

Gebiet beobachteten Kieselkrusten wohl hauptsächlich Gelfällung durch Austrocknung in Betracht kommt. Die wechselnde Höhenlage dieser und ähnlicher Bildungen (z. B. Gipskrusten) erklärt sich aus der Wechselbeziehung zwischen Grundwasser und Verdunstung bezw. durch die Tiefe, in die das Wasser überhaupt bei dem Klima des betreffenden Orts überhaupt einsickern kann. Bei den bereits erwähnten Gleichhorizonten ist der Aufstieg, besonders entlang von Wurzelröhrchen, über dem Haupteisenhorizont wohl in jedem guten Anschluß zu beobachten. (Schluß folgt.)

## Die biologische Bedeutung der Mündungsverengung bei *Phragmoceras*.

Von H. Prell in Tübingen.

Mit 6 Textfiguren.

Bei einer erheblichen Anzahl paläozoischer Cephalopoden kommen eigenartige Verengungen der Schalenmündung vor, welche wegen ihres Aussehens vielfach geradezu als Visiere bezeichnet werden. In gleichmäßiger Wölbung neigen sich bei ihnen die Wände der äußeren Schale gegeneinander und lassen zwischen sich nur charakteristisch gestaltete, oft verzweigte und manchmal sehr enge Spalten frei. Insbesondere bei den Arten der Gattung *Phragmoceras* ist die Mannigfaltigkeit der Visierbildungen sehr groß und gestattet, in längeren Vergleichsreihen den Übergang von den einfacheren zu den komplizierteren Verhältnissen zu verfolgen.

Die ontogenetische Bedeutung der visierartigen Mündungsverengung bei den Phragmoceraten und verwandten Cephalopoden ist diejenige eines Entwicklungsabschlusses. Hat ein *Phragmoceras* erst einmal die Öffnung seiner Wohnkammer durch die Ausbildung lappenartig konvergierender Erweiterungen der Wände verengert, so hat er damit zugleich ein weiteres Größenwachstum aufgegeben. Ob und wie lange er dann noch ohne Größenzunahme fortleben konnte, muß dahingestellt bleiben. Man kann nur sagen, daß das Aufhören des Größenwachstums wahrscheinlich ungefähr mit dem Erreichen der Fortpflanzungsfähigkeit zusammenfällt, wie das auch von vielen Gastropoden bekannt ist, und daß das völlig erwachsene Tier vielleicht noch zu längerem Leben befähigt war.

Es lohnt sich nun wohl, auf die biologische Bedeutung der Mündungsverengung einen Blick zu werfen. Dabei sei aber weniger Wert auf die Feststellung gelegt, welche Aufgabe die Mündungsverengung hatte, denn daß sie eine Schutzeinrichtung ist, unterliegt wohl keinem Zweifel. Es soll vielmehr die Frage

in den Vordergrund treten, welche Folgen sie für das Tier hat, und zwar insbesondere mit Berücksichtigung dessen, daß sich hierbei etwa Anhaltspunkte über Bau und Lebensweise des Phragmoceratentieres ergeben möchten.

Die eigenartige Form der Schalenöffnung bei manchen Phragmoceraten hat schon zu wiederholten Malen zu theoretischen Erörterungen über das gegenseitige Verhältnis von Weichkörper und Schale geführt.

STEINMANN glaubt in der Mündungsverengung von *Phragmocerat* die erste Vorstufe der Schalenreduktion zu erblicken, welche in ihrem weiteren Fortschreiten zur Ausbildung des Schalenrestes führte, wie ihn der von ihm als überlebender Sproß der Phragmoceraten angesehene pelagische Tiefseeoktopode *Cirrotheuthis* besitzt. Eine genauere Erörterung der Gründe, welche ihn zu dieser etwas überraschenden Ableitung führten, scheint noch nicht vorzuliegen. Besonders DIENER hat sich gegen diese Ansicht gewendet, nach der das Tier augenscheinlich als die Schale unwachsend angesehen wird.

Im Gegensatze dazu läßt JAEKEL den Weichkörper völlig in der Schale eingeschlossen sein, so daß im wesentlichen nur die Tentakel durch die Mündung hervorgestreckt werden können. Und darauf weiterbauend sucht er sogar durch den Vergleich der Mündung von *Hexameroceras osiliense* JAEK. mit einem Embryo von *Sepia* den Nachweis zu führen, daß die Mündungsbuchten die gleiche Lage haben, wie die Armanlagen des Sepienembryos, und daß zwischen den Mündungsbuchten und den Armen wichtige Beziehungen beständen.

Eine Art von vermittelnder Stellung nehmen BARRANDE und KOKEN ein, nach welchen die Erweiterung des Ventralsinus die Lage des Trichters angibt, während die dorsalen quergerichteten Erweiterungen die Lage von Kopf und Armkranz angeben. Dabei müßte dann nach KOKEN der vom Körper scharf abgesetzte Kopf dauernd außerhalb der verengten Mündung sich befunden haben.

Daß zunächst die JAEKEL'sche Anschauung nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Es ist nicht gut angängig, das äußere Aussehen einer Embryonalanlage bei einem Tier von meroblastischem Furchungstypus ohne weiteres zu Schlüssen auf die äußere Gestalt eines fertig entwickelten Vorfahren dieses Tieres zu verwenden, da der Dotterreichtum des Eies zu erheblichen Modifikationen sekundärer Natur bei dem Embryo führen muß.

Sodann zeigt aber auch der Vergleich der Mündungen bei einer größeren Anzahl verschiedener Arten von Phragmoceraten, daß eine derart wichtige Bedeutung den einzelnen Ausbuchtungen nicht zukommen kann. Es ist ohne weiteres möglich, sich eine Stufenfolge des Grades in der Mündungsverengung als solcher und in der Komplikation des Mündungsrandes zusammenzustellen.

Und eine solche Zusammenstellung, die natürlich keine phyletischen Tendenzen verfolgen braucht, zeigt schon, daß die merkwürdigsten Schwankungen in Zahl und Bau der Arme geherrscht haben müßten, wenn tatsächlich der Armapparat in irgendwelchen direkten näheren Beziehungen zu den Ausbuchtungen des Mündungsrandes gestanden hätte. Wenn einige Arten danach auch etwa 6 und mehr Arme gehabt haben könnten, wie etwa *Phr. callistoma*, so würde es doch gar viele mit nur 2 Armen (*Phr. pusillum*) gegeben haben müssen.

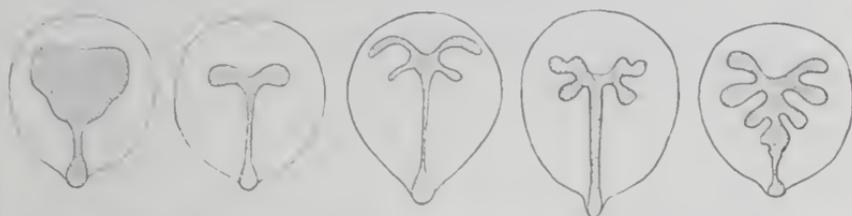


Fig. 1. Mündungen verschiedener *Phragmoceras*-Arten: von links nach rechts: *Phr. Conradi* BARR., *Phr. pusillum* BARR., *Phr. rimosum* BARR., *Phr. Panderi* BARR., *Phr. callistoma* BARR. (nach BARRANDE).



Fig. 2. Mündungen verschiedener *Gomphoceras*-Arten; von links nach rechts: *G. mumia* BARR., *G. myrmido* BARR., *G. Deshayesi* BARR., *G. staurostoma* BARR. (nach BARRANDE).

Und wenn man bei diesen angenommen hätte, daß sie nur ein Paar tentakelartig umgestalteter Arme hervorstrecken konnten, würden wieder die Formen mit 4 (*Phr. rimosum*) und gar die mit 3 Ausbuchtungen (*G. staurostoma*) des Mündungsrandes außer dem Trichterausschnitt Schwierigkeiten machen.

Noch ein weiteres läßt sich aus der graduellen Verschiedenheit der Mündungsverengung ablesen. Bei Phragmoceraten von dem Mündungsbau etwa eines *Phr. pusillum* läßt sich die Anschauung, die Seitenteile der T-förmigen Mündung hätten zum Austritt eines verlängerten Armpaares, also eines Tentakelpaares, gedient, allenfalls verstehen. Geht man aber dann zu Formen, wie etwa *Phr. rimosum*, über, so ist es kaum noch möglich, die vorherige Ansicht aufrecht zu erhalten. Jedenfalls wäre es schwer zu verstehen, wie durch solch enge Spalten Arme ausgestreckt

werden sollten, die nicht nur eine erhebliche Muskelarbeit zu leisten imstande sein müßten, sondern die auch komplizierte und bis zu einem gewissen Grade willkürlich geregelte Funktionen, wie das Ergreifen von Beutetieren und anderes, erfüllen sollten. Und selbst wenn man das ihnen zubilligen wollte, so bliebe es doch wohl ganz unverständlich, wie denn eigentlich das in der Schale eingesperrte Tier zu der gefangenen Beute gelangen soll. Denn daß die Arme das Beutetier auch gleich in Fetzen zu zerreißen vermöchten, die klein genug wären, die Öffnungen des Visieres zu passieren, oder daß das Phragmoceratentier durch die Visieröffnung das dagegengepreßte Beutetier nur mühselig benagt hätte, ist wohl nicht anzunehmen. Und daß andererseits ein Phragmocerat mit seinen Armen nur Kleinlebewesen gehascht haben sollte, die er in die Schale hineinbringen konnte, ist nicht sehr wahrscheinlich. Hier steht man also vor Unstimmigkeiten, die gebieterisch zu einer Revision der Anschauungen herausfordern.

Die Betrachtung der rezenten Cephalopoden kann in diesem Falle keine Erklärung bieten, da die gegenwärtig lebenden Cephalopoden mit Außenschale sämtlich keine Mündungsverengung besitzen. Es ist also notwendig, bei der Suche nach analogen Verhältnissen zu anderen Gruppen überzugehen.

Das Gegebene hierfür sind die Gastropoden, bei denen es in den verschiedensten Familien zur Mündungsverengung kommt. Herausgegriffen aus der Fülle der Formen seien dabei nur zwei grundverschiedene Typen, nämlich Formen aus der Verwandtschaft der früheren Gattung *Trigonostoma* unter den einheimischen Heliciden, und der Gattung *Cypraca* unter den Cypraeiden. Bei beiden Formengruppen zeigt sich, analog den Verhältnissen bei den Phragmoceraten, eine Verengung der Mündung. Die Art und Weise dieser Mündungsverengung ist aber bei beiden verschieden.

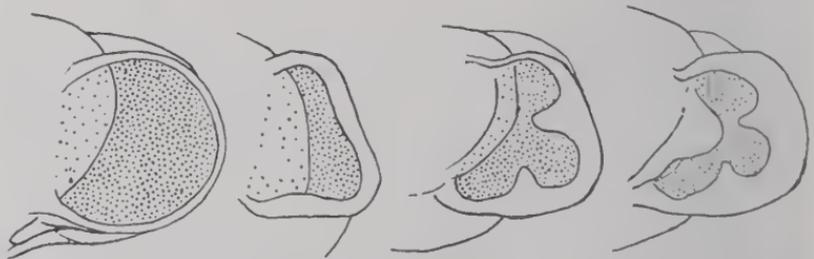


Fig. 3. Mündungen verschiedener *Helix*-Arten; von links nach rechts: *H. (Fruticicola) villosa* STUD., *H. (Helicodonta) obroluta* MÜLL., *H. (Isognomostoma) holosericea* STUD., *H. (Isognomostoma) personata* LAM.

Bei den angeführten Heliciden ist es eine Leistenbildung oder Zahnbildung an der Schalenmündung, durch welche der Zugang zum Inneren des Gehäuses verengert wird. Sie kommt so zustande,

daß nach Abschluß des Längenwachstums der Mündungsrand der Schale durch die Ablagerung einer lippenartigen Verdickung der Schale verstärkt wird. Dieser Randwulst ist bei manchen Heliciden glatt: bei manchen ist er zu deutlichen Vorsprüngen erhoben, welche wenig (*Helicodonta* [*Trigonostoma*] *obroluta* MULL.) oder stärker (*Isognomostoma* [*Isognomostoma*] *holosericea* STUD.) hervortreten, und denen bei anderen Formen (*Isognomostoma* [*Triodopsis*] *personata* LAM.) noch eine Zahnbildung von dem der älteren Windung anliegenden Teile des Mundrandes entgegenwachsen kann. So können Mündungsverengungen entstehen, welche äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der Phragmoceraten besitzen, und welche nur dadurch abweichen, daß der Schalenrand nicht gleichmäßig in sie übergeht, sondern plötzlich winkelig gegen sie abgesetzt ist.

Die Mündungsverengung von *Cypraea* und verwandten Schnecken erfolgt demgegenüber durch eine allmählich zunehmende Annäherung der äußeren Mündungswand an die Wand des letzten Umganges, so daß schließlich nur ein schmaler Spalt freibleibt. Während das äußere Aussehen der Mündung in diesem Falle stärker abweicht von dem, welches die Phragmoceraten darbieten, weist hier das Verhalten der Schalenwand mehr Ähnlichkeit mit demjenigen bei der Visierbildung paläozoischer Cephalopoden auf.

Stellt man sich nun einmal vor, man hätte von *Isognomostoma*

nur die Schale überliefert, und müßte sich an der Hand einer konservierten Weinbergschnecke klarmachen, wie der Weichkörper etwa in den Schalen mit verengter Mündung gesessen hätte, so würde man auf große Schwierigkeiten stoßen. Der fixierte Körper einer Weinbergschnecke besitzt eine erhebliche Konsistenz und eine recht beschränkte Plastizität; an eine Einfügung in die verengte Schale in gleicher Weise, wie in die glattmündige, wäre nicht zu denken. Bei einem so mangelhaften Materiale hätte man sich dann sehr wohl zu der Annahme gezwungen glauben können, daß, falls bei einer Helicidenschale eine Mündungsverengung auftrate, das Tier durch die Verengung zurückgehalten werde. Man würde also vielleicht zu der Theorie geführt worden sein, eingesperrt in seine Schale hätte das Tier vermutlich durch die freibleibenden



Fig. 4. Mündung von *Cypraea* *Tricia europaea* MONT. (Tier völlig in die Schale zurückgezogen.)

Schlitz nur einzelne Körperteile, etwa die Fühler, hinausstrecken können und würde demnach eine ganz merkwürdige Lebensweise gehabt haben müssen.

Nun wissen wir aber glücklicherweise, daß das Verhältnis zwischen dem eigentlichen Tier und seiner Schale bei *Isognomostoma*, und das gleiche trifft natürlich auch für die Cypraeiden zu, genau ebenso ist, wie das für die verwandten glattmündigen Arten gilt. Jederzeit können wir uns überzeugen, daß der Weichkörper der Schnecken erst durch die Fixation im Konservierungsmittel seine Konsistenz erhält, und daß er beim lebenden Tiere eine außerordentliche Plastizität besitzt. Jederzeit können wir beobachten, daß infolge dieser Plastizität der lebende Schneckenkörper in der Lage ist, sich ohne weiteres durch die enge Mündungsspalte hinauszupressen, und es würde kaum jemand auch nur auf die Idee kommen, diese Fähigkeit in Zweifel ziehen zu wollen.

Diese Erfahrungen seien nun auf die Phragmoceraten angewandt. Die Übereinstimmung im Bau der Schale bietet wohl mit Sicherheit die Veranlassung, sie zu den Cephalopoden zu rechnen. Unter diesen werden sie, wieder ausschließlich dem Schalenbau nach, in die Verwandtschaft der noch rezent erhaltenen Nautiliden gestellt. Es bedarf kaum einer besonderen Betonung, daß mit dieser Annahme schon ein Schritt weit hinein in das Gebiet der Hypothese getan ist; aber da diese Einordnung der allgemeinen Ansicht entspricht, mag sie als Unterlage dienen. Man wird daraus zunächst erschließen, daß der Weichkörper der Phragmoceraten eine gewisse Übereinstimmung mit demjenigen der Nautiliden besessen habe, wenn schon über den Grad dieser Übereinstimmung sich naturgemäß gar nichts aussagen läßt. Weichkörper von *Nautilus* sind nun zwar schon des öfteren untersucht worden, aber nur verhältnismäßig wenigen Forschern ist es vergönnt gewesen, das lebende Tier zu sehen und den frischen Organismus zu präparieren. Der fixierte Weichkörper eines *Nautilus* hat aber wie derjenige einer fixierten Schnecke eine erhebliche Konsistenz. Diese führt unmerklich zu der Vorstellung, daß auch das lebende Tier ziemlich konsistent gewesen sei, zumal die auch meist fixiert als Vergleichsmaterial untersuchten dibranchiaten Cephalopoden ebenfalls unvergleichlich viel konsistenter sind, als etwa die lebende Weinbergschnecke. Nun wissen wir aber, daß die lebenden Dibranchiaten eine beträchtliche, z. T. sogar eine ganz außerordentlich große Plastizität besitzen (*Octopus*), welche derjenigen lebender Schnecken kaum nachsteht. Ähnliches scheint auch von *Nautilus* zu gelten, und es liegt keinerlei Grund vor, für die Phragmoceraten ein Verhalten anzunehmen, das in dieser Beziehung von dem der meisten rezenten Mollusken aller Gruppen abweicht. Auch der Körper der Phragmoceraten besaß also vermutlich dieselbe große Plastizität, wie sie andere Molluskenkörper aufweisen.

Damit fällt ein wichtiges Hindernis für das Verständnis der Beziehungen zwischen Weichkörper und Schale bei den Phragmoceraten weg. Nichts hindert jetzt mehr die Vorstellung, daß sich die Phragmoceraten ähnlich verhielten, wie es von den Schnecken mit verengter Mündung bekannt ist. Die Phragmoceraten waren danach wohl imstande, sich mit dem gesamten vorderen Abschnitt ihres Weichkörpers, dem Cephalopodium, durch die Spalte des Visiers heranzuzwängen. Dieser eine Schluß, dem eine gewisse Wahrscheinlichkeit kaum abgesprochen werden kann, bringt nun eine Fülle von weiteren Vorstellungen mit sich, welche durch ihn bedingt werden.

Zunächst ist es erforderlich, daß ein Weichkörper, welcher durch eine derartig enge Mündung passieren soll, wie es etwa diejenige von *Phragmoceras* ist, durchgängig eine so große Plastizität besitzt, daß er sich auf die Schlitzbreite zusammenpressen läßt. Würde man sich einen *Nautilus*-Körper in die Phragmoceratenschale hineindenken, und würde man ihm die geforderte Plastizität in vollem Umfange zubilligen, so würde er doch nicht in der Lage sein, durch die Mündung heranzukommen. Er würde dann durch das Vorhandensein seines Entoskelettes an einer genügenden Kompression gehindert werden. Darans geht hervor, daß der Kopfknochen bei den Phragmoceraten nicht so stark entwickelt gewesen sein kann, wie bei *Nautilus*, vielleicht auch gänzlich fehlte. Das ist auch aus anderen Gründen keine besonders schwer verständliche Annahme, da die Ausbildung eines Kopfknochens eine spezifische Eigenschaft ist, welche den anderen Gruppen der Mollusken abgeht. Und unter den rezenten Cephalopoden ist wieder die primitivste Form, *Nautilus*, auch mit dem einfachsten Typus eines Kopfknochens ausgestattet. Es liegt also nichts näher, als bei altertümlichen Formen einen Mangel oder höchstens eine erst „orientäre“ Ausbildung des Kopfknochens vorauszusetzen.

Außer dem Kopfknochen enthält der Kopf von *Nautilus* noch einen weiteren Komplex von Skelettbildungen, nämlich die beiden mächtigen Kiefer im Schnabelapparat. Auch diese können bei den Phragmoceraten mit stark verengter Mündung nicht die entsprechende Größe und Stärke besessen haben wie bei *Nautilus*. Da die Kiefer ebenfalls nur bei den Cephalopoden zu einem so kräftigen, papageischnabelartigen Beißapparat entwickelt sind, würde ihre geringere Ausbildung bei primitiven Formen nicht besonders überraschen. Man kann aber auch daran denken, daß sie bei den Phragmoceraten erst in Anpassung an eine andere Lebensweise sekundär wieder reduziert wurden, wie das unter den rezenten Cephalopoden sich insbesondere in Anpassung an eine mikroplage Lebensweise beobachten läßt (*Cranchia*). Eine primär geringe Ausbildung oder eine sekundäre Reduktion des Kieferapparates würde jedenfalls

dafür sprechen, daß die Phragmoceraten eine von derjenigen der meisten rezenten Cephalopoden abweichende Art der Ernährungsweise besessen haben. Damit ist naturgemäß noch nicht gesagt, daß sie gerade mikrophag oder gar herbivor gewesen sein müßten, obschon besonders letzteres im Hinblick auf das Verhalten der Gastropoden gar nicht so unwahrscheinlich ist, wie es vielleicht im ersten Augenblick erscheint. Sie konnten aber jedenfalls, wenn sie Raubtiere waren, wohl kaum, wie *Nautilus*, hartschalige Organismen ohne weiteres zermalmen und aufnehmen, sondern höchstens sich, wie viele Raubschnecken, an weiche Beutetiere halten (*Testucella*); die weitere Möglichkeit, hartschalige Tiere durch Anbohren zu bewältigen (*Natica*), kommt wohl weniger in Betracht.

Wenn das Phragmoceratentier in seine Schale eingezogen war, so lag sein Cephalopodium gleichsam in einer von seinem Mantel gebildeten Tasche; denn es ist wohl anzunehmen, daß der Mantel wie bei *Nautilus* und wie bei den Gastropoden der Schale mehr oder weniger dauernd anlag. Stülpte sich dagegen der Weichkörper aus, so schlüpfte er aus dieser Mantelhülle heraus. Die vorher vom Mantel umhüllten Körperteile befinden sich dann im Zusammenhange außen vor dem Mantel und der Schale. Darauf basierend ist es möglich, auch über die Lebensweise der Phragmoceraten zu einer Vorstellung zu gelangen.

Naturgemäß wurde durch das Ausstülpen des Kopffußes die Mantelhöhle ganz erheblich erweitert; und wenn das Tier sich wieder zurückzog, mußte das sie erfüllende Wasser größtenteils wieder entweichen. Wegen der Enge der Mündung erfolgte nun das Zurückziehen des Kopffußes wohl zu langsam, als daß das austretende Wasser eine hinreichende Geschwindigkeit erhielt, um durch Rückstoß den Körper samt Schale fortzubewegen. Beim Einziehen in die Schale konnte ein Phragmocerat vermutlich nicht zugleich einen Schwimmstoß erzielen.

Dem ausgestreckten Tier war es sodann überhaupt nicht möglich, durch Spritzstoß zu schwimmen, da eine Kompression der Atemhöhle bei der Festlegung der Gesamtgestalt durch die Schale ohne Verlagerung des Weichkörpers, also ohne Einziehen des Kopffußes, kaum denkbar ist.

Nur dann, wenn das Tier ganz in seine Schale zurückgezogen war, vermochte es vielleicht, einen gerichteten Wasserstrahl auszustößen. Voraussetzung wäre dabei, daß der rinnen- oder röhrenförmig zum „Trichter“ zusammengelegte Fuß zur Mündungsspalte herausgesehen habe. Dann konnte das vorher eingesogene Atemwasser durch die Kontraktion der Adduktoren plötzlich heftig aus der Mantelhöhle herausgepreßt und dabei von dem „Trichter“ zum geschlossenen Strahl zusammengehalten werden. Unter den Umständen war es wohl möglich, daß der Phragmocerat ein Stück weit durch das umgebende Wasser fortgeschleudert wurde, ähnlich

wie der rezente Dibranchiat durch den auf gleiche Weise entstehenden Spritzstoß seines hoch spezialisierten Trichterapparates. Das Vorhandensein einer Schwimmfähigkeit ist also bei den Phragmoceraten denkbar. War diese Art der Fortbewegung durch Spritzstoß aber nur beim eingezogenen Tiere möglich, so ist das ein Hinweis darauf, daß sie auch nicht die hauptsächlichste Fortbewegungsart sein konnte. Ist es doch mehr oder weniger selbstverständlich, daß ein schalentragendes Tier dann, wenn es sich fortbewegen will, sich nicht gerade im Inneren seines Gehäuses verbergen wird. Es wird vielmehr möglichst weit heraustreten, um das durchmessene Gebiet auf das Vorhandensein von Nahrung abzusuchen. Die normale Fortbewegungsweise der Phragmoceraten kann also nicht das aktive Schwimmen gewesen sein. Dies kam vielmehr, wenn überhaupt, so nur gelegentlich, insbesondere zum Schutz bei Verfolgung, in Betracht. Man darf also wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß die Phragmoceraten keine nektonische, also aktiv schwimmende Lebensweise besaßen, ebenso wenig, wie man der erstaunlich schwimmfähigen Feilenmuschel (*Limu hians*) allein deshalb eine schwimmende Lebensweise zuschreiben wird, weil sie unter geeigneten Verhältnissen zu schwimmen vermag, während sie gewöhnlich im zusammengesponnenen Neste ein ausgesprochen sedentäres Leben führt.

Nun ist es natürlich denkbar, daß die Phragmoceraten für gewöhnlich eine planktonische Lebensweise hatten. Die kurze aufgeblähte Form der Gehäuse würde sich gut damit vereinigen lassen, weil viele Planktonorganismen eine kugelartige Gestalt besitzen, auch unter den rezenten dibranchiaten Cephalopoden (*Cranchia*). Man könnte vielleicht als Stütze dafür anführen, daß die Phragmoceraten beim Herauskriechen aus dem Gehäuse, etwa durch starke Wasseraufnahme, wie viele Schnecken (SCHIEMENZ) ihr Volumen so stark vergrößerten, daß sie erst recht schwimmfähig wurden. Aber einmal ist das Vorkommen verengter Mündungen gerade kein Charakteristikum pelagisch lebender Formen, da die im Visier abgelagerte größere Menge von Schalensubstanz nur eine zwecklose Belastung bedeuten würde, ohne in entsprechendem Maße, wie bei den benthonisch lebenden Formen, zum Schutze des Weichkörpers beitragen zu können. Sodann macht die kräftige Schale der Phragmoceraten, die bei manchen Arten geradezu plump ist (*Phr. callistoma*), nicht den Eindruck einer Schwimmschale, da bei solchen die Wände erheblich dünner zu sein pflegen. Und schließlich würde, wenn die Schwimmfähigkeit jeweils durch die Volumenvergrößerung beim Heraustreten des Kopffußes bedingt wäre, dieselbe beim Zurückziehen wegfallen, und das Tier dann jedesmal absinken, wenn es zur aktiven Fortbewegung übergehen wollte. Eine planktonische Lebensweise führten die Phragmoceraten demnach auch schwerlich.

Somit bleibt durch Ausschluß der anderen nur die Möglichkeit übrig, daß die Phragmoceraten für gewöhnlich sich auf dem Meeresboden aufhielten und somit ein ausgesprochen benthonisches Leben führten. Ähnliches ist ja auch, wenn schon nicht in dem Umfange, im Laufe der Jahre von *Nautilus* bekannt geworden, den man früher für ein pelagisches Tier hielt, während später sich herausstellte, daß er vorzugsweise am Boden kriecht und nur [gelegentlich schwimmt (WILLEY).



Fig. 5. Schale und Steinkern von *Phragmoceras callistoma* BARR (nach BARRANDE).

Nun wurde bereits erwähnt, daß die Schale der Phragmoceraten oft enorm verdickt ist. Eine solche Dicke der Schalen kann dadurch zustande kommen, daß die Schale sehr dick angelegt wird, oder daß sie sekundär verdickt wird; und die sekundäre Verdickung wiederum kann von innen her oder von außen erfolgen.

Der schon früher herangezogene Vergleich mit einer *Cypraea* legt es nahe, wiederum bei den Cypraciden nach analogen Verhältnissen zu suchen. Die Cypraciden sind nicht nur imstande, durch den engen Mündungsspalt ihrer Schale Kopf und Fuß ihres Weichkörpers herauszustrecken, sie pflegen auch den Mantel weit herauszutreten zu lassen und ihn auf die Schale aufzulegen. Bei der kriechenden *Cypraea* ist dann die gesamte Schale von dem eigenartig umgebildeten Mantel bedeckt. Es wirkt außerordentlich über-

raschend, wenn man zum erstenmal nach einem auf dem Korallenriff kriechenden, auffällig gefärbten und über und über mit kleinen Zäpfchen besetzten Tiere von eiförmiger Gestalt greift, und wenn unter der Hand der rätselhafte Organismus durch Einziehen des Weichkörpers zu einer *Cypraca tyris* gleichsam umgewandelt wird. Die Folge dieser Umhüllung der Schale für die Morphologie der Schale ist nun, daß dieselbe von neuen Schichten überzogen wird, welche der Mantel sekundär auf das Gehäuse abscheidet. Dadurch

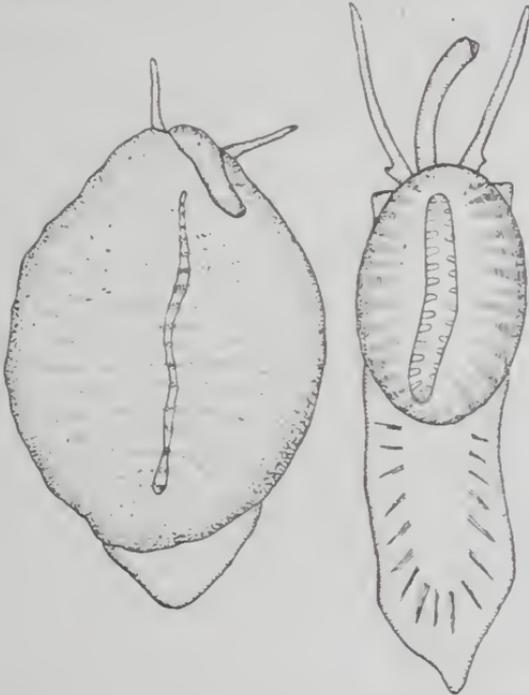


Fig. 6. Umhüllung der Schale durch den Mantel bei *Cypraca (Trivia) europaea* MONT.; rechts: Tier völlig ausgestreckt, kriechend (nach FISCHER aus SIMROTH); links: Tier teilweise zurückgezogen (nach PELSENER). Von der Dorsalseite der Schale ist nur der schmale Streifen zwischen den hochgeschlagenen Mantelfalten sichtbar.

wird einerseits die ursprüngliche Skulptur und der morphologische Aufbau der Schale völlig verdeckt und andererseits allmählich eine größere Schalendicke erreicht. Während bei dieser großen tropischen Art die Schale glatt ist, weist diejenige der kleinen *Cypraca (Trivia) europaea* MONT. aus dem Nordmeer eine Rippen-skulptur auf, eine Komplikation, durch welche am prinzipiellen Aufbau der Schale naturgemäß nichts geändert wird.

Ähnliches Verhalten könnte nur auch bei den Phragmoceraten vorliegen, bei denen sich eine deutliche Schichtung der Schale

findet. Die Ablagerung dieser verschiedenen Schalenschichten erfolgte wahrscheinlich nicht mehr oder weniger synchron, also beim fortschreitenden Wachstum vom Mundsaum her, denn sie zeigen unter Umständen eine sehr deutliche Skulptur, die auf den einzelnen Schichten etwas verschieden ist. Die Ablagerung erfolgte auch nicht von innen her, denn gerade die innerste Schicht zeigt eine besonders ausgesprochene zierliche Skulptur auf ihrer Externseite. Man darf also wohl annehmen, daß der Schalenzuwachs von außen her stattfand, und zwar hat es den Anschein, als ob die Verdickung im wesentlichen erst nach Abschluß des Größenzwachstums erfolgte. Die Gleichmäßigkeit, mit welcher die einzelnen Schichten auf der ganzen Schale übereinander gelagert sind, weist wenigstens auf ein solches Verhalten hin. Die Anschauung also, daß die Phragmoceraten ihre Schale mit dem Mantel umhüllen konnten, scheint mir danach sehr nahe zu liegen. Der Parallelismus zwischen Cypraeenschale und Phragmoceratenschale scheint aber noch weiter zu gehen.

Die Überdeckung der Schale mit dem Mantel ist eine Eigenschaft, die besonders bei solchen rezenten Schneckenformen vorkommt, welche rasch beweglich sind. Auch bei den Phragmoceraten wäre etwas Ähnliches wohl anzunehmen. Das wird gestützt durch die Tatsache, daß bei ihnen die Schale im Vergleich zu anderen beschalten Cephalopoden außerordentlich verkürzt ist, ein Faktor, der auch größere Beweglichkeit gegenüber der Schwerfälligkeit etwa der gestreckten Orthoceraten garantieren würde. In demselben Sinne würde besonders die gleichmäßig eiförmige, direkt an die Form der Cypraeidengehäuse erinnernde Gestalt von erwachsenen *Gomphoceras*-Schalen von Bedeutung sein.

Danach ist es mir von größter Wahrscheinlichkeit, daß die Phragmoceraten kriechende, vielleicht noch mehr oder weniger schneckenähnliche Cephalopoden waren, die in ihrer Lebensweise mancherlei Anklänge an die rezenten Cypraeiden besaßen.

Vom Standpunkte phyletischer Spekulation würde sich an diese Stellungnahme mancherlei anknüpfen lassen. Cypraeenähnliche Schnecken sind es, welche morphologisch die Brücke zu den beschalten und weiterhin den unbeschalten Opisthobranchiern schlagen. Und die zeitweilige Umhüllung der Schale mit dem Mantel ist hier die Vorstufe zur dauernden Mantelumwachsung, der Grundlage für die Schalenreduktion. So böte sich die Möglichkeit, die STEINMANN'sche Hypothese von der Beziehung der Phragmoceraten zu *Cirroteuthis* wieder aufzunehmen, und eine Verbindung zu suchen zwischen den paläozoischen Phragmoceraten und der Gesamtheit der rezenten Octopoden. Andererseits könnten die Phragmoceraten auch zu Formen mit analoger Schalenumwachsung in Beziehung gebracht werden, die zu schwimmendem Leben übergingen und durch mehr polare Ablagerung der sekundären Schale dem Belemniten-

typus zustrebten. In beiden Fällen muß man sich aber dessen bewußt sein, daß man damit auch entweder einen direkten Übergang von tentakulaten nautiloiden Stammformen zu acetabuliferen Cephalopoden annähme, oder die Phragmoceraten aus der Verwandtschaft der Nautiloideen bereits herauslöste. Diese Gedanken weiter auszuspinnen erübrigt sich, da sie rein auf hypothetisches Gebiet führen.

Der Versuch dagegen, aus dem Bau des Gehäuses der Phragmoceraten auf Morphologie und Biologie des Phragmoceratentieres Schlüsse zu ziehen, erscheint mir ebenso berechtigt wie wünschenswert<sup>1</sup>. Und vielleicht sind die vorgebrachten Erwägungen geeignet, etwas Anregung in dieser Richtung zu bieten.

## Coelurosaurier-Reste aus dem obersten Keuper von Halberstadt.

Von **Friedrich v. Huene** in Tübingen.

Mit 6 Textfiguren.

Dem freundlichen Entgegenkommen des Geheimrats Prof. O. JAEKEL in Greifswald verdanke ich es, daß die wenigen Coelurosaurier-Reste des berühmt gewordenen oberen Keupers von Halberstadt mir zur Bestimmung und Bekanntgabe nach Tübingen übersandt wurden. Das Material besteht nur aus 5 Stücken: 1. dem von JAEKEL als *Pterospondylus trielbae* bekannt gemachten Wirbel (Pal. Zeitschr. I. 1914. p. 195), der im Inneren des Panzers von *Triassochelys dux* gefunden wurde, und 2. vier zusammen gefundene Knochen: zwei Wirbelcentra, einem linken Hlemm und einem rechten Femur.

### 1. *Pterospondylus trielbae* JKL. (Fig. 1).

Es ist dies ein gut erhaltener mittlerer Rückenwirbel von sehr leichtem Bau, der stark an *Procompsognathus triassicus* aus dem Stubensandstein von Pfäffenhofen und an *Podokesaurus holyokensis* aus dem amerikanischen Connecticut-Sandstein erinnert. Das Wirbelcentrum ist sehr gestreckt und niedrig, mäßig eingezogen, die Unterseite relativ breit, oberhalb derselben in der Mitte enger. Die Länge ist 26 mm; die Höhe der Gelenkflächen ist 9, die Breite 12 mm; letztere sind mäßig konkav, der Oberrand gerad-

<sup>1</sup> Auf die morphologischen Anklänge zwischen den Visierbildungen von Phragmoceraten einerseits und von manchen Ammonoideen andererseits (*Morphoceras* und Verwandte) sei nur hingewiesen, während ihre Erörterung erst bei späterer Gelegenheit erfolgen wird.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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: [Die biologische Bedeutung der Mündungsverengung bei Phragmoceras. 303-315](#)