines Erachtens die Einschaltung halb involuter Formen als Zwischenformen zwischen Orthoceren und Nautiliden unnötig und lässt sie vielmehr als isolierte Hemmungstypen erscheinen.



Wie häufig und bedeutungsvoll für die Phylogenie solche „epistatischen Prozesse“ sind, habe ich kürzlich in meiner oben citierten Schrift „Über verschiedene Wege phylogenetischer Umbildung“ zu begründen gesucht.

Wenn wir uns nun fragen, welche Umstände diese Rückschläge verursacht haben könnten, so möchte ich solche in einer local angeregten endemischen Abschwächung der Energie und einer Rückkehr zu trägerer Lebensweise suchen. Für die Entstehung der ungleichseitig aufgerollten Schalen ist dabei wohl ebenso eine kriechende Bewegung als Ursache anzunehmen, wie für die Unsymmetrie der Schneckenschale. Im gleichen Sinne sind auch soeben von FR. SOLGER<sup>1)</sup> verschiedene Erscheinungen unsymmetrischer Ausbildung cretaceischer Ammonitenschalen gedeutet worden.

Wenn wir nun die Tatsache, dass die vollkommen eingrollten Nautiliden sehr früh und anscheinend plötzlich neben den Orthoceren auftreten und bei Bildung ihrer Schale frei sein mussten, mit der Vorstellung verbinden, dass die Orthoceren sessil waren, und wenn wir uns ferner vergegenwärtigen, dass vielfach grosse Abteilungen durch einen einschneidenden Wechsel der Lebensweise aus anderen Formenkreisen nahezu plötzlich hervorgegangen sein müssen, dann scheint mir die Consequenz nicht befremdlich, dass auch die eingrollten Nautiliden ziemlich plötzlich aus Orthoceren entstanden sind. In systematischer Beziehung würde sich allerdings daraus die Notwendigkeit ergeben, die Orthoceren als geschlossene Abteilung gegenüber den involuten Nautiliden zu betrachten, denen wiederum die evoluten Typen unterzuordnen wären.

Zu These 7, betreffend die Verengung des Ostiums verschiedener Nautiliden, wie namentlich *Gomphoceras*, *Phragmoceras*, *Tetrameroceras* und *Hexameroceras*, möchte ich Folgendes erläuternd hinzufügen: Es kann zunächst wohl keinem Zweifel unterliegen, dass gemäss der bisherigen Auffassung die eine mediale Ausstülpung der Lage des Trichters entspricht, und die paarig symmetrischen Ausbuchtungen des zusammengelegten oberen Schalenrandes die Armansätze umfassten und also zwischen sich den Mund aufnahmen. Es sind das die einzigen fossilen Ammonoideen, die einige Aufschlüsse über die Form des Cephalosoma und namentlich die Stellung der Arme am Kopf geben, aber in dieser Beziehung noch wenig Beachtung gefunden haben. Das Interesse an diesen Ostialformen wird aber noch dadurch gesteigert, dass von nahe verwandten Formen, wie namentlich *Tetrameroceras*, *Hexameroceras*, *Octomeroceras* die einen 4, die anderen 6, die

---

<sup>1)</sup> Naturwiss. Wochenschrift, December 1901.

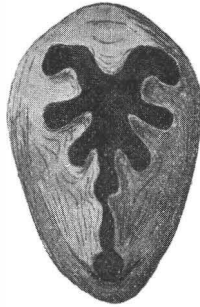


Fig. 4. Verengtes Ostium eines *Hexameroceras osiliense* n. sp. aus den obersilurischen Eurypterenschichten von Rootziküll auf Oesel in natürlicher Grösse. Oben die paarigen Armausschnitte der Schale, unten die dem Trichter entsprechende Oeffnung. (Orig. Univ.-Sammlung Königsberg.)

dritten 8, *Phragmoceras* und *Gomphoceras* aber nur 2 Ausbuchtungen besessen haben, die offenbar einzelne Arme kennzeichnen. Man fasst die Armentfaltung gewöhnlich so auf, dass bei Nautiliden zahlreiche Arme in unbestimmter Zahl vorhanden waren, und dass sich die letztere dann bei den jüngeren Typen auf 10 (Decapoden) und 8 (Octopoden) consilidiert habe. Es ist aber nach der ontogenetischen Armanlage der lebenden Dibranchiaten und morphologischen Anlage der sogenannten Kopftentakeln von *Nautilus* viel wahrscheinlicher, dass diese letzteren nur Ausstülpungen der Arme sind, die jedenfalls nicht ohne weiteres den Einzelarmen anderer Cephalopoden entsprechen (siehe später!).

Das vorstehend Fig. 4 abgebildete *Hexameroceras osiliense*<sup>1)</sup> zeigt jederseits drei Armaustritte, die von der Trichterseite aus allmählich an Grösse zunehmen. Das Bild, das ihre Stellung darbietet, lässt sich unmittelbar mit Jugendstadien lebender Dibranchiaten vergleichen. Ich habe in Fig. 5 ein schematisches Bild dieser Anlage combinirt aus den zahlreichen Darstellungen, die KORSCHULT und HEIDER in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte von derartigen Entwicklungsprocessen gegeben bezw. nach KOELLICKER, VIALLETON, GRÜTZMACHER u. a. reproducirt haben. Während beim erwachsenen Tintenfisch die Arme radiär den Mund umstehen, erfolgt ihre Anlage mit deutlicher Symmetrie paarweise und zwar so, dass durch die zuletzt vorgespriessenen Armpaare der Mund umwachsen und in den Armkreis eingeschlossen wird. Zuerst sind meist zwei Paare ent-

<sup>1)</sup> Für die freundliche Uebersendung desselben bin ich Herrn Prof. SCHELLWIEN in Königsberg zu Dank verpflichtet.

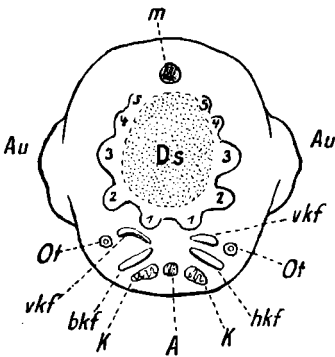


Fig. 5. Schematische Oralansicht eines Dibranchiaten-Embryo. M = Mund, Trv, Trh = vordere und hintere Trichterfalte, K = Kiemen, Au = Auge, Ot = Otocysten, A = Afteröffnung, 1—5 die paarigen Armanlagen.

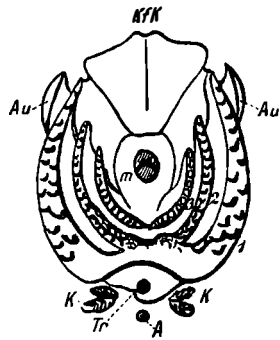


Fig. 6. Schematische Oralansicht eines *Nautilus pompilius*. In der Mitte der Mund mit Ober- u. Unterkiefer, darüber die bilaterale Kopfkappe (Aptychus), daneben 1—3 die Armpaare, darunter der Trichter und der in Wirklichkeit von demselben überdeckte After (a) und die 2 Kiemenpaare.  $\frac{1}{3}$  nat. Gr.

wickelt, denen sich dann bald das dritte anschliesst. Diese drei Paare dürften auch hier vorliegen und den Mund nur seitlich umstellt haben. Seine auch sonst ontogenetisch spät eintretende Umwachsung wäre also hier noch nicht erfolgt. Sie wird dabei getrennt durch eine den Mund teilweise überragende Kappe in ähnlicher Weise wie bei *Nautilus*, bei dem aber auffallender Weise die Arm bildung wieder in ganz anderer Richtung spezialisiert ist, als bei jenen silurischen Typen. Das freundliche Interesse des Herrn Geheimrat von MARTENS setzte mich in den Stand, einen *Nautilus* in Oralansicht zu zeichnen, was in Fig. 7 geschehen ist, und Fig. 6 in seinen, wesentlich erscheinenden Zügen skizziert ist. Man ersieht bei dieser Ansicht, was aus den verbreiteten Darstellungen von *Nautilus* nicht zu ersehen ist, dass der bezahnte Mund im Centrum beiderseits von drei blattförmig comprimierten Armen umstellt ist, die ihrerseits mit muskulösen contractilen quergestreiften Tentakeln besetzt sind. Diese Besetzung zeigt am innersten Blattarm nur eine Reihe von ca. 12 Tentakeln; an dem mittleren Arm sind die Tentakeln an der vom Trichter abgewandten Seite ebenfalls in einfacher Reihe, etwa 7, die übrigen 12 aber in doppelter Reihe und alternierender Stellung angeordnet. Das äusserste dieser Armblätter zeigt die Tentakeln auf kegelförmig individualisierten Fortsätzen des oberen Armrandes am Trichter in drei, davon abseits in zwei Reihen. Ihrer Stellung nach --

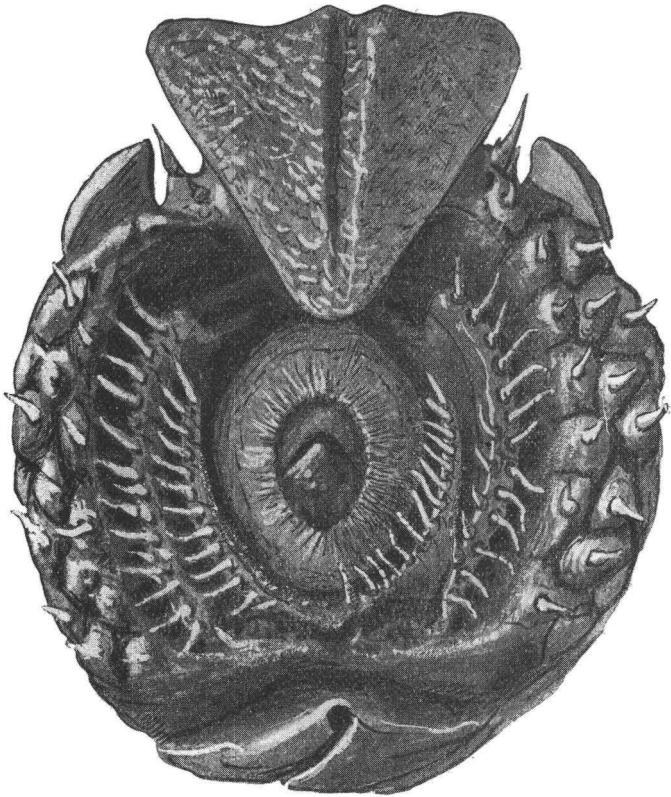


Fig. 7. Oralansicht eines *Nautilus pompilius*. Vergr.  $\frac{3}{2}$ .  
Orig. Zool. Mus. Berlin.

von ihrer ontogenetischen Anlage wissen wir leider noch nichts — muss man wohl das äussere und kräftigste Blatt als dem ersten Arm der Dibranchiaten homolog ansehen, die inneren als die zweiten resp. dritten vom Trichter weiter abstehenden Armpaare. Die Umwachsung des Mundes ist jedenfalls hier in einer ganz anderen Methode erfolgt, als bei den lebenden Dibranchiaten und auch bei dem abgebildeten *Hexameroceras*, wo sie paarweise in der Richtung zwischen After (Trichter) und Mund auf einander folgen. Während ausserdem bei *Hexameroceras* der dritte Arm der grösste gewesen zu sein scheint, ist es bei *Nautilus* der äusserste dem Trichter nächststehende, durch den wiederum im Gegensatz zu den Dibranchiaten die Umwachsung des Mundes grösstenteils und von den drei vorhandenen Armpaaren jedenfalls

im weitesten Umfange bewirkt wird. Nur die Kopfkappe trennt dorsal die beiden äussersten Armanlagen wie bei *Hexameroceras* und anderen Verwandten desselben. Sie ist hier nur einfacher; bei *Nautilus* bahnt sich bereits eine Individualisierung und Zerteilung an, die bei den Ammoniten meiner festen Ueberzeugung nach die Unterlage des Aptychus bildete. Daraus, dass die über dem Trichter zusammengreifenden Schalenblätter einen Schlitz zwischen sich offen lassen, wird man nicht den Schluss ziehen können, dass bei diesen Formen der Trichter im Gegensatz zu *Nautilus* auf der oralen Seite offen war. Seine Anlage bei allen Dibranchiaten spricht für eine secundäre beiderseitige Zusammenwachsung der Wände. Es ist aber überhaupt wenig wahrscheinlich, dass ein Trichter nach Art desjenigen von *Nautilus* unter diesem Schlitz der Körperwand gelegen war; wir werden kaum fehl gehen, wenn wir in der rückwärts aboral gerichteten Oeffnung in erster Linie die Afteröffnung suchen. Der Trichter in der typischen Form eines zusammengelegten Muskelblattes, wie es bei *Nautilus* dauernd und bei den Dibranchiaten embryonal vorliegt, oder in der specialisierten Form eines distal rings verwachsenen Schlauches bei den erwachsenen Dibranchiaten sind jedenfalls erst specialisirte Anpassungsformen an die eigenartige Bewegungsform frei lebender Cephalopoden. Auch halte ich noch für wahrscheinlich, dass die Arme dieser älteren Nautiliden blattförmig ausgebreitet und wie bei *Nautilus* selbst mit erectilen Tentakeln besetzt waren. Jedenfalls sieht die verengte Mundöffnung verschiedener Ammoniten der von Gomphoceren so ähnlich, dass man wohl mindestens auf blatt- oder schaufelförmige Armanlagen folgern kann. Wir würden also bei *Nautilus* eine paarige Anlage von drei handförmig verbreiterten Armen annehmen und eine solche, wenn wir von der Zahl der ontogenetisch entfalteten Armpaare absehen, nicht nur für die älteren Nautiliden, sondern auch für die Ammoniten gelten lassen; da sich bei letzteren seitliche Vorwölbungen des Ostialrandes finden, die wohl am besten als Stützorgane dieser zweiseitigen Armanlagen aufzufassen sind. Gleichzeitig würden wir damit allen Tetrabranchiaten eine reichere Gliederung der Armanlagen als den Dibranchiaten zusprechen müssen.

Jedenfalls muss der Kopf mit der Gehirnkapsel und den Armansätzen bei diesen Phragmoceren noch von der Schale überdeckt gewesen sein. Ob wir berechtigt sind, Formen, die ausser dem „Trichter“ nur den Armansätzen ein Hervortreten aus der Schale ermöglichten, den Besitz von Augen zuzuschreiben, erscheint mir mehr als zweifelhaft.

Die Activität dieser Formen kann nun keinesfalls gross ge-

wesen und etwa derjenigen heutiger Dibrauchiaten irgendwie vergleichbar gewesen sein. Der weitgehende Abschluss durch die Schale erinnert an Balaniden und Lepadiden, an Bryozoen und verschiedene Wurmtypen, wie Serpuliten, und scheint mir deshalb die Wahrscheinlichkeit nahezu legen, dass diese Formen ebenfalls sessil waren. Dabei scheint mir die Art, wie sich die Schale an die Armansätze anschloss, am ehesten erklärlich durch den besonderen Zweck, ein Eindringen von Fremdkörpern zwischen Mantel und Schale zu verhindern. Dieses auf eine starke Abhängigkeit vom Boden hinweisende Moment, zusammen mit der bilateral-symmetrischen Ausbildung der Schale, brachten mich auf die Annahme, dass diese Tiere mit ihren Schalen vertical (also symmetrisch) im Meeresboden eingebettet lagen und auf diesem ihre Fangarme ausbreiteten. Die starke Pointierung des Trichter-ausschnittes würde damit ebenfalls eine Erklärung finden, da diesem dann die Function eines wirklichen Siphos zugefallen wäre. Fachgenossen, denen obige Deutung vielleicht sehr befremdlich und kühn erscheinen möchte, erlaube ich mir darauf hinzuweisen, dass z. B. einige Spatangiden etwa einen Fuss tief im Meeresboden sitzen, durch eine Röhre ihre langen Tentakeln herausstrecken und durch eine zweite mit energischem Wasserstrom den Mageninhalt entleeren. Hier sind also ganz analoge Verhältnisse tatsächlich beobachtet, die man vorher schwerlich einem Echiniden zugetraut hätte.

Es scheint mir wichtig auch daran zu erinnern, dass sich nicht nur die lebenden Octopoden, sondern auch Decapoden, wie *Sepia*, in mannigfaltiger Weise am oder im Boden verstecken, sei es, dass sie Steine und andere Fremdkörper um sich anhäufen, sei es, dass sie, wie *Sepia*, mit ihren Flossen soviel Sand aufwirbeln, dass ihr Rücken ganz im Sande verborgen wird. Von solchen Verhältnissen scheint mir zu der supponierten Lebensweise der genannten Phragmoceren nur ein kleiner Sprung zu sein. Auch die feste Anhaftung von *Spirula* am Boden würde in diesem Sinne als Rückschlagserscheinung eine Erklärung finden.

Zu These 8—10 sei Folgendes bemerkt:

Die Belemniten und jüngeren Dibranchiaten müssen von niederen Entwicklungsstadien des Cephalopodentypus ausgegangen sein, denn der gekammerte Teil ihrer Schale zeigt die *Orthoceras*-Form. Hier liegt nun eine eiförmige Anfangskammer vor, die unbedingt beweist, dass sich die Urkammer überhaupt nicht anheftete, sondern von einem frei lebenden Organismus mitgenommen wurde. Die Rostralbildung ist eine Kalkabscheidung, die das untere Ende der Schale umhüllt. Man hat meines Wissens bisher, von der Lebensweise der lebenden Tintenfische ausgehend,

nur mit der Möglichkeit gerechnet, dass das Rostrum der Belemniten eben als „Rostrum“, d. h. als Wellenbrecher in der Bewegungsrichtung diene.

Dass dann aber das Rostrum der Belemniten auf eine energischere Wasserteilung, d. h. auf eine viel stärkere Schwimmleistung deuten würde, als wir sie bei lebenden Dibranchiaten finden, darüber konnte man dann kaum im Zweifel sein, denn jedes Organ ist bei normaler Entwicklung der Ausdruck seiner Functionen. Und für normal wird man ein Gebilde ansehen müssen, das den sämtlichen Trägern von der Trias bis zur Tertiärzeit unentwegt treu geblieben ist und eine grosse formale Produktionskraft entfaltet. Wenn wir nun die Belemniten im bisherigen Sinne als sehr gute Schwimmer auffassen und von ihnen die rostrallosen Tintenfische ableiten, so hätten wir folgende biologische Phasen aneinander zu reihen:

- Orthoceren . . . . . fixiert,
- Belemniten . . . . . sehr beweglich,
- rostrallose Dibranchiaten . . . . . weniger beweglich.

Das gäbe aber in derselben physiologischen Richtung zunächst eine Verstärkung und dann trotz progressiver Fortentwicklung eine erhebliche Abschwächung der Beweglichkeit.

Die hierin liegende Unwahrscheinlichkeit führte mich dazu, mir auch über andere Möglichkeiten der Lebensweise der Belemniten Rechenschaft zu geben. Da schien mir nun die folgende nicht nur nahe zu liegen, sondern auch die berührten und einige weitere Schwierigkeiten der bisherigen Beurteilung zu beseitigen. Ich glaube also annehmen zu müssen, dass das Rostrum der Belemniten dazu diene, den Körper am distalen Ende zu beschweren und, selbst im Boden steckend, ihn in aufrechter Stellung zu erhalten. Wenn wir das annehmen, dann ergibt sich zunächst eine viel leichter verständliche biologische Reihe:

- A. Orthoceren . . . . . fest aufgewachsen,
- B. Belemniten . . . . . lose im Boden steckend,
- C. jüngere Dibranchiaten . . . . . frei sitzend und schwimmend,  
oder nur schwimmend,

Auch morphologische Gründe sprechen für diese Reihe, so der Umstand, dass die jurassischen Dibranchiaten — wie sie uns in grosser Zahl besonders im Solenhofener-Schiefer vorliegen — z. T. ein so gerades langes und steifes Skelet haben, dass der Körper der betreffenden Tiere nahezu unbiegsam, also wohl auch unbeweglich gewesen sein muss.

Auch das sog. Rostrum wird viel verständlicher, wenn es nicht ein Rostrum, sondern ein „Paxillus“, d. h. ein Pflock,

„ein kleiner Pfahl zum Einschlagen in die Erde“<sup>1)</sup> war. Schon sein massiver schwerer Bau ist unvereinbar mit seiner Deutung als Rostrum, denn durch dasselbe wäre der Schwerpunkt des Tieres soweit nach vorn verlegt worden, dass es bei freier Bewegung sehr bald zu Boden gezogen werden musste. Für einen Wasserteiler ist die normale Belemnitenform auch insofern ganz ungeeignet, als durch kolbenförmige Verdickung und praecipitale Einschnürung des Rostrums eine doppelte Wasserstauung eingetreten und dadurch die Leistung, die durch die distale Zuspitzung erzielt worden wäre, durch den nächstfolgenden Teil des Rostrums wieder zu nichte geworden wäre. Wir finden ferner bei den Tintenfischen eine ausgesprochene Bilateralität der Körperform, und eine solche würde sicher auch in dem „Rostrum“ zum Ausdruck gekommen sein, da dessen Form für die Einhaltung einer Bewegungsrichtung von grosser Bedeutung gewesen wäre und auch demgemäss z. B. bei Fischen geformt ist. Vergleicht man damit die Querschnitte von Belemniten-„Rostren“, so sieht man, dass eine Bilateralität darin nicht scharf zum Ausdruck kommt. Das sind physiologische Ungereimtheiten, die mir zu beweisen scheinen, dass die Physiologie dieser Organe nicht richtig gedeutet war.

Als „Paxillus“ wird die Kalkabscheidung, die offenbar schon während der Embryonalentwicklung begann und vielleicht hervorgerufen war durch die Unmöglichkeit, auf weichem Boden eine feste Ansatzfläche zu finden, in jeder Beziehung verständlich. Zunächst erklärt sich dabei von selbst seine Massivität und Beschwerung als Anker, ferner seine allmähliche Vergrösserung mit zunehmendem Wachstum des Tieres, seine steife Form, seine distale Zuspitzung, seine unförmliche Sackung über der Spitze vornehmlich bei jüngeren Formen, schliesslich auch das vorzugsweise und dann massenhafte Vorkommen der Belemniten in thonigen Schichten, die im Gegensatz zu festem Kalkboden einen weichen permeablen Grund bilden, in welchem den Tieren das Einsenken ihres Paxillus keine Schwierigkeit bereitete. Auch die Rinne, die viele Paxillen zeigen, würde hiernach eine der Blutrinne eines Dolches etwa entsprechende Erklärung finden.

Auch die Reduktion des Paxillus in der weiteren Stammesgeschichte der Dibranchiaten wird leichter verständlich, wenn wir sessile Orthoceren als Ausgangspunkt annehmen; sie liegt dann durchaus auf dem Wege einer Befreiung des Körpers von der ursprünglichen Fixation und bedurfte vielleicht gar keiner äusseren Anlässe, wie z. B. des Mangels eines permeablen Bodens, sondern

---

<sup>1)</sup> GEORGES: Deutsch-lateinisches Handwörterbuch. Leipzig 1861, S. 666.



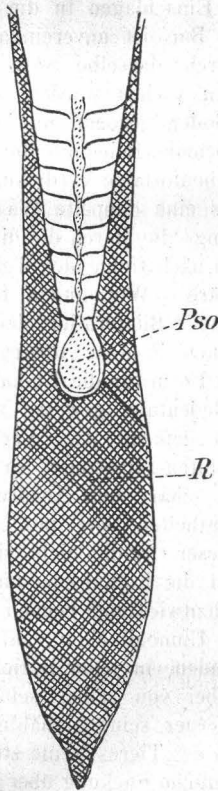


Fig. 8. Schematischer Längsschnitt durch den Schalenanfang eines Belemniten mit dem Paxillus oder Rostrum (R), dem Phragmocon mit Prosoma (Pso) und dem Thecosoma. In Vergleich mit Fig. 2 entspricht R dem Prosaccus, während das hier nicht dargestellte Belemnitentier dem *Cephalosoma*, das sog. Prostracum dem Thorax der Orthoceren gleichzusetzen wäre.

würde auch vollkommen erklärlich als Folge einer zunehmenden Activität des Oberkörpers. Dieser nimmt allmählich seinen unbeweglichen Körpersack mit; ein Blick auf Octopoden lässt ihn übrigens immer noch als äusserst plump gegenüber dem beweglichen Kopfteil erscheinen. Es ist ferner bekannt, wie gross die Unterschiede der Beweglichkeit und der Bewegungsarten unter den einzelnen Dibranchiaten sind. Und gerade die besten Schwimmer unter ihnen bestätigen durch die ausserordentliche Verdünnung, Erleichterung und Reduction, die das Cephalopodenskelet bei ihnen erfahren hat, dass ein so beschwertes Skelet, wie es die Be-

lemniten besaßen. unmöglich für eine freiere Schwimmbewegung geeignet sein konnte.

Die unter 11—14 angefügten Thesen habe ich nur deshalb hier aussprechen wollen, weil ich annehmen durfte, dass mir die gegenteiligen Annahmen als etwas allgemein Gültiges entgegengehalten werden möchten. Ich wollte also zunächst an dieser Stelle nur sagen, dass ich die landläufige Ansicht nicht teile, dass die Bivalven und Gastropoden als niedrig organisierte Mollusken den Cephalopoden auch phyletisch vorangingen. Ich halte das Gegenteil für das durchaus Wahrscheinlichere und hoffe später Zeit zu finden, hierfür auch die speciellen Belege zusammenstellen zu können.

Jedenfalls bitte ich, meine Thesen in erster Linie als Anregungen zur Discussion betrachten und aufnehmen zu wollen.

Herr BRANCO machte dem gegenüber das Folgende geltend; Wenn laut Punkt 1, 7 und 9 die Orthoceren angewachsen, die Belemniten und Gomphoceren im Schlamm steckend gelebt hätten, dann müsste man dieselben häufig in senkrechter Lage im Schichtgestein finden. Mindestens der Regel nach nähmen dieselben aber eine mehr oder weniger horizontale Lage ein. Ein eventuelles häufiges Vorkommen in senkrechter Stellung würde sicher von zahlreichen Beobachtern festgestellt worden sein; das scheint jedoch nicht der Fall zu sein.

Auch die bei einem Teile der Orthoceren vorkommende Sculptur könne man nicht gut, wie der Vortragende wolle, als einen Beweis für das Fehlen ehemaliger Bewegungsfähigkeit ansehen; denn auch die Ammonitenschalen seien vielfach mit einer solchen, oft noch viel stärkeren, sogar gestachelten Sculptur versehen, und doch hätten diese Tiere eine schwimmende, oder doch mindestens am Boden kriechende Lebensweise besessen.

Im Anschluss hieran erwähnt Herr BEUSHAUSEN eine Beobachtung von J. M. CLARKE<sup>1)</sup>, der im oberdevonischen Oneonta-Sandstein des Chenango-Tales im Staate New York die Mehrzahl der zahlreichen, sehr grossen Orthoceren in senkrechter oder annähernd senkrechter Stellung fand.

Herr JAEKEL bemerkt dazu, dass ihm dieser Fund, der von CLARKE keine abschliessende Erklärung gefunden habe, bekannt sei und sich vielleicht in seiner Abnormität dadurch erkläre, dass sandige Ablagerungen relativ schnell aufgeschüttet werden. Als Beleg hierfür diene der Umstand, dass *Ctenocrinus acicularis*,

<sup>1)</sup> Bull. of the New York State Museum VIII, 39, S. 167—171. 1900.

der sich bei Daun in unterdevonischen Sandsteinen findet, jede Wurzelbildung aufgab und sich mit einer distalen, kolbenförmigen Anschwellung des langen, wahrscheinlich schnell und tief eingebetteten Stieles begnügen konnte.

In der Quersculptur der Orthocerenschalen erblickt Herr JAEKEL nicht ein Hindernis jeder Bewegungsart, glaubt sie aber mit einer schnellen stossförmigen Bewegung nach Art der Oigopsiden schwer vereinigen zu können.

Herr MENZEL machte folgende Ausführungen: Der Gedanke, dass die halbinvoluten Nautiliden, die Cyrtoceren im weiteren Sinne, nicht Uebergangstypen von den Orthoceren zu den eingerollten Nautiliden, sondern Rückschlagstypen der letzteren sind, erhält eine gewisse Stütze in dem Auftreten gewisser Rückbildungen einzelner Teile bei den Ammoniten.

So bemerken wir bei einigen Gruppen jurassischer Ammoniten eine auffällige Vereinfachung der Loben. Bei *Ammonites oxynotus* und *Am. Stauffensis* z. B. sind die Lobenkörper breit und wenig verzweigt. „Die Gruppe des *Proplanulites Königii*,“ sagt TORNQUIST <sup>1)</sup>, „ist als ein kleiner, nur im Callovien bekannter Formenkreis zu betrachten, der . . . durch Degeneration der Lobenlinie und eine in bestimmter Weise abgeänderte Skulptur ausgezeichnet ist.“ Eine ähnliche, vielleicht noch weitergehende Rückbildung der Lobenlinie habe ich an der Gruppe des *Ammonites discus* Sow. aus dem Cornbrash konstatieren können, wo zu Gunsten des sehr stark entwickelten ersten Laterallobus alle übrigen Lobenelemente stark rückgebildet waren. Derselbe Fall wiederholt sich in der unteren Kreide bei der Gruppe des *Ammonites heteropleurus*, und er kehrt wieder, wie SOLGER nachweist, bei den zur Gattung *Hoplitoides* aus den Kreideablagerungen Kameruns gerechneten Formen.

Da ein Lobus nach der herrschenden Ansicht einem, dem Tiere zur Anheftung an die Schale dienenden Muskel entspricht, so ist es einleuchtend, dass mit Abnahme der Zahl der Loben und der Verzweigung derselben eine bedeutungsvolle Veränderung im Tierkörper vor sich gegangen sein muss. SOLGER sucht den Grund für diese Veränderung der Lobenlinie in einer Veränderung der Lebensweise — Rückkehr vom Schwimmen zum Kriechen auf dem Meeresboden, also vom sog. Ammonitenstadium zurück zum sog. Nautilidenstadium.

Noch ähnlicher ist eine andere Erscheinung von Rückbildung: die der halbinvoluten Formen der Kreide, der Crioceren etc. Die

<sup>1)</sup> TORNQUIST, Proplanuliten aus dem westeuropäischen Jura. Diese Zeitschr. 1894 S. 579.

Crioceren zeigen z. B. deutlich, dass sie keine genetisch einheitliche Entwicklungsreihe darstellen; sondern in einer Anzahl von Merkmalen, vor allem dem Bau der Lobenlinie u. a. m. offenbaren sie grosse Anklänge an verschiedene gleichalterige Gruppen involuter Ammoniten, so dass man sie wohl als mehrfache evolutive Abzweigungen involuter Formen auffassen muss.

Wenn ferner die Belemniten mit ihrem „Paxillus“ tief in den Schlamm eingebohrt, ihr Leben lang hier festsässen und schliesslich hier ebenfalls abstürben, so würde man bei ihnen auch, wie man es von den Orthoceren verlangte, erwarten müssen, dass sich wenigstens hin und wieder ein Stück senkrecht zur Schichtung fände. Aber in den zahlreichen Tongruben, in denen ich Belemniten in grosser Fülle beobachtet und gesammelt habe, ist mir ebenfalls nie ein senkrecht zur Schichtung stehendes Stück, ja kaum einmal ein nur einigermaassen deutlich aufgerichtetes Exemplar zu Gesicht gekommen. Auch das Auftreten der Belemniten in sog. QUENSTEDT'schen Belemnitenschlachtfeldern durch colonienartiges Zusammenleben, etwa ähnlich den Austerbänken zu erklären, ist nicht ganz angängig. Diese Belemnitenschichten, wie ich sie z. B. an der Basis des Ornatentones bei Hildesheim beobachten konnte, und die nicht allein von Belemniten gebildet werden, sondern in deren Begleitung sich auch, z. B. bei Hildesheim und an anderen Orten, grosse Mengen von Ammoniten, sowie einige Bivalven-Arten finden, sind wahrscheinlich an Facieserscheinungen, an Sedimente der Tiefsee gebunden. Ihre Ablagerung ging in einer weitab von der Küste gelegenen Stelle vor sich, wohin keine Einschwemmungen von gröberem Material, Sand etc. stattfinden konnten, sondern nur wenig voluminöser, ganz feiner Tonschlamm zu Boden sank. In der hohen darüberstehenden Wassersäule tummelten sich grosse Mengen von Lebewesen — aber nur Hochseebewohner: Ammoniten, Belemniten, gewisse Pelecypoden etc. — die nach ihrem Ableben ebenfalls zu Boden sanken und bei ihrer verhältnismässigen Grösse an Masse das anorganische Sediment überwogen und so die Bildung von Schlachtfeldern bewirkten.<sup>1)</sup>

Die Beschwerung durch das Rostrum bei den Belemniten

---

<sup>1)</sup> Bei einer nachträglichen Besprechung der JAEKEL'schen Thesen mit Herrn Professor Dr. ANDREAE (Hildesheim) machte mich dieser darauf aufmerksam, dass die Belemniten doch wohl nach Analogie anderer Cephalopoden und nach fossilen Funden lebhaft und kräftige Raubtiere mit ausgebildetem Raubapparat, wie Schnabel und Fangarmen mit Saugnäpfen oder Haken, gewesen sind. Eine sessile, oder in der Bewegungsfähigkeit auch nur stark beschränkte Lebensweise hätte ihnen wohl einerseits kaum genügende Nahrung geliefert, andererseits hätte sie, wenn sie bestand, bald eine ganz andere Ausrüstung des Körpers für den Nahrungserwerb und ein anderes Naturell entstehen lassen.

deutet allerdings darauf hin, dass sie im Zustand der Ruhe mit demselben nach unten sassen oder standen. Aber das braucht nicht immer im Schlamm des Meeresbodens gewesen zu sein, obgleich sie den wohl auch öfters aufgesucht haben werden. Sie benutzten den natürlichen Kiel vielmehr, um an der Oberfläche des Wassers oder in jeder anderen beliebigen Höhe zu verharren. Dabei kam ihnen noch ihre Kammerung zu Hilfe; durch diese hatten sie die Fähigkeit, sich in verticaler Richtung im Wasser zu bewegen, also auf- und abzustiegen. Aber notwendig muss sich dazu auch noch eine Fähigkeit der horizontalen Bewegung, also das Schwimmen, gesellt haben. Denn wir finden Belemniten, soweit marine Ablagerungen reichen, durch alle faciiellen Unterschiede der Sedimentation mit erstaunlicher Constanz der Arten hindurchgehen; ein Umstand, der doch eine grosse Beweglichkeit, also Fähigkeit zum Schwimmen andeutet. Und selbst, wenn man bei den Belemniten wie bei anderen, später sicher sessilen Tieren, die Fähigkeit des Schwimmens für die ersten Entwicklungsstadien zulässt, so ist die Tatsache noch unerklärlich, dass wir in einer ganzen Anzahl von Horizonten des Lias, des braunen Jura und der Kreide in local ziemlich grobkörnigem, conglomeratischen Materiale, das sicher in ganz flachem und stark bewegtem Meere abgelagert ist, erwachsene, wohlausgebildete Belemniten nicht selten vorfinden, die keinesfalls sessil hier gelebt haben können: denn ihre weichen empfindlichen Organe, die Fangarme u. s. w. wären durch die starke Bewegung des Wassers und die Reibung des groben dabei bewegten Materiales erheblich geschädigt worden. An ein Hineinspülen der Scheiden nach dem Tode des Tieres ist auch nicht zu denken. Denn wenn das Tier einmal auf dem Grunde des Meeres abgestorben und, durch das Rostrum beschwert, tief im Schlamme eingebettet gewesen ist, so kann auch keine Welle, selbst wenn sie bis auf den Grund des Meeres, wo das Tier gelebt, dringen könnte, die massige Scheide auswühlen und davon tragen. Das Tier muss also noch zu Lebzeiten schwimmend in jene Küstenregionen gelangt sein.

Auf diese Bemerkungen des Herrn MENZEL bezüglich der Belemniten erwidert Herr JAEKEL, dass er denselben keineswegs eine active Beweglichkeit absprechen, sondern nur betonen wollte, dass die Beschwerung ihres Körpers durch das Rostrum ihnen eine schwimmende Lebensweise kaum ermöglicht haben dürfte, sondern eine hockende Stellung ihres Körpers auf dem Boden als normal erscheinen lässt. Dass ihnen dabei aber mit Hilfe ihrer Fangarme eine kriechende Bewegung und ein gelegentliches Zurückschwimmen möglich war, ist wohl selbstverständlich. Zudem liegt es im Sinne der Auffassung, dass die Belemniten einen Zwischentypus

zwischen sessilen Orthoceren und beweglichen Tintenfischen bilden, dass ihre einzelnen Vertreter im Punkte der Beweglichkeit auf verschiedener Stufe standen. Dass abgestorbene Individuen umsanken, dürfte wohl auch bei vorher sitzenden Formen nicht befremden, ebenso dass Formen, deren Larven frei schwärmen, sich weit verbreiten und dass gelegentlich einzelne Verschleppte auch auf ungünstigem Boden ein Fortkommen fanden.

Herr GAGEL meint, dass, wenn wirklich die Anfangskammer der Orthoceren aus Conchyolin bestanden hätte und mittels dieses am Boden befestigt gewesen wäre, doch gerade der unterste Teil des Gehäuses, der je länger desto mehr auf seine Festigkeit in Anspruch genommen werden musste, nur aus Kalk besteht und am wenigsten widerstandsfähig war, und dass es schwer verständlich ist, wie der kaum federkiel dicke Anfang des Gehäuses die bis zu 2—3 m langen, sehr dicken Endoceren tragen konnte, besonders da die Tiere doch wohl zur Nahrungsaufnahme sehr energische Bewegungen mit den Armen machen mussten, wodurch gerade der entfernteste, dünnste Teil des festgewachsenen Gehäuses auf seine Widerstandsfähigkeit in Anspruch genommen wurde. Ferner machte er darauf aufmerksam, dass gerade die ältesten Formen, die Endoceren, durchaus nicht im statischen Gleichgewicht waren, sondern ganz excentrisch gebaute Gehäuse haben, deren schwerer Siphon ganz seitlich gerückt ist.

Ferner bemerkte er, dass die Orthoceren durchaus nicht auf Kalksedimente beschränkt sind, sondern auch häufig in thonigen Gesteinen vorkommen, wie in dem Grapholitengestein der norddeutschen Geschiebe, das doch sowohl verhältnismässig rasch abgesetzt wurde, als auch günstige Vorbedingungen für die Erhaltung der Anfangskammer bot, sodass es immerhin sehr auffällig ist, dass in solchen tonigen Gesteinen weder jemals diese Anfangskammern beobachtet sind, noch jemals ein Orthocere gefunden wurde, der noch quer zur Schichtfläche im Gestein steckte, sondern dass auch hier die Schalen immer auf den Schichtflächen liegen. Bei Crinoideen etc. hat man die Wurzeln und Anhaftungsstellen unter günstigen Umständen doch nicht selten gefunden, und deren Stiel ist, wie es auch der Zweckmässigkeit entspricht, gelenkig und nicht starr.

Herr JAEKEL nimmt an, dass conchyoline Substanzen und feste Ligamente den untersten Teil der Schale an der Basis festhielten und also die Befestigung des Schalenkegels auf der Basalkammer einen hohen Grad von Elasticität besass. Eine solche ermöglichte dann einerseits der Schale eine passive Nachgiebigkeit gegen Bewegungen des Wassers und andererseits hielt sie

genügend fest, um den Fangarmen freie Bewegungen zu gestatten. Die aufrechte Stellung der Schale mag wesentlich durch deren Luftkammern bewirkt sein. Beim Absterben des Tieres zerfielen die conchyolinen Gewebe der Basalkammer, und zugleich mögen die distal nicht mehr festgehaltenen Luftkammern das untere Schalenende nach oben gezogen haben, sodass beide Umstände, die die Schale vorher aufrecht hielten, in Wegfall kamen. Die Crinoiden bieten bezüglich ihrer Befestigung ganz andere Verhältnisse, hinsichtlich des berührten Punktes namentlich auch insofern, als die Intensität ihrer Kalkausscheidung nach der Wurzel zunimmt; auch ihre Stiele sind aber nahezu regelmässig in der Schichtfläche ausgebreitet. Die radiäre Symmetrie beschränkt sich allerdings bei den untersilurischen Endoceren auf die äussere Schale, aber es ist sehr wohl möglich, dass die schwerere Belastung einer Seite durch den Siphon durch eine entgegenwirkende Stellung von Armen ausgeglichen wurde. Das herangezogene Graptolithengestein unseres Diluviums enthält, wie ich mich seinerzeit bei Bearbeitung seiner Fauna selbst überzeugen konnte, ziemlich viel Kalk, der allerdings oft ausgelaugt ist, sodass z. B. die Orthoceren meist als Steinkerne vorliegen. Conchyolin ist fossil sehr wenig erhaltungsfähig.

Herr MENZEL wies darauf hin, dass in der turonen Kreide von Nettlingen bei Hildesheim zum Beispiel Spongien vielfach noch aufrecht, senkrecht zur Schichtung und durch dieselbe hindurchragend gefunden werden, wo ihm neben Stücken, die durch weitverzweigte Wurzeln in dem Kalkschlamme Halt gefunden hatten, mehrere Stücke zu Gesicht gekommen sind, deren Wurzeln auf Ammonitengehäusen aufgesessen hatten, was sich am Abdruck des Nabels an der Unterseite der Wurzel zeigte. Wollte man ein ähnliches Anwachsen der Orthoceren an solche Fremdkörper annehmen, und das wäre auch wohl wahrscheinlich, da sie doch kaum eine weitverzweigte Wurzel besaßen, so müssten doch auch ebenso wie hier Spuren davon erhalten sein.

Wenn ferner Herr JAEKEL den Umstand, dass die Orthocerenschalen fast immer in den Schichten liegend gefunden werden, dadurch erklärt, dass die Conchyolinverbindung nach dem Tode der Tiere rasch zerstört wird und die Schalen so umfallen konnten, so hat er sich diese Erklärung schon dadurch abgeschnitten, dass er annimmt, die Kammerbildung fände hauptsächlich statt, damit das Tier sich über den durch Sedimentation wachsenden Boden erheben könne. Es würde also das Aufsetzen einer neuen Kammer nicht eher von statten gehen, als bis die Sedimentation die vorhergehende ziemlich ganz eingehüllt hätte. Dann hätte aber, wie Herr BRANCO schon ausführte, die Schale durch die Umhüllung

und Einbettung in den Schlamm einen festen Halt erlangt und müsste dadurch auch nach Zerstörung des Conchyolins in ihrer aufrechten Stellung verharren, da in der anzunehmenden Tiefe, in der die Orthoceren lebten, keine Wellenbewegung mehr hinabreichte, die sie hätte umwerfen können.

Ferner, wenn die unteren Kammern nur als Stiel dienten, auf denen das Tier sich erhob, so ist es nicht ganz erklärlich, weshalb die Kammern ständig an Grösse zunahmen. Sobald das Tier ausgewachsen war, konnten sie doch gleich gross bleiben. Und ausgewachsen mussten die Tiere doch einmal sein; denn wenn man ihr Längenwachstum gleichen Schritt mit der Sedimentation halten lässt, mussten sie, um zu ihrer oft beträchtlichen Länge zu kommen, ein ganz erstaunliches Alter erreichen, da die Sedimentation in der Tiefsee doch recht langsam vor sich geht.

Herr JAEKEL fügt diesbezüglich seinen vorausgegangenen Erläuterungen hinzu, dass er sich die Orthoceren als Bewohner ruhiger Bodenflächen des Meeres vorstellt, wo keine schnelle Sedimentation des Bodens die Schalen einhüllte. Wenn von ihm die Septalbildung unter dem gleichen Gesichtspunkt wie bei anderen Tieren erklärt wurde, als Ausdruck einer Tendenz des Tieres, sich über den Boden zu erheben, so sollte doch damit keineswegs gesagt sein, dass die Kammerbildung eine schrittweise Reaction auf die zunehmende Einbettung wäre. Bei dem Aufpassen herunterfallender Nahrung hat das höchste die erste Auslese, ebenso wie die Pflanzen sich nach Möglichkeit hochrecken und gegenseitig übergipfeln, um möglichst viel Licht aufzufangen.

Die ständige, d. h. gleichmässige Grössenzunahme der Kammern ist aber doch kein Vorgang für sich, sondern durch das Dickenwachstum des Tieres bedingt, an dessen Ende das Septum entsteht. Die Kammern müssen normal so breit sein, als der unterste Teil der Wohnkammer. Dass sie übrigens schliesslich in ihrem Wachstum zurückbleiben, geht daraus hervor, dass nicht selten die letzten Septen abnorm eng auf einander folgen.

Herr OPPENHEIM erinnert hinsichtlich der Bemerkung des Herrn Vortragenden, dass die Gestalt der Orthoceren nur bei festgewachsenen Tieren wiederkehren, an die Scaphopodeu (*Dentalium*)<sup>1)</sup>, die eine kriechende Lebensweise führen und dabei in der

---

<sup>1)</sup> Da diese Behauptung von Herrn v. MARTENS in der Sitzung bestritten wurde, verweise ich auf CLAUS: Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl., 1883, S. 558. „Die Tiere leben versenkt im Schlamm und kriechen mittelst des Fusses langsam umher“ und auf die damit durchaus im Einklange stehende Abbildung, welche Herr v. MARTENS in: Weich- und Schalthiere, 1883, S. 159, von einem augenscheinlich



äusseren Gestalt ihrer Schalen mancherlei Anklänge an gewisse Orthoceren-Sippen gewähren. Bezüglich der Behauptung, dass Knotensculpturen einem gewandten Schwimmer der Hochsee hinderlich seien, erinnert er an *Argonauta*.

Herr JAEKEL erwidert darauf, dass er den Unterschied der Schalenform zwischen einem Dentalium und einem Orthoceras für sehr wesentlich halte. Welche Orthocerensippen Herr OPPENHEIM als besonders ähnlich heranziehen wolle, wisse er nicht, wenn er aber an leicht gekrümmte Formen denke, so würde diese wohl unter die Cyrtoceren zu rechnen sein, die er ja, wie gesagt, anders als die Orthoceren beurteile und denen er ja z. T. eine den Scaphopoden ähnliche Abhängigkeit von dem Meeresgrund zuschreibe.

Herr Prof. v. MARTENS (als Gast): Gestatten Sie mir einige Bemerkungen zu Prof. JAEKEL's Thesen vom Standpunkt der Betrachtung lebender Tierformen aus. Zunächst ist zu unterscheiden zwischen pelagischen Tieren, welche zeitlebens frei im Wasser sich bewegen, ohne eine Berührung mit dem Boden nötig zu haben, und den littoralen oder bodenbewohnenden Meertieren, welche, wenn sie auch gelegentlich schwimmen, doch eine feste Unterlage zu ihrem Leben ebenso nötig haben, wie die Landtiere. Unter den Cephalopoden haben wir beide vertreten, die Oegopsiden, z. B. *Ommastrephes*, sind pelagisch. *Sepia*, *Octopus* und wahrscheinlich auch *Nautilus* littoral. Wenn wir nach dem, was von *Orthoceras* uns erhalten ist, auf die äussere Gesamtforn und Erscheinung des lebenden Tieres schliessen dürfen, so möchte ich Prof. JAEKEL beistimmen, dass es nicht frei schwimmende pelagische Tiere waren und zwar eben aus den von ihm geltend gemachten

---

kriechenden *Dentalium entalis* giebt. — Uebrigens könnte auch *Ditrupa* unter den Würmern verglichen werden. — Wieweit die Bewegungsmöglichkeit nun auch bei diesen Formen gehen mag, festgewachsen sind sie keineswegs!

Zu dieser während des Druckes hinzugefügten Anmerkung Dr. OPPENHEIM'a bemerkt Herr v. MARTENS: Ich habe nur bestritten, dass die Dentalien kriechen im Sinne einer Vorwärtsbewegung auf fester Grundlage, wie etwa die Schnecken und die meisten Schlangen; dieses hat notwendig eine deutliche Differencierung von Rücken- und Bauchseite in der äusseren Gestalt zur Folge, welche den Dentalien fehlt. Diese wühlen sich vielmehr in den weichen Grund ein, so dass sie ringsum von demselben Medium umgeben sind; daher der kreisrunde Querschnitt ihres Körpers wie bei den Regenwürmern und den in den Grund sich einwühlenden Schlangen (*Typhlops*, in gewissem Grade auch bei unserer Blindschleiche). Ein solches Einwühlen in den Grund, nicht ein Kriechen auf demselben, stellt auch die erwähnte Abbildung dar, welche von LACAZE-DUTHIERS stammt.

Gründen, dass pelagisch lebende Tiere keine dicke schwere Kalkschale haben dürfen (die Schalen der pelagischen Mollusken, wie Argonauten, Heteropoden, Pteropoden. *Janthina*, sind die zerbrechlichsten Conchylien, die Oegopsiden haben gar keine Kalkschale, nur eine dünne Chitinschulpe), und dass activ schwimmende Tiere, wie ein Schiff, bilateral sein müssen; selbst in der Klasse der Würmer, wo doch im allgemeinen die äussere Körperform mehr cylindrisch ist, sind gerade die wenigen wirklich pelagisch lebenden auch äusserlich auffallend bilateral, wie *Tomopteris*, *Sagitta*, *Pelagonemertes*. Wenn demnach *Orthoceras* am Boden lebte, so kann man allerdings auch daran denken, dass er sich auf dem Boden selbständig fortbewegte, einigermassen wie *Sepia*; das Vorhandensein einer schweren, langgestreckten, kegelförmigen Schale, die das Tier dann nachschleppen musste, ist kein absoluter Gegenbeweis, da manche Meerschnecken ein ähnliches Verhältnis zeigen, z. B. *Cerithium* und *Turritella*, *Terebra* und *Mitra*, aber es mussten dann kräftige dem Boden zugekehrte, also doch bilateral gebaute Bewegungsorgane vorhanden gewesen sein, von denen wir nichts wissen, und wenn die Schale eine äussere war, müsste man erwarten, dass die Mündungsebene nicht senkrecht auf der langen Axe der Schale blieb, sondern sich der Bauchseite des kriechenden Tieres zuneigte, wie es eben bei den Schnecken der Fall ist; wenn sie ganz oder in ihrem vorderen Teil eine innere war, so müsste man annehmen, dass wie bei *Sepia* dieser sich der bilateralen an die Oberfläche sich anschmiegenden Gesamtförmigkeit des Tieres anpassen würde. Eine kegelförmige, cylindrische oder sackförmige Körpergestalt, mit entschiedener Differencierung der beiden Enden und Gleichförmigkeit im Umfang — ich meine hier nicht den inneren morphologischen Bau, sondern nur die äussere allgemeine Gesamtförmigkeit, welche eben zu Aufenthalt und Lebensweise in nächster Beziehung steht — ist die charakteristische Form für Tiere von geringer Ortsbewegung, für welche oben und vorn dasselbe ist, also für festsitzende, wie schon *Stentor* und die Vorticelliden unter den Infusorien, dann die Korallentiere, die Crinoideen, die Ascidien und die Cirripeden. Eine entschiedene Annäherung an diese Körperform findet sich unter den lebenden Cephalopoden bei *Octopus*, welcher mit Vorliebe in Aushöhlungen des Felsengrundes sitzt und von da aus seine Arme nach allen Seiten zur Erlangung von Beute ausstreckt. Denn auch das Festsitzen der so gestalteten Tiere hat seine verschiedenen Abstufungen: es kann zeitweise unterbrochen werden durch freiwilliges Ablösen und freie Ortsbewegung wie bei den genannten Infusorien und bei den Aktinien, es kann mehr ein Einbohren und Einsinken in weichen Schlammgrund sein, mittelst des zugespitzten

oder auch keilförmigen Hinterrandes, wie unter den Korallentieren (Anthozoön) bei *Cerianthus*, *Sphenopus*, *Veretillum* und *Pennatula*. Alle die eben genannten Tiere haben aber eine weichhäutige oder doch nur lederartige Körperoberfläche, keine Kalkschale, und die starke Ausbildung einer solchen spricht für *Orthoceras* nach der Analogie der lebenden Korallentiere, Crinoideen und mancher Muscheln dafür, dass sich schon das ganz junge Tier an einen festen Gegenstand angesetzt und für zeitlebens unlösbar angeheftet hat. Damit ist aber nicht gesagt, dass dieser Gegenstand ein absolut fester und ein im Verhältnis zur künftigen Grösse des erwachsenen Tieres ausgedehnter sein muss, es genügt, dass er für die schwimmende Larve relativ fest und gross war; denn wir sehen an den lebenden Korallen, z. B. Fungiden, und an den Austern, dass der ursprüngliche Anheftungsgegenstand nur ein ganz kleines Steinchen oder eine kleine Schnecke sein kann, ausser allem Verhältnis zu der Grösse des ausgewachsenen Korallen- oder Muschelieres und dieses daher, wenn auch nicht wieder selbständig beweglich, doch auch nicht eigentlich an den Boden angeheftet ist und seine statische Stütze anderswie finden muss. Ähnliches könnte auch bei Orthoceratiten vorgekommen sein, hier vielleicht durch Einsinken des unteren Endes in den weichen Schlamm Boden.

Wir dürfen nicht davor zurückschrecken, innerhalb einer Tierklasse von ziemlich einheitlicher innerer Organisation doch eine grosse Verschiedenheit in der äusseren Lebensweise anzunehmen; die grosse Verschiedenheit in der äusseren Erscheinung deutet wesentlich darauf hin und dasselbe findet sich auch bei vielen anderen Tierklassen. In der den Cephalopoden zunächststehenden, derjenigen der Schnecken (Gastropoden), bei denen mehr oder weniger langsames Kriechen auf dem Boden Regel und Typus ist, finden wir einerseits pelagisches, beständiges Schwimmen bei *Janthina* (ganz abgesehen von Heteropoden und Pteropoden), andererseits sehr geringe Beweglichkeit, sesshaftes Anschmiegen an die einmal gewählte Stelle bei *Patella* und Calyptraeiden, bleibendes Angeheftetsein bei *Hipponyx* und *Vermetus*. Innerhalb der Klasse der Muscheln schwimmen einige leicht und gewandt, wie *Lima* und manche *Pecten*, andere machen Sprünge, wie *Cardium* und *Trigonia*, die Unioniden durchpflügen nur den Boden, *Solen* und *Mya* bohren sich tief in nachgiebigen Grund, *Pholas* und *Teredo* in Holz und Stein ein, *Mytilus* und *Dreissena* heftet sich auf Zeit durch Fadenspinnen, die Auster und *Spondylus* auf Lebenszeit durch Ankitten an.

Ebenso finden wir innerhalb der Korallentiere (Anthozoön im Gegensatz zu Hydrozoön) zwar die feste Anheftung als Regel, aber doch auch bloss eingesenkte und andere frei bewegliche

Formen (die oben genannten), endlich auch beständig schwimmende pelagische, wie *Minyas* und *Arachnactis*. Die Anpassungsfähigkeit der einzelnen Tierformen, namentlich der einfacheren, ursprünglicheren, an gegebene Verhältnisse der Aussenwelt ist eben sehr weitgehend im Laufe langer Zeiten und dadurch die grosse Mannigfaltigkeit im Tierreich entstanden.

Herr JAEKEL dankt Herrn v. MARTENS für die in verschiedenen Richtungen erfolgte Belehrung und principielle Bestätigung seiner Ansicht, dass die Orthoceren ihrer ganzen Organisation nach den Eindruck sessiler Typen machen. Für die specielle Beurteilung der Art ihrer Sessilität waren für den Redner in erster Linie die eingangs erwähnten Beobachtungen an Conularien massgebend.

Herr JENTZSCH bemerkt, er wolle zwar heute weder für noch wider Herrn JAEKEL's Hypothese Partei ergreifen, möchte aber hervorheben, dass der aus der Zartheit der Orthocerenspitze abgeleitete Einwand gegen deren schon ursprüngliche Einbettung im Schlamm nicht zutreffend sei. Sollte nämlich wirklich ein Teil der Orthocerenschale schon bei Lebzeiten im Schlamm gesteckt haben, so würde die Schwere des Kalkes durch die Luftkammern doch grösstenteils ausgeglichen gewesen sein. Die Beanspruchung der Spitze durch verticale Belastung sei also eine minimale gewesen und die conische Gestaltung hätte sehr wohl auch diesen geringen Rest von Druck so verteilen können, dass die letzte Spitze völlig unbelastet blieb. Die stärkste Beanspruchung war vielmehr durch die annähernd horizontal verlaufenden Bewegungen des Meereswassers bedingt; sie betraf mithin einerseits die Biegefestigkeit, andererseits die Steifigkeit für die Grenzfläche zwischen dem freien und dem eingebetteten Teile des am Meeresboden haftenden Tieres. Diese allein erheblich beanspruchte Grenzfläche bot aber bei den Orthoceren, falls diese wirklich festsassen, geometrisch wie mechanisch alle erforderlichen Bedingungen.

Herr WEISSERMEL will die Sculptur der Orthocerenschale als ein Argument gegen die wasserdurchschneidende Kraft der Schale nicht unbedingt gelten lassen, da die reibungerzeugende und hemmende Wirkung derselben aufgehoben sein kann, indem das Tier beim Schwimmen einen Teil seiner Arme umfassend an die Schale anlegte, ähnlich wie es die lebende *Argonauta* tut. Er fasse die gekammerte Cephalopodenschale, also auch die der Orthoceren, auf als ein Analogon der Schwimmblase der Fische, als ein Mittel zur Erleichterung des schweren Körpers, um die für active Räuber notwendige energische Bewegung im Wasser zu

ermöglichen oder zu erleichtern. Wenn ein Organismus sich in einem leichteren Medium (sei es Luft, sei es Wasser) bewegen will, so hat er dazu zwei Mittel, Verminderung des eigenen Gewichtes durch Aufnahme von Luft (Pneumaticität der Knochen bei Wirbeltieren, Schwimmblase der Fische, gekammerte Schale der Cephalopoden) oder Erwerbung einer bedeutenden Propulsivkraft, die den Unterschied des specifischen Gewichtes auszugleichen vermag, wie ja auch der Luftschiffer zur Erreichung seines Zweckes entweder passiv durch einen Ballon oder activ durch einen Motor gelangen kann. Beide Mittel werden meist neben einander angewandt (Vögel, Fische); das letztere, die Erhöhung der activen Energie, ist aber bei weitem leistungsfähiger; dasselbe hat daher auch bei den Cephalopoden im Concurrrenzkampfe gesiegt: die mit bedeutendem activem Schwimmvermögen ausgerüsteten Stämme haben die mit gekammerter Schale bis auf geringe Reste aus den Meeren der Erde verdrängt. Befremdlich könnte bei dieser Auffassung der Cephalopodenschale erscheinen, dass die zum Wasserdurchschneiden sicher mehr geeigneten, gestreckten Schalen im allgemeinen zurücktreten gegen die eingerollten, die den Widerstand des Wassers im allgemeinen erhöhen; es mag dies in der günstigeren Gewichtsverteilung und Schwerpunktslage des eingerollten Gehäuses seinen Grund haben.

Herr JAEKEL betont dagegen, dass die Orthocerenschale, als Luftballon gedacht, viel zu schwer gepanzert wäre und in ihrer gestreckten Form und Zuspitzung bei pelagischer Lebensweise auf ein schnelles Durchstossen des Wassers schliessen liesse. Nur dagegen spräche die häufig bei ihnen auftretende Quersculptur, die sich aus diesem Grunde nicht mit der von *Argonauta* vergleichen liesse. Als hydrostatischer Apparat würde die Kammerchale der Orthoceren auch in dem Falle functionieren, wenn dieselbe ihren Besitzern die aufrechte Stellung erleichterte.

Herr BLANCKENHORN bemerkt zu These 9: Die Annahme einer horizontalen Lage des Belemnitenkörpers bei deren Bewegung erscheint allerdings aus mechanischen Gründen absurd und wird auch wohl von Niemandem ernstlich aufrecht erhalten werden, nicht so die einer senkrechten Lage des frei schwebenden, langsam auf und nieder tauchenden Tieres. So bewegen sich auch die Pteropoden *Styliola* und *Balantium* mit ihren spitzconischen oder schwertförmigen Gehäusen, die Spitze nach unten gerichtet, mit Hilfe von Bewegungsorganen, die am oberen Ende herausragen, und ohne Seiten- oder Schwanzflossen.

War das Rostrum wie ein Anker im Schlamme eingesenkt, so wurde sein Wachstum an der Aussenseite behindert. Es konnte

kaum mehr regelmässig durch überall gleichmässige, concentrische Anlagerung sich verdicken. wie solche von einer Mantelhülle leicht, von einer blossen Epidermis nur ungenügend geleistet werden konnte. Die deutlichen Gefässeindrücke und regelmässige Körnelung bei Belemniten, die gleichmässig bis zur Spitze reichen, weisen auf das Vorhandensein einer starken Schicht von Weichteilen, eines Mantels auf der Aussenseite hin, nicht einer blossen Epidermis. Beim Verankern des Tieres im Schlamm hätte dieser Mantel verkümmern müssen.

Herr JAEKEL betont dagegen, dass alle pelagisch lebenden Tiere leichte Schalen haben. Am auffallendsten lässt sich das an den vereinzelt frei schwimmenden Vertretern der sonst schwerfällig gebauten Echinodermen beobachten. *Ophiopterion* unter den Ophiuren. *Pelagothuria* unter den Holothuriern und *Saccocoma* unter den Crinoiden zeigen nicht nur besondere Schwimmapparate, sondern eine so weitgehende Verdünnung des Skeletbaues, dass sie sich sämtlich recht weit von den sessilen Vertretern ihrer Klasse entfernen. Die Schwere der Rostralbildung der Belemniten scheint mir danach unvereinbar mit einer nennenswerten Schwimmbewegung ihrer Träger. Dass das Rostrum bei den jüngsten Belemniten (*Belemnitella*) in den Mantel eingebettet war und dadurch ähnliche Verhältnisse wie bei den Sepien eintraten, ist wohl unlegbar, aber bei den älteren Belemniten sind eben die Spuren solcher Einbettung des Rostrums nicht beobachtet. Ein absolut appositionelles Wachstum giebt es wohl in organischen Geweben überhaupt nicht. Es findet immer eine gewisse Durchdringung auch der festesten Hartgebilde mit organischen Nähr- und Bausubstanzen von innen aus statt. Das war sicher auch bei dem Belemnitenrostrum der Fall. Für das heerdenweise Auftreten ist charakteristisch, dass Individuen derselben Art massenhaft neben einander vorkommen. Die Anhäufung von Ammoniten verschiedener Form kann dem nicht ohne weiteres gleichgestellt werden. Ein herdenweises Vorkommen fossiler Reste in Sedimenten deutet meines Erachtens immer darauf, dass die betreffenden Formen am Orte ihrer Einbettung stationäre Bodenbewohner waren.

Nach einem Dank des Vortragenden für die rege Beteiligung an der Discussion wurde dieselbe damit geschlossen.

---