

7. Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der fossilen Cephalopoden.¹⁾

Von Herrn W. BRANCO in Berlin.

LEOPOLD VON BUCH war es, welcher im Jahre 1832 zuerst die Ansicht vertrat, dass man die Goniatiten und Ceratiten nicht als dem Genus *Ammonites* ebenbürtige Geschlechter betrachten dürfe, sondern dass man in denselben lediglich zwei Gruppen der grossen Gattung *Ammonites* zu erkennen habe; Gruppen, welchen kein höherer Rang zukomme, als allen übrigen Gruppen²⁾, welche er bei den eigentlichen Ammoniten unterschieden hatte.³⁾

Es gelang L. v. BUCH nicht, dieser Anschauung allgemeine Geltung zu verschaffen, und so trat denn im Jahre 1866 BEYRICH von Neuem für diese Sache ein. „Wenn man“ — so schrieb er — „die Aufgabe verfolgt, den Zusammenhang geologisch älterer und jüngerer Ammoniten-Formen in einer naturgemässen Anordnung zum Ausdruck zu bringen, so wird man davon abstehen müssen, die Goniatiten und Ceratiten als gleichwerthige Geschlechter dem Genus *Ammonites* zur Seite zu stellen.“⁴⁾

Während nun von den Autoren, nach dem Vorgange von L. v. BUCH und BEYRICH, der mächtige Formencomplex der eigentlichen Ammoniten in eine Anzahl von Gruppen gegliedert wurde, welchen allen ja der gemeinsame Name *Ammonites* zukam, behielten doch die meisten Forscher zugleich auch die Ausdrücke *Goniatites* und *Ceratites* bei. Ein Umstand, durch welchen wohl die allgemeine Anerkennung einer derartig innigen Verknüpfung derselben mit den Ammoniten, wie sie v. BUCH und BEYRICH im Auge gehabt hatten, erschwert wurde.

¹⁾ Vorgetragen in der Sitzung vom 13. August 1880 der allgemeinen Versammlung zu Berlin.

²⁾ „Familien“ nannte sie L. v. BUCH.

³⁾ LEOP. v. BUCH, Ueber Ammoniten und über Goniatiten Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1832, Separatabzug pag. 9. Anmerk. 1 u. 2.

⁴⁾ E. BEYRICH, Ueber einige Cephalopoden aus dem Muschelkalk der Alpen. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1866. pag. 115. Gedruckt 1867.

Erst als man in der Systematik der Ammoniten in neuerer Zeit Genera an die Stelle der alten Gruppen treten liess, da schwand, indem man das Genus *Ammonites* aufhob, die anscheinende Gegensätzlichkeit, welche immer noch zwischen den Namen *Ceratites* und *Ammonites* bestanden hatte.¹⁾ Nicht so aber war das der Fall mit den Goniatiten, welche nun, nach der Zerspaltung der Ammoniten in viele Genera, diesen Letzteren umso mehr als eine geschlossene, grosse, scheinbar fremdartige Formenmasse gegenüber stehen. Erst aus neuerer Zeit datiren die Versuche von v. MOJSISOVICs, einzelne Goniatiten unter die Geschlechter der Ammoniten zu vertheilen; Versuche, die naturgemäss mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verknüpft sind.

Noch nicht allgemein ist die Eintheilung der Ammoniten in Genera angenommen worden. Es mag das zwei verschiedenen Gründen zuzuschreiben sein. Nämlich einmal, weil von Gelehrten verschiedener Nationen ziemlich gleichzeitig eine verschiedene generische Systematik ausgearbeitet wurde, der sich als Supplement noch von mehrfach anderer Seite geschaffene Ammoniten-Geschlechter anreihen. Sodann zweitens, weil die ungeheure Masse von Formen, welche zu bewältigen ist, noch ein starkes Schwanken in den Anschauungen über die Abgrenzung der einzelnen Gattungen verursacht. Gleichviel aber, ob man sich für die Eintheilung der Ammonitiden in Gruppen oder in Genera erwärmen will, der Unterschied ist ein nur formaler; denn ältere wie neuere Forscher leitete ja derselbe Gedanke: „Erkenntniss der verwandtschaftlichen Beziehungen.“ Nur in den Mitteln, jener Erkenntniss näher zu kommen, steigerte man sich allmählich. Hatte man anfangs die Form und Sculptur der Spirale, die Lobenzeichnung und die Richtung der Siphonaldüten als maassgebende Kriterien benutzt, so wurden diesen später als neue Merkmale die Länge und Verzierung der Wohnkammer, der Verlauf ihres Mundrandes und das Verhalten der Aptychen hinzugefügt. Als letztes Moment hat man dann noch in neuerer Zeit die inneren Windungen mit in den Kreis der Betrachtung hineingezogen. Indessen hier schien von der Natur eine Grenze gesteckt zu sein. Je weiter man nämlich von den äusseren Umgängen, also von dem Gehäuse des erwachsenen Thieres, zu den inneren, das heisst zu demjenigen des jungen Thieres, vordrang, desto mehr verschwanden die generischen und specifischen Unter-

¹⁾ Denn *Ceratites* sank nun zu einem, den übrigen Geschlechtern der Ammoniten gleichwerthigen Genus herab. Anfänglich mit *Trachyceras* LAUBE vereinigt, wurde es in neuester Zeit durch v. MOJSISOVICs wieder unter dem alten Namen *Ceratites* von *Trachyceras* abgetrennt.

schiede; und zuletzt stand man vor einem kleinen, indifferent aussehenden Gehäuse, welches kiel- und sculpturlos war und statt der im Alter oft so reich gezackten Sutur nur eine in monotoner Goniatischenart geschlängelte LÖBENLINIE besass. Dieses indifferente Ding erschien zu weiteren classificatorischen Zwecken unbrauchbar und zwar dies umsomehr, je weiter man nach dem innersten Kern, nach dem Nucleus der Schale vordrang. Zwar unternahm es HYATT¹⁾, diesen innersten, nur noch mit dem Mikroskope erkennbaren Theil des Ammoniten-Gehäuses blozulegen. Allein auch hierbei zeigten sich, obgleich er mehrere Arten untersuchte, keinerlei derartige Unterschiede, dass sie ihn, der ja selber den theilweisen Versuch einer generischen Eintheilung der Ammoniten machte, hätten veranlassen können, dieselben in seiner Systematik zu verwerthen. Doch gelangte HYATT durch Untersuchung auch mehrerer Goniatischen zu dem Resultate, dass die Anfangsstadien der Schale dieser denjenigen der Ammoniten sehr ähnlich seien.

Wenn nun auch hiernach die Fortsetzung derartiger Untersuchungen nutzlos zu sein scheinen mochte, so dächte es mir doch rathsam, dieselben in mehr systematischer Weise weiter zu verfolgen. Denn entweder musste sich bestätigen, dass der Nucleus des Gehäuses wirklich bei allen Ammoniten und Goniatischen von ungefähr derselben Gestalt sei; und dann konnte diese Thatsache als ein schöner Beweis für jene alte Anschauung gelten, dass Beide auf das Innigste mit einander verwandt seien. Oder aber, es ergaben sich dennoch Unterschiede zwischen den verschiedenen Gruppen resp. Geschlechtern; und dann mussten solche Unterschiede von einschneidender Wirkung auf unsere Anschauungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Ammonitiden sein.

Ich beschloss daher, zunächst möglichst heterogene Typen, möglichst Vertreter aller Gruppen, bezüglich Genera der grossen Familie der Ammonitiden zu untersuchen und auf solche Weise silurische und devonische Goniatischen mit carbonischen, diese mit triadischen Ammoniten und Letztere wieder mit jurassischen und cretaceischen zu vergleichen; das Ganze dann schliesslich den aequivalenten Schaalengebilden einerseits der Nautiliden, andererseits der Spiruliden und Belemnitiden gegenüberzustellen.

In der That ergaben sich denn auch bei dieser planmässigen Verfolgung der Sache und bei dem Zeichnen der Anfangsgebilde der Schale mit Hülfe der Zeichenkammer

¹⁾ Embryology. Bulletin of the Museum of comparative zoology at Harvard college. Cambridge, Mass. Vol. 3. No. 5- 1872. pag. 59-108. t. 1-4.

und bei derselben Vergrößerung wesentliche Unterschiede. Die Resultate dieser Untersuchungen ¹⁾ sollen, soweit dieselben auf verwandtschaftliche Verhältnisse Bezug haben, im Folgenden kurz dargestellt werden.

Um zu einem besseren Verständnisse zu gelangen scheint es wünschenswerth, den Gang der Untersuchung zu veranschaulichen.

Man denke sich ein spiralgewundenes Cephalopoden-Gehäuse, z. B. dasjenige eines Ammoniten. Wir brechen den äusseren Umgang ab, wir schälen darauf den zweiten, den dritten herunter, wir wickeln schliesslich die ganze Spirale ab, bis wir an den Anfang derselben kommen. Dabei beobachten wir erstens, dass die Sutura aus dem reichgezackten und zerschlitzen Zustande mehr und mehr in einen einfacheren übergeht, bis sie zuletzt nur noch eine goniatitenähnliche Wellenlinie bildet. Zugleich bemerken wir aber auch, dass sich an dem Querschnitte der Windungen eine allmähliche Aenderung vollzieht. War z. B. der Ammonit hochmündig, mit schneidend scharfer Externseite versehen, so verlor er diese Eigenschaften mehr und mehr je weiter wir die Spirale abwickelten. Wir erblicken in einem gewissen Stadium Windungen von annähernd kreisrundem Querschnitte, und wenn wir nun noch weiter abbrechen, so schlägt der Letztere in das Gegentheil des anfänglichen um, er wird ganz breit- und niedrigmündig. In demselben Maasse beobachten wir schliesslich aber auch eine allmähliche Vereinfachung der Ornamentik: Rippen, Stacheln, Furchen und Kiele werden kleiner und kleiner. Nun verschwinden sie gänzlich und zuletzt bleibt nur noch eine glatte, schmucklose Schaaale übrig. Wir halten jetzt ein kleines Gehäuse in der Hand, welches kaum noch 2—5 Mm. hoch ist. Wir brechen vorsichtig mit Hülfe von spitzen Nadeln unter der Lupe die Umgänge weiter und weiter ab; wir müssen das winzige Object während der Arbeit öfters unter das Mikroskop legen, um bemerken zu können, ob wir bereits dem Anfange der Schaaale nahe sind. Und schliesslich erkennen wir, dass wir den letzten Umgang, welcher noch den Nucleus umgab, fortbrechen, denn wir bemerken eine auffallende Veränderung an der Sutura. Während nämlich der Aussenlobus bisher stets in zwei Spitzen endete, verloren sich diese später, so dass nur noch ein ungetheilter Aussenlobus vorhanden blieb. Und nun, mit einem Male fehlt auch dieser, und wir erblicken eine ganz fremdartig gebildete Lobenlinie, wie wir eine solche noch

¹⁾ Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden, Theil I. Palaeontographica N. F. (XXVI.) pag. 15—50. t. 4—13. Ferner Theil II. Ebenda N. F. (XXVII.) pag. 12—81. t. 4—11.

nie bei einem Ammonitiden sahen: die erste nämlich, welche überhaupt von dem jungen Thiere gebildet wurde. Statt des Aussenlobus, welcher, immer rückwärts weisend, gewissermaassen den Weg zur Anfangskammer andeutete, plötzlich ein weit nach vorwärts vorspringender Aussensattel (Fig. 2 u. 3). Wir brechen nun noch das letzte Ende des Umganges bis an diese erste Lobenlinie ab und wir sind an dem Nucleus, an dem Anfange der Schaale, an der Anfangskammer, wie ich sie nenne, angelangt. Nach ziemlicher Mühe freilich, denn diese Anfangskammer ist bei den Ammoniten in der Regel nur $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ Mm., in selteneren Fällen bis $\frac{2}{3}$ Mm. hoch, so dass wir dieselbe nur bei starker Vergrösserung deutlich erkennen können. Mit Hülfe dieser aber sehen wir, dass sich die Anfangskammer von allen übrigen Luftkammern, wie auch von der Wohnkammer ebenso deutlich unterscheidet, wie die erste Lobenlinie von den darauf folgenden. Der Unterschied von den Luftkammern liegt auf der Hand; denn diese sind ja nur kleine Theile der jedesmaligen Wohnkammern des Thieres. Von der Wohnkammer aber ist die Anfangskammer nur der äusseren Form, nicht dem Wesen nach unterschieden; denn beide repräsentiren ja dasselbe, die Wohnkammer des ganzen Thieres. Die Eine: die Wiege des jungen, die Andere: das Wohnhaus des ausgewachsenen Cephalopoden.

Um einen ungefähren Begriff von dieser Anfangskammer zu erhalten, wolle man sich eine kleine liegende *Cypraea* oder eine *Bulla* vorstellen. Wir haben also ein mikroskopisch kleines Gehäuse vor uns, welches etwa den Umriss eines liegenden Eies besitzt, wenn wir dasselbe von oben oder unten, von vorn oder hinten betrachten, d. h. wenn wir dasselbe um seine horizontale Axe drehen. Wenn wir aber diese Anfangskammer von der Seite her anschauen, d. h. wenn wir auf den Nabel derselben blicken, so erkennen wir, dass sie bereits in einer Spirale gewunden ist, welche (Fig. 4 c, 5 c, 6 c) bei x beginnt und bei z endigt, mithin einen vollen Umgang ausmacht.

Indem wir so von dem äussersten Umgange an die Veränderungen beobachteten, welche die Sculptur der Schaale, ihr Querschnitt und die Lobenlinie erlitten, Veränderungen, welche in der fremdartigen ersten Suture und in der eigenthümlich gestalteten Anfangskammer ihren Gipfelpunkt erreichten, erhielten wir zugleich ein Bild von den Umwandlungen, welche die äussere Gestalt des Ammoniten-Thieres im Verlaufe seiner Entwicklung erlitt. Denn die Schaale ist ja von dem Thiere gebildet, sie stellt gewissermaassen eine Todtenmaske desselben aus allen Lebensstadien dar, welche es durchlief. Wenn sich nun nachweisen lässt, dass für verschiedene Abtheilungen der

fossilen Cephalopoden ganz verschiedenartig gestaltete Anfangskammern und erste Suturen charakteristisch sind, so folgt aus dem soeben Gesagten, dass diese Abtheilungen auch aus Thieren bestanden, welche sich bereits bei einer mikroskopischen Grösse, zum mindesten der äusseren Form nach, von einander unterschieden.

Es werden daher derartige Unterschiede auf die verwandtschaftlichen Verhältnisse ein um so helleres Licht werfen, als wir nach Analogie mit der Entwicklungsgeschichte lebender Thiere schliessen dürfen, dass auch bei den fossilen Cephalopoden die ersten Jugendstadien näher verwandter Genera oder Gruppen einander gleich, ferner verwandter dagegen ungleich sein werden. Schwer scheint es freilich zu entscheiden, ob man hierbei den Unterschieden, welche sich in der Gestalt der Anfangskammer, oder denen, welche sich in der Form der ersten Lobenlinie aussprechen, ein grösseres Gewicht beilegen solle. Die Anfangskammer ist entschieden das früher Gebildete. Bei allen lebenden Mollusken geht die erste Anlage der Schale bereits in einem embryonalen Stadium vor sich. Ja, diese Tendenz des Mantels, in einem sogar sehr frühzeitigen embryonalen Zustande eine Schale abzusondern, geht so weit, dass selbst der Embryo der Nacktschnecken vorübergehend ein Gehäuse besitzt. Es ist daher in hohem Grade wahrscheinlich, dass uns bei den fossilen Cephalopoden, wenn auch möglicherweise nicht in der ganzen, so doch mindestens in einem Theile der Anfangskammer ein embryonales Gebilde vorliegt. Diese Wahrscheinlichkeit wird aber noch vermehrt durch die, wenigstens bei den Ammonitiden, ausserordentlich geringe Grösse der Anfangskammer, welche zwischen $\frac{1}{3}$ und $\frac{2}{3}$ Mm. Höhe schwankend, nur ausnahmsweise bei einigen der ältesten Goniatiten 1 Mm. erreicht. Aus diesem letzteren Umstande geht zum Mindesten hervor, dass uns hier Schalenbildungen überaus junger Cephalopoden vorliegen. Zum ersten Male also in der Palaeontologie sind wir hier im Stande, in ausgedehntem Maasse embryonale oder wenigstens subembryonale Merkmale zur Kenntniss der verwandtschaftlichen Beziehungen zu verwerthen.

Später als die Anfangskammer wurde nun freilich die erste Querscheidewand und somit die erste Sutura gebildet. Aber auch die Unterschiede, welche sich in der Gestalt dieser aussprechen, dürften höchst wichtig sein. Denn die erste Lobenlinie vergegenwärtigt uns die Zeit, in welcher das junge Cephalopoden-Thier sein bisheriges Wohnhaus, die Anfangskammer, verliess und diese nun für alle Zeiten durch die erste Querscheidewand hinter sich abspernte. Letztere also mit ihrer Sutura stellt, die Grenze der Anfangskammer bildend,

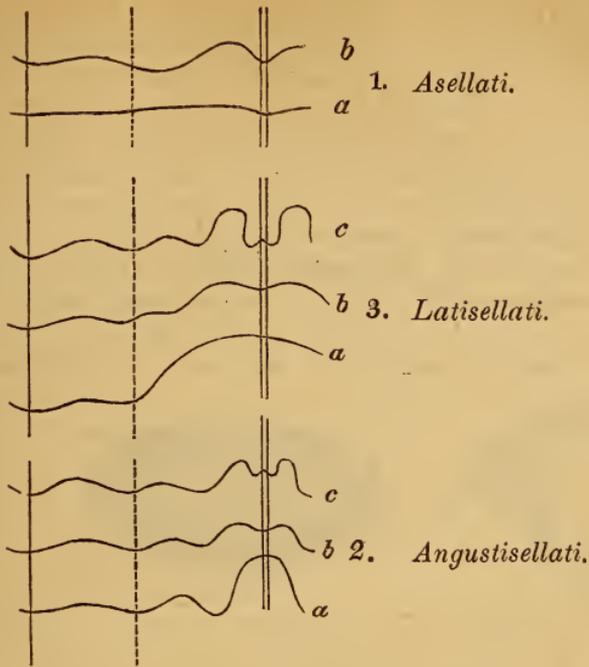
ein ganz bestimmtes Wachstumsstadium dar. Hierdurch wird uns die Möglichkeit geboten, die verschiedenen Gruppen der Cephalopoden in einer äquivalenten Entwicklungsphase mit einander zu vergleichen, was bei dem unbegrenzt dastehenden Nucleus der übrigen Mollusken-Gehäuse durchaus nicht der Fall ist. Zugleich aber verräth uns auch die Gestalt der ersten Sutur, dass das junge Cephalopoden-Thier zur Zeit ihrer Bildung noch einen typisch jugendlichen, ich möchte sagen embryonalen, Habitus besessen haben muss. Denn die drei Gruppen, welche ich bei den Ammonitiden unterscheidet, weichen in der Gestalt der ersten Sutur noch bedeutend von einander ab. Von der zweiten oder dritten an tritt dagegen die Lobenlinie bei Allen in das typische Goniatiten-Stadium, welches bei sämmtlichen Ammonitiden eine überraschende Aehnlichkeit besitzt. Und erst später bilden sich jene starken Differenzen heraus, durch welche sich die Suturen der verschiedenen Genera von einander unterscheiden.

Wenn es daher schwierig erscheinen möchte zu entscheiden, ob man der Gestalt der Anfangskammer oder derjenigen der ersten Lobenlinie ein grösseres Gewicht beizulegen habe, so ist dies in der Wirklichkeit doch nicht derartig der Fall. Denn Hand in Hand mit einer anders gearteten ersten Sutur pflegen häufig auch grössere oder geringere Unterschiede in der Form der Form der Anfangskammer zu gehen.

Es ergeben sich nun, wenn man jene der frühesten Jugend entnommenen Merkmale zu Grunde legt, so weit meine Untersuchungen reichen, bei den Ammonitiden drei Gruppen, welche ich nach der Gestalt der ersten Sutur, je nachdem diese nämlich einen schmalen, einen breiten oder gar keinen Aussensattel besitzt, mit dem Namen der *Angustisellati* (Fig. 2a u. Fig. 5), *Latisellati* (Fig. 3a u. Fig. 6) und *Asellati* (Fig. 1a u. Fig. 4) belege.¹⁾

Die geologisch älteste Gruppe ist diejenige der *Asellati*. Wir finden sie im Silur und im Devon, also nur bei den Goniatiten. Hier verläuft die erste Sutur, ohne einen merklichen Aussensattel zu bilden, in wenig geschwungener, fast grader

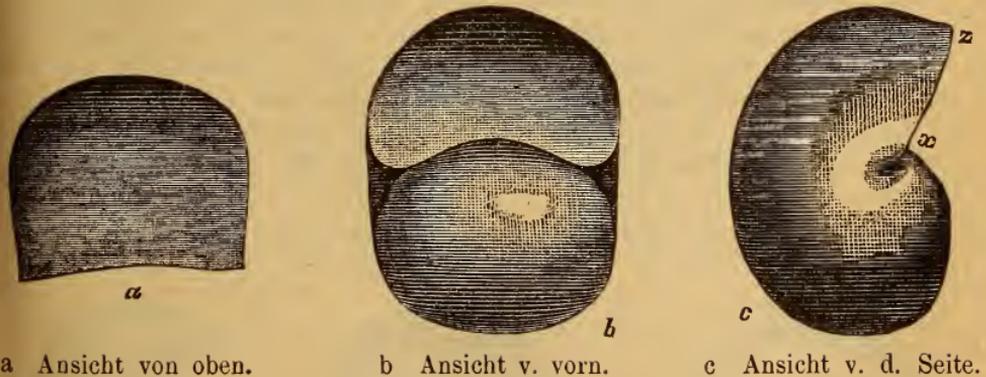
¹⁾ Die Sutur der erwachsenen Ammoniten besitzt in der Mitte der Externseite einen tiefen Aussenlobus, welcher an jeder Seite von einem Aussensattel begrenzt wird. Denkt man sich nun den Aussenlobus immer flacher werdend bis er zuletzt verschwindet, so vereinigen sich die beiden Aussensättel zu einem einzigen. In der ersten Sutur nun ist dies bei den *Latisellati* und *Angustisellati* der Fall; denn erst von der zweiten (oder dritten) Lobenlinie an bildet sich hier der Aussenlobus in Gestalt einer Einsenkung an der Spitze des Aussensattels, welcher Letztere eben dadurch erst in zwei Sättel getheilt wird. Bei den *Asellati* dagegen ist häufig schon in der ersten Sutur ein Aussenlobus vorhanden.



Figur 1, 2 und 3.

Linie von einem Ende der Anfangskammer bis zum anderen. Diese Letztere besitzt eine verhältnissmässig hohe Mundöffnung und ist relativ schmal, so dass der stark abgeflachte Nabel wenig hervortritt (Fig. 4).

Figur 4. Anfangskammer eines asellaten Goniatischen. Vergr. 60 fach.



a Ansicht von oben.

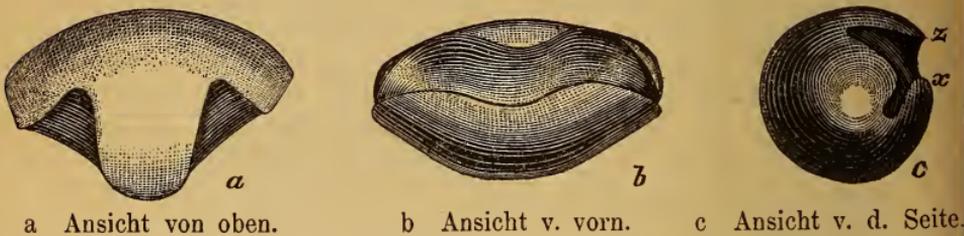
b Ansicht v. vorn.

c Ansicht v. d. Seite.

Wie jener älteste Typus der Anfangskammer nur Goniatischen eigen war, so finden wir den geologisch jüngsten Typus: die angustisellate Anfangskammer nur bei Ammoniten. Alle cretaceischen und jurassischen Formen, welche ich

untersuchte, besitzen ausnahmslos eine, wenn auch sehr verschieden gestaltete, so doch angustisellate Anfangskammer. Allein auch von triadischen Ammoniten-Geschlechtern gehört eine ziemliche Anzahl in diese Gruppe. Die erste Sutura ist hier, gegenüber der jener *Asellati*, hoch differencirt: Ein relativ schmaler Aussensattel, an welchen sich jederseits ein erster Seitenlobus und ein erster Seitensattel anreihen. Die Anfangskammer selber (Fig. 5) zeichnet sich im Allgemeinen durch einen eiförmigen Umriss, relativ spitzen Nabel und durch ihre breite, niedrige Mundöffnung aus.

Figur 5. Anfangskammer eines angustisellaten Ammoniten. Vergr. 60 fach.



Die Vergleichung der Abbildungen lehrt, dass diese Ammoniten von jenen Goniaticen stark unterschieden sind. Wenn wir uns nun zu der dritten Gruppe, zu derjenigen der

Latisellati (Fig 6). Diese ist das gemeinsame Band, welches Goniaticen und Ammoniten mit einander verbindet. Denn ihr gehören von Ersteren wesentlich die carbonischen Formen, von Letzteren zahlreiche Geschlechter der Trias an. Ebenso aber, wie wir diese Art der Anfangskammer auch bereits bei devonischen Goniaticen finden, so ist dieselbe mit hoher Wahrscheinlichkeit auch schon permischen Ammoniten eigen. Wie der Gruppenname andeuten soll, besteht hier die erste Sutura aus einem breiten Aussensattel, welcher von einem Nabel der Anfangskammer bis zum anderen reicht, neben welchem also keine weiteren

Figur 6. Anfangskammer eines latisellaten Ammoniten oder Goniaticen. Vergr. 60 fach.



Sättel und Loben mehr Platz finden. Die Anfangskammer zeigt ein Gepräge, welches demjenigen der *Angustisellati* mehr oder weniger ähnlich ist. Und wenn man die zahlreichen Abbildungen latisellater und angustisellater Formen aus den oben citirten Arbeiten (Anm. auf pag. 599) vergleichen will, so wird man leicht einsehen, ein wie enger Zusammenhang zwischen den Formen dieser beiden Gruppen besteht. Denn wenn auch die extremen Glieder der Letzteren wesentlich von einander verschieden sind, so bilden andererseits doch auch wieder manche Formen eine Brücke, welche von der einen Gruppe zu der anderen hinüberleitet. Wie denn bei manchen latisellaten Anfangskammern eine nur geringe Verschmälerung des Aussensattels hinreichen würde, um Platz für die Ausbildung noch weiterer Suturelemente zu schaffen.

Schwieriger ist es freilich, jene ersterwähnten ältesten Goniaticen, die *Asellati*, mit den *Latisellati* in Verbindung zu bringen. Zwar fand ich eine Form (*Goniaticites retrorsus*), welche auch hier eine vermittelnde Stellung einzunehmen scheint; und es werden sich vielleicht noch mehrere derartiger Gestalten nachweisen lassen. Allein ebenso wie zahlreiche der latisellaten Zweige des grossen Ammonitiden-Stammes im Verlaufe der triadischen Zeit abgestorben zu sein scheinen ohne sich weiter und weiter zu verzweigen, so mag es auch vielen oder den meisten asellaten ergangen sein. Die Gruppe der Goniaticen birgt augenscheinlich, wie wir auch später noch in anderer Beziehung sehen werden, heterogenere Formen als die Ammoniten. Wenn wir von den *Asellati* absehen, so können wir mit Hülfe der Anfangskammer die Wurzel der Ammoniten bereits jetzt bis hinab in das Devon — wo die *Latisellati* als Goniaticen beginnen — verfolgen. Die Durchforschung der sedimentären Schichten hat erst begonnen. Bereits aber haben uns die Untersuchungen besonders der neueren Zeit echte Ammoniten aus dem Carbon, ja möglicherweise aus noch tieferen Schichten kennen gelehrt. Fernere Zeiten werden uns wohl erkennen lassen, ob die *Angustisellati* und *Latisellati* vielleicht schon im untersten Devon oder gar im Silur wurzeln, und ob jene asellaten Goniaticen etwa nur ein Seitenzweig des Ammonitiden-Stammes sind, aus welchem die Ammoniten gar nicht hervorgingen.

Wie dem aber auch sein möge, das Verhalten der Anfangskammer und der ersten Suture zeigt uns jetzt bereits die überwiegend grösste Zahl der Ammonitiden als aus einem Gusse bestehend und rechtfertigt auf das Glänzendste die zuerst von L. v. BUCH und BEYRICH verfochtene Ansicht von der völligen Zusammengehörigkeit der Ammoniten und Goniaticen. Nicht allein aber diese Verhältnisse sind es, welche den Beweis für jene Anschauung liefern. Die Untersuchungen

über die ersten Jugendzustände lassen noch in ganz anderer Beziehung schlagende Belege für dieselbe erkennen. Dahin gehört zuerst das längst bekannte Verhalten der Sutura bei den Ammoniten, welche in der Jugend jenes typische, wellige Goniatiten-Stadium durchläuft, das vielen Goniatiten zeitlebens eigen ist. Bei zahlreichen anderen Goniatiten dagegen tritt im Alter — in der Jugend bildet auch ihre Sutura nur eine typische Wellenlinie — eine Zuspitzung der Loben, ein Ceratiten-Stadium ein. Und dieses Ceratiten-Stadium finden wir nun wieder bei gewissen Ammoniten als eine Durchgangsphase, welche das typische Goniatiten-Stadium ihrer ersten Jugend mit dem Ammoniten-Stadium des Alters verbindet. Bei anderen Ammoniten, den alten Ceratiten, dagegen persistirt dasselbe, wenn auch in verstärkter Ausbildung. Auch das Verhalten des Aussenlobus spricht für die BUCH-BEYRICH'sche Hypothese. Derselbe wird nämlich bei den Goniatiten — wenn überhaupt — erst in einem relativ späten Wachstumsstadium zweispitzig; ebenso aber verhält er sich bei den latisellaten, also bei den den Goniatiten am nächsten verwandten, Ammoniten, während sich bei den angustisellaten Ammoniten die beiden Spitzen des Aussenlobus schon in sehr früher Jugend herauszubilden pflegen. Diese enge Verknüpfung der Ammoniten wenigstens mit den latisellaten Goniatiten spricht sich ferner in der Gestalt der Querscheidewände aus. Durchschneidet man nämlich eine dieser Formen in der Medianebene, so bilden die Septa hier einen nach vorn convexen Bogen, während dieser bei jenen uralten asellaten Goniatiten meist nach vorn concav ist, wie wir solches bei *Nautilus*, *Spirula* und *Belemnites* sehen. Auch der Siphon beginnt bei Goniatiten wie Ammoniten in gleicher Weise, nämlich in Gestalt einer Kugel, welche hart vor dem ersten Septum in der Anfangskammer liegt. Und schliesslich ist es die Siphonaldüte, welche ebenfalls für die innige Verwandtschaft dieser Cephalopoden spricht. Diese Düte ist im Allgemeinen bei den Goniatiten nach hinten, bei den Ammoniten nach vorwärts gerichtet, wie dies bereits L. v. BUCH nachwies.¹⁾ Ganz auffallender Weise besitzt sie aber bei Letzteren in der frühesten Jugend auch dieselbe Richtung nach hinten, welche sie bei den Goniatiten zeitlebens inne hat; erst später wendet sie sich

¹⁾ In neuerer Zeit hat zwar HYATT diese Angabe L. v. BUCH's, was die Ammoniten anbetrifft, bestritten. Die Thatsachen indess, welche dieser Autor in seiner verdienstreichen Arbeit an einigen Ammoniten beobachtete, sind wohl dieselben, welche ich oben anführe und nur die verschiedene Art der Deutung derselben dürfte es sein, welche HYATT zu dem Ausspruche führte, dass die eigentliche Siphonaldüte der Ammoniten nach hinten gerichtet sei.

nach vorwärts. Die Ammoniten durchlaufen also auch in dieser Beziehung ein ausgesprochenes Goniaticen-Stadium.¹⁾

Mit all diesen Analogieen, welche gerade zwischen den laticellaten Goniaticen und Ammoniten bestehen, dürfte möglicherweise ein Umstand in grellem Widerspruche stehen. Es ist dies die Lage des Siphos in der ersten Jugend. Derselbe liegt bekanntlich bei *Ammonites* und *Goniatices* an der Externseite. Allein bei den meisten laticellaten Ammoniten verläuft er anfangs hart an der Internseite und wendet sich erst später nach aussen. Dies erinnert an *Clymenia*, die sich auch durch den Bau ihrer Anfangskammer als echter Ammonitide erweist. Bei den Goniaticen dagegen scheint der Siphos von Anfang an extern zu verlaufen; doch fehlen freilich hierüber noch umfassendere Untersuchungen.

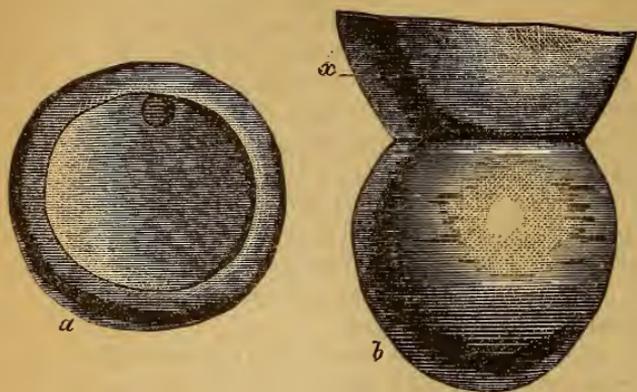
Es ist hier nicht möglich, auf die feineren Unterschiede in der Gestalt der Anfangskammer und der ersten Sutura einzugehen, durch welche sich innerhalb der drei genannten Gruppen von Ammonitiden noch weitere Unterabtheilungen ergeben; Nur möchte ich bemerken, dass sich durch diese Unterschiede gewisse Complexe von Geschlechtern als nahe zuzugehörig erweisen, während andererseits sich auch bisweilen innerhalb ein und derselben Gattung stärkere Differenzen geltend machen. Kaum wird es befremden, wenn uns Letzteres im Schoosse so langlebiger Genera, wie z. B. *Lytoceras* und *Phylloceras*, welche aus der Trias bis in die Kreidezeit hineinreichen, entgegentritt. Vielmehr werden diese Unterschiede bei weiterer Verfolgung der Sache wohl im Stande sein, innerhalb solcher Geschlechter gewisse Formenreihen oder Gruppen von solchen zu charakterisiren.

Wenden wir uns nun zu der Anfangskammer der Bellerophonitiden und Spiruliden. Die Schale, resp. bei ersteren die Alveole, beginnt hier knopfförmig, d. h. die Anfangskammer besitzt die Gestalt einer Kugel, welche von der übrigen Schalenröhre in ungefähr derselben Weise durch eine Einschnürung abgetrennt ist, wie die das Quecksilber bergende Kugel eines Thermometers von der Röhre desselben (Fig. 7 b).

Man sieht, dass eine derartige Bildung mit dem, was wir bisher bei den Ammonitiden kennen lernten, gar keine Uebereinstimmung zeigt, wie das wohl auch kaum anders zu er-

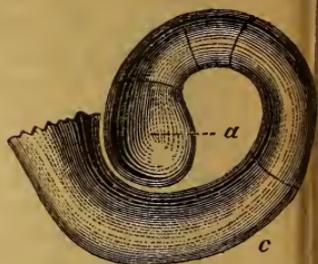
¹⁾ So ist es wenigstens im Grossen und Ganzen. Bei gewissen, dem Carbon angehörigen Goniaticen jedoch sendet die Querscheidewand gleichzeitig einen Theil der Siphonaldüte nach hinten, einen anderen nach vorn, wie mir Herr BEYRICH an einem hohlen Exemplare von *G. sphaericus* zu zeigen die Güte hatte. (Vergl. auch SANDBERGER, Rhein. Schichten-System Nassau, t. V. f. 1i). Ob man hier beide Theile oder nur einen derselben als gleichwerthig mit der Düte der Ammoniten auffassen will, wird von der jedesmaligen Definition des Begriffes einer Siphonaldüte abhängen.

Figur 7. Anfangskammer von *Belemnites* sp.
Vergr. 60 fach.
(x in b ist die zweite Kammer.)



a Ansicht v. oben. b Ansicht v. vorn resp. v. d. Seite.

Figur 8. Anfangskammer (a) und erste Windung v. *Goniatites compressus* BEYR. Vergr. etwa 9fach



warten war. Dasselbe Verhalten wird man aber auch an der, Figur 8 abgebildeten, Anfangskammer bemerken, welche dem bekannten *Goniatites compressus* BEYR. aus den Wissenbacher Schiefen angehört. Diese merkwürdige Uebereinstimmung dieses *Goniatites* mit *Spirula* (und *Belemnites*) wird nun noch vermehrt durch die diesen Formen gemeinsame uhrglasförmige, nach vorn concave Gestalt der Querscheidewände, sowie durch die langen, trichterförmigen Siphonaldüten. *Belemnites* besitzt diese letzteren zwar nicht, wohl aber finden wir sie ähnlich wie bei *Spirula* am *Goniatites compressus* und den nächsten Verwandten desselben. An sich wäre ja eine derartige Siphonaldüte nichts Auffälliges; bei jenen *Goniatites* wird sie es aber dadurch, dass alle übrigen Ammonitiden nur sehr kurze Düten besitzen. Schliesslich besteht auch zwischen jenen *Goniatites* und *Spirula* in Betreff der ersten Sutura wenn auch keine völlige Gleichheit, so doch eine Aehnlichkeit, indem dieselbe bei Ersteren eine ziemlich gerade, bei Letzterer eine ganz gerade Linie bildet. Ich bemerke hier nur kurz, dass sich auch einige andere jener ältesten *Goniatites* dadurch auszeichnen, dass sie im Allgemeinen zwar die früher geschilderte Anfangskammer der *Asellati* zeigen, dass aber bisweilen an ihnen dieselbe Kugelbildung wie bei *Gon. compressus* auftritt. Sie nehmen also eine Mittelstellung zwischen diesem und den *Asellati* ein. Bei der grossen Wichtigkeit, welche die Gestalt der Anfangskammer für classificatorische Zwecke besitzt, muss ein so eigenthümliches Verhalten die Aufmerksamkeit in hohem Grade erregen. Wenn man aber nun in Folge dessen der Auffassung, dass diese ältesten *Goniatites* und speciell *Gon.*

compressus irgendwie näher mit den Spiruliden verknüpft seien, eine bestimmtere Fassung geben wollte, so würde die schwer zu beantwortende Frage entstehen: „Wo sind die Zwischenglieder der Kette, welche jene devonischen Goniatiten mit der recenten *Spirula* verbinden?“

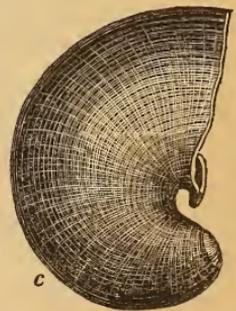
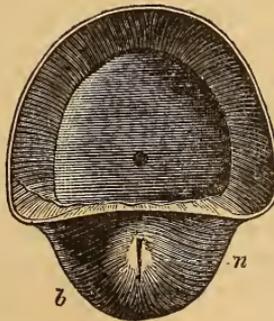
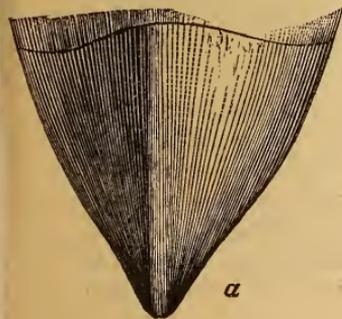
Diese Frage könnte wohl nur dann eine Lösung erhalten, wenn es gelänge nachzuweisen, dass ein Theil oder alle Ammonitiden *Spirula*-ähnliche Thiere gewesen seien. Die bisherigen Untersuchungen über die Anfangskammer geben freilich für eine derartige Annahme keinerlei Anhaltspunkte. Wichtig aber ist es, dass die Resultate vergleichend anatomischer Untersuchungen immer von Neuem darauf hinweisen, dass die ersten Anfänge des Stammes der Dibranchiaten „weit jenseits der Trias gesucht werden müssen und sich unseren Blicken wahrscheinlich unter Schaaalen entziehen, welche unter den Tetrabranchiaten ihren Platz finden.“ Dies bezeugen die Arbeiten von BROCK, GEGENBAUR, v. JHERING. Auch auf paläontologischer Seite ist von SUESS bereits die Vermuthung ausgesprochen worden, dass die lebende *Argonauta* ein Ammonitide sei.¹⁾

Betrachten wir nun zum Schlusse die Anfangskammer der Nautiliden, über welche bereits die umfassenden Untersuchungen von BARRANDE vorliegen. Ein niedriges, henkelloses Näpfchen oder ein mit der Spitze nach unten gekehrter, hohler Kegel giebt uns ein ungefähres Bild von den beiden wesentlichsten Typen, welche wir hier unter den Anfangskammern finden (Fig. 9).

Figur 9 a. Anfangskammer v. *Orthoceras*. Ansicht von vorn resp. von der Seite. Vergr. 16fach.

Figur 9 b. Anfangskammer v. *Nautilus pompilius* (nach BARRANDE). n die Narbe. Ansicht v. vorn.

Figur 9 c. Anfangskammer u. Theil der 1sten Windung v. *Nautilus pompilius*. Ansicht v.d.Seite.



¹⁾ Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien 1870. Bd. 61., März und Bd. 51. 1865. — Ferner BROCK, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Inaug.-Dissertation. Leipzig 1880. W. ENGELMANN. — Auch OWEN betont übrigens, dass der Unterschied zwischen

Ebenso entschieden wie die Aehnlichkeit der Anfangskammer zwischen latisellaten Goniatiten und Ammoniten für die innige Verwandtschaft dieser Formen sprach, ebenso entschieden deutet die völlige Unähnlichkeit dieser Gebilde bei den Nautiliden einer- und den Ammonitiden andererseits gegen eine derartig nahe Verwandtschaft dieser beiden Gruppen, wie man eine solche wohl nach der Aehnlichkeit der Schalen der erwachsenen Thiere annehmen möchte und auch annimmt. Diese Unähnlichkeit der ersten Jugendstadien aber beruht auf den folgenden Punkten: Bei den Ammonitiden beginnt der Siphon in Gestalt einer Kugel hart vor dem ersten Septum, bei *Nautilus* dagegen mehr röhrenförmig und an der äussersten Spitze der Anfangskammer. Ferner ist die Anfangskammer der Nautiliden häufig schon mit einer deutlichen Sculptur versehen, in zahlreichen Fällen hat man auf derselben bereits die so charakteristische „Narbe“¹⁾ nachgewiesen (n in Fig. 9 b) und schliesslich pflegt dieselbe, wenigstens bei *Nautilus*, eine relativ beträchtliche Grösse (3 Millim. hoch) zu besitzen. Bei den Ammonitiden hingegen wurden bisher weder Sculptur noch Narbe auf der Anfangskammer nachgewiesen und der Letzteren Grösse ist eine weit geringere ($\frac{1}{3}$ bis $\frac{2}{3}$, selten 1 Mm. Höhe). Vor Allem aber spricht sich diese Unähnlichkeit in der bei beiden Gruppen ganz verschiedenen Gestalt der Anfangskammer aus, welche bei den Ammonitiden spiral gewunden ist, bei den Nautiliden aber eine konische oder näpfchenartige Gestalt besitzt. Es sind dies Alles Unterschiede, welche mit Nothwendigkeit zu der Ueberzeugung führen, dass bereits in einem embryonalen oder wenigstens subembryonalen Stadium die Thiere der Nautiliden eine andere Gestalt als diejenigen der Ammonitiden besessen haben müssen. Diese gewichtigen Differenzen muss auch HYATT anerkennen und sie waren es, welche BARRANDE zu dem Ausspruche führten, dass die Ammonitiden nicht von den Nautiliden abstammen könnten. In der That, wenn man erwägt, dass bereits in den ältesten Schichten diese beiden Typen von Anfangskammern einander gegenüber stehen, so würde man — so weit eben bisherige Untersuchungen reichen — höchstens von einer gemeinsamen Abstammung beider Thiergruppen von einer uns noch unbekanntem Urform hypothetisch reden dürfen. Anderenfalls wäre für jetzige Erkenntniss die Behauptung, dass die Nautiliden von den Ammonitiden abstammten, gerade ebenso

dem lebenden *Nautilus* und der *Spirula* nur ein relativer und kein absoluter sei und dass die tetrabranchiaten Ammoniten als Repräsentanten der dibranchiaten *Spirula* betrachtet werden könnten. (Ann. and Magazine of nat. hist. Jan. 1879.) Die übrigen Literaturangaben siehe in Palaeontographica N. F. Bd. 7. (27) pag. 74.

¹⁾ Palaeontographica Bd. 27. 1880. pag. 45 etc.

viel oder ebenso wenig gerechtfertigt wie die umgekehrte, dass Letztere die Abkömmlinge des Ersteren seien. Weit eher könnte man noch — wenn man nur ganz im Allgemeinen den Bauplan der Anfangskammern vergleicht — bei gewissen Nautiliden Anklänge an *Goniatites compressus* und *Spirula* finden. Denn, da die genannten Formen keine spiralgewundene Anfangskammer besitzen, so würde bei den mit näpfchenförmiger Anfangskammer versehenen Nautiliden eine Verschmälerung der auf dieselbe folgenden Schalenröhre, wie bei *Goniatites compressus* (Fig. 8), eine Abschnürung der Anfangskammer zur Folge haben. Und durch diese müsste dann aus dem Näpfchen ein kugelartiges Gebilde entstehen. Allein derartige Nautiliden kennen wir eben nicht.

Das Ganze zusammenfassend können wir daher sagen, dass je die Ammonitiden, die Nautiliden und die Spiruliden-Belemniten bereits in einem embryonalen oder subembryonalen Stadium sehr verschiedene Schalenbildungen besaßen, welche auch auf die Existenz ebenso, wenigstens der äusseren Form nach, verschiedenartiger Thiere schliessen lassen. Dass sich aber weiter bei einigen der ältesten Goniatiten eine höchst merkwürdige Uebereinstimmung mit *Spirula* nicht verkennen lässt.

Ich gebe zum Schlusse eine tabellarische Uebersicht des ersten Auftretens und des Verschwindens der drei Gruppen von Ammonitiden, soweit dasselbe aus meinen bisherigen Untersuchungen erhellt.

Formationen.	Gruppen der Ammonitiden.		
Kreide . . .	—	—	<i>Angustisellati.</i>
Jura	—	—	<i>Angustisellati.</i>
Trias . . .	—	<i>Latisellati.</i>	<i>Angustilellati.</i>
Dyas . . .	—	?	—
Carbon . . .	—	<i>Latisellati.</i>	—
Devon . . .	<i>Asellati.</i>	<i>Latisellati.</i>	—
Silur ¹⁾ . . .	<i>Asellati.</i>	—	—

¹⁾ resp. Devon, je nachdem man nämlich die böhmischen Etagen F, G, H und ihre Aequivalente in anderen Ländern als Silur oder Devon auffasst.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Branco(a) Wilhelm

Artikel/Article: [Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der fossilen Cephalopoden. 596-611](#)