

Sitzungsberichte

der

**Gesellschaft zur Förderung der gesamten
Naturwissenschaften**

zu

Marburg

Jahrgang 1920

Marburg

Universitäts-Buchdruckerei von Joh. Aug. Koch (Dr. C. Hitzeroth)
Im Kommissionsverlag der N. G. Elwert'schen Verlagsbuchhandlung (G. Braun)
1921.

Ueber die Siphonalbildungen der Ammonoidea

(Mit 2 Textfiguren.)

Von O. H. Schindewolf.

I. Morphologie der Siphonalbildungen.

Wenn wir uns dem Studium des Siphonalorgans fossiler *Ammonoidea* widmen wollen, so haben wir zuvor, um den Siphon auch zoologisch begreifen zu können, in Kürze der Verhältnisse bei einer noch jetzt lebenden als nahe verwandt geltenden Form, dem *Nautilus*, zu gedenken.

Bei diesem Typus wie bei allen fossilen Cephalopoden hat man prinzipiell zwischen der Siphonalröhre selbst und andererseits zwischen solchen Bildungen zu unterscheiden, die erst sekundär durch das Auftreten des Siphons bedingt sind. Zu dieser letzteren Kategorie gehören die Siphonaltrichter¹⁾, das sind Ausstülpungen der Kammerscheidewände, die gleichsam die Pforten für den Siphon bei dessen Durchtritt durch die Septen bilden. Der Siphonalstrang selbst tritt uns bei *Nautilus* als eine Fortsetzung des dorsalen Endes des Eingeweidesackes²⁾ entgegen. Auf seiner Außenfläche scheidet er eine ± feste kalkig-chitinöse Hülle aus; in seinem Inneren ist zwischen einem Kanal, d. i. einem den Siphon in seiner ganzen Länge durchziehenden Hohlraum, einem auskleidenden Epithel und einem lockeren Bindegewebe zu unterscheiden. Das letztere ist in seinen Lücken mit venösem Blute erfüllt und enthält außerdem ein besonderes arterielles Blut führendes Gefäß, die Siphonalarterie. Dieser so struierte Siphonalapparat beginnt in der Anfangskammer mit einer blindsackartigen Auftreibung und durchzieht von da die gesamte spiral aufgerollte Nautilusschale bis zu der Wohnkammer hin, wobei ihm die Siphonaltrichter den Durchlaß von einer Luftkammer zur anderen gewähren.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich zu der Schilderung der Siphonalbildungen bei den fossilen Ammonoiten über. Als die ältesten Formen innerhalb dieses Tierstammes treten uns die *Goniatiten* entgegen oder die *Palaeoammonoidea*, wie sie neuerdings von

1) Die sonst übliche Bezeichnung „Siphonaldute“ lasse ich als unexakt fallen, da die fraglichen Bildungen nichts mit geschlossenen Duten gemein haben, sondern vielmehr beiderseits offen und von trichter- oder cylinderförmiger Gestalt sind.

2) Nach einigen Autoren soll allerdings der Siphon als geschlossene Röhre den Eingeweidesack durchziehen und erst in die Herzhöhle, das Pericard, einmünden, eine Auffassung, die jedoch auf Grund der neueren Literatur nicht sicher begründet zu sein scheint.

W e d e k i n d bezeichnet wurden. Sie sind, kurz gesagt, durch eine goniatische Lobenlinie ausgezeichnet, d. h. eine einfache unzerschnittene Lobenlinie mit gerundeten oder einspitzigen Loben und Sätteln. Der eigentliche Siphon dieser Formen ist nur selten erhalten. Mir liegt er lediglich in einigen Präparaten von *Glyphioceras striatum* S o w. sp. aus dem Kulm von Herdringen im Sauerlande vor; andere Autoren beobachteten ihn außerdem noch bei *Homoceras diadema* d e K o n. sp. Er bietet in seiner äußeren Erscheinungsweise nicht viel Bemerkenswertes, abgesehen von seiner Lage, die eine streng externe, hart an der Außenseite des spiraligen Gehäuses ist. Von Wichtigkeit erscheint es mir jedoch, daß der Siphon nicht in dem gleichen Maße anwächst wie die Windungshöhe, sondern vielmehr hinsichtlich seiner Dicke von Anfang bis zu Ende annähernd konstant bleibt. Infolgedessen besitzt der Siphon auf den Jugendstadien eine erheblichere relative Größe als sie ihm im Alter eigen ist, eine Besonderheit, auf die später noch zurückzukommen sein wird.

Bei der großen Masse der von mir untersuchten devonischen, karbonischen und permischen Goniatiten hingegen sind lediglich die Siphonaltrichter erhalten, die sich als an ihrer Basis geöffnete, ringsum aber geschlossene trichterförmige Rückbiegungen des Septums darstellen. Vom ersten Septum an, wie ich namentlich an schönen Präparaten von *Girtyites Federowi* K a r p. sp. aus der Artinsk-Stufe des Urals nachweisen konnte, liegt die Durchbruchsstelle des Siphons direkt an der Externseite, und es ist hier der den Externlobus hervorrufende Lobentrichter, der gleichzeitig als Siphonaltrichter in Anspruch genommen wird.

Eine zweite Erscheinungsweise hinsichtlich der Siphonalbildungen bieten uns die *Clymeniacea* dar, eine auf das Oberdevon beschränkte Formengruppe der *Ammonoidea*. Der Siphon dieser Formen scheint nirgends erhalten zu sein, bzw. ist bisher noch niemals beobachtet worden, sodaß wir auf Rückschlüsse aus der Art der Siphonaltrichter angewiesen sind. Diese zeigen ganz analoge Verhältnisse wie bei den *Palaeoammonoidea*, mit dem Unterschiede jedoch, daß hier die Siphonaldurchbrechung an der Internseite gelegen ist und demgemäß der Internlobentrichter gleichzeitig als Siphonaltrichter benutzt wird. In vollkommener Übereinstimmung mit den Goniatiten sind infolgedessen auch hier die Siphonaltrichter nach hinten gerichtet.

Weit interessanteren Verhältnissen als bisher geschildert begegnen wir bei den Ammoniten im weiteren Sinne, worunter ich hier aus Zweckmäßigkeitsgründen die *Mesoammo-*

noidea und *Neoammonoidea* Wedekind's zusammenfasse. Gegenüber den Goniatiten sind diese generell neben der primären Lobierung der Lobenlinie noch durch deren sekundäre Zerschlitzung, durch Inzisionenbildung, ausgezeichnet. Infolge besserer Erhaltungsmöglichkeiten und wahrscheinlich auch einer solideren Beschaffenheit der Siphonalbildungen sind uns diese in vollkommenerer Weise überliefert worden, als es bei den paläozoischen Formen der Fall ist, sodaß es hier verlohnt, etwas ausführlicher auf diese Verhältnisse einzugehen.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit zunächst dem Siphon selbst oder, besser gesagt, der Siphonalhülle zu, die uns vermöge ihres Gehaltes an mineralischen Substanzen¹⁾ naturgemäß einzig fossil übermittelt sein kann. Diese Siphonalhülle beginnt in der ersten

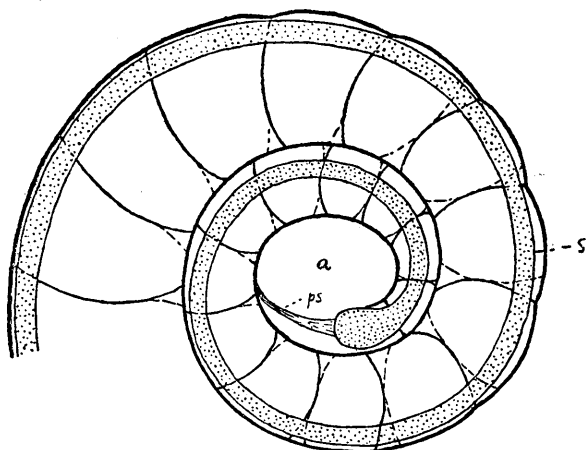


Fig. 1. Medianschnitt durch die Anfangskammer und die ersten Windungen von *Dorsetensia* cf. *complanata* Buckm. aus den Humphriesi-Schichten von Geerzen bei Alfeld. *a* Anfangskammer, *ps* „Prosiphon“, *s* Siphon.
Vergrößerung 20 : 1.

Luftkammer der Ammonitenschale mit einer kleinen kugeligen Anschwellung (Fig. 1) und durchzieht von da unter Durchbrechung

1) Nach den Untersuchungen von Grandjean (Le Siphon des Ammonites et des Bélemnites, Bull. Soc. géol. de France. 4. sér. t. XIII, 6. 1910) besteht die Siphonalhülle aus isotropem Calciumphosphat, während ihr andere Autoren eine chitinöse bzw. chitinös-kalkige Beschaffenheit zuschreiben. Sicherlich werden primäre Verschiedenheiten des Materials vorkommen, wenn auch nicht in dem Umfange, wie sie z. B. Branco (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. II. Palaeontographica XXVII. 1880/81, S. 57) für die triadischen Ammoniten gegenüber den jüngeren annimmt, da bei jenen Formen nach meinen Untersuchungen Siphonen weit weniger selten erhalten sind als dieser Autor glaubte. Bei Untersuchungen dieser Art ist wohl auch noch mehr dem Umstande Rechnung zu tragen, daß die ursprüngliche Substanz des Siphonalorgans durch den Fossilisationsprozeß leicht einer sekundären Umwandlung anheimfallen kann.

der nachfolgenden Septen in spiraler Anordnung und bei im ganzen annähernd gleichbleibender Dicke die gesamte Schale bis zu der Wohnkammer. Häufig allerdings ist der spirale Verlauf kein reiner im mathematischen Sinne, indem die zwischen zwei Septen gelegenen Teile des Siphos auf diese Erstreckung hin geradlinig verlaufen und erst bei einer Gesamtbetrachtung das Bild einer Spirale ergeben. Ebenso bleibt sich auch der Siphos hinsichtlich der Dicke in seinem gesamten Verlaufe nicht absolut gleich, insofern nämlich, als er häufig an seiner Durchgangsstelle durch die Septen etwas eingengt und auf seiner interseptalen Erstreckung dann wiederum etwas aufgetrieben erscheint.

Bemerkenswert ist auch hier, wie das in gleicher Weise für die Goniatiten und Clymenien gilt, daß der Siphos in der Jugend eine erheblichere relative Dicke im Verhältnis zu der Windungshöhe als im Alter erkennen läßt. Während er auf den Anfangswindungen $\frac{1}{3}$ bis zu $\frac{1}{2}$ von deren Höhe einnimmt, beträgt seine Dicke im Alter, je nach der Größe der untersuchten Stücke, $\frac{1}{10}$ bis etwa nur $\frac{1}{30}$ der Windungshöhe. Diese eigenartige Erscheinungsweise war bereits Br a n c o (a. a. O. S. 61) aufgefallen, und er folgerte daraus, daß der Siphos „in dem jungen Tiere eines der hervorragendsten, wenn nicht das größte aller Organe gewesen sein“ müßte.

Von großer Bedeutung ist dann ferner die auch bereits von Br a n c o (a. a. O. S. 61 ff.) beobachtete V e r l a g e r u n g des Siphos von der Internseite bzw. aus einer mehr zentralen Lage innerhalb der Jugendwindungen auf die Externseite der älteren Wachstumsstadien. Am geeignetsten zum Studium dieser Verhältnisse erweisen sich die triadischen Ammoniten, aus deren Schar mir namentlich einige *Trachyceras*- und *Tropites*-Arten der alpinen Trias brauchbare Untersuchungsobjekte lieferten. Bei diesen Formen ist zu beobachten, daß der Siphos innerhalb der ersten Kammerscheidewände hart an der Internseite angelegt wird, alsdann im Verlaufe der weiteren Entwicklung auf die Mitte der Windung wandert und erst auf dem zweiten bis dritten Umgange seine endgültige externe Lage einnimmt. (Vergl. Fig. 2.)

Noch typischer, weil langsamer ablaufend und daher in den Einzelstadien besser zu beobachten, ist dieser Entwicklungsgang bei den permischen Ammoniten. Leider aber gebricht es mir hier noch an ausreichendem geeigneten Material, um diese Verhältnisse des genaueren verfolgen zu können. Nur an einigen Exemplaren von *Agathiceras Suessi* G e m m. aus dem Permokarbon von Sizilien gelang es mir vorläufig erst, brauchbare Beobachtungen zu gewinnen. Die interne Lage des Siphos bleibt hier erheblich längere Zeit als bei den triadischen Formen erhalten, und selbst auf dem dritten bis vierten Umgange ist noch eine mehr oder weniger zentrale Lage

des Siphos zu beobachten. Erheblich schneller dagegen verläuft der Wanderungsprozeß bei den jurassischen und gar erst den kretazischen Ammoniten. Der Siphos wird hier zumeist erst gar nicht mehr auf der Internseite angelegt, vielmehr beginnt er in der Mehrzahl der Fälle sogleich mit einer mehr oder weniger zentralen Lage, um dann sehr bald endgültig an die Externseite zu rücken.

Ganz entsprechend ist naturgemäß das Verhalten der Siphonaltrichter, die bereits zur Aufhellung der soeben geschilderten Tatsachen in den Fällen herangezogen wurden, wo der eigentliche Siphos nicht erhalten ist. Nun tritt aber auch hier noch eine weitere Komplikation durch einen auffälligen Umprägungsprozeß hinzu. Es zeigt sich nämlich, z. B. bei den bereits oben herangezogenen triadischen Formen, daß die Siphonaltrichter anfänglich nach hinten gerichtet sind, wie es bei den Goniatiten und Cly-

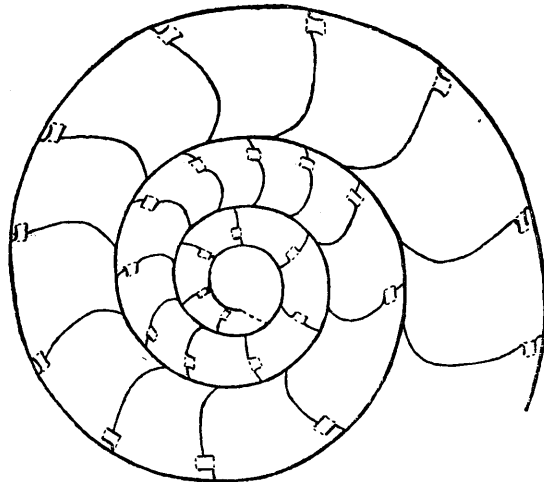


Fig. 2. Medianschnitt durch die ersten Windungen von *Trachyceras* sp. aus den Hallstätter Kalken zur Demonstration der Verlagerung und Umkehrung der Siphonaltrichter. Vergrößerung 20:1.

menien zeitlebens der Fall ist, und erst im Verlaufe der weiteren Entwicklung eine nach vorn gerichtete Stellung einnehmen (Fig. 2), die gemeinhin für die Ammoniten als charakteristisch angesehen wird (*Prosiphonata*). Die Mechanik dieser Umkehrung ist auf das genaueste von Branco (a. a. O. S. 53) beschrieben worden, sodaß hier nicht im einzelnen darauf eingegangen zu werden braucht.

Gleichzeitig ist der hier geschilderte Vorgang aber auch ein phylogenetischer Prozeß innerhalb des Geschlechtes der Ammoniten, mit dem naturgemäß das Verhalten in der ontogenetischen Entwicklung in ursächlichem Zusammenhange steht. So konnte ich z. B. bei dem permokarbonischen *Agathiceras Suessi* Gem m., der hinsichtlich der Verlagerung des Siphos bereits typisch ammonitische Charaktere aufweist, beobachten, daß die Siphonaltrichter hier — an-

scheinend zeitlebens — noch nach rückwärts gerichtet sind. Erst bei den triadischen Formen tritt die geschilderte Umlagerung in die Erscheinung und zwar auch hier so, daß die Rückwärtsstellung der Siphonaltrichter noch verhältnismäßig lange Zeit persistiert. Bei den jüngeren jurassischen und kretazischen Ammoniten sind dann endlich die Siphonaltrichter fast von Beginn an nach vorn gerichtet.

Zu den bereits behandelten Siphonalbildungen treten nun noch verschiedene Befestigungsapparate hinzu, die zu einer Fixierung der Lage des Siphos gedient haben. So ließen meine Schiffe durch den Siphonalapparat von *Platylenticeras Gevriki* d'Orb. sp. aus dem Valanginien von Gronau i. W. ein membranartiges Organ erkennen, das die Siphonalhülle allseitig umkleidet und an der Stelle des Septums inseriert, wo sich dieses zu dem Siphonaltrichter vorbeigt. Nach Grandjean (a. a. O.) sollen außerdem bei einigen Formen noch Lamellen auftreten, die die Ventralseite des Siphos an die Außenwand des Gehäuses anheften.

Ein weiteres Befestigungsorgan tritt uns in dem sogenannten „Prosipho“ mancher Autoren entgegen. Es handelt sich dabei um eine dünne meist kegelförmig eingerollte Membran, die die Hinterseite des Siphonalblindsackes mit der gegenüberliegenden Wand der Embryonalkammer verbindet. (Fig. 1.) Fälschlich ist dieses Organ häufig als ein embryonales Homologon des späteren Siphos in Anspruch genommen worden. Dagegen spricht aber, wie auch bereits von anderen Autoren betont wurde, die Tatsache, daß keinerlei offene Verbindung zwischen diesem „Prosipho“ und dem Siphonalcoecum zu beobachten ist und weiterhin, daß der Habitus des „Prosiphos“ bei verschiedenen Gattungen ein stark wechselnder ist, während uns der Siphos selbst doch überall generell in der gleichen Erscheinungsweise entgegentritt. Ein Vergleich des „Prosiphos“ der Ammoniten mit dem Pro- oder Endosipho der *Endoceratidae* ist daher gänzlich von der Hand zu weisen, vielmehr halte ich die erstere Bildung für homolog mit den übrigen Befestigungsorganen des Siphos und möchte diese zusammen, rein äußerlich und funktionell, mit den Mesenterien in der Leibeshöhle etwa der Wirbeltiere vergleichen.

II. Physiologie und Morphogenie des Siphonalorgans.

Damit werden wir zu Betrachtungen über die physiologische Bedeutung des Siphos geführt. Eine Reihe von Hypothesen sucht den Siphos als einen hydrostatischen Apparat oder als einen Muskelstrang zum Zurückziehen des Tieres in die Schale zu begreifen, doch

ist diesen Deutungsversuchen so vielfach und offenbar mit vollem Rechte widersprochen worden, daß wir sie als nicht stichhaltig ablehnen müssen. In neuerer Zeit ist dann durch P f a f f ¹⁾ der Siphonalröhre bei den Nautiliden und Jugendformen vieler Ammoniten, wenn auch wohl nur als Nebenfunktion, die Rolle eines stützenden Organs zugeschrieben worden, das geeignet ist, den auf dem Endseptum lastenden Wasserdruck nach innen auf die weiter rückwärts gelegenen Septen abzuleiten. Aber auch diese Deutung scheint mir nur sehr wenig wahrscheinlich, da alle Anzeichen dagegen sprechen, daß der Siphon ein derart stabiles und zu einer solchen Tätigkeit befähigtes Organ ist.

Zu einer anderen Auffassung, die vielleicht den Tatsachen eher gerecht werden dürfte, bin ich auf Grund einer Vergleichung der Verhältnisse bei den *Orthoceradidae* aus dem Geschlechte der *Nautiloidea* gelangt. Bei den ältesten Formen dieser Gruppe, bei *Endoceras* Hall, tritt uns ein außerordentlich weiter Siphonalapparat entgegen. Er stellt eine voluminöse Ausstülpung des Visceralsackes dar, durch die ein Kontakt des Tieres mit den früher gebauten Schalentheilen aufrecht erhalten wird. Bei den jüngeren Abkömmlingen verkleinert sich der Umfang des Siphonalrohres mehr und mehr, indem die Eingeweide daraus verdrängt werden. Ganz analog glaube ich nun den Siphon der *Ammonoidea* deuten zu sollen, bei denen ontogenetisch die gleichen Verhältnisse wiederkehren. Anfänglich ist auch hier der Siphon von außerordentlicher relativer Weite und nimmt, wie bereits geschildert, oft bis zur Hälfte der Jugendwindungen ein. Infolgedessen hat man anzunehmen, daß in ihm umfangreiche Organe des Körpers gelegen waren, da sonst gar kein genügender Raum für das Tier in dem Rest der Windungen mehr vorhanden gewesen wäre. Da sich dann aber im Laufe der weiteren Entwicklung der Siphon nicht entsprechend der sonstigen Windungszunahme vergrößert, müssen sich später diese Organe aus dem Lumen des Siphons zurückgezogen haben, und dieser tritt uns nunmehr nur als ein rudimentärer Teil des Visceralsackes entgegen.

III. Betrachtungen über die Phylogenie der *Ammonoidea* im Spiegel der Siphonalbildungen.

Im folgenden sei mir der Versuch gestattet, das bisher gesammelte Tatsachenmaterial im Hinblick auf die Phylogenie der *Ammonoidea* auszuwerten. Im Brennpunkt steht dabei die Frage

1) E. Pfaff, Ueber Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. IV. Jahresbericht d. Nieders. geol. Vereins. Hannover 1911. S. 212.

nach der Abstammung der Ammoniten im weiteren Sinne, der Formen, die nach der obigen Darstellung durch eine Verlagerung des Siphos von der Intern- auf die Externseite und durch eine Umkehrung der Siphonaltrichter von hinten nach vorn charakterisiert sind. Da diese Prozesse innerhalb des Individuums mit der größten Regelmäßigkeit verlaufen und außerdem phylogenetisch dem Gesetze der Acceleration unterworfen sind, insofern nämlich als der Entwicklungsgang bei den jüngeren Formen ganz successive gegenüber dem der älteren abgekürzt und beschleunigt erscheint, glaube ich annehmen zu dürfen, daß uns hier die ontogenetische Entwicklung in vollkommener Weise ein Abbild der einstigen Stammesgeschichte liefert. Als Ausgangspunkt haben wir dann also Formen mit intern gelegenen Siphos und rückwärts gewendeten Siphonaltrichtern anzusehen. Derartige Typen treten uns aber in den *Clymeniacea* entgegen. Auf Grund dieser Gedankengänge sehe ich mich also genötigt, für alle die Ammoniten, die durch die beiden genannten Umwandlungsprozesse ausgezeichnet sind, eine Abstammung von den Clymenien anzunehmen.

Diese Auffassung entspricht aber nun keineswegs der allgemein herrschenden; in sämtlichen Lehrbüchern findet man vielmehr den Standpunkt vertreten, daß die Goniatiten die Stammformen der Ammoniten bilden, und auch Branco kommt in seiner bereits des öfteren zitierten Studie zu demselben Resultat. Merkwürdigerweise ist als Begründung dieser Auffassung einseitig immer nur die Umkehrung der Siphonaltrichter ins Feld geführt, die nach meiner Meinung ebenso bedeutungsvolle Verlagerung des Siphonalstranges aber stets außer Acht gelassen worden. Unter Berücksichtigung auch dieser Eigentümlichkeit sehe ich aber keine Möglichkeit, die Ammoniten an die Goniatiten anzuschließen.

Fassen wir noch einmal das Gesamtbild ins Auge, so ergibt sich, daß die jüngeren Kreide- und Juraammoniten Verlagerung des Siphos und Umkehrung der Siphonaltrichter in schnellem Ablauf erkennen lassen. Bei den triadischen Formen erscheint alsdann diese Entwicklung gedehnt, und bei den permischen Ammoniten endlich war zu beobachten, daß die Verlagerung des Siphos selbst auf mittleren Umgängen noch nicht zum Abschluß gelangt ist. Gehen wir nun noch einen Schritt weiter zurück ins Karbon, in den Herrschaftsbereich der Goniatiten, so sollte man erwarten, daß diese als die angenommenen Stammformen der Ammoniten die in Rede stehenden Umwandlungsprozesse in noch langsamerem Ablaufe erkennen ließen. Das ist aber nun zweifellos nicht der Fall, vielmehr zeigten sämtliche untersuchten Goniatiten, soweit sie eine zureichende Erhaltung besaßen, eine externe Lage des Siphos vom

ersten Septum an bis ins Alter, also keinerlei erste Anlage desselben an der Internseite und nachträgliche Abwanderung zur Externseite. Durch diese Beobachtungsreihe bin ich dazu gelangt, einen scharfen Schnitt zwischen den Goniatiten und Ammoniten anzunehmen und an eine Abstammung der letzteren von den Clymenien zu denken.

Dieses Ergebnis, so weit es auch von den landläufigen Auffassungen abweicht, ist nun keineswegs neu, abgesehen allerdings von dem hier eingeräumten weiten Umfange. Schon von *Wedekind*¹⁾ wurde früher einmal der Gedanke geäußert, daß vielleicht ein Teil der nachdevonischen *Ammonoidea* an die Clymenien anzuschließen wäre, und zwar gelangte er, was hier von Wichtigkeit ist, zur Hauptsache auf ganz anderen Wegen zu dieser Anschauung, so daß also unsere Deduktionen gewissermaßen als Bestätigung und gegenseitige Ergänzung aufgefaßt werden können. Dabei stützte sich *Wedekind* einmal auf den Verlauf der sogenannten „embryonalen Lobenlinie“ bei den Ammoniten, der in dieser Art einzig bei den Clymenien vorkommt. Auf dieses Kriterium möchte ich weniger Gewicht legen, da es noch nicht einwandfrei feststeht, ob die „embryonale Lobenlinie“ tatsächlich eine Lobenlinie in dem sonst üblichen Sinne darstellt und insofern zu Vergleichen geeignet ist, oder ob sie nicht vielmehr nur, wie *Wedekind* später auch selbst ausgeführt hat, vielleicht einem larvalen Mundrand entspricht.

Ein anderes wichtiges Argument dieses Autors bezieht sich auf die Beschaffenheit des Medianlobus, der, ursprünglich einfach, die Tendenz zeigt, sich durch Herausbildung eines Mediansattels zu differenzieren. Nun ergibt sich das folgende Verhältnis, daß die ältesten Ammoniten erst gerade mit einer Herausbildung des Mediansattels beginnen, während die jüngsten Goniatiten des Karbons und Perms ausnahmslos durch einen hoch entwickelten Mediansattel ausgezeichnet sind. Will man daher die Goniatiten als die Ahnen der Ammoniten gelten lassen, so müßte man annehmen, daß der weitgehend differenzierte Mediansattel der ersteren nicht in die Lobenlinie der Nachkommen übernommen wurde, eine Prämisse, die durch nichts zu rechtfertigen ist.

Die Clymenien andererseits aber enden im Oberdevon noch ohne Mediansattel und hierher fällt — damit gibt auch das zeitliche Moment den hier vertretenen Anschauungen Recht — die Wurzel des Ammonitengeschlechtes. Welche Formen im einzelnen die Überleitung von den Clymenien zu der erst im Perm und in der

1) *R. Wedekind*, Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten). *Palaeontographica* LXII, 1917, S. 87. — Zuvor hatten auch bereits *Mojsisovics* und *Hoernes* den Versuch gemacht, eine kleine Gruppe von Ammoniten, die *Ammonia trachyostraca*, auf die Clymenien zurückzuführen.

Trias erfolgenden reichen Entfaltung der Ammoniten besorgen, muß vorläufig ungewiß bleiben. Vermutlich sind als solche etwa Typen wie *Pronorites* M o j s. in Anspruch zu nehmen, die bereits im Unterkarbon auftreten. Jedenfalls aber kommen dafür die clymenienähnlichen Prolecaniten des Unterkarbons, so verlockend ein solcher Ableitungsversuch auf den ersten Blick erscheinen mag, nicht in Betracht, da sie nach meinen Untersuchungen echte Goniatiten mit von Anfang an extern gelegenen Siphon darstellen. Ich schließe daher diese letzteren Formen jetzt an den jungdevonischen Goniatitenzweig der *Prolobitidae* W d k d. an.

Wenn ich somit hier die Ammoniten in ihrer überwiegenden Mehrzahl auf die Clymenien zurückführe, so soll damit keineswegs in Abrede gestellt werden, daß nicht auch die Goniatiten in geologisch jüngere Bildungen hinübergehen. In der Permformation haben wir mit Sicherheit noch echte Goniatiten, und Abkömmlinge von ihnen, die ich wegen des Verhaltens ihrer Siphonalbildungen noch zu dem Goniatitenstamm rechnen muß, zeigen bereits eine höhere ammonitische Differenzierung der Lobenlinie (*Propinacoceras* G e m m., *Daraelites* G e m m.). Weiterhin treten in der alpinen Trias Formen auf, die wie z. B. *Badiotites* M o j s. und *Nannites* D i e n. noch eine ursprüngliche goniatitenartige Gestaltung der Lobenlinie zeigen und möglicherweise Descendenten der paläozoischen Goniatiten sein könnten. Für die Gattung *Lobites* M o j s. allerdings, die auch noch eine primitive goniatitische Lobenlinie trägt, konnte ich nachweisen, daß hier bereits eine Verlagerung des Siphons auftritt und demgemäß nach den hier vertretenen Anschauungen eine Angliederung an die Goniatiten nicht möglich erscheint. Angesichts dieser Tatsache hat die angedeutete Eventualität auch für die übrigen primitiven Triasformen nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Mangels geeigneten Materials ist es mir jedoch vorderhand nicht möglich, diese Frage zu klären und ebenso auch nicht die, ob und wie weit der Goniatitenstamm vielleicht in noch jüngeren Ammonoideengenera fortlebt. Zu diesem Ende wären weit ausholende Spezialuntersuchungen durchzuführen.

Die Stämme der Goniatiten und der Clymenien aber laufen selbständig und ohne nähere genetische Beziehungen nebeneinander her. Jedenfalls ist es mir nicht möglich, mit S o b o l e w ¹⁾ in den Clymenien intrasiphonate Mutationen der Goniatiten zu erblicken. Wenn derartige Beziehungen zwischen extrasiphonaten und intrasiphonaten Formen bestehen, so ist, wie es der Fall der Ammoniten lehrt, eine vollständige Reihe der dazwischen vermittelnden Über-

1) D. Sobolew, Skizzen zur Phylogenie der Goniatiten. Mitt. des Warschauer Polytechn. Instituts. 1914, S. 132 ff.

gänge zu beobachten. Eine derart tief einschneidende Veränderung aber durch Mutationen erklären zu wollen, scheint mir ein Beweis zu großen Vertrauens zu den Fähigkeiten der Organismen zu sein. Außerdem ist bei der Beurteilung dieser Verhältnisse zu berücksichtigen, daß die Abwanderung des Siphos in der normalen Entwicklungsreihe von der Intern- nach der Externseite erfolgt, während für eine Beweisführung der Auffassung Sobolew's gerade das gegenteilige Verhalten zu fordern wäre.

Möglicherweise sind Untersuchungen über die Siphonalbildungen der *Ammonoidea* auch geeignet, etwas Licht über die bisher noch im Dunkel liegende Wurzel dieses Stammes in seiner Gesamtheit zu verbreiten. Feststehen dürfte so viel, daß die *Ammonoidea* von den *Nautiloidea* abzuleiten sind, die das älteste Geschlecht unter den Cephalopoden darstellen. Vielleicht bietet nun die anfänglich in der ontogenetischen Entwicklung von Formen aller Ammonoideenzweige zu beobachtende erhebliche Dicke des Siphonalrohres weitere Anhaltspunkte, und vielleicht hat Hyatt¹⁾ nicht ganz unrecht, wenn er in dieser Hinsicht die Urform der *Ammonoidea* in der Nähe der tiefsilurischen Endoceraten mit ihren voluminösen Siphonalbildungen vermutet. Wahrscheinlich haben wir es aber auch hier kaum mit einer einheitlichen Entstehung zu tun, sondern vielmehr mit einer polyphyletischen, wie sie im kleinen oben für die Ammoniten gezeigt werden konnte.

IV. N a c h w o r t.

Zum Schluß möchte ich der Bitte Ausdruck geben, die vorliegende Studie so auffassen zu wollen, wie sie gemeint ist, nämlich als eine teilweise Wiedergabe der ersten vorläufigen Resultate von Untersuchungen, die ich selbst in der Folge noch weiter auszubauen gedenke. Sodann spreche ich Herrn Professor Dr. Wedekind meinen verbindlichsten Dank dafür aus, daß er mittelbar die Anregung zu dieser Arbeit gab und mir zu deren Durchführung in bereitwilligster Weise die reichen Materialien seines Institutes zur Verfügung stellte.

1) A. Hyatt, Fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoölogy. Embryology. Bull. of the Mus. of Compar. Zoöl. Vol. III. 1874, S. 93.

Eingegangen am 14. IV. 1920.