

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 anzupassen¹, 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 (*Sepiolo*) auf, bei denen jeweils die aktive Schwimffähigkeit stark herabgesetzt ist. Diese Herabsetzung der Schwimffähigkeit ist aber kein unbedingt mit der Verkürzung des Körpers verknüpftes 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 grobe 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

¹ 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)¹. 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

¹ Unter den aus verklebten Fremdkörpern gebildeten Gehäusen der Phryganidenlarven und Psychidenraupen kommen ebenfalls neben geraden auch eingerollte 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“¹.

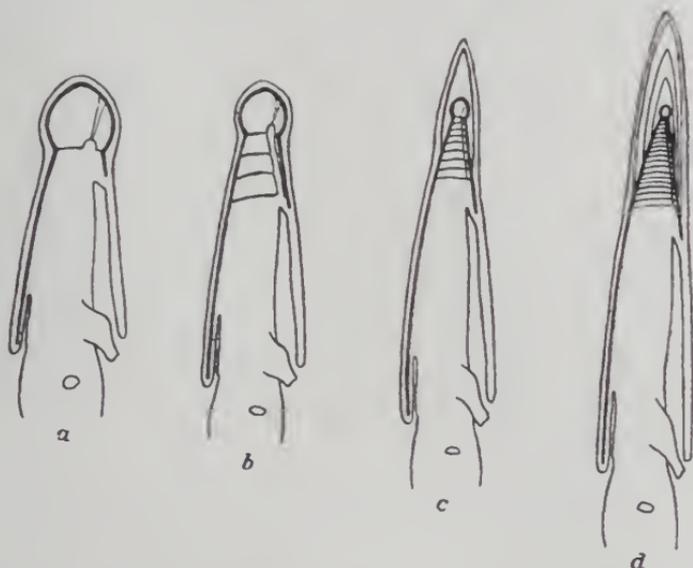


Fig. 4. Rekonstruktion der Ontogenese eines Belemniten
(Der Weichkörper ist verhältnismäßig zu klein dargestellt.)

- 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

¹ Die Genese des Rostrums durch Anlagerung 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 dienen, 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 aneinanderfolgenden 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 herausschiebt, 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

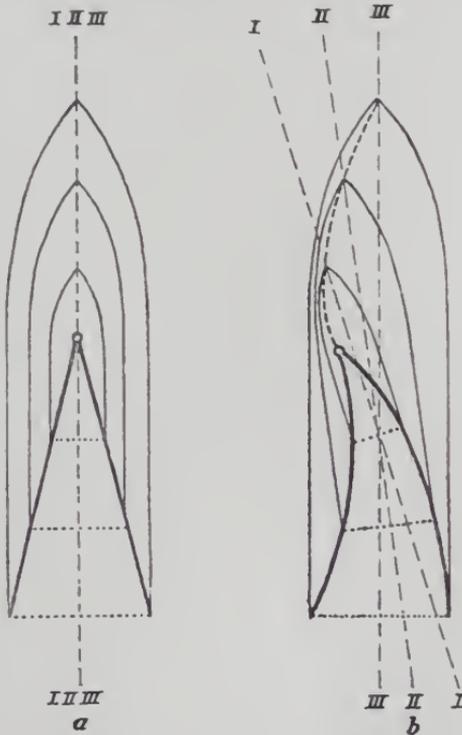


Fig. 5. Schema der Ontogenese von Belemnitenrostrern.

- 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 Hauptchale, 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 Belemniten ein Anzeichen dafür, daß schon hier das ventrale Herunterrücken des Eingeweidesacks und damit seine Verschiebung aus der Wohnkammer herans 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 Deckchale erkennen lassen, welche es gestattet, den Schalenaufbau bei den betreffenden Arten aneinander 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 wohlherhaltenen 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 Deckopodenstamm abgetrennt haben könne“ (KORSCHNITZ 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 Belemniten 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 Arme¹ 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

¹ 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 *Belemnites* einerseits und zu den rezenten Dekapoden andererseits keineswegs ausgeschlossen.

- CHUN, 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. hebd. des séanc. 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^o. 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^e, Paris au XIII (1805). p. 9—15.

Besprechungen.

E. Geinitz: Das Diluvium Deutschlands. 206 p. Gr. 8^o. 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 Neuaufgabe 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.

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. \(Schluß.\) 215-222](#)