

des Mali Dajtit sind daher in ihrer heutigen Gestalt im wesentlichen Erosionsgebilde¹.

Dennoch ist das Verhältnis des gefalteten Jungtertiärs Niederalbaniens zu der Kreide-Eocän-Antiklinale von Kruja nicht das einer einfachen Anlagerung, sondern wir stehen hier tatsächlich, wenn es aneh 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 Inneralbaniens 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 knigelförmige Embryonalschale 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 entobranchial 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

¹ 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 ausgespien, 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 (JOURNIN 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 Polc 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.

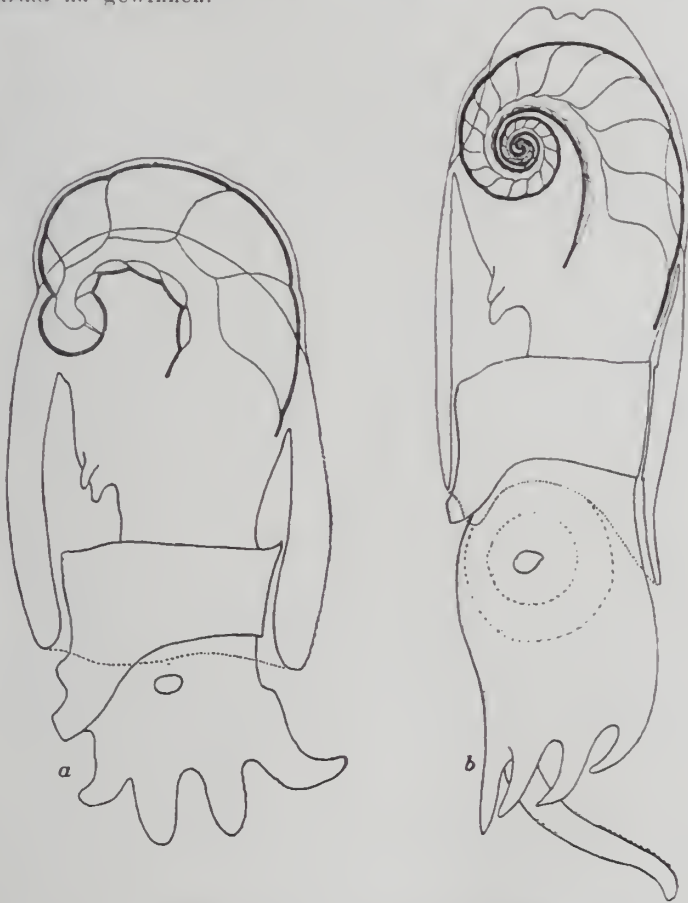


Fig. 1. Sagittalschnitte von *Spirula prototypus* PÉR.

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 Schalen-taschendecke bildenden Mantelfalte sekundär auf die zuerst entstehende eigentliche, von dem Taschenboden gebildete Schale neue Schalensubstanz ablagert. Man kann somit bei vielen Cephalopodenschalen unterscheiden zwischen einer primären oder Hauptschale (Concha), welche dem Eingeweidetasack 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 Anschluß 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, CHUX 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 Larvenstadium¹ 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

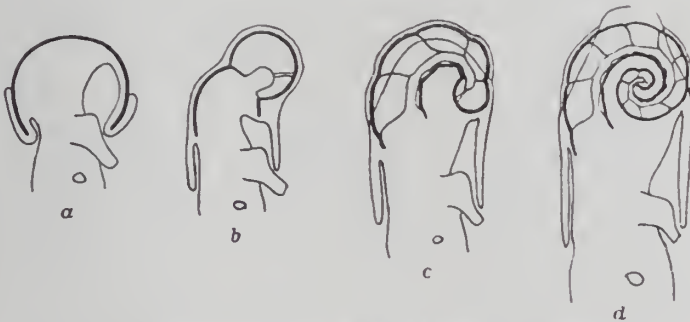


Fig. 2. Rekonstruktion der Ontogenese von *Spirula*.

- a) Embryonalschale erst teilweise unwachsen.
- b) Erste Wohnkammer angelegt, Hauptschale ganz unwachsen.
- 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 unwachsen 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

¹ 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 (CHEN 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 wegdreht¹, 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).

¹ 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 spiralig 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.

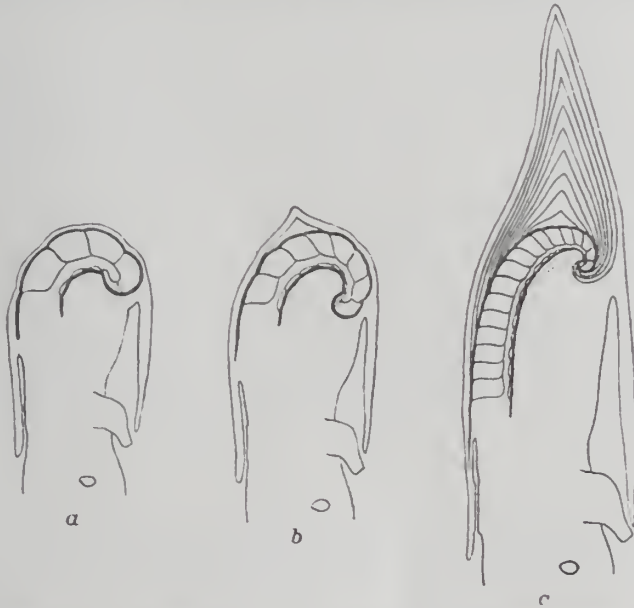


Fig. 3. Rekonstruktion der Ontogenese von *Spirulirostra*.

- 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 Rostrenbildung 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.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [1921](#)

Autor(en)/Author(s): Prell H.

Artikel/Article: [Über die Schale von Spirula und ihren Verwandten. 183-190](#)