

Über Bau und Lebensweise der tetrabranchiaten Cephalopoden.

Von

DR. ADOLF NAEF (Zürich).

(Als Manuskript eingegangen am 16. Oktober 1921.)

Dass das Studium der rezenten Formen einer Gruppe die Voraussetzung für die biologische Beurteilung ihrer stets unvollständig bekannten fossilen Vertreter bilde, und dass diese Beurteilung nach Massgabe der „Homologien“ erfolgen müsse (Cuviers, Korrelationsprinzip), ist ein längst anerkannter Grundsatz, über dessen Anwendung im Einzelnen ich an anderer Stelle handeln will. (Vgl. Palaeobiologie und Phylogenetik in: Abh. z. theoret. Biologie, herausgegeben von J. Schaxel, Berlin 1922.) Dies erscheint um so notwendiger, als die neuere Palaeontologie (besonders G. Steinmann, aber auch O. Abel u. a.) seine absolut zentrale Bedeutung immer wieder zu vergessen scheint, in Überschätzung der „Analogien“ und unter Verkenntung des prinzipiellen Gegensatzes zwischen typischen und atypischen Ähnlichkeiten. (Vgl. darüber zunächst Naef 1919: Idealist. Morphologie und Phylogenetik, G. Fischer, Jena, sowie Naef 1921: Cephalopoden, Bd. 1, p. 8—10 und 25 in Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 35. Monographie. R. Friedländer, Berlin.) Man hat, z. T. infolge der unglücklichen Arbeitsteilung, welche die Palaeontologie der systematischen Morphologie zunehmend entfremdete, versäumt, die methodischen Gesichtspunkte der letzteren weiter zu pflegen und zu vertiefen. Die von mir als „naive Phylogenetik“ bezeichnete Strömung innerhalb der Morphologie hat diese Entwicklung in hohem Masse gefördert und die Fundamente der zu Unrecht auseinander gerissenen Disziplinen untergraben.

Dass auch das Korrelationsprinzip nicht alles leisten kann, was die Palaeobiologie von ihr erwarten möchte, ist eine betäubende Tatsache. Es versagt notwendig, wenn nähere rezente Verwandte zur Deutung eines Petrefakts überhaupt nicht herangezogen werden können, sei es, dass sie lebend nicht zugänglich, sei es, dass sie ausgestorben sind. Denn offenbar nimmt die Berechtigung zu Schluss-

folgerungen aus dem Verhalten einer Art für das der andern ab mit dem Grade der systematischen (phylogenetischen, morphologischen) Verwandtschaft. Für die Betrachtung der fossilen Tetrabranchiaten, einer palaeozoologisch und geologisch ganz besonders wichtigen Tiergruppe, ist der Vergleich mit den rezenten Nautilusarten in erster Linie massgebend. Erst in zweiter Linie dürfen fernerstehende Verwandte herangezogen werden. Dies erscheint z. B. als völlig unberechtigt bei den streng nautiloiden Typen, etwa den ältesten Ammonoidea (d. h. den devonischen Goniatiten) und den Nautilidae s. str. Nichts veranlasst uns, wesentliche Abweichungen derselben vom lebenden Nautilus im ganzen Bau und Verhalten anzunehmen. Nautilus ist selbst ein necto-beuthonisches Tier, das in einiger Ufernähe 1—600 m Tiefe an den Grund gebunden ist, sich aber mehr schwimmend als kriechend bewegt und sich von mehr oder weniger wehrloser tierischer Beute nährt (Krebse, Fische, Würmer, Weichtiere, besonders Aas). Über das lebende Tier berichtet Dean 1901 (*Americ. Naturalist*, v. 25). Der ökologische Charakter der Gattung steht unverkennbar zwischen dem eines typischen Gastropoden und dem eines dibranchiaten Cephalopoden oder „Tintenfisches“. Über seinen morphologischen Aufbau vergleiche man die Arbeiten von Griffin 1898 (*Mem. Nat. Acad. Sc. v. 8*) und Willey 1902 (*Zool. Results, Cambridge*), sowie Naef, 1921, *Cephalopoden*, Bd. 1, p. 55—76. Eine zusammenfassende Darstellung ist vorbereitet. Auch den weiter abstehenden Typen der Tetrabranchiaten müssen im Prinzip die Eigenschaften von Nautilus zugeschrieben werden, Abweichungen von dieser Gattung sind nur insoweit anzunehmen, als die beobachteten Tatsachen, d. h. die in Form und Vorkommen der Schalen ausgesprochenen Besonderheiten dies verlangen. Dabei wird in erster Linie berücksichtigt werden müssen, was sich sozusagen als mechanische Konsequenz aus solchen Merkmalen ergibt. Denn natürlich muss die Form des Weichkörpers der der Schale (Wohnkammer) angepasst werden. — Erst in zweiter Linie werden wir untersuchen, was aus dem Vergleich ferner stehender Verwandter mit teilweise ähnlichen Eigenschaften, d. h. auf Grund von „Analogien“ erschlossen werden darf. Dabei kommen wesentlich zwei Gruppen in Betracht: die Schnecken als „niedere“, die Dibranchiaten als „höhere“ Verwandte. Mit den ersteren werden wir z. B. die asymmetrischen Ammonoiden (*Turrilites*, *Cochloceras*), vergleichen, bei denen eine sekundäre Anpassung an kriechende Lebensweise angenommen werden muss, oder auch die älteren Typen der gewundenen Nautiloiden, deren Planorbis-artige Schalenform ebenfalls eine entsprechende Bewegung be-

dingt (wenngleich nicht mit derselben Ausschliesslichkeit). (s. unten!) Dagegen werden wir bei den Nautiloiden und Ammonoiden mit gestreckten Schalen die Analogie mit den moderneren Decapodentypen bevorzugen, wobei wir den systematischen Stufen folgen müssen, indem wir von den lebenden Teuthoiden und Sepioiden zunächst auf die fossilen Belemnoiden und von diesen erst auf die gestreckten Tetrabranchiaten schliessen. Das muss z. B. zu der Annahme führen, die Orthoceren seien mehr Schwimmer als Kriecher gewesen, wie denn schon das Verhältnis von Luft und Schalensubstanz, besonders bei den jungen Tieren ein Leben an der Oberfläche und eine wagerechte Schwimmhaltung mechanisch bedingt. Besondere Einrichtungen finden sich, um diese auch in der Ruhe zu sichern (Ascoceras, stabförmig verlängerte Typen) oder die Drehung um die Längsaxe mühelos zu vermeiden. (Dorsales Vorgreifen der Septen, ventrale Lage eines starken Siphos.)

Ein besonderes Interesse verlangt der Mündungsrand. Bei den nautiloiden Schalen ist derselbe ventral kahnartig vorgezogen (ähnlich dem Mantel nektonischer Sepioliden!) und deutet auf schwimmende Bewegung, indem er die kriechende behindert und den Trichter stützt. Bei den planorboiden schneidet er ziemlich quer ab, tritt ventral sogar etwas zurück, in geradezu auffallender Übereinstimmung mit dem rechtsseitigen Mündungsrand von *Planorbis corneus*. — Die Entwicklung seitlicher Ohren oder eines ventralen Kiels deutet ebenfalls auf schwimmende Bewegung.

Eine eigene Deutung verlangen die Verengungen des Mündungsrandes bei vielen ausgewachsenen Tetrabranchiatenschalen, weil mit ihnen offenbar das Leben der Träger abschloss. Abel hat darin ein Zeichen für mikrophage Ernährung gesehen, was auf den ersten Blick einleuchten mag. (Handb. d. biol. Arbeitsmethoden [Abderhalden] 1921, p. 209.) Wenn man aber bedenkt, dass das ganze Jugendleben hindurch eine normale Mündung vorhanden war, wie die Zuwachslinien deutlich zeigen, wird diese Auffassung unbefriedigend: Denn warum sollte am Ende der Wachstumsperiode eine besondere Betonung von Ernährungsrichtungen eintreten? Wir sehen hier vielmehr die Zeichen der Fortpflanzungsart und erinnern uns dabei an das Verhalten lebender Cephalopoden: Die von mir beobachteten mediterranen *Octopus*-Arten z. B. brüten nur ein einziges Mal und es sterben wenigstens die Weibchen nachher ab. Mit Beginn des Laichens stellen sie die Nahrungsaufnahme ein und erschöpfen alle Kräfte und materiellen Reserven in der Erzeugung einer Unmasse von Eiern (*Octopus vulgaris*: ca. 100,000!) und deren Pflege. In den verengten Wohn-

kammern von Gomphoceras und Phragmoceras sehe ich die Bruthälter der reifen Weibchen, in denen die jungen Tiere, vielleicht sogar nach dem Absterben der Mutter oder nach Aufzehrung ihrer Überreste, Schutz fanden.

In derselben Weise deute ich auch die Pfeifenkopf-artigen Endteile ausgewachsener Scaphiten, Macroscaphiten, Hamiten und Crioceren. Solche Bildungen mussten der kriechenden und schwimmenden Lebensweise in gleichem Masse hinderlich sein und konnten erst da einen Sinn haben, wo das Leben des Individuums dem der Gattung zum Opfer gebracht wurde. Ein Crioceras (*Ancyloceras*) *Matheronianum* d'Orb z. B. muss, die lufthaltige Spirale nach oben, den Pfeifenkopf nach unten, in der Schwebelage gehalten worden sein und mag vor und nach dem Absterben der Mutter den Jungen als schützende Arche gedient haben.

Die wissenschaftliche Ausarbeitung und Illustration solcher Betrachtungen findet man später in meinen „Studien über fossile Cephalopoden“.