

# Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie

in Verbindung mit dem  
**Neuen Jahrbuch für Mineralogie,  
Geologie und Paläontologie**

---

Herausgegeben von

**R. Brauns, A. Bergeat, E. Hennig, J. F. Pompeckj**  
in Bonn            in Kiel            in Tübingen            in Berlin

---

**Jahrgang 1921**

Mit zahlreichen Figuren im Text



STUTTGART 1921

E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung  
(Erwin Nägele)

des Mali Dajtit sind daher in ihrer heutigen Gestalt im wesentlichen Erosionsgebilde<sup>1</sup>.

Dennoch ist das Verhältnis des gefalteten Jungtertiärs Nieder-albaniens zu der Kreide-Eocän-Antiklinale von Kruja nicht das einer einfachen Anlagerung, sondern wir stehen hier tatsächlich, wenn es auch nicht zur Ausbildung senkrechter Bewegungsflächen gekommen ist, an einer fundamentalen tektonischen Linie, was uns erst die volle Berechtigung zu einer reinlichen, auch tektonischen Scheidung Nieder- und Inneralbiens verschafft.

(Schluß folgt.)

## Über die Schale von *Spirula* und ihren Verwandten.

Von H. Prell in Tübingen.

Mit 5 Textfiguren.

Unter der Fülle der rezenten dibranchiaten Cephalopoden ist *Spirula* nach unseren bisherigen Kenntnissen die einzige Gattung, welche gleich dem tetrabranchiaten *Nautilus* noch eine deutlich gekammerte Kalkschale mit schlankem Siphon besitzt, und so direkte Beziehungen zu fossilen Formen bietet.

In ihrem Bau ist die Schale von *Spirula* derjenigen von *Nautilus* nicht unähnlich. Wie diese ist sie spiralig eingerollt und läßt in ihrem Innern eine große Zahl apikalwärts gewölbter, von einem Siphon durchbohrter Septen erkennen. Abweichend vom *Nautilus*-Gehäuse ist die *Spirula*-Schale dadurch, daß ihre Windungen sich nicht berühren, ihre Windungsspirale also offen bleibt, ferner dadurch, daß der Siphon ausgesprochen intern, auf den Weichkörper bezogen somit branchial, liegt, daß die kugelförmige Embryonal-schale erhalten bleibt und daß eine eigentliche Wohnkammer fehlt. Der wichtigste Unterschied ist aber derjenige, daß die *Spirula*-Schale im Gegensatz zum *Nautilus*-Gehäuse eine innere Schale ist, welche bauchwärts oder entobrachial eingerollt ist.

Trotz der aus dem häufigen Vorkommen der Schale zu erschließenden weiten Verbreitung von *Spirula* gehören auch nur einigermaßen gut erhaltene vollständige Individuen von *Spirula* zu den größten Seltenheiten. Immerhin ist es jedoch schon seit langer Zeit (Roissy 1805) bekannt, daß die Schale von *Spirula* nicht, wie bei *Nautilus*, frei liegt, sondern daß der Weichkörper des Posthörnchens seine Schale umwächst. Da man aber stets nur stark

<sup>1</sup> Die Brandung eines pliocänen Meeresstadiums hat hierbei einen wesentlichen Anteil. Näheres über die morphologische Entwicklung der „Wand von Kruja“ in meinen „Morphogenetischen Studien aus Albanien“. Zeitschr. Ges. f. Erdk. Berlin 1920. 3./4. H.

beschädigte Stücke, erwiesenermaßen oder wahrscheinlich erst nach mehr oder weniger weit fortgeschrittener Verdauung von Tiefseeraubfischen wieder angespieen, zur Untersuchung erhielt, so ist es leicht verständlich, daß man das streckenweise Bloßliegen der Schale bei solchen Stücken zunächst für ursprünglich hielt und nach dem Grade desselben sogar verschiedene Arten zu unterscheiden suchte (LÖNNBERG 1906). Erst die neueste Zeit lehrte auch unversehrte erwachsene Individuen von *Spirula* kennen (CHUN 1910, 1914), und dabei stellte sich heraus, daß die Schale normalerweise vollkommen vom Weichkörper umgeben ist, und daß ein Freiliegen stets auf Beschädigungen zurückzuführen ist, insbesondere an zwei nach ihrer Form als „Ovale“ bezeichneten Bezirken, deren einer dorsal, der andere ventral nahe dem Hinterende des Tieres gelegen ist. Zugleich ergab sich, daß wahrscheinlich alle bekannten Individuen mit erhaltenem Weichkörper der gleichen Art, *Spirula prototypus* PÉRON angehören.

Auch über die Entwicklungsgeschichte von *Spirula* haben die letzten Jahre einige Aufschlüsse gegeben. Zwar ist embryologisches Material bislang noch nicht zu erreichen gewesen, und über die jüngsten Stadien der Schalenentwicklung sind wir demnach noch auf Vermutungen angewiesen. Aber es konnten doch schon recht junge postembryonale Stadien erbeutet werden, von denen das jüngste Individuum nur 5 mm maß, und die ebenfalls sämtlich eine vollkommen vom Mantel bedeckte Schale besitzen (JOURBIN 1910, CHUN 1913). An der Hand dieser Larven von *Spirula* ließ sich ermitteln, daß sie eine Art von Metamorphose durchlaufen müssen, ehe sie das Aussehen der erwachsenen *Spirula* erreichen. Während die jungen Individuen nämlich an ihrem Hinterende gleichmäßig zugerundet sind, und dort nur eine dünne Mantelduplikatur über der Schale besitzen, zeichnen sich die erwachsenen Stücke durch ein als Terminalpapille bezeichnetes vielumstrittenes und in seiner Funktion lange Zeit unerklärlich gebliebenes Organ aus, welches am aboralen Pole auf der Schale aufsitzt. Abgesehen davon bestehen zwischen jungen und alten Tieren noch insofern Unterschiede, als einerseits bei den Jungen noch die Flossen mit ihrer Basis in der üblichen Weise in einer etwa frontal gelegenen Ebene ansetzen, während bei den Erwachsenen eine Rotation eingetreten ist und die Flossen in eine nahezu transversal gerichtete Ebene verschoben sind. Andererseits besitzen die Jungen noch nicht die großen, stark vortretenden Teleskopaugen der Erwachsenen, sondern nicht besonders spezialisierte Augen von winziger Größe.

Diese Umwandlung der äußeren Körperform, so geringfügig sie an sich auch sein mag, ist vielleicht geeignet, auf die Genese der Schalen einiger fossiler Formen etwas Licht zu werfen. Aus diesem Grunde soll der Versuch gemacht werden, auf dem Wege über *Spirula* zu einem Verständnis für den Aufbau und die Homo-

logieverhältnisse der Schalen verschiedener Belemnoidenformen zu gelangen, und gleichzeitig Hinweise über die Abstammung von *Spirula* zu gewinnen.

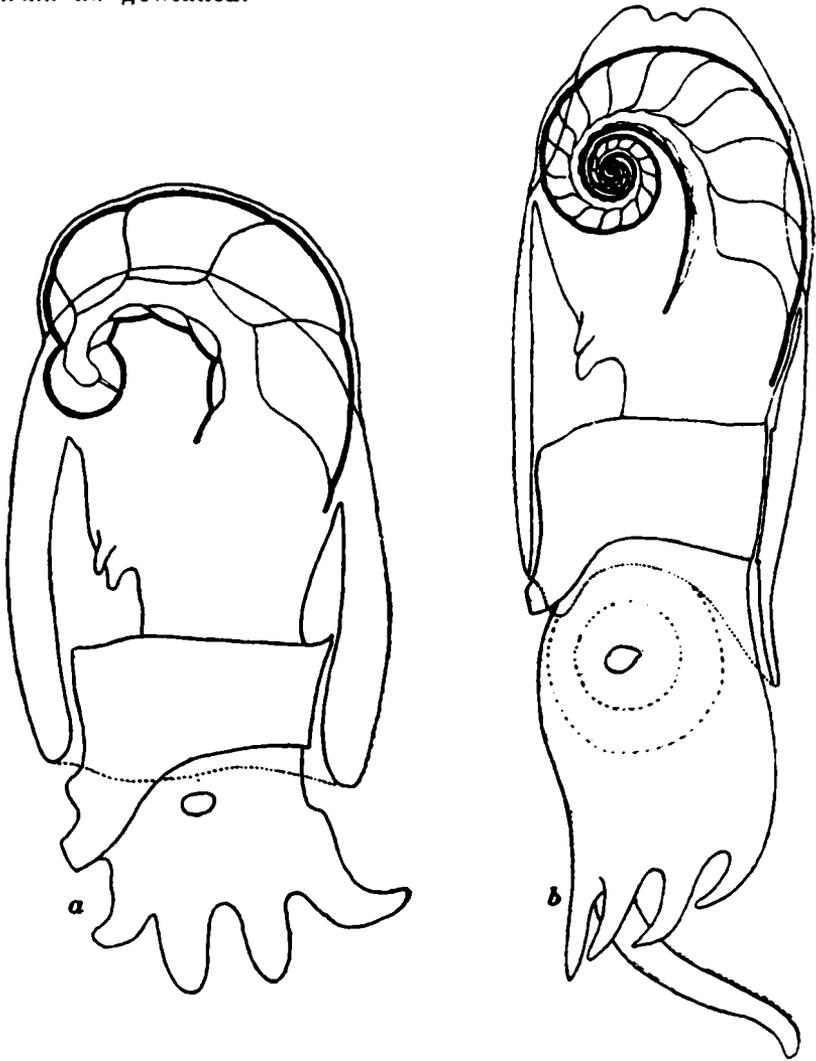


Fig. 1. Sagittalschnitte von *Spirula prototypus* PÉR.

Links: Larve mit 5 Luftkammern außer Embryonalkammer und Wohnkammer (kombiniert und ergänzt nach CHUN).

Rechts: Erwachsenes ♀ mit 29 Luftkammern (nach CHUN).

Ehe darauf genauer eingegangen werden kann, ist noch eines Vorganges zu gedenken, der weit verbreitet bei den Cephalopoden vorkommt. Es ist dies die Neigung, dann, wenn irgendwelche Körperteile auf der primären Schale, welche von dem schalenbildenden Epithel des den Eingeweidessack umhüllenden Mantels erzeugt wird, dauernd aufliegen, mit diesen Organen ebenfalls

Schalensubstanz abzuschneiden und auf der eigentlichen Schale als eine Art von Überzug abzulagern. Etwas Derartiges findet statt, wenn die Schale durch die Bildung eines Schalensackes in die Tiefe verlagert und so zur Binnenschale umgewandelt wird. Bei den Cephalopoden mit einer Innenschale kommt es sehr häufig vor, daß das ursprünglich nicht schalenbildende Epithel der die Schalentaschendecke bildenden Mantelfalte sekundär auf die zuerst entstehende eigentliche, von dem Taschenboden gebildete Schale neue Schalensubstanz abgelagert. Man kann somit bei vielen Cephalopodenschalen unterscheiden zwischen einer primären oder Hauptschale (Concha), welche dem Eingeweidessack direkt aufliegt und durch Apposition von der zentralen Seite wächst, und einer sekundären oder Deckschale (Epiconchium), welche die Hauptschale überdeckt und durch Apposition von der peripheren Seite wächst. Es empfiehlt sich, diese beiden indifferenten Bezeichnungen überall systematisch durchzuführen, wo allgemeine morphologische Vergleiche angestellt werden sollen. Auf diese Weise lassen sich Mißverständnisse vermeiden, die vielleicht dadurch veranlaßt werden könnten, daß die anderen Bezeichnungen für diese Schalteile von den einzelnen Autoren in verschiedenem Sinn verwandt werden.

Die gegenseitigen Beziehungen von Hauptschale und Deckschale zueinander sind es nun, welche im Laufe der Phylogenese von *Spirula* bestimmenden Einfluß auf die Formbildung gehabt haben dürften. Sie sind es also auch, denen ein besonderes Interesse zuzuwenden ist, wenn man sich Aufschluß über *Spirula* und ihre Ahnen verschaffen will.

Um sich vom Schalenbau von *Spirula* und ihren Verwandten ein Bild machen zu können, ist es erforderlich, auf die Ontogenese der Schale zurückzugreifen. Viel ist in dieser Beziehung noch nicht bekannt. Durch die Auffindung junger Stadien von *Spirula* ist man wohl in den Besitz unreifer Schalen derselben mit nur wenigen Luftkammern gelangt, aber selbst die kleinste dieser Schalen besitzt schon außer der Anfangskammer weitere 4 Luftkammern (NAEF 1913, CHUN 1914). Jüngere Larven, bei denen es überhaupt noch nicht zur Luftkammerbildung gekommen ist, kennen wir noch gar nicht. Der Vergleich der erwachsenen Individuen von *Spirula*, einerseits miteinander, andererseits mit den bei anderen Cephalopoden herrschenden Verhältnissen hat nun schon längst die Veranlassung zu dem Versuche gegeben, den mutmaßlichen Lauf der nachembryonalen Entwicklung von *Spirula* zu rekonstruieren (HUXLEY & PELSENER, 1895). Durch die nachträgliche Auffindung von besser erhaltenen erwachsenen und vor allem von jungen Stücken hat sich inzwischen erweisen lassen, daß diese hypothetische Entwicklungsreihe einiger Änderungen bedarf. Insbesondere ist in Betracht zu ziehen, daß die Schale schon sehr früh in ihrer ganzen Ausdehnung zur Binnenschale wird, und ferner,

daß die Ausbildung der Terminalpapille erst später zustande kommt, als man anfänglich vermutete. Unter Berücksichtigung dieser Punkte gelangt man zu folgenden Vorstellungen über die Schalenentwicklung von *Spirula*.

Das jüngste in Betracht kommende Larvenstadium<sup>1</sup> besaß nur die Anfangskammer als Schale. Ob diese bereits vom Mantel ganz überwachsen war, muß dahingestellt bleiben. Die überhalbkugelige Gestalt der Anfangskammer scheint eher dagegen zu sprechen, denn es ist kaum vorzustellen, daß eine Schale, die in einem bald geschlossenen oder gar frühzeitig abgeschnürten Schalensacke gebildet wird, den ganzen Organismus so von allen Seiten noch

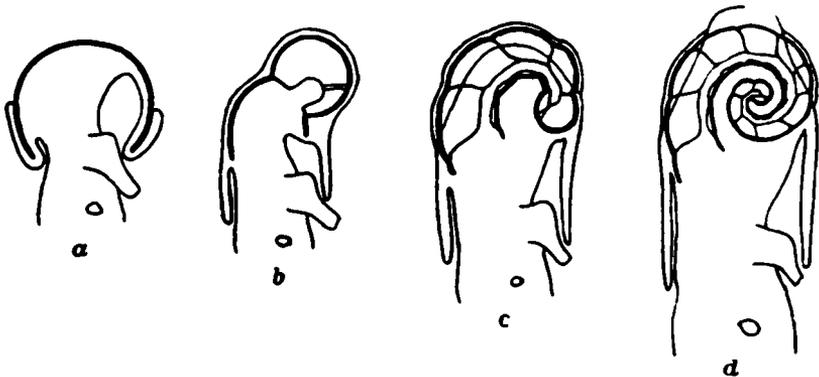


Fig. 2. Rekonstruktion der Ontogenese von *Spirula*.

- a) Embryonalschale erst teilweise umwachsen.
- b) Erste Wohnkammer angelegt, Hauptschale ganz umwachsen.
- c) Vier Luftkammern gebildet, Schale noch gleichmäßig dünn überkleidet.
- d) Elf Luftkammern gebildet, Schale von einem Wulst umgriffen, der die Terminalpapille trägt.

umschließen sollte. Einen viel wahrscheinlicheren Eindruck macht die Vorstellung, daß die Anfangskammer als Außenschale angelegt und erst nachträglich vom Mantel allseitig umwachsen wird. Diese Umwachsung dürfte beendet sein, wenn die *Spirula* an die Bildung der ersten Luftkammer herantritt, so daß von da an die Schale als echte Innenschale anzusehen ist. Durch die Ausbildung einer Wohnkammer am Mündungsrande der Anfangskammer, und weiterhin durch das Abschnüren der Luftkammern im Hintergrunde der Wohnkammer beim fortschreitenden Wachsen des Tieres entsteht

<sup>1</sup> Über den Zeitpunkt, an welchem das Ausschlüpfen der jungen Larve aus dem Ei erfolgt, ist noch nichts bekannt: es muß daher bis auf weiteres unentschieden bleiben, von welcher der hier angenommenen Stufen der Schalenbildung an die Larve bereits als freilebend anzusehen ist — ob schon zu Zeiten, wenn das Protoconch noch freiliegt, oder, wie das bei *Sepia* der Fall ist, erst dann, wenn schon die Bildung von Luftkammern begonnen hat.

nun zunächst eine kurze, hornartig gebogene Schale, welche in ihrer Manteltasche gleichsam von außen auf dem Eingeweidesack reitet, nur eine seichte Furche in ihn eindrückend. Wächst nun die Schale weiter und nimmt allmählich spiralige Gestalt an, so preßt sich von der Ventralseite her der Anfangspol der Schale allmählich wieder in den Eingeweidesack hinein. Dieser wird dadurch tief gefurcht und schließlich, wenn die Spirale größer geworden ist, durch sie wie durch ein dickes Septum geradezu in zwei Taschen zerlegt, von denen die rechte vorwiegend den Geschlechtsapparat, die linke vorwiegend den Darmtraktus aufnimmt. Gleichzeitig damit erfährt auch der Mantel eine Veränderung, indem sich zwischen das äußere Blatt und den Schalensack beiderseits eine Verdickung des mesodermalen Gewebes einschiebt. So entsteht schließlich in der mittleren Frontalebene des Tieres ein um das Hinterende des Tieres herumgreifender Wulst, welcher am aboralen Körperpole die wohl mit Sicherheit nach ihrem histologischen Aufbau als Leuchtorgan (CHUN 1910) zu deutende Terminalpapille trägt. Der Schnittpunkt dieses Wulstes mit der medianen Sagittalebene, äußerlich eben durch die Terminalpapille gekennzeichnet, bedeutet in gleicher Weise morphologisch wie physiologisch den aboralen Pol des Tieres, gleichgültig, ob der ursprünglich aborale Pol der Schale, der durch die Anfangskammer gekennzeichnete Apex, darunter liegen bleibt oder sich allmählich darunter wegschiebt.

Die Neigung zur Abscheidung einer Deckschale ist bei *Spirula* nur gering. So beschränkt sich das ganze Epiconchium auf die Ablagerung einer körneligen Kalkmasse. Diese sekundäre Schicht bleibt überall relativ dünn und muß, da sich die Schale bei ihrem Spiralwachstum gleichsam unter dem das Epiconchium abscheidenden Epithel wegdreht<sup>1</sup>, ehe größere Massen abgelagert werden können, einen ziemlich gleichmäßigen Überzug bilden (LÖNNBERG 1896). Nur auf der Innenseite der Spirale wird die Deckschale oft etwas stärker und erweckt den Eindruck eines Verstärkungsbandes; auch dieses behält aber wegen des Wegdrehens überall etwa die gleiche Dicke. Nur überaus selten ist hier die Kalkabscheidung so stark, daß durch das Verstärkungsband das sezernierende Epithel beiseite gedrängt und sogar völlig geteilt wird, indem besonders bei enggewundenen Spiralen schließlich die aufeinanderfolgenden Windungen des Gehäuses durch eine sagittale Kalklamelle scheibenartig miteinander in Verbindung gebracht werden (BRANCO).

<sup>1</sup> Ganz richtig ist diese Vorstellung nicht, denn es dreht sich eigentlich nicht die Schale unter ihrem Epithel weg, sondern die Schale samt dem auflagernden Schalensackepithel verschiebt sich unter dem Körperabschnitt, der physiologisch allein die Abscheidung einer dicken Deckschalenschicht gestattet oder begünstigt.

Anders liegen die Verhältnisse bei *Spirulirostra*, der einzigen fossilen Cephalopodenform, welche größere Ähnlichkeit mit *Spirula* besitzt. Bei dieser ist die Hauptschale nicht vollkommen spiralg eingerollt, sondern sie bleibt auch beim erwachsenen Tier gemshornartig gestaltet. Außerdem besitzt *Spirulirostra* eine stark entwickelte Deckschale, welche sich am aboralen Körperpole zu einem hohen Spitzkegel, einem Rostrum, erhebt. Das Verständnis für den Bau dieser Schale wird durch den Vergleich mit *Spirula* und durch Anwendung der dort gemachten Erfahrungen wesentlich erleichtert.

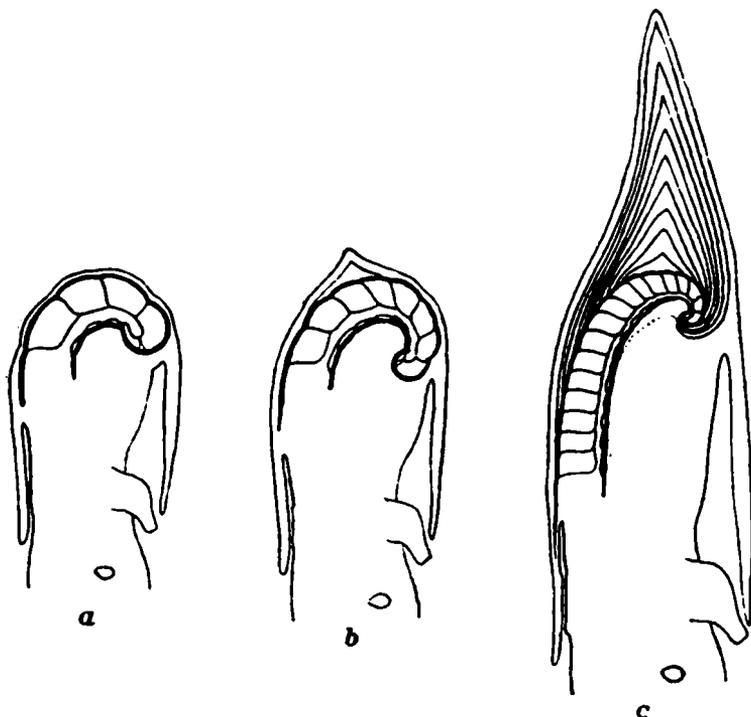


Fig. 3. Rekonstruktion der Ontogenese von *Spirulirostra*.

- a) Drei Luftkammern außer der Embryonalschale und der Wohnkammer gebildet, Schale noch ohne Deckschale.
- b) Sieben Luftkammern gebildet, Beginn der Deckschalenbildung.
- c) Sechzehn Luftkammern gebildet. Deckschale zum Rostrum verlängert.

Auch in diesem Falle sei von einer hypothetischen Ontogenese der Schale ausgegangen. Die erste Larvenform von *Spirulirostra* dürfte derjenigen von *Spirula* geglichen haben, von der sie sich hauptsächlich durch die etwas abweichende Gestalt der Anfangskammer unterschied. Im Verlaufe des fortschreitenden Wachstumes der Hauptschale krümmte diese sich wie bei *Spirula* ventralwärts ein. Die Abscheidung einer Deckschale erfolgte zunächst nicht oder jedenfalls nicht in nennenswertem Maße. Erst nachdem mindestens 6 Luftkammern abgegliedert waren, vielleicht noch etwas

später, beginnt das parietale Blatt des Schalensackes, etwa über der 4.—6. Luftkammer allmählich einen kleinen Kegel sekundärer Schalensubstanz auf die Hauptschale abzulagern.

Zu diesem Zeitpunkt stellt sich also augenscheinlich eine ziemlich unvermittelt einsetzende Veränderung des Mantels ein. Blickt man zurück auf die Verhältnisse bei *Spirula*, so trat auch dort eine Veränderung des Mantels etwa zu dem gleichen Zeitpunkte auf, nämlich die Ausbildung jenes die Flossen und die Terminalpapille tragenden Wulstes. Wenn auch eine direkte Beziehung zwischen Terminalpapille und Deckschale damit in keiner Weise angedeutet wird, so liegt doch die Vermutung nahe, daß, ähnlich wie bei *Spirula*, so auch bei *Spirulirostra* eine partielle Verdickung des Mantels erfolgt sei. Und durch die dabei ermöglichte stärkere Blutversorgung wurde das parietale Blatt des Schalensackes zur Abscheidung des kräftigeren Epiconchiums befähigt. Bei *Spirula* fand statt dessen die Entwicklung des Leuchtorganes statt, welches einerseits selbst reichliche Ernährung beanspruchte, andererseits durch eine Rostrennbildung darunter geschädigt worden wäre. Leuchtorgan und Rostrum stehen also zueinander in einer an das Verhalten vikariierender Organe erinnernden Korrelation.

Bei einer, ursächlich vielleicht mit der Entwicklung eines terminalen Leuchtorganes in Verbindung stehenden geringen Abscheidung von sekundärer Schalensubstanz kann nun die Schale sich ungehindert weiter krümmen, sich gleichsam unter dem aboralen Körperpole wegschieben und allmählich zur Planspirale einrollen, wie das bei *Spirula* der Fall ist. Eine Schale dagegen, welche erst einmal mit einer kegelförmig vorspringenden Deckschale versehen ist, wird durch diese Erhebung gehindert, sich weiter unter dem aboralen Körperpole fortzuschieben. Diese Hemmung wird um so größer, je mehr durch erneute Abscheidung von sekundärer Schalensubstanz die Deckschale an Höhe zunimmt. Andererseits werden wegen des anfangs geringer, später gar nicht mehr erfolgenden Weiterrückens die neuen Deckschalenschichten immer wieder auf der gleichen Stelle abgelagert werden müssen, bis die Deckschale dort als Rostrum hervorspringt. Da nun das Rostrum einen bestimmten Teil der Schale am aboralen Körperpole gleichsam festhält, kann die Hauptschale ihre anfängliche Krümmungstendenz bei fortschreitendem Wachstum nicht mehr beibehalten. Sie wird dieselbe mehr und mehr einbüßen müssen und zuletzt schließlich gerade weiterwachsen. So gelangt die Hauptschale schließlich zu der gemshornartigen Form, wie sie die Schale von *Spirulirostra* tatsächlich darbietet.

(Schluß folgt.)

## Über die Schale von *Spirula* und ihren Verwandten.

Von H. Prell in Tübingen.

Mit 5 Textfiguren.

(Schluß.)

Das Bestreben, eine Schale einzurollen, pflegt sich dann geltend zu machen, wenn eine gestreckte Schale durch ihre Größe hinderlich zu werden beginnt. Begegnet man also einer spiralig eingerollten Schale, so kann man mit einiger Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß sie von einer ursprünglich geraden abzuleiten ist. Durch die Einrollung der Schale wird der ursprünglich zu lang gestreckte Körper erheblich verkürzt. Die Neigung, durch eine Verkürzung des Körpers sich an besondere Lebensverhältnisse anzupassen<sup>1</sup>, ist nun auch von rezenten Cephalopoden bekannt. Sie pflegt mit einer Reduktion der Flossen parallel zu gehen (ABEL 1916), und tritt daher besonders ausgeprägt einerseits bei planktonisch lebenden Formen (*Cranchia*), andererseits bei benthonisch lebenden (*Scpiola*) auf, bei denen jeweils die aktive Schwimffähigkeit stark herabgesetzt ist. Diese Herabsetzung der Schwimffähigkeit ist aber kein unbedingt mit der Verkürzung des Körpers verknüpft Merkmal. Es können vielmehr derartige verkürzte Formen gerade durch ihre geringere Länge auch eine gewisse Überlegenheit im Schwimmen über die gestreckten Formen erreichen, da sie diesen gegenüber den Vorzug größerer Beweglichkeit besitzen. Während die durch ihre gerade Schale versteiften, mehr oder weniger stabförmigen Arten schwieriger ihre Bewegungsrichtung ändern können, ist es den kürzer gebauten Formen leichter möglich, in beliebiger Richtung auszuweichen. Gerade für räuberisch lebende Tiere kann das eine gewisse Bedeutung gewinnen, und daß eine derartig große Beweglichkeit bei *Spirula* tatsächlich vorliege, ist bereits als Grund dafür angegeben worden, daß es nur so selten gelingt, das lebende Tier zu erbeuten. Wenigstens vermutet CHUN angesichts des massenhaften Vorkommens von *Spirula*-Schalen einerseits und der Seltenheit mit Weichkörper erhaltener Individuen von *Spirula* andererseits, „daß *Spirula* in großen Tiefen ziemlich häufig ist, aber als geschickter Schwimmer sich unseren Netzen entzieht“ (CHUN, 1910, p. 187). Wie dem auch sei, so viel ist jedenfalls sicher, daß die Verkürzung des Körpers eine Reaktion auf biologische Bedingungen ist, und daß das Auftreten von einer Schaleneinrollung dabei nur einen Spezialfall darstellt, der auch in anderen Gruppen gelegentlich vorkommt

<sup>1</sup> Von einer Erörterung der Frage, ob die morphologische Wandlung oder die Änderung der Lebensweise als primär anzusehen ist, darf an dieser Stelle abgesehen werden.

(Nautiliden)<sup>1</sup>. Man geht also nicht fehl, wenn man auch für *Spirulirostra* Ausgangsformen annimmt, bei welchen die Schale noch gerade ist und die Krümmungstendenz noch fehlt oder als orientäre Bildung im Sinne ABEL's gerade erst aufzutreten beginnt.

Diese Überlegungen lassen es wünschenswert erscheinen, nunmehr auch den Rostrenbildungen bei denjenigen Cephalopoden einiges Interesse zu schenken, bei welchen die Hauptschale gerade oder nahezu gerade ist. Es sind also Vertreter jener formenreichen und doch äußerlich scheinbar so einheitlichen Gruppe, welche in der alten Gattung *Belemnites* zusammengefaßt werden, in den Kreis der Betrachtung zu ziehen.

Auch hier sei eine hypothetische Ontogenese der Schale und ihrer Deckschale als Hilfsmittel für das Verständnis beider Bildungen herangezogen. Als Beispiel möge dabei eine beliebige Art vom conirostren Typus (ABEL 1916) dienen.

Den Ausgangspunkt bildet wiederum die jüngste Entwicklungsstufe, bei welcher das Gehäuse nur aus der kugelförmigen Embryonalschale bestand, und für welche etwa das gleiche gelten dürfte, was bei *Spirula* erwähnt wurde. Auch diese Jugendform von *Belemnites* mag noch eine ursprünglich extern liegende Schale besessen haben; jedenfalls liegt aber kein Grund vor gegen die Annahme, daß bei Anlage der ersten Wohnkammer die Schale bereits vollständig zur Binnenschale geworden sei. Durch die Abscheidung einer kragenartig vom Rande der Embryonalschale emporsteigenden Konothek wurde allmählich das Gehäuse erweitert. Und nachdem der Kragen sich zu einem etwas längeren Kegelmantel ausgewachsen hatte, begann die Ausbildung von Septen. Daß der Kegelmantel nicht, wie bei *Spirula*, vorne gleichmäßig abgeschnitten war, sondern dorsal wohl zu einem längeren Proostrakum vorgezogen war, hat für das weitere nur nebensächliches Interesse; einen gewissen Übergang dazu kann man schon bei *Spirulirostra* beobachten, deren Schale ebenfalls in ein allerdings kürzeres Proostrakum ausgezogen zu sein scheint.

Die Abscheidung einer Deckschale fand auch bei *Belemnites*, wie bei *Spirulirostra*, zunächst nicht statt. Erst nachdem die Konothek bereits eine gewisse Länge erreicht hatte, und nachdem vermutlich innerhalb derselben schon eine Anzahl von Kammern gebildet war, begann die Ablagerung sekundärer Schalenschichten. Die Anlage eines solchen Rostrums kann unmöglich noch in die Zeit der Embryonalentwicklung verlegt werden, zumal dann, wenn es nicht nur die Anfangskammer, sondern auch noch den unteren Teil der Konothek umschloß, an welcher es bis zur Höhe mehrerer

<sup>1</sup> Unter den aus verklebten Fremdkörpern gebildeten Gehäusen der Phryganidenlarven und Psychidenraupen kommen ebenfalls neben geraden auch eingerohte Formen vor.

Luftkammern hinaufgriff. Aus diesem Grunde ist es nicht zweckmäßig, hier von einem Embryonalrostrum (ABEL 1916) zu sprechen, sondern es empfiehlt sich, dafür die Bezeichnung Anfangsrostrum zu wählen. Indem sich die weiteren Schichten der Deckschale auf das Anfangsrostrum ablagerten, und außerdem einen jeweils größer werdenden Teil der Konothek mit einhüllten, kam es allmählich zur Ausbildung des schlanken und geraden „Donnerkeiles“<sup>1</sup>.

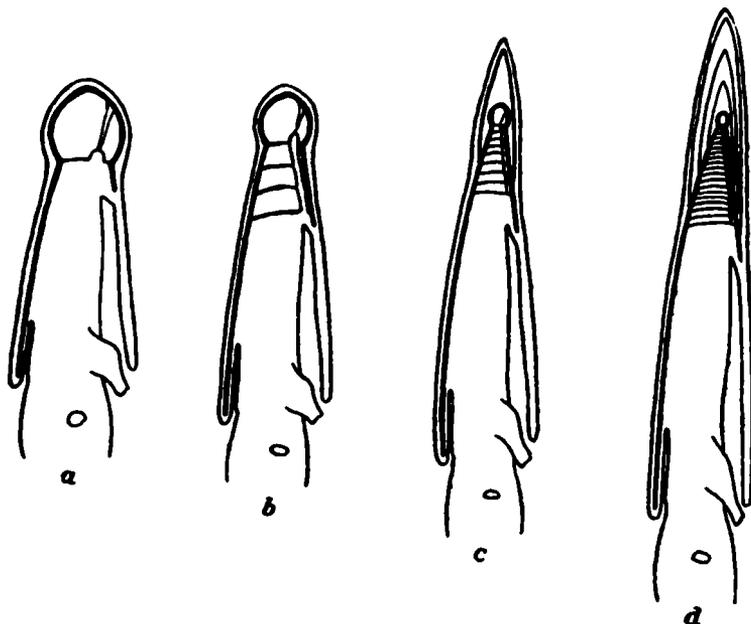


Fig. 4. Rekonstruktion der Ontogenese eines Belemniten.  
(Der Weichkörper ist verhältnismäßig zu klein dargestellt.)

- a) Erste Wohnkammer gebildet.
- b) Drei Luftkammern gebildet, ohne Deckschale.
- c) Acht Luftkammern gebildet, Anfangsrostrum abgesondert.
- d) Achtzehn Luftkammern gebildet, Rostrum entwickelt.

Dies Verhalten entspricht vollkommen demjenigen, welches sich früher bei *Spirulirostra* als wahrscheinlich herausgestellt hatte, und unterscheidet sich davon nur in einer Hinsicht. Die aus physiologischen Gründen stets am aboralen Körperpole abgelagerte

<sup>1</sup> Die Genese des Rostrums durch Auflagerung neuer Schalensubstanz macht es selbstverständlich, daß es während seines Wachstums stets im Schalensack des Mantels gelegen sein muß. Das Vorkommen von Rostren, welche nach Art etwa eines Pfluges dem Belemniten zum Graben dienten, erscheint biologisch kaum verständlich, da die zarte Mantelduplikatur dabei Not gelitten hätte; ein Fehlen der Mantelduplikatur dagegen und gar ein Abschleifen des Rostrums im Gebrauche (ABEL) dürfte völlig ausgeschlossen sein.

Deckschale umhüllt bei *Belemnites* die Anfangskammer des nahezu geraden Phragmokones, während sie bei *Spirulirostra* wegen der schon vor Beginn der Rostrenbildung erfolgten Abbiegung des Phragmokones diesem nicht apikal, sondern seitlich aufliegt. Es ist der Versuch gemacht worden, aus dieser verschiedenen Lage der Deckschalen einen tiefgreifenden, morphologischen Unterschied beider Deckschalen zu erschließen. „Auf keinen Fall können die Rostren der Belemniten einerseits und von *Spirulirostra* andererseits morphologische Äquivalente darstellen, da sie an ganz verschiedenen Stellen des Phragmokones ihren Ursprung nehmen. Hingegen dürfen wir sie z. T. wohl als physiologische Äquivalente betrachten, d. h. sie funktionieren gleichsinnig, sind aber keine homologen, sondern konvergente Bildungen. Mit dieser Feststellung ist es unmöglich geworden, die Gattung *Spirulirostra* von den Belemniten abzuleiten“ (ABEL p. 158). Diese These kann weiterhin kaum mehr aufrecht erhalten werden, denn das seitliche Ansetzen des Rostrums ist nicht der Ausdruck einer prinzipiellen morphologischen Verschiedenheit, sondern nur die Folge weniger bedeutungsvoller Verhältnisse. Dahin gehört einerseits die beträchtliche Krümmungstendenz von *Spirulirostra*, die den Apex der Schale aus der Längsachse des Tieres zunächst herauschob, und andererseits das gegenüber den Belemniten erheblich größere Längenwachstum der Schale, welches weiterhin die Anfangskammer ganz aus dem Bereich des Anfangsrostrums entfernt.

Als vermittelnde Typen zwischen den Belemniten mit ziemlich geraden Phragmokon und *Spirulirostra* mit ihrem gemshornartigen Phragmokon können noch die Belemniten mit schwach gebogenen Phragmokon dienen. Bei den geraden Belemniten lagern sich die einzelnen Schichten der Deckschale konzentrisch übereinander ab, so daß die Achsen der aufeinanderfolgenden Kegelmäntel zusammenfallen und ihre Spitzen im medianen Sagittalschnitte eine nahezu gerade Apikallinie bilden. Nun ist es aus bewegungsphysiologischen Gründen nötig, daß die Spitze des Rostrums jeweils möglichst in der Körperachse gelegen ist. Diese Bedingung ist bei den Formen mit geradem Phragmokon ganz von selber erfüllt. Bei Formen mit gebogenen Phragmokon würde aber, wenn die Deckschale ebenfalls konzentrisch abgelagert würde, die Spitze des Rostrums aus der Körperachse herausgedrängt werden. Um das zu vermeiden, müssen in dem Maße, wie sich die Anfangskammer aus der Körperachse in der einen Richtung herauschiebt, die Spitzen der nachfolgenden Deckschalenschichten in entgegengesetztem Sinne aus ihrer ursprünglichen Richtung heraustreten. Bei *Spirulirostra* fiel das trotz des anfänglich stark gebogenen Phragmokones nicht so auf, weil das Anfangsrostrum den Phragmokon apikal nicht ganz umhüllt, sondern ihm nur seitlich aufsitzt, ohne zunächst die Anfangskammer mit einzuschließen. Nichtsdestoweniger ist die dorsal-

wärtige Krümmung der Apikallinie unverkennbar (D'ORBIGNY 1855). Wesentlich deutlicher kommt dieses Verhalten bei den Belemniten mit gebogenem Phragmokon zum Ausdruck, bei welchen die Achse der Hauptschale sich ventralwärts einkrümmt, während die Achse der Deckschale dorsalwärts zurückweicht. Der Hauptunterschied zwischen einem derartigen Belemniten, etwa aus der Verwandtschaft des *B. Zieteni* WERN., und einer *Spirulirostra* ist nur der, daß bei der Spirulirostrenschale mit ihrem schlanken und rascher in die

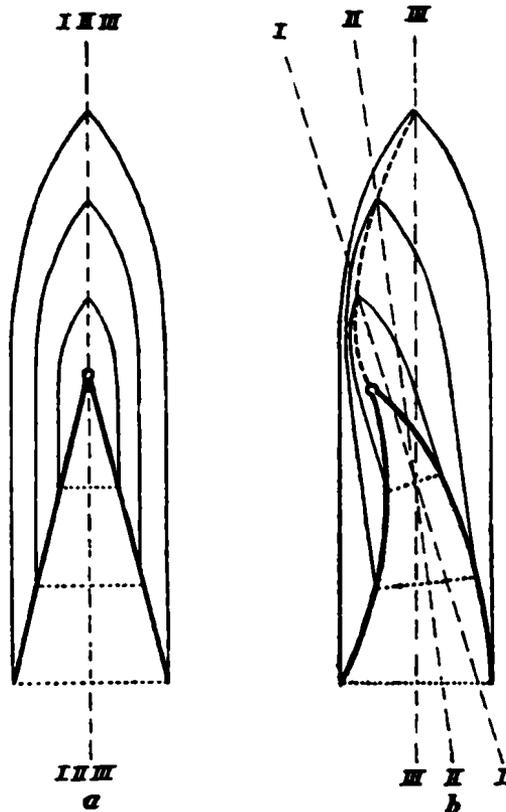


Fig. 5. Schema der Ontogenese von Belemnitenrostron.

- a) Schema eines symmetrischen Rostrums mit geradem Phragmokon.  
 b) Schema eines asymmetrischen Rostrums mit gebogenem Phragmokon.  
 I, II, III Körperachse bei drei verschiedenen Stadien der Rostrentwicklung.

Länge wachsenden Phragmokone durch die Krümmung von Phragmokon und Rostrum eine bei seitlicher Ansicht auch äußerlich unverkennbare Asymmetrie zustande kommt. Bei dem Belemniten dagegen mit seinem im Verhältnis zu Dickenzunahme schwächeren Längenwachstum des Phragmokones wird durch die umhüllende Deckschale diese Asymmetrie verborgen. Erst durch die Bloßlegung des Innern läßt sich nachweisen, daß die äußere Symmetrie keineswegs das Abbild einer direkten, symmetrischen Genese ist.

sondern nur die Frucht der ausgleichenden Wirkung zweier sich entgegengesetzter Abweichungen von derselben.

Daß die Verschiedenheit im Bau der Hauptschale, die bei *Spirula* und *Spirulirostra* ausgesprochen schlank, langkegelförmig und hochkammerig, bei den Belemniten dick, kurzkegelförmig und niedrigkammerig ist, mit der Lage des Weichkörpers im Verhältnis zur Schale zusammenhängt, unterliegt wohl keinem Zweifel. Und vielleicht ist das Vorkommen eines Schalenschlitzes bei manchen Belemnoideen ein Anzeichen dafür, daß schon hier das ventrale Herunterrücken des Eingeweidetasches und damit seine Verschiebung aus der Wohnkammer heraus angebahnt ist.

So hat der Vergleich verschiedener rezenter und fossiler Cephalopoden mit gekammerten Innenschalen nach dem Gesagten deutlich eine Stufenfolge in der Ausbildung von Haupt- und Deckschale erkennen lassen, welche es gestattet, den Schalenaufbau bei den betreffenden Arten aufeinander zurückzuführen. Und zwar sind es stets fortschrittliche Charaktere, Körperverkürzung und Schaleneinrollung, sowie Ersatz des Rostrums durch ein Leuchtorgan, gewesen, durch welche sich die geologisch jüngeren Formen von den älteren unterschieden. Danach ist es also möglich, die von ABEL aufgestellte Theorie von der grundsätzlichen Verschiedenheit zwischen *Spirula*, *Spirulirostra* und den Belemniten wieder zu verlassen und zu der alten Anschauung, welche einen Zusammenhang dieser Cephalopodentypen annahm, zurückzukehren.

Trotz dieser Anknüpfung an die älteren und nahezu allgemein üblichen Ansichten entfernt sich die vorliegende Fassung der Ableitung von *Spirula* dadurch von denselben, daß sie *Spirula* nicht als einen gleichsam degenerierten Nachkommen der Belemniten betrachtet. Eine derartige Bewertung hat schon wiederholt zu Bedenken Anlaß gegeben. „Es erscheint zweifelhaft, ob *Spirula* einen Ausläufer des Belemnitenstammes darstellt, mit dem sie durch Formen wie *Spirulirostra* verbunden wäre. Die Lage des Siphos sowie die Orientierung der Schale zum Körper scheint dafür zu sprechen. Die Beschaffenheit der Schale mit ihrer wohl erhaltenen Kammerung und dem Siphos macht es jedoch nicht sehr wahrscheinlich, daß sie einen Rückbildungsprozeß durchmachte, welcher zum gänzlichen Verlust des Rostrums führte.“ Diese Überlegung führte zu dem Schlusse, man müsse „jedenfalls daran denken, ob nicht *Spirula* sich bereits vor dem Erwerb eines Rostrums vom Dekapodenstamm abgetrennt haben könne“ (KORSCHULT und HEIDER 1893, p. 1140). Schaltet man den Begriff der Rückbildung im Gegensatz dazu aus und sieht in *Spirula* vielmehr einen an nekto-pelagisches Leben in der Tiefsee angepaßten hochspezialisierten Typus, so fallen diese Bedenken von selbst weg, und man kann wieder die Verknüpfung von *Spirula* mit dem Stamme der Belemnoideen ins Auge fassen.

Dabei bedarf es kaum einer besonderen Betonung, daß die als Beispiele herangezogenen Arten nicht als Angehörige eines einheitlichen Phylums angesehen werden sollen, wie denn eine phyletische Spekulation in keiner Weise beabsichtigt ist. Es sollte vielmehr ausschließlich der Versuch gemacht werden, aus dem morphologischen Verhalten einer rezenten Form, wie *Spirula*, fossile Formen, wie *Spirulirostra* und gewisse Belemniten, zu verstehen. Zugleich mußte aber der Versuch gemacht werden, für die Zwischenstufen, welche bei der morphologischen Ableitung der Extreme gefordert werden müssen, Beispiele unter dem tatsächlich bekannten Materiale zu finden, ganz gleichgültig ob dieselben der gleichen Stammesreihe oder verschiedenen Reihen angehören. So stellt die Reihe nur eine Folge von Stufenmerkmalen dar, welche zwanglos voneinander abgeleitet werden können, ohne daß ihnen unmittelbar phyletische Bedeutung beizumessen wäre. Wohl spricht eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, daß zwischen den beiden letzten Gliedern der Kette, zwischen *Spirula* und *Spirulirostra*, nähere Beziehungen bestehen. Welches aber unter der Fülle der Belemniten die wirklichen Ahnen dieser beiden Arten gewesen sein konnten, dürfte gegenwärtig noch nicht zu erschließen sein, und die Schwierigkeiten, welche sich in der Richtung schon allein in bezug auf die Dimensionen der Luftkammern und hinsichtlich der Bewaffnung der Arme<sup>1</sup> erheben, sollen keineswegs verkannt werden. Wichtig erscheint nur der Hinweis darauf, daß dann, wenn sich tatsächlich genetische Zusammenhänge zwischen *Spirula* und den Belemniten ermitteln lassen, die Belemniten nicht mehr als eine Sondergruppe angesehen werden dürfen, sondern sie sich, wie *Spirula*, unter den dekapoden Dibranchiaten einfügen.

#### Zitierte Literatur.

- ABEL, O.: Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. Jena 1916.  
 BRANCO, W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Theil II. Palaeontogr. Bd. 27 (III. F. Bd. 3). 1880/81. p. 12—81.

<sup>1</sup> Die in neuerer Zeit von ABEL (1916) angenommene Verschiedenheit in der Armzahl zwischen *Spirula* mit 10 und den Belemniten mit 6 Armen, die naturgemäß sehr hoch zu bewerten wäre, möge zunächst außer Berücksichtigung bleiben, da die hierfür bestimmende Auslegung der rein sachlichen Angaben von CRICK (1907) noch keineswegs über jeden Zweifel hinsichtlich ihrer Richtigkeit erhaben zu sein scheint. Einen Beweis dafür, daß die „six uncinated arms“, von denen CRICK spricht, den gesamten Armkranz ausmachen, und daß nicht, wie bei manchen rezenten Cephalopoden, neben bewehrten auch unbewehrte Arme vorkommen, hat ABEL jedenfalls noch nicht erbracht. So erscheint das Vorhandensein von Beziehungen der Belemniten zu der 10-armigen *Belemnoteuthis* einerseits und zu den rezenten Dekapoden andererseits keineswegs ausgeschlossen.

- CHON, C.: *Spirula australis* LAM. Ber. Verh. kgl. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Klasse. Bd. 62. 1910. p. 171—188.
- Cephalopoda. Rep. Scient. Research. „Michael Sars“ North Atlant. Deep Sea Exped. Zoology. Vol. 3. p. 1. 1914.
- Die Cephalopoden. II. Teil: Myopsida, Octopoda. Wissensch. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. auf d. Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. Bd. XVIII, 2. 1915. p. 413—476.
- HUXLEY, THOS. H. and P. PELSENER: Report on the Specimen of the Genus *Spirula* collected by H. M. S. Challenger. Rep. on the Sci. Res. of the Voy. of H. M. S. Challenger etc. A Summary of the scientific results. Appendix (Zoology. Pt. 83) 1895. p. 1—32.
- JOUBIN, L.: Sur une jeune Spirule. Compt. Rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sci. T. 150. Paris. 1910. p. 414—415.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. 3. Heft. Jena 1893.
- LÖNNBERG, E.: Notes on *Spirula reticulata* OWEN and its phylogeny. Zoologiska Studier, Festskrift WILH. LILLJEBORG tillegnad. Upsala, 1896. p. 99—119.
- NAEF, A.: Cephalopoda. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. II. 1912. p. 245—264.
- Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 2. Teil. Anhang: Zur Anatomie und Entwicklung von *Spirula australis* LAM. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. III. 1913. p. 454—462.
- D'ORBIGNY, A.: Mollusques vivants et fossiles. 2<sup>o</sup>. La monographie complète des Céphalopodes acétabulifères. Paris 1855.
- ROISSY, F. de: Histoire Naturelle générale et particulière des Mollusques, animaux sans vertèbres et à sang blanc. Ouvrage faisant suite aux Oeuvres de Leclerc de Buffon etc. T. 5<sup>e</sup>, Paris au XIII (1805). p. 9—15.

## Besprechungen.

**E. Geinitz:** Das Diluvium Deutschlands. 206 p. Gr. 8<sup>o</sup>. Mit 3 Taf. Stuttgart, Schweizerbart. 1920.

Verf. bezeichnet das der Universität Rostock zu ihrer 500jährigen Jubelfeier gewidmete Buch teils als eine neue Auflage seines „Quartärs“ (in FRECH's Lethaea) und seiner „Eiszeit“, teils als Ergänzung zu WAHNSCHAFFE's „Ursachen der Oberflächengestaltung des norddeutschen Flachlandes“. Es bietet eine solche Ergänzung in der Tat nach zwei Richtungen, einmal in der Verarbeitung der Literatur der letzten 12 Jahre, aus denen eine Neuauflage von WAHNSCHAFFE fehlt, dann auch als ein Gegenbild aus monoglazialistischer Feder. Aber auch insofern ergänzt es WAHNSCHAFFE, als es die außerglazialen Vorgänge mehr berücksichtigt als jener.