© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vorläufige Mittheilung über die Organisation der Ammoniten.

Von

G. Steinmann.

(Vorgetragen in den Sitzungen vom 7. und 21. November 1888.)

Die Ammoniten oder besser gesagt die Ammonoidea — worunter hier ausser den sog. Ammoniten und Ceratiten auch die paläozoischen Ahnen und Verwandten derselben, die Goniatiten und Clymenien verstanden werden sollen — werden heutzutage als eine mit der Kreideperiode verschwindende, also gänzlich ausgestorbene Abtheilung der Kopffüssler betrachtet. In der That kommen die jüngsten Vertreter in Schichten vor, die man in der Regel als oberste Kreide auffasst (Fox hill group in Nordamerika), die von manchen Geologen aber für alttertiär angesprochen werden. Wie dem auch sein möge, so viel steht fest, dass nirgends auf der Erde in unzweifelhaft tertiären Ablagerungen, geschweige denn in den heutigen Meeren Schalen gefunden worden sind, die nach der jetzt gültigen Definition als Ammonoidea bezeichnet werden könnten. Hieraus erklärt es sich, dass man über die Organisation der Ammonitenthiere nur wenig Bestimmtes weiss.

Wohl hat sich feststellen lassen, dass die Ammonitengehäuse äussere Schalen waren, wie die Nautilus-Schalen, dass das Thier die gleiche Lage in der Schale einnahm und durch Schalenmuskeln und ein Haftband in derselben befestigt war, wie der lebende Nautilus. Die hintere Grenze des Haftbandes (Lobenlinie) hat bei den Ammonoidea einen Grad der Verwickelung im Laufe der Stammesgeschichte angenommen, welcher es ermöglicht, die Schalen — von den geologisch ältesten abgesehen — sofort als solche zu erkennen und von anderen Cephalopodenschalen zu unterscheiden. Wir wissen auch, dass die Thiere z. Th. viel länger waren, als die lebenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und fossilen Nautiloidea und dass der Rand ihrer Wohnkammer durch Ausbildung eines Aussenfortsatzes oder seitlicher Ohren sich complicirte. Als ein durchgreifendes Unterscheidungsmittel gegenüber den Nautiloidea — wovon die ältesten Orthoceraten wie Endoceras ausgeschieden werden mögen — muss die Erhaltung der blasigen Embryonalkammer angesehen werden, welche alle echten Nautiloidea verloren haben. Hinsichtlich dieses Merkmals besteht eine wichtige Uebereinstimmung zwischen Ammonoidea und Belemnoidea, indem eine blasige Embryonalkammer bei beiden Abtheilungen persistirt hat. Allein jeder Versuch, die lebenden Decapoden mit den Ammoniten in genetischen Zusammenhang zu bringen, kann von vornherein als aussichtslos betrachtet werden, da Thiere von ähnlicher Organisation wie die heutigen Decapoden bereits zur Triaszeit gelebt haben und ein Anschluss derselben nur durch die Belemnoidea hindurch an die ältesten Cephalopodenformen, wie Endoceras, gesucht werden darf. Die Erhaltung der Embryonalkammer bei Decapoda und Ammonoidea kann allerdings als ein Beweis für den gemeinsamen Ursprung Beider gelten, geradeso wie die allgemeine Uebereinstimmung der Schalenbildungen bei Nautiloidea und Ammonoidea als beweiskräftig für eine gemeinsame Abstammung dieser beiden Abtheilungen verwerthet werden darf.

Damit ist aber unsere Kenntniss von der Organisation der Ammoniten nur insoweit gefördert, als der Einbeziehung derselben sowohl zu den Tetrabranchiata als auch zu den Decapoda die Berechtigung entzogen ist. Diese Erkenntniss hat auch bereits darin Ausdruck gefunden, dass neuerdings den Ammonoidea von mehr als einer Seite eine selbstständige Stellung neben den Vier- und Zweikiemern angewiesen wurde.

Der einzige Theil des Ammonitenthieres, welcher uns ausser der Schale bekannt ist, und der im Stande wäre, einige Aufklärung über seine Organisation zu verschaffen, der sog. Aptychus, kann desshalb nicht zur Verwerthung gelangen, weil die Ansichten über seine Bedeutung sehr weit auseinandergehen und noch keine der bisher vorgebrachten Deutungen sich allgemeine Anerkennung hat verschaffen können.

Die weiter unten zu gebende Deutung des Aptychus als eines aus zwei in der Mittellinie vereinigten Knorpeln entstandenen Verschlussapparates des Trichters würde allerdings — sofern sie sich allgemeiner Anerkennung zu erfreuen hätte — dafür sprechen, dass die Ammonitenthiere der Jura- und Kreideformation, soweit sie einen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aptychus führten, durch den zu einer Röhre verwachsenen Trichter eine höhere Organisationsstufe bekunden, als Nautilus, und dass, auch abgesehen von der Uebereinstimmung, die zwischen Ammoniten und Dibranchiaten durch die Beibehaltung der Embryonalkammer gegeben ist, Anknüpfungspunkte bei den Dibranchiaten gesucht werden müssen; denn bei diesen liegt allgemein eine Verwachsung der beiden Trichterhälften vor, und nur im Embryonalzustande ist noch eine Trennung vorhanden. So wurde der Verfasser durch die Deutung des Aptychus zu einem Vergleiche der Ammoniten mit den Octopoda aufgefordert, da die Decapoden aus bereits angedeuteten Gründen nicht in Betracht kommen können.

Von zoologischer Seite ist in neuerer Zeit mehrfach betont worden [1]), dass für alle Dibranchiata schalentragende Ahnen vorausgesetzt werden müssen; es ist auch nachdrücklich hervorgehoben worden, dass eine Ableitung der Octopoda von den Decapoda, welche häufig angenommen, nicht statthaft sei, da die ersteren vielfach ursprünglichere Organisationsverhältnisse aufzuweisen haben, als die letzteren. Es ist desshalb der Vermuthung Raum gegeben worden, dass unter der grossen Zahl paläozoischer oder gar jurassischer Cephalopoden vielleicht die Ahnen der Octopoden versteckt seien; ein auf Detailbeobachtungen gestützter Beweis hiefür ist aber meines Wissens nicht geführt worden.

Innerhalb der letzten zwanzig Jahre wurde nur einziges Mal der Versuch gemacht, die Ammoniten mit den Octopoden in Beziehung zu bringen. Der von SUESS [2]) eingeschlagene Weg wurde aber von Niemand verfolgt, ja die Art und Weise, wie jene fruchtbare Idee von der Paläontologie man kann wohl sagen verscharrt worden ist, musste von jedem weiteren Versuche nach dieser Richtung hin abschrecken. Wenn in den neueren Arbeiten über fossile Cephalopoden und in den Handbüchern der Paläontologie und Conchyliologie sich für die SUESS'sche Ansicht überhaupt Platz fand, so wurde sie höchstens mit einigen abweisenden Worten als indiscutabel hingestellt; denn das „papierdünne Gehäuse von Argonauta kann weder in morphologischer, noch in physiologischer Hinsicht mit der Ammoniten- oder Nautilus-Schale in Beziehung gebracht werden". Dennoch führt eine genauere Betrachtung des Baues und Wachsthumes der Argonauta-Schalen und ein Vergleich derselben mit

[1]) BROCK: Studien über die Verwandtschaftsv. d. dibranch. Ceph. Habilitationsschr. Erlangen 1879. v. IHERING (N. J. f. Min. 1881 I, p. 44).

[2]) Ueber Ammoniten II (Sitzb. d. k. Ak. d. W. Bd. 52. 1865).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den jüngsten Ammoniten-Schalen zu überraschenden Ergebnissen, und diese bestätigen vollauf die SUESS'sche Behauptung, dass Argonauta ein Ammonit sei.

Die Schale von Argonauta.

Im Cataloge der Conchylien-Sammlung von FR. PAETEL (Berlin 1887) finden sich 15 Arten von Argonauta (mit 4 Varietäten) aufgeführt. Für die drei häufigsten derselben, A. argo L., tuberculosa Lmk. und hians Sol., die mir allein vorliegen, gelten die nachstehenden Beobachtungen.

Die porzellanartige, dünne Schale (ostracum) wird im Wesentlichen von dem Chromatophoren führenden, innen muskulösen Mantel des Thieres und nicht von den Armen, wenigstens nicht von den äusseren Enden derselben, erzeugt. Denn die Zuwachsstreifung verläuft auf der Aussenseite der Schale nicht alternirend von den beiden Seiten her, wie D'ORBIGNY irrthümlich angiebt[1]) und zeichnet, vielmehr ununterbrochen, wenn auch an den Knoten scheinbar zusammengedrängt, über dieselbe hinweg, und bei A. hians zieht sie ringförmig um den freien Anfangskegel der Schale herum[2]). Es betheiligen sich ferner, aber nur in untergeordneter Weise, an dem Aufbau der Schale von A. argo:

1. Das erste (rückenständige) Armpaar, dessen segelförmig verbreiterte Enden die sog. schwarze Schicht, die als braunschwarze Farbe auf dem hinteren Theile der Schale hervortritt, auf dem ostracum ablagern. Auf dem Rücken bleibt ein ungefärbter Mittelstreif, da die Segel nicht lang genug sind, um in der Mitte zusammenzustossen.

2. Die zweiten und dritten (seitlichen) Armpaare. Die Enden dieser vier Arme sind auf der Innenseite frei von Chromatophoren und zeigen dort eine ähnliche faltige Beschaffenheit zwischen den Saugnäpfen, wie die segelartigen Ausbreitungen der Rückenarme. Vermuthlich werden hier in Drüsenorganen die rundlichen Höcker der Schalenoberfläche abgesondert, welche nachträglich von der sog. schwarzen Schicht bedeckt werden. Die Verbreiterung dieser Höcker auf der Schale fällt nämlich nicht mit derjenigen der schwarzen Schicht zusammen, vielmehr zeigen sich auch der vordere Theil mittelgrosser Schalen bis nahe an den Rand und auf dem hinteren Theile das ungefärbte Mittelband, also solche Partieen gekörnelt, welchen die Färbung fehlt. Die Höcker entstehen vor Ablagerung

[1]) FÉRUSSAC et D'ORBIGNY: Hist. nat. d. Céphal. Argonauta, pl. 6, f. 5.
[2]) Ibid. pl. 6, f. 9.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der schwarzen Schicht, wodurch nicht ausgeschlossen, dass auch der vordere Theil der Segelarme zur Höckerbildung mit beitragen könne.

Nur das vierte (bauchständige) Armpaar ist bis zur Spitze normal gebildet und der Funktion der Schalenbildung nicht angepasst.

Der Anfang der aus höchstens zwei Umgängen bestehenden Schale bildet einen kurzen, bei jungen Exemplaren von A. hians bis 5 mm langen, gebogenen oder schwach eingerollten Kegel, an dessen stumpfem Ende eine oder mehrere unregelmässige Narben äusserlich sichtbar werden. Im Querschnitt annähernd kreisrund, zeigt dieser Anfangskegel häufig eine unsymmetrische Stellung gegen die Mittelebene des Gehäuses. Die beim weiteren Wachsthum immer schärfer hervortretenden Runzeln, sowie die Zuwachsstreifen umgürten den Kegel, indem sie sich mit zunehmender Einrollung auf der Aussenseite vorbiegen. Sehr bald erleidet aber die anfangs regelmässige, criocerasartige Einrollung eine durchgreifende Veränderung. Nur die Aussenseite der Schale wächst normal weiter, während die Innenwand und der untere Theil der Seitenwände beständig nach innen gegen die Richtung der Einrollungsaxe zurückgeschlagen werden und allmählich den freien Anfangskegel, an den sich die zurückgeschlagene Schalenmasse anlegt, z. Th. oder ganz verhüllen. An Stelle der Innenwand und des unteren Theiles der Seitenwände entsteht eine verdickte Spiralleiste, die sich immer weiter gegen aussen biegt und eine seitliche Anlegung der Windung an die vorhergehende nicht zu Stande kommen lässt. Die Spiralleisten laufen häufig in stark nach aussen gebogene, abgestutzte und stumpfrandige Fortsätze aus, die den ähnlichen Bildungen des Ammonitenmundrandes entsprechend Seitenohren heissen mögen. Die Drehung der Spiralleiste, auf die Mittelebene des Gehäuses projicirt, erweist sich bei A. argo viel stärker ausgeprägt, als bei den zwei anderen Arten. Abgesehen von der Spiralleiste ist der Mundrand nach Art der Nautilus-Schale gebildet: am äusseren Theil der Seiten vorgezogen, auf der Aussenseite mit gerundetem Ausschnitt.

Die bemerkenswerthe Aehnlichkeit, welche zwischen gewissen Kreideammoniten und Argonauta bezüglich der Skulptur vorhanden ist, wurde von SUESS [1]) betont; wir werden später darauf zurückkommen.

Die Unterschiede zwischen einer Ammoniten- und Argonauten-Schale sind aber folgende:

[1]) l. c. p. 319.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Die Zuwachsstreifung der letzteren läuft wohl dem Mundrande parallel, kreuzt aber die Rippen unter einem spitzen Winkel, der mit dem Wachsthum der Schale zunimmt. Am deutlichsten lässt sich dieses Verhältniss an dem Verlaufe der leichter in die Augen fallenden, besonders bei A. hians mit je einem Externknoten periodisch gebildeten, stehengebliebenen Mundrandstreifen verfolgen. Die Querrippen gehen bei Ammoniten, wie auch bei Nautilus, den Lamellibranchiaten, Gastropoden etc., aus der Zuwachsstreifung hervor und spalten sich durch ungleichmässiges Wachsthum der Schale. Eine Kreuzung der Zuwachsstreifung mit der Querberippung, wie sie z. B. die meisten jurassischen und cretacischen Trigonien zeigen, tritt aber erst als das Product einer langen geologischen Entwicklung auf und wird durch Persistenz der schwer veränderlich gewordenen Berippung und relative rasche Aenderung des Zuwachses hervorgerufen. Hiernach ist es vielleicht nicht ohne Berechtigung, wenn wir auch für die Argonauta-Schale eine längere Entwicklung in Anspruch nehmen. Auf keinen Fall lässt sich eine derartige Skulptur mit einer Neubildung vereinen, als welche die Argonauta-Schale ja vielfach aufgefasst worden ist. Die Spaltrippen haben die Tendenz, sich radial zu stellen und an der Externseite nach vorn umzubiegen; durch beständige Zurückverlegung des Zuwachses an der ausgeschnittenen Externseite werden sie gezwungen, sich gegen die Aussenseite zu spreizen, mithin sich immer stärker zu zerspalten und immer schräger gegen die Zuwachsstreifung zu stellen, wodurch sie schliesslich fast senkrecht zum Schalenrande zu stehen kommen.

2. Bei A. tuberculosa Lmk. lösen sich die Rippen gegen aussen in spirale Knotenreihen auf. Die Knoten bilden aber nicht, wie das in analogen Fällen bei Ammoniten (Trachyceras, Scaphites etc.) der Fall ist, einfache Reihen, sondern vermehren sich derart durch Dichotomie, dass aus einer Knotenreihe bei grossen Exemplaren 12—15 entstehen (var. oryzata Meusch). Die Erklärung liegt nahe: Durch das Zurückschlagen des unteren Theiles der Seitenwand auf die Spiralleiste werden die Seitenflächen unverhältnissmässig verbreitert und, da dem Thiere nun offenbar die Tendenz innewohnt, den äusseren Theil seiner Seitenwand mit Knoten, die in bestimmten Abständen stehen, zu bedecken, so müssen die Spiralknotenreihen dem abnormen Wachsthum der Schale folgen und sich zerspalten, um die vergrösserte Fläche auszufüllen.

Fügen wir hinzu, dass die Schale nur mit der äusseren (porzellan-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

artigen) Schicht des Ammonitengehäuses verglichen werden kann, dass Scheidewände und damit Luftkammern, sowie Sipho, Haftband und Haftmuskeleindrücke vollständig fehlen, so stehen wir allerdings vor einer so grossen Zahl scheinbar sehr wichtiger Unterschiede, dass wir uns nicht wundern könnten, wenn den meisten Forschern die Argonauta-Schale als ein ganz eigenartiges, mit nichts anderem vergleichbares Product des Thieres erschien. Und doch lassen sich alle Besonderheiten durch den einen, von zoologischer Seite nicht nur als möglich anerkannten, sondern gewissermassen geforderten Vorgang erklären: durch die Loslösung eines in der Schale nach Art des Nautilus befestigen Thieres aus derselben, wobei die Schale aber nicht vollständig abgestossen, sondern wegen ihrer Verwendbarkeit als Behälter für die Eier beibehalten und durch die Rückenarme festgehalten wurde.

Wenn ein Ammonitenthier seine Haftmuskeln und das Haftband aus der Schale löste, so war dem Wasser freier Zutritt zu dem von der zarten Bildungshaut umschlossenen Theile des Körpers ermöglicht. Um denselben gegen Beschädigung zu schützen, dehnte sich die Chromatophoren führende Oberhaut und die Muskelmasse über der Bildungshaut um den ganzen Körper herum aus. Perlmuttersubstanz, aus welcher die innere Auskleidung der Schale und die Scheidewände bestehen, kann aber — wie die Verbreitung der Perlmuttersubstanz in den Mollusken-Schalen überhaupt erweist — nicht von der pigmentirten Oberhaut des Mantels erzeugt werden; wenn nun aber die nicht mehr oberflächlich gelegene Bildungshaut wirklich noch eine Scheidewand abzusondern versuchte, so fand letztere an der Schale keinen Halt mehr, denn sie war ja von ihr durch den Chromatophoren führenden Theil des Mantels getrennt. Die Perlmutterauskleidung des ostracum's, sowie die Scheidewände, dazu auch der Sipho, dessen Wand eine unmittelbare Fortsetzung der Bildungshaut ist, fielen also von selbst fort. Die Schale hat gänzlich verloren gehen müssen, wenn sie nicht durch einen anderen Körpertheil als die Schalenmuskeln gehalten werden konnte. Diese Möglichkeit war durch die Arme gegeben, von denen die rückenständigen, wie wir aus den z. Th. geschlossenen Mundöffnungen mancher Ammoniten schliessen können, schon zur Jurazeit besonders stark entwickelt waren. Sie übernahmen die Function der Haftmuskeln und des Haftbandes. Sie klammerten sich, nach rückwärts geschlagen, an die Rauhigkeiten der Schale, unter denen die Knoten, besonders die externen, sich am besten dazu eignen. Das Thier kann jetzt nicht mehr durch ausgeschiedene Luft in der Schale weiter bewegt werden; letztere wächst

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber rascher als die Arme, und um diesen das Festhalten an den Externknoten zu ermöglichen, muss der Theil der Schale, welcher die Rückenarme daran hindert, zurückgedrängt werden. So entsteht die Spiralleiste der Argonauta-Schale. Das Ammonitenthier, mit dem fortschreitenden Wachsthum der Schale nach vorn getrieben, stützte seinen Trichter, wenn derselbe in der Schale nicht hinreichend Platz hatte, durch einen Externfortsatz; Argonauta, durch die Rückenarme zurückgehalten, fällt in das ursprüngliche Nautilus-Stadium zurück und bildet einen Externausschnitt, um das Wasser aus dem Trichter nach aussen und nicht gegen die Aussenwand zu stossen. Welchen Veränderungen die Skulptur durch das Auftreten der Spiralleiste unterworfen wurde, ist oben gezeigt worden.

Der Seitenfortsatz der Argonauta-Schale findet seine Erklärung in der Thätigkeit des seitlichen hinteren (zweiten) Armpaares. Dasselbe kann sich nicht auf den schneidenden Rand der Schale legen, desshalb bildet sich eine Rinne, seitlich und am Ende stumpfrandig, gegen innen durch die Spiralleiste gestützt. Der seitliche Fortsatz ermöglicht ein Uebergreifen des Armes auf den vorderen Theil der Schale. Die wechselnde Thätigkeit der Arme lässt die Ohren bald auftreten, bald verschwinden. Die Seitenohren der Ammoniten verdanken ihre Entstehung der gleichen Ursache, mit dem Unterschiede jedoch, dass sie nicht einseitig, d. h. vom Rücken allein, sondern gleichzeitig auch vom seitlichen vorderen (dritten) Armpaar erzeugt wurden und desshalb eine mehr symmetrische, löffelartige Gestalt angenommen haben.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die Argonauta-Schale in morphologischer Beziehung mit der Ammoniten-Schale in Parallele gestellt werden kann und dass alle Besonderheiten der ersten durch den einen Vorgang erklärt werden: die Veränderung der Anheftung des Thieres an die Schale. Wenn die Argonauta-Schale auf solche Weise aus der Ammoniten-Schale entstanden ist, so dürfte man erwarten, dass die verschiedenen Arten von Argonauta an einzelne Gruppen von Kreide-Ammoniten angeschlossen werden können. Letzteres gelingt denn auch leicht:

Argonauta argo L., hochmündig, mit einfacher externer Knotenreihe, gehört in die Formenreihe der Scaphites constrictus Sow. [1]).

Argonauta tuberculosa Lmk., mit ovalem Querschnitt, mehreren Knotenreihen auf den Seiten, stärkeren Externknoten, lässt

[1]) Schlüter, Paläont. XXI, t. 28, f. 5—7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich an die Gruppe der Scaphites Conradi Mort. [1]), pulcherrimus Rö. [2]), spiniger Schlüt. [3]) anschliessen. Der Verlauf der Externseite ist bei A. tuberculata und Sc. Conradi [4]) der gleiche, die Einrollung also die gleiche geblieben!

Argonauta hians Col., mit fast fünfeckigem Querschnitt, sparsamen, gröberen Rippen und Externknoten, ist ausserordentlich nahe mit Ammonites pungens Bink. [5]) verwandt, zumal wenn man die von Seitenknoten freie Skulptur des vorderen Theiles der Wohnkammer allein berücksichtigt. Auch manche echte Ammoniten wie A. Dolbergensis Schlüt. [6]), Salteri [7]) Sharpe etc. sind als nahestehend zu erwähnen.

Das Gleiche dürfte sich für die übrigen mir nicht vorliegenden Arten von Argonauta durchführen lassen. Es ist durchaus bemerkenswerth, dass die nahestehenden Ammonitenformen sämmtlich der oberen Kreide, Sc. Conradi vielleicht sogar dem ältesten Tertiär angehören. Den genetischen Zusammenhang der Ammoniten der oberen Kreide und der Argonauten zugegeben, lässt sich behaupten, dass die Veränderung der Anheftung des Thieres in das ältere und mittlere Tertiär fällt, denn im Pliocän Italiens begegnen wir bereits echten Argonauten aus der Gruppe der A. hians. Nunmehr ist es auch erlaubt, die Gattung Argonauta der seit der Liaszeit bekannten Familie der Stephanoceratidae als ein weiteres, noch lebendes, aber polyphyletisches Glied einzufügen.

Die Abstammung der Octopoda.

Durch den Nachweis, dass Argonauta ein Ammonitenthier ist, gewinnt die Annahme einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, dass alle ähnlich organisirten Cephalopoden, mit anderen Worten die Octopoda, von den Ammoniten abstammen.

Bereits zur Triaszeit, als gewisse Zweige des Ammonitenstammes ihre höchste Entwickelung erreichten, trat die Neigung zur Bildung sogenannter Krüppelformen hervor; aber erst zur Kreidezeit macht sich eine derartige Tendenz gleichzeitig in weit auseinander-

[1]) U. S. Geol. Surv. Territ. IX, t. 34, 36.

[2]) SCHLÜTER l. c. t. 26.

[3]) SCHLÜTER l. c. t. 25.

[4]) l. c. t. 36, f. 2e.

[5]) Monogr. d. Gastr. u. Céphal. d. l. craie d. Limbourg. II, p. 32, t. 5as, f. 1. Nach SCHLÜTER wahrscheinlich ident mit Scaphites gibbus.

[6]) Paläont. XXIV, t. 44, f. 1—4.

[7]) Foss. Moll. of the Chalk f. 23, f. 3, 5.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stehenden Formenreihen bemerkbar. Wenn die mit Ausnahme von Argonauta nacktschaligen Octopoda sich also durch Abstreifen der Schale aus den Ammoniten herausgebildet haben, so kann dieser Vorgang zu sehr verschiedenen Zeiten stattgefunden haben. Welchen Ammonitenreihen die lebenden Formen zuzutheilen sind, wissen wir mit Ausnahme von Argonauta noch nicht, wohl aber besitzen die Octopoden eine Anzahl von Merkmalen, welche es wahrscheinlich machen, dass der Verlust der Schale erst in relativ junger Zeit erfolgt ist.

Im Gegensatz zu den Decapoda, welche durch Zurückdrängung des ostracum's und Einbeziehung der Perlmutterschale in den Mantel sich schon früh (Trias oder früher) zu nackten, d. h. durch die äussere Schale nicht behinderten Schwimmern entwickelt haben, fehlen den Octopoda mit Ausnahme der aberranten Gattung Cirroteuthis die Flossenanhänge; der Dintenbeutel, der offenbar an Stelle der Schale als Schutzmittel für die freien Schwimmer sich herausgebildet hat, der Anlage nach freilich wohl auch bei den Ammoniten vorhanden war, ist oft nur klein oder fehlt (Cirroteuthis); die meist geringe Grösse und die Unbeweglichkeit der Augen erklären sich leicht bei Thieren, deren Ahnen in nicht allzu sehr entfernten Erdperioden z. Th. visirartig geschlossene Gehäuse bewohnten. Man könnte auch versucht sein, den höheren oder geringeren Grad der Anpassung an eine schalenlose Existenz, der z. B. in der Entwickelung des Dintenbeutels sich ausdrückt, für die relative Bestimmung des Zeitpunktes zu verwerthen [1]), an welchem die Schale verloren ging; allein zu sicheren Resultaten würde diese Methode kaum führen. Um die lebenden Octopoda mit den Ammoniten in Beziehung zu bringen, können wir auch nicht auf die Schale und ebenso wenig auf den Aptychus zurückgreifen, da erstere ganz verloren gegangen, letzterer aber mit dem Verluste der Schale eine wesentlich andere Gestalt angenommen hat (vgl. weiter unten bei Aptychus). So bleibt als letzte Ausflucht die Septalfläche, ihre allgemeine Gestalt und ihre Haftlinie an der Schale (Lobenlinie) übrig, welch letztere ja ein getreues Abbild vom Verlaufe des Hinterrandes des Verwachsungsbandes liefert. Wenn es gelänge, bei den heutigen Octopoden das Verwachsungsband, wenigstens dessen hintere Grenze zu verfolgen, so wäre damit die Möglichkeit gegeben, schalentragende und schalenlose Ammoniten auf einander zu beziehen. Der Verlauf des Hinterrandes des Verwachsungsbandes wird

---

[1]) Vgl. J. Brock: l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber durch die Muskeln bestimmt, welche an demselben endigen und nach hinten zurückspringen.

Die Lobenlinie von Nautilus pompilius zeigt 3 deutliche Loben: die 2 Seitenloben, deren Lage den Enden der beiden Körpermuskeln entspricht, und den Innenlobus, der durch das Zurückspringen der medianen Nackenmuskulatur hervorgerufen wird. Diesen Loben dürften bei den Ammoniten der (paarige) obere Lateral und der (unpaare) Innenlobus entsprechen. Der untere Lateral ist bei Nautilus rudimentär, da der einzige stärkere Muskel, welcher ihn hervorrufen könnte, der Halsmuskel, nicht frei am Hinterrande des Verwachsungsbandes endigt, sondern zu einer zwischen Mantel und Kopf gelegenen Nackenklappe sich umbildet, indem die beiden Theile desselben im Nacken verwachsen. Ebenso fehlt den Nautiloidea durchgängig ein echter, d.h. trichterförmiger oder gespaltener Aussenlobus [1]), da kein unpaarer bauchständiger Muskel vorhanden ist.

Anders bei den Octopoden. Hier verschmelzen die beiden Arme des Halsmuskels nicht zu einer Platte, sondern endigen getrennt jederseits im Nacken und würden, wenn das Thier mit einem Verwachsungsbande in einer Schale festgehaftet wäre, 2 symmetrische (untere) Laterale erzeugen. Ferner zeichnen sich die Octopoden durch den Besitz eines unpaaren bauchständigen Muskels aus, welcher den Eingeweidesack in der Mittellinie am Mantelrande befestigt und die Kiemenhöhlung in 2 Taschen sondert. Dieser Muskel dürfte dem Aussenlobus der Ammoniten-Scheidewand entsprechen. Aus den 6 Hauptloben lassen sich bekanntlich die übrigen, oft sehr zahlreichen Loben der Ammoniten-Scheidewand durch Zertheilung ableiten, und zwar hängt der höhere oder geringere Grad derselben hauptsächlich, vielleicht sogar ausschliesslich von der Involution oder Schale ab. Der untere Lateral scheint am meisten von der Zertheilung betroffen, weil durch die Involution die Septalfläche an der Rückenseite am stärksten vergrössert wurde und den unteren Lateral zertheilen musste; daher die Regel, dass neue Loben und Sattel gewöhnlich an der Naht entstehen. Nur bei sehr hochmündigen Gehäusen (Pinacoceras, Amaltheus) entstehen neue Loben zwischen Aussenlobus und oberem Lateral. Die Entstehung des Mediansattels im Aussenlobus scheint mit dem Zurückgreifen des medianen Bauchmuskels hinter die Ansatzstelle des Sipho Hand in Hand zu gehen. Jedenfalls darf die Zweispitzigkeit des Aussenlobus

[1]) Nur die noch mangelhaft gekannte und in ihrer Stellung unsichere Gattung Subclymenia d'Orb. scheint eine Ausnahme zu machen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht in gleiche Linie mit der zweispitzigen Endigung des Innenlobus gestellt werden. Beide Erscheinungen sind ihrer Entstehung und Bedeutung wie ihrer Form nach durchaus verschieden.

Die Aussicht, in dem Verlauf der Muskulatur der lebenden Octopoden die Details der Lobenlinie cretacischer Ammoniten wiederzufinden, kann nur gering sein. Die Krüppelformen leiten zum Verlust der Schale hinüber und dieser Vorgang vollzieht sich ja unter Vereinfachung des Lobenbaues. Immerhin wäre es nicht undenkbar, dass die mehr oder weniger symmetrische Zertheilung der Muskeln es möglich machte, die Nachkommen der Hamiten, Turriliten etc. von den Nachkommen der Crioceren zu trennen.

Es ist auch nicht unmöglich, dass durch den complicirten Verlauf der Muskeln des Ammonitenthieres ein im hinteren Theile des Körpers gelegenes Organ derart beeinflusst worden wäre, dass seine Zertheilung die Zerspaltung der Muskeln, wenn auch nur in rohen Zügen, widerspiegelte, und dass dieses Organ, wenn einmal zertheilt, der raschen Vereinfachung der Muskeln nicht gefolgt wäre. Diese Idee hat sich mir bei der Betrachtung der Niere der Cephalopoden aufgedrängt, die beim Ammonitenthiere sehr wohl eine weit nach hinten gerückte Lage besessen haben kann, da ja auch die Kiemenhöhlung zweifellos sehr weit nach hinten gereicht hat. Die Nieren der lebenden Octopoden weichen nämlich in ihrer Zertheilung selbst bei nahestehenden Formen auffallend von einander ab. Die in wenige grössere Lappen getheilte Niere von Octopus vulgaris verhält sich zu der in zahlreiche, an Grösse wenig von einander verschiedene Lappen abgetheilten Niere von Eledone moschata, etwa wie die Loben eines Pachydiscus zu denjenigen eines Sphenodiscus. Doch müssen hier ausgedehntere Untersuchungen an recentem Material noch eine brauchbarere Basis schaffen.

Von zoologischer Seite ist die Behauptung aufgestellt worden [1]), dass unter den sogenannten Tetrabranchiata-Schalen der Vorzeit, sogar noch unter denen der Jurazeit, Vertreter der Octopoda versteckt sein müssten; jetzt wissen wir, dass der Octopoden-Stamm schon zur Devonzeit selbstständig existirte und eine der lebenden sog. Gattungen noch ein Rudiment der ursprünglichen Schale bewahrt hat.

Die Organisation der Ammoniten lässt sich nur unter Berücksichtigung der heutigen Octopoda ermitteln. Unter Abzug der Merkmale, welche die letzteren durch Abstreifen der Schale er-

---

[1]) Brock l. c. p. 27.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

worben haben, können wir wenigstens für die jüngsten Ammoniten-Familie, die der Aegoceratidae, eine im Allgemeinen ähnliche Organisation voraussetzen, wie die der heutigen Octopoda ist. Auch die Familien der Amaltheidae, Lytoceratidae und Phylloceratidae sind vielleicht nicht ausgestorben, da sie noch in der jüngsten Kreide vorkommen. Je weiter wir aber den Ammoniten-Stamm zurückverfolgen, um so einfacher und in vieler Beziehung nautilusähnlicher müssen wir uns das Thier vorstellen, welches die Ammoniten-Schale bewohnte; bis wir endlich zum Bactrites-Stadium der Goniatiten gelangen. Hier ist ein Unterschied gegen die ähnlichen echten Orthoceraten nur noch in dem Fehlen der Embryonalblase der letzteren gegeben, einem Merkmal, welches aber die ältesten sogenannten Orthoceraten (Endoceras) noch nicht besassen. An den untersilurischen Endoceras knüpfen auch die Decapoden an, welche da beginnen, wo das ostracum scheidenartig zurückgestreift und die Schale theilweise eine innerliche wird.

Wir wissen nicht, wann die Tetrabranchiata ihre Kiemen verdoppelt (oder die Dibranchiata die Kiemen auf die Hälfte reducirt) haben; es wird sich auch schwerlich ermitteln lassen, wann die Decapoda die überzähligen Fangarme erhielten. Für die fossilen Cephalopoden sind also die gebräuchlichen Namen nicht anwendbar, und es empfiehlt sich daher, dieselben durch Nautiloidea, Ammonoidea und Belemnoidea[1]) zu ersetzen, indem wir den Namen des jeweils wichtigsten Vertreters einer Ordnung der Bezeichnung zu Grunde legen. Diese 3 Ordnungen sind als gleichberechtigt, weil schon im paläozoischen Zeitalter von einander getrennt, anzusehen, und ihr monophyletischer Ursprung (aus Endoceras ähnlichen Formen) ist sehr wahrscheinlich.

Der Aptychus der Ammoniten.

Dass heutzutage die Ansicht von der Deckelnatur des Aptychus vielfach getheilt wird, dürfte wohl nur in unserer Unkenntniss von der wahren Bedeutung dieses Gebildes begründet sein. Von den schwerwiegenden Bedenken, die sich dieser Auffassung entgegenstellen, mögen, obgleich z. Th. schon häufig wiederholt, folgende hervorgehoben sein.

---

[1]) Ich möchte diese Bezeichnung dem von BATHER (Ann. a. Mag. Nat. hist. April 1888, p. 2) geschaffenen Namen Coleoidea vorziehen, da die Chondrophora sich gerade durch den Mangel einer Scheide auszeichnen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Structur des Aptychus ist nicht die eines äusseren schalenartigen Stückes; die Deckel anderer Mollusken sind grundverschieden gebaut.

Die Aptychen passen meist nicht zu der Form der Mündung, und es ist undenkbar, dass sie bei Ammoniten mit visirartig geschlossener Mündung als Deckel fungirt hätten [1]).

Es lässt sich nicht wohl vorstellen, wie das Thier beim Zurückziehen in die Schale den Deckel in die sogenannte Normallage gebracht haben soll; dazu wäre eine Drehung des Kopfes innerhalb der Symmetrieebene um 90° und ein so hoher Grad von Contraction nöthig, wie ihn ein mit Muskeln in der Schale befestigtes Thier nicht wohl hat ausführen können.

Die Gründe, welche für und gegen die Auffassung des Aptychus als eines Schutzorganes der Nidamentaldrüse sprechen, brauchen hier nicht wiederholt zu werden; ebenso überhebt mich die Auffindung visirartig geschlossener Mündungen der Nothwendigkeit einer Widerlegung der v. IHERING'schen Ansicht, nach welcher die Aptychen Nackenknorpel des Ammonitenthieres sein sollen. Allein der Kern der Ausführungen v. IHERING's dahin gehend, dass der Aptychus ein der Anheftung von Muskeln dienender Knorpel gewesen sei, scheint ebenso wenig hinreichende Würdigung gefunden zu haben, wie die früheren Vermuthungen von QUENSTEDT und VALENCIENNES.

Ein sehr bemerkenswerthes Stück von Aptychus (Gr. d. A. Elasma), wahrscheinlich zu Ochetoceras Zio Opp. sp. gehörend, welche die Freiburger Sammlung von Nusplingen besitzt, liefert den Beweis, dass der Aptychus ein elastisches knorpeliges Gebilde war. Besagter Aptychus ist in unregelmässig verlaufende, radiale Falten gelegt, sozusagen bruchlos gefaltet, ohne dass das einschliessende Gestein an der Faltung Theil genommen hätte. In gleicher Weise contrahirt sich ein Knorpel im ersten Stadium des Eintrocknens. Die eigenartige Structur der sogenannten kalkigen Aptychen kann

---

[1]) Hier möge erwähnt werden, dass Herr Inspector WUNDT in Schorndorf mir ein Prachtexemplar von Parkinsonia Garanti behufs wissenschaftlicher Benützung überliess, in dessen Wohnkammer sich ein nur wenig aus der Normallage gerückter, fast vollständig intacter Aptychus befindet; die normale Stellung der beiden Klappen zu einander ist erhalten. Die Dimensionen sind:

	Höhe	Breite
Maasse des Aptychus	18 mm	15 mm
„ der Wohnkammer	22 (28) mm	25 mm

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht wohl mit etwas anderem, als mit dem verkalkten Balkenwerke der knorpeligen Haifischwirbel verglichen werden.

Die meisten heutigen Cephalopoden besitzen an derjenigen Stelle des Körpers, welche der normalen Lage des Aptychus in der Wohnkammer am besten entspricht, nämlich an der Basis des Trichters, ein knorpeliges, stets aus 2 symmetrischen Hälften gebildetes, zur Anheftung starker Muskeln dienendes Organ.

Bei den Dibranchiaten (Sepia etc.) liegen jederseits der Symmetrieebene, aber von derselben einigermassen entfernt, an der Basis des Trichters die sogenannten Schliessknorpel, concave Knorpelstücke, in welche entsprechende Fortsätze des Mantels eingreifen, um den Verschluss der Mantelspalte beim Ausstossen des Wassers aus dem Trichter zu verstärken. Bei Nautilus verlängert sich der hufeisenförmige, weil hinten noch nicht geschlossene Kopfknorpel bauchwärts jederseits zu einem knorpeligen Fortsatze, der im unteren Theile des Trichters mit einer plattigen Ausbreitung endigt. Die starken Halsmuskeln heften sich an diese „Trichterknorpel" an. Durch die Contraction der Muskeln werden die Knorpelhälften zurückgebogen und die Mantelspalte geöffnet; lassen die Muskeln nach, so dehnt sich der elastische Knorpel wieder nach vorn aus und die Vorsprünge des Trichters verschliessen die Mantelspalte.

Fasst man den Aptychus als ein vom Kopfskelette losgelöstes Trichterknorpelpaar auf [1]), so erklären sich die Besonderheiten desselben auf sehr einfache Weise. Die mit feinwelligen concentrischen Streifen bedeckte Concavseite diente den kräftigen Halsmuskeln zur Insertion, und diese konnten die Klappen des Aptychus einander nähern und fungiren, wie die Schliessmuskeln der Zweischaler. Die entgegengesetzte Bewegung aber wurde entweder durch eine einfache unter dem Knorpel gelegene elastische Conchyliolinplatte (Anaptychus, Synaptychus) oder durch ein Ligament hervorgebracht, dessen Vorhandensein bei den kalkigen Aptychen schon H. v. MEYER aus den stark entwickelten Ligamentgruben folgerichtig schloss. Diese

[1]) Die Deutung, welche VALENCIENNES (Arch. d. mus. d'hist. nat. II, 1843, p.304) mit Vorbehalt dem Aptychus gab, fällt im Wesentlichen mit der hier gegebenen zusammen. Er sagt: Je crois, qu'il faut admettre, que l'entonnoir de l'ammonite, s'il était formé de deux valves, ne contenait pas de cartilage interne; mais que cette pièce était remplacée par un organe extérieur composé de deux pièces paires symmétriques comme le sont les aptychus, et que ces deux pièces étant externes, ont du être formées d'une substance cornée qui, dans quelques cas, s'est recouvert d'un depot calcaire. C'est la seule analogie, que je leur trouve avec les opercules des mollusques univalves.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

elastische Masse wirkte wie das Ligament der Zweischaler und diente zum Schliessen der Mantelspalte. Die eigentliche Knorpelmasse ist wohl stets verloren gegangen (? Anaptychus), wenn sie nicht durch Imprägnation mit Kalksalzen widerstandsfähiger gemacht (die äussere Platte der sogenannten hornigen Aptychen) oder durch wirkliche Verkalkung verfestigt war (kalkige Aptychen). Vielleicht wurde durch die Bildung einer einfachen Conchyliolinplatte die Verwachsung der beiden ursprünglich getrennten Trichterhälften vermittelt.

Mit der Auffassung des Aptychus als eines Trichterknorpels, dessen Hälften innerhalb gewisser Grenzen mit einander articuliren konnten, und dessen Wölbung, senkrecht zur Harmonielinie gemessen, derjenigen der Bauchseite der Schale ungefähr entsprach, lassen sich gerade die besten paläontologischen Funde in Einklang bringen. Wo der Aptychus sich noch mit seiner natürlichen Wölbung erhalten findet, entspricht diese der Wölbung der Aussenseite der Schale; in den meisten Fällen freilich trifft man die Aptychen ausgebreitet oder, wie in den Posidonienschiefern, zusammengeklappt, häufiger die beiden Klappen getrennt. In diesen Fällen zerriss das Ligament oder faulte aus. Es kann kaum bezweifelt werden, dass die Schwimmfähigkeit der Ammoniten durch stark entwickelte Trichterknorpel erhöht wurde, und die Bedeutung der Aptychen darf nicht ausser Betracht gelassen werden, wenn es sich darum handelt, die beschränktere horizontale Verbreitung der, so viel wir wissen, aptychuslosen Lytoceratidae und Phylloceratidae der Jurazeit zu erklären.

Die Aegoceratidae der Juraformation, wie es scheint durchgängig mit Aptychus versehen, ermöglichen uns die Parallelisirung der kleinsten Abtheilungen der Juraformation in den entlegensten Gegenden der Erdoberfläche, wogegen das locale Auftreten anderer Familien, von denen nur sehr spärliche oder gar keine Aptychen bekannt sind, mit Recht als eine auffallende Erscheinung bezeichnet worden ist [1]).

Die mediane Lage des Schliessapparats, wie wir sie bei den Ammoniten antreffen, scheint für Cephalopoden, welche nicht in einer Schale befestigt sind, nicht zweckentsprechend zu sein. Alle lebenden Dibranchiaten besitzen einen Schliessapparat, dessen Hälften zur Seite gerückt sind. Durch die starke Ausbildung der

[1]) M. Neumayr: Ueber unvermittelt auftretende Cephalopodentypen etc. (Jahrb. d. k. k. geol. R.-Anst. 1878, p. 36.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Herabzieher des Trichters haben die Schliessknorpel in der Regel eine concave Gestalt angenommen (Sepia) und bei den Octopoden, deren Ringmuskulatur des Mantels am stärksten entwickelt ist, weil keine innere Schale die Ausdehnung des muskulösen Mantels hindert, sind nicht nur die Schliessknorpel so gut wie ganz verschwunden und durch fleischige Bildungen ersetzt (Philonenidae), sondern es ist der Schliessapparat z. Th. vollständig überflüssig geworden (Octopus). In der That sind ja die Functionen des Aptychus der beschalten Ammoniten und der Schliessknorpel der schalenlosen oder doch jedenfalls von einem muskulösen Mantel umschlossenen Dibranchiata wesentlich verschieden. Der Aptychus wird vom Rücken gegen den Bauch und umgekehrt bewegt, um die Mantelspalte zu schliessen. Bei den Dibranchiaten vollzieht die Ringmuskulatur des Mantels den Verschluss; und damit das sicher geschehen kann, muss der Trichter unter den Mantelrand also nach unten gezogen werden. Daher die starke Entwickelung der Herabzieher des Trichters bei den Dibranchiaten, die starke Ausbildung der Halsmuskulatur bei Nautilus und den Ammoniten (Hilfsloben).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Steinmann Gustav

Artikel/Article: Vorläufige Mittheiluug über die Organisation der Ammoniten. 113-129