

Zur Systematik und Entwicklungsgeschichte der ältesten Cephalopoden¹⁾

Von

CURT TEICHERT, Freiburg i. Br.

Eingegangen am 20. 10. 1928

Ein sehr wesentlicher Zweig der Geschiebeforschung dient der Erforschung der Sedimentärgeschiebe, und hier sind es vor allem die Geschiebe der silurischen Formation, die von jeher das Auge zahlreicher Forscher auf sich gelenkt haben. Mehrfach sind die Faunen der silurischen Geschiebe der Gegenstand monographischer Bearbeitungen gewesen, teils nach regionalen, teils nach paläontologischen Gesichtspunkten hin. Auch an Ansätzen zur Bearbeitung der in diesen Geschieben vorkommenden Cephalopoden hat es nicht gefehlt, doch liegen diese lange Zeiten zurück und aus den letzten Jahren sind hier nur die verdienstvollen statistischen Untersuchungen PATRUNKYS²⁾ zu erwähnen. Dieser Umstand mag es rechtfertigen, daß ich Ihnen an dieser Stelle einen Überblick über die Fortschritte der Cephalopodensystematik in den letzten Jahrzehnten gebe und Ihnen zugleich dasjenige über die Entwicklung dieses Stammes im frühen Paläozoikum mitteile, was sich bei vorsichtiger Abwägung der Tatsachen darüber aussagen läßt.

Es ist kein Zufall, daß unsere älteste Cephalopodenliteratur sich auf Geschiebefunde gründet. Mußten doch diese auffallend geformten geraden oder aufgerollten, gekammerten Versteinerungen in hohem Grade die Aufmerksamkeit und das Interesse jener alten Naturforscher erregen, die ihr Heimatland nach den „Merkwürdigkeiten der Natur“ durchstöberten. Aber auf solche einzelnen Funde konnte sich natürlich niemals eine systematische Bearbeitung dieser Fauna stützen. Auch die später, zu Anfang und Mitte des 19. Jahrhunderts erscheinenden großen Werke von HISINGER, EICHWALD, SOWERBY u. a. vermeiden systematische Auseinandersetzungen, so daß zu jener Zeit das nordische Silur nichts anderes als eine phänologische Erweiterung unserer Formenkenntnisse gebracht hat.

¹⁾ Vortrag, gehalten vor der Versammlung der Gesellschaft für Geschiebeforschung in Neustrelitz am 2. Oktober 1928.

²⁾ Diese Zeitschrift, 1926, S. 92.

Einem Systematiker vom Formate BARRANDES blieb es vorbehalten, hier die erste Abhilfe zu schaffen. Die unerschöpflichen Fossilvorräte Böhmens haben ihm das Material zu grundlegenden systematischen Untersuchungen in fast sämtlichen Tiergruppen, so auch bei den Cephalopoden geliefert¹⁾.

Welches sind nun die Grundlagen der von BARRANDE geschaffenen Systematik? Als wichtigstes systematisches Prinzip wird die Form und Gestaltung der Schale angenommen, in untergeordneter Weise wirken mit die Ausbildung des Mündungsrandes, die Schalenskulptur und die Siphonalbildungen. Es ist dies eine Systematik von sehr großer Einfachheit. Jede Form kann gattungsgemäß schon meist auf den ersten Blick nach ihrer äußeren Gestalt und nach ihrer Skulptur, oder nach einem kurzen Blick auf Lage und Größe des Siphos bestimmt werden.

Welches sind die praktischen Auswirkungen dieses Verfahrens? Ich muß hier mit ein paar Zahlen kommen, wobei ich mich an die im Jahre 1870 vorliegenden Daten halte²⁾. BARRANDE hatte damals aus Böhmen 20 Cephalopodengenera mit über 1000 Arten beschrieben. Rund die Hälfte davon, ca. 525 Arten, rechnen zu der Gattung *Orthoceras*, mehr als ein Viertel, 285 Arten, zu *Cyrtoceras*, 78 zu *Gomphoceras*, 53 zu *Trochoceras* und 48 zu *Phragmoceras*. D. h. auf diese 5 Genera entfallen ca. 970 von den nicht ganz 1060 Arten. Für die anderen 15 Gattungen verbleiben 80—90 Arten, noch nicht einmal 10%! Daß das nicht nur in Böhmen so ist, zeigen die Zusammenstellungen von BARRANDE selbst. Aus Großbritannien werden von 92 Cephalopodenarten 56 *Orthoceras*- und 15 *Cyrtoceras*-Spezies angeführt, aus Estland von 107 Arten 46 *Orthoceras* und 28 *Cyrtoceras*, aus Canada und Anticosti von 171 Arten 90 *Orthoceras*, 39 *Cyrtoceras*. Diese wenigen Zahlen mögen genügen, um Ihnen zu zeigen, daß für BARRANDE die Genera *Orthoceras* und *Cyrtoceras* immer 70—80% der Gesamtfaina stellen, allein *Orthoceras* meist mehr als 50%.

Wieviele von diesen Arten allerdings einer erneuten Revision standhalten werden, ist heute noch nicht zu übersehen. Zweifellos wird es notwendig sein, eine ganze Reihe von Spezies einzuziehen, doch wird sich damit an den Zahlenverhältnissen nichts ändern.

Es liegt im Wesen einer fortschreitenden Wissenschaft, daß zu den bekannten Tatsachen neue und immer neue gehäuft werden.

¹⁾ J. BARRANDE, *Système Silurien du Centre de la Bohême*. Ière Ptie., Vol. II. Prague 1877.

²⁾ A. a. o., Vol. II, 4. sér. Prague 1870.

Zwangsmäßig stellt sich damit das Bedürfnis nach übersichtlicher Gruppierung des alsbald unübersehbaren Materials ein. Es ist dies kein Charakteristikum der Paläontologie allein, sondern vielmehr der Grundzug in der Entwicklung aller unserer Wissenschaften überhaupt. Die weite Verzweigkeit des heutigen Wissens verlangt Organisation, Übersichtlichkeit, Zusammenfassung immer kleinerer Einheiten unter größeren Gesichtspunkten. Die Nutzenanwendung dieser Tatsache auf die Fragen der Cephalopodensystematik ist die, daß wir auf dem von BARRANDE eingeschlagenen Wege nicht weiter kommen. BARRANDE hat von seiner Auffassung der Tatsachen her das aus dem Material herausgeholt, was herauszuholen war. Für seine Systematik ist das BARRANDESche Riesenwerk Anfang und Abschluß zugleich. Es verträgt sich nicht mit den Anforderungen einer modernen Systematik, das von den Arten einer ganzen Tiergruppe mehr als die Hälfte einer einzigen Gattung zugesprochen wird, ein weiteres Viertel einer zweiten Gattung, um den Rest auf anderthalb Dutzend Genera zu verteilen! Wir erschweren uns damit nicht nur die systematische Übersicht, sondern — was schlimmer ist — wir verbauen uns damit auch wichtige und wesentliche stratigraphische, tiergeographische und entwicklungsgeschichtliche Erkenntnisse.

Es wird das unvergängliche Verdienst HYATTS bleiben, hier einen vollständig neuen Weg gewiesen zu haben. Wie HALL und CLARKE für die Brachipoden, so hat HYATT Umstürzendes für die Cephalopodensystematik geleistet¹⁾. Auch seine Grundidee ist von großer Einfachheit: Grundlegendes systematisches Prinzip ist die Gestalt des Siphos und der Siphonaldüten, nur diese allein dienen zur Unterscheidung größerer Einheiten. Alle Formen mit denselben Siphonalbildungen sind in dieselben Gruppen zu verweisen, wie verschieden sie auch sonst gestaltet sein mögen. Für die Charakterisierung der Arten kommt in erster Linie die Schalenskulptur, die Form der Schalen und die Ausbildung von Wohnkammer und Mundsaum in Frage. Wir sehen, BARRANDES Grundprinzipien sind hier gerade auf den Kopf gestellt. Der Siphon, von BARRANDE gelegentlich herangezogen, wird hier grundlegend für die Systematik der ganzen Gruppe. Die äußere Form, für BARRANDE die Hauptsache, wird eine Angelegenheit von nebensächlicher Bedeutung: Gleiche Formen können aus ganz verschiedenen Stämmen herangebildet werden.

¹⁾ A. HYATT, Genera of Fossil Cephalopoda. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 22, Pt. III, 1883. Boston 1884.

Die Arbeitsmethoden bei der Befolgung dieser Systematik sind erheblich komplizierter. Stets ist das Anschleifen des Siphos unerläßlich. Wo dieser nicht erhalten ist, werden wir meist auf eine Bestimmung verzichten müssen. Eine Vernichtung der Schalen-skulptur zieht meist eine Unmöglichkeit der Speziesbestimmung nach sich. Und doch sind wir erst mit diesem Verfahren in der Lage, in der Entwicklung der Cephalopoden sichere Spuren zu verfolgen, gerade dort, wo einfache Ausdrücke wie „*Orthoceras*“ und „*Cyrtoceras*“ jeden Ausblick versperren.

Ich will gleich von vornherein bemerken, daß die HYATTSche Systematik sich nicht nur in Amerika durchgesetzt hat, sondern auch in England und Skandinavien ganz allgemein in Gebrauch ist. Nur in Deutschland ist unter dem Einfluß unserer maßgebenden Lehrbücher durchaus noch die BARRANDESche Auffassung im Schwunge. Leider ist POMPECKJS schon aus dem Jahre 1912 stammende ausgezeichnete Darstellung der Cephalopoden im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“, die erstmalig in deutscher Sprache die Grundzüge der HYATTSchen Systematik zur Wiedergabe brachte, zu wenig beachtet geblieben. Einzig der bekannte Cephalopodenforscher SCHINDEWOLF hat sich zu den neuen Gesichtspunkten bekannt. Übernommen wurden sie ferner teilweise von O. ABEL und E. DACQUÉ.

So erscheint es gerechtfertigt, Ihnen hier die natürliche Systematik der Cephalopoden, wie sie sich durch die Anschauungen HYATTS bietet, kurz zu umreißen, obwohl dessen erste Veröffentlichung über diesen Gegenstand schon bald 45 Jahre zurückliegt. Ich muß aber betonen, daß ich Ihnen hier die Tatsachen nicht in der Form bringe, wie HYATT sie zum erstenmal 1884 dargestellt hat und auch nicht so, wie sie 1900 bei der englischen Bearbeitung von ZITTELS „Grundzügen“ geboten wurden. Im Laufe der Jahrzehnte hat sich mancherlei daran geändert, nachdem namhafte Forscher wie RUEDEMANN, FOERSTE, TROEDSSON u. a. an der Verbesserung des Systems gearbeitet haben. Ich bringe Ihnen die Tatsachen so, wie sie mir heute nach den Arbeiten der genannten Autoren am Gesichertsten erscheinen.

Die Ordnung *Nautiloidea* zerfällt in drei große Unterordnungen: *Holochoanites*, *Orthochoanites* und *Cyrtochoanites*. Diese werden nach der Ausbildung ihrer Siphonaldüten unterschieden. *Holochoanites* hat lange Siphonaldüten, die von einem Septum mindestens bis zum nächsten reichen oder darüber hinaus. Der Siphon ist breit, meist exzentrisch. Es sind endosiphonale Bildungen vor-

handen. Als Typus wäre *Endoceras* zu nennen. *Orthochoanites* hat kurze Siphonaldüten. Der Siphon ist eng, in den meisten Fällen zylindrisch und kaum zwischen den Septen aufgebläht. In dieser Unterordnung können alle Formen auftreten von ganz geraden über leicht gekrümmte bis zu eng eingerollten. An Reichtum der Genera und Spezies übertrifft sie die *Holochoanites* bei weitem. Ihr mindestens gleich, wenn nicht noch variationsreicher sind die *Cyrtochoanites*, ausgezeichnet durch ganz kurze, oft nur eben angedeutete Siphonaldüten und außerordentlich verschieden gestaltete Siphonen. Hierher gehören alle jene Formen mit den zwischen den Septen weit aufgetriebenen nummuloidalen Siphonen. Man scheidet zwei große Abteilungen aus: die *Annulosiphonata*, die Obstruktionsringe besitzen, und die *Actinosiphonata* mit radialen Längsblättern (Abb. 1—2). Der Typus der *Annulosiphonata* wäre *Actinoceras*, der der *Actinosiphonata* *Cyrtoceras*; hierher dann auch *Phragmoceras* und *Gomphoceras* in ihrer ursprünglich durch den Genotyp festgelegten Bedeutung.

Um die Übersichtlichkeit und den Anschluß an bekannte Vorstellungen zu erleichtern, sei hier kurz das HYATTSche Schema neben das im Anschluß an BARRANDE in den „Grundzügen der Paläontologie“ von ZITTEL-BROILI gegebene gestellt.

HYATT.		ZITTEL-BROILI.
Klasse: <i>Cephalopoda</i> .		Klasse: <i>Cephalopoda</i> .
Unterklasse:	=	Ordnung:
<i>Tetrabranchiata</i> .		<i>Tetrabranchiata</i> .
Ordnung:	=	Unterordnung:
<i>Nautiloidea</i> .		<i>Nautiloidea</i> .
Unterordnung:	=	Familie:
<i>Holochoanites</i> .		<i>Endoceratidae</i> .
Unterordnung:	=	Familien:
<i>Orthochoanites</i> .		<i>Orthoceratidae</i> z. T., <i>Nautilidae</i> , <i>Trochoceratidae</i> .
Unterordnung:	=	Familie:
<i>Cyrtochoanites</i> .		<i>Orthoceratidae</i> z. T.
1. Abteilung:		
<i>Annulosiphonata</i> .		
2. Abteilung:		
<i>Actinosiphonata</i> .		

Das wäre in ganz skizzenhaften Umrissen das Gebäude der HYATTschen Systematik, das sofort eine außerordentliche Differenziertheit gegenüber dem BARRANDESchen System erkennen läßt. Wollte ich mich darüber hinaus in Einzelheiten einlassen, so würden wir in einer Fülle von Gattungs- und Artnamen versinken, die ohne gründliche Anschauung unverstündlich bleiben müßten.

Statt dessen möchte ich ganz kurz an einigen wenigen Beispielen die nach dieser Systematik vorgehende Arbeitsweise erläutern. Ferner darf ich ihnen nicht vorenthalten, daß auch der durch HYATT geschaffene Zustand noch keineswegs ein Ideal darstellt, und daß schließlich seine Prinzipien eine nicht zu unterschätzende Gefahr in sich schließen, von der ich dann sofort sprechen werde.

In Abb. 3—7 sind Exemplare der Gattungen *Huroviella*, *Discosurus*, *Armenoceras* und *Stokesoceras* dargestellt, Formen, die sich — mit Ausnahme des gekrümmten *Discosurus* — äußerst ziemlich ähnlich sehen und deshalb auch in eine Familie, *Armenoceratidae* (nach TROEDSSON)¹⁾, zu verweisen sind. Man beachte jedoch die deutliche Differenziertheit im Siphobau. Es spielen hier eine ganze Reihe von Faktoren eine Rolle: die Dicke des Siphos, das Verhältnis von Breite und Dicke eines Siphosegments, der Verlauf der Siphosegmentwand im Querschnitt, der Siphonaldütenansatz u. a. m. Es soll hier nur auf das Vorhandensein dieser Merkmale eingegangen werden, ohne die Formen im einzelnen zu behandeln.

Es zeigt sich, daß wir in systematischer Hinsicht zu klaren, wohl differenzierten Ergebnissen gelangen, wenn wir den Siphobau als oberstes systematisches Merkmal einsetzen. Versuche, die auf diese Weise erzielten Ergebnisse im BARRANDESchen System einzuordnen, müssen von vornherein fehlschlagen und gehen überdies damit des wichtigen Fortschritts, den sie darstellen, verlustig.

Wo nun das Charakteristikum des Siphobaus versagt, und wir auf andere Merkmale zurückgreifen müssen, ergeben sich allerdings zwangsläufig stets Schwierigkeiten. Solche Sorgenkinder sind in erster Linie *Orthoceras* und *Cycloceras*. Weder für die eine noch für die andere Gattung gibt es augenblicklich eine von allen Forschern allgemein anerkannte, eindeutige Definition. Wenn auch die Zeiten der *Orthoceras*-Inflation vorüber sind, bleibt innerhalb

¹⁾ G. T. TROEDSSON, On the Middle and Upper Ordovician Faunas of Northern Greenland. I. Cephalopoda. Jubiläumsexped. Nord om Grønland, 1920—23, Nr. 1. Meddelelser om Grønland, 71, 1926, S. 60.

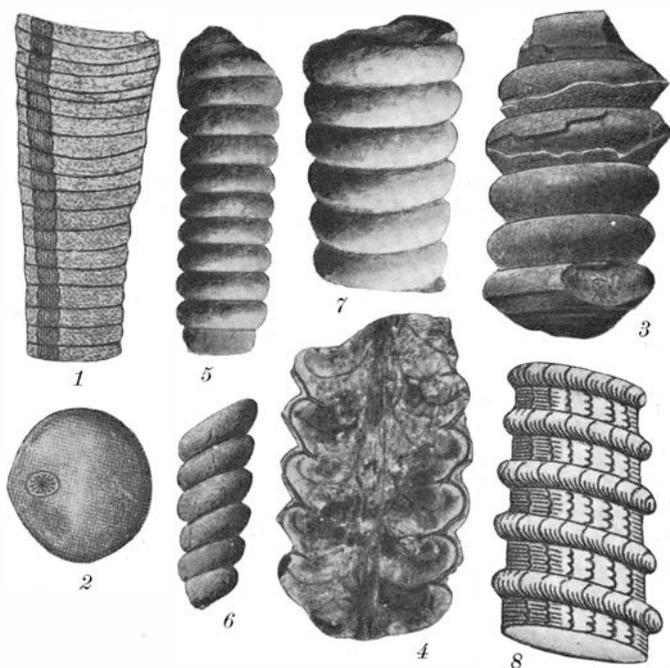


Abb. 1 und 2: *Jovellania buchii* DE VERNEUIL. Abb. 1: Längsschnitt. Abb. 2: Unteransicht eines Septums mit Siphosquerschnitt. Aus dem Unterdevon von Frankreich. — Die die *Annulosiphonata* kennzeichnenden intrasiphonalen Leisten sind deutlich zu erkennen. Außerhalb Frankreichs ist die Gattung *Jovellania* nicht bekannt. (Nach A. F. FOERSTE, Actinosiphonate, Trochoceroide und other Cephalopods. — Denison Univ. Bull., Journ. of Sci. Lab., 21, 1926, Taf. 32, Fig. 2.)

Abb. 3—7: Einige Siphotypen der *Actinosiphonata*. Abb. 3: Außenansicht. Abb. 4: Querschnitt des Siphos von *Huroniella* FOERSTE; diese Gattung unterscheidet sich von *Huronina* dadurch, daß die Siphowand weniger eingeschnürt erscheint. Verbreitet im ganzen nordeuropäischen und amerikanischen Silurgebiet, auch als Geschiebe schon gefunden. — Abb. 5: Siphon von *Armenoceras* HYATT, gekennzeichnet durch niedrige und gleichmäßig gerundete Segmente. Verbreitungsgebiet: Nordamerika, England, Schweden, Estland; muß auch als Geschiebe zu finden sein. — Abb. 6: Siphon von *Discosurus* HYATT, ähnlich wie *Armenoceras*, jedoch leicht gebogen. In eine ganz nahe verwandte Gattung — *Megadiscosurus* FOERSTE — gehört z. B. das von FERD. ROEMER in „Über die Fauna der silurischen Diluvialgeschiebe von Sadewitz bei Öls in Niederschlesien“ (Breslau 1861) beschriebene *Phragmoceras rectiseptatum* aus der Silurscholle von Sadewitz in Schlesien. — Abb. 7: Siphon von *Stockesoceras* FOERSTE, noch etwas gedrungener als bei *Armenoceras*, größte Wölbung der Siphosegmentwand am oberen Ende. Die Form ist bisher nur aus Nordamerika bekannt. (Nach A. F. FOERSTE und T. E. SAVAGE, Ordovician and Silurian Cephalopods of the Hudson Bay Area. Denison Univ. Bull., Journ. of Sci. Lab., 22, 1927, Taf. 11.)

Abb. 8: Schematische Abbildung M'COYS bei Aufstellung seiner Gattung *Cycloceras* 1844. (Nach A. F. FOERSTE, Notes on Cephalopod Genera, chiefly coiled silurian forms. Denison Univ. Bull., Journ. of Sci. Lab., 21, 1925, Taf. 11.)

der Gattung doch noch ein recht großer Formenkreis zurück, und die geringe Differenziertheit der hierher gehörigen Typen ist ein großes Hindernis für ihre systematische Erfassung. Die Verwicklungen beginnen hier bereits mit der Speziesbestimmung, wie ich kürzlich an dem Beispiel von *Orthoceras regulare* nachgewiesen habe¹⁾. Um diesen Namen herum herrscht seit jeher in der Literatur bis auf den heutigen Tag ein Zustand, den man nur als chaotisch bezeichnen kann, und ein halbes Dutzend einwandfrei verschiedener Arten aus allen möglichen Formationen werden mit derselben Bezeichnung belegt. Rechtsgültig kann dieser Name natürlich nur für eine Art sein, und es ist dies die Form aus dem Ordovizium Estlands und Schwedens. Für alle übrigen unter dem Namen *O. regulare* segelnden Formen gibt es entweder schon andere gültige Namen, oder es müssen solche erst durch Spezialuntersuchungen geschaffen werden. Gerade dieser extreme Fall eines nomenklatorischen Wirrwarrs hat übrigens seine Begründung nicht so sehr in den Materialschwierigkeiten, als vielmehr in der Nichtbeachtung der nomenklatorischen Regeln, was hier zur Warnung gesagt sein möge! Daß dieser letzte Umstand einmal verschwinden wird, wenn erst die genaue Befolgung der nomenklatorischen Vorschriften einmal durchgedrungen ist, dürfen wir hoffen. Wie wir mit den in der Sache selbst begründeten Schwierigkeiten fertig werden, wird die Zeit lehren.

Etwas anders liegt das *Cycloceras*-Problem. Hier haben wir gewissermaßen an den Sünden unserer Väter zu leiden. Der Autor von *Cycloceras* ist M'COY (im Jahre 1844)²⁾. Aus seiner Beschreibung geht hervor, daß er unter dieser Bezeichnung gerade Formen mit Ringwülsten und feiner Querstreifung auf der Schalenoberfläche verstanden wissen will. Dem steht entgegen eine von ihm beigegebene offenbar schematische Skizze seines Genus, die sowohl Längs- als auch Querstreifung zeigt (Abb. 8), wogegen er wiederum als zu *Cycloceras* gehörig drei bis dahin als Orthoceraten betrachtete Arten angibt, die, entsprechend der Beschreibung, keine Längsstreifen, sondern nur Querstreifen zeigen. HYATT hat nicht zur Entwirrung dieser Frage beigetragen, indem er sich zuerst 1884 in seiner Gattungsdiagnose an die M'COYSche Beschreibung, später in ZITTEL-EASTMANS „Textbook“ 1900 dagegen an die schematische Figur dieses Autors anschloß. So ist schließlich über die *Cycloceras*-

¹⁾ Diese Zeitschrift, 4, S. 115 ff., 1928.

²⁾ M'COY, Synopsis of the Carbonif. Fossils of Ireland.

Frage eine ansehnliche Literatur entstanden, und man hat sich noch nicht einmal über die Wahl des Genotyps einig werden können¹⁾.

Die Tatsachen liegen so, daß es unter den Cephalopoden mit Ringwülsten solche gibt, die nur Querstreifung haben, solche mit Querstreifung und durchlaufender Längsstreifung und solche, die Querstreifung und unterbrochene Längsstreifung besitzen. Angesichts dieser Tatsachen ist zu betonen, daß für M'COY alle Formen mit Ringwülsten zu seiner Gattung *Cycloceras* gehörten und er sonstige Skulpturmerkmale vernachlässigt hat. Hier zeigt sich aber an einem geradezu klassischen Beispiel der gewaltige Vorteil der HYATTSchen Systematik! Im Sinne von M'COY reicht *Cycloceras* vom Ordovizium bis zum Karbon. Es wird sich nun empfehlen, diese Gattung in Untergattungen aufzuteilen, und so bekommen wir plötzlich ein ganz neues Licht auf die Tatsachen. Es zeigt sich dann nämlich, daß Formen mit ausschließlicher Querstreifung und ohne Längsstreifung nur im Karbon vorkommen, und es ist daher gerechtfertigt, nur auf diese den Untergattungsnamen *Cycloceras* anzuwenden, da die Gattung nur an Karbonformen aufgestellt ist. Was aus dem Ordovizium und Gotlandium bisher als *Cycloceras* erwähnt wurde, gehört in andere Untergattungen, z. T. aber auch in andere Gattungen, wie z. B. in die Gattung *Dawsonoceras*, die andere Merkmale aufweist, aber *Cycloceras* nahe verwandt ist. Formen mit Quer- und Längsstreifung fallen z. T. in die HYATTSche Gattung *Spyroceras*, z. T. in die von mir aufgestellte, aber noch nicht publizierte Untergattung *Kolyoceras*²⁾.

Damit ist mit einem Schlage das *Cycloceras*-Problem ganz wesentlich geklärt und *Cycloceras* wird nicht lange mehr als fragwürdige und unbequeme Gattung in der Literatur weiterleben. So erwachsen uns bei Befolgung streng einheitlicher Prinzipien nicht nur Erfolge in der nomenklatorischen Bereinigung altumstrittener Fragen, sondern es liegt auf der Hand, daß damit auch Erfolge in stratigraphischer und entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht gegeben sind. So wie das Bestreben all unserer stratigraphischen Bemühungen darauf gerichtet ist, die großen

¹⁾ A. F. FOERSTE, Den. Univ. Bull. Journ. Sci. Lab., Vol. XX, 1924, S. 222. — Vol. XXI, 1925, S. 27. — Vol. XXII, 1927, S. 35. — C. CRONEIS, Am. Journ. Sci., Vol. XII, 1926, S. 185.

²⁾ Diese Verhältnisse erfahren in einer demnächst über die Lyckholm-Stufe in Estland erscheinenden größeren Arbeit des Verf. genauere Analyse.

Schichtenpakete in immer kleinere Einheiten zu zerlegen, die durch charakteristische Arten gekennzeichnet sind, so müssen wir auch bei der Behandlung größerer stratigraphischer Einheiten darauf bedacht sein, in deren Fauna ganz bestimmte charakteristische Gattungen und Gattungsgruppen zu erkennen, die sofort gewisse größere Zeitperioden kennzeichnen. Die Zahl der „persistierenden Formen“ wird immer kleiner, je tiefer die Erkenntnis dringt. Wie erst die sehr weitgehende Zonengliederung im Jura Gesichtspunkte für die Entwicklung der Ammoniten ergeben hat, so kann nur eine reinliche systematische Scheidung der Gattungen nach stratigraphischen Gesichtspunkten Erkenntnisse über den Werdegang einer bestimmten Familie und darüber hinaus einer ganzen Tierklasse vermitteln. In unermüdlicher vorbildlicher Arbeit hat uns RUDOLF RICHTER für die Trilobiten des Devons gezeigt, welche reiche Früchte solche Arbeiten tragen müssen¹⁾; für die Cephalopoden des Silurs sind wir — das muß gesagt werden, um keine unberechtigten Hoffnungen zu erwecken — noch weit von solchen Möglichkeiten entfernt.

Sie haben vorher gesehen, wie vor Ihren Augen eine Ihnen bis dahin wahrscheinlich als fest umrissen geltende Gattung plötzlich in mehrere Untergattungen (ich habe Ihnen noch nicht alle genannt) zerfiel. In unserem Falle lag eine zwingende Notwendigkeit dazu vor, aber Sie werden sich selbst sagen können, wie leicht man ein solches Prinzip auf die Spitze treiben und einer endlosen Familien-, Gattungs- und Untergattungsmacherei anheimfallen kann. POMPECKJ hat hier von der schon vorhandenen „Pulverisierung“ gesprochen. Diese ist in der Tat vorhanden, und es ist an der Zeit, einmal darauf aufmerksam zu machen. Schon heute sind wir nicht mehr weit von dem Extrem entfernt, uns in der uferlosen Weite eines Meeres von Gattungs- und Familiennamen zu verlieren und dadurch die anfängliche Übersichtlichkeit und Gruppierung, die uns die systematischen Prinzipien HYATTS anstelle eines Chaos von Artnamen boten, gänzlich aufzuheben. Heute ist uns eine große Zusammenschau nötig, die vor allen Dingen zu prüfen haben wird, wieviele von den jetzt unter der Flagge eigener Gattungen segelnden Formen als Untergattungen zu dem Genus zurückzustellen sind, von dem sie

¹⁾ Abh. Pr. Geol. Landesanst., N. F., H. 99. Berlin 1926.

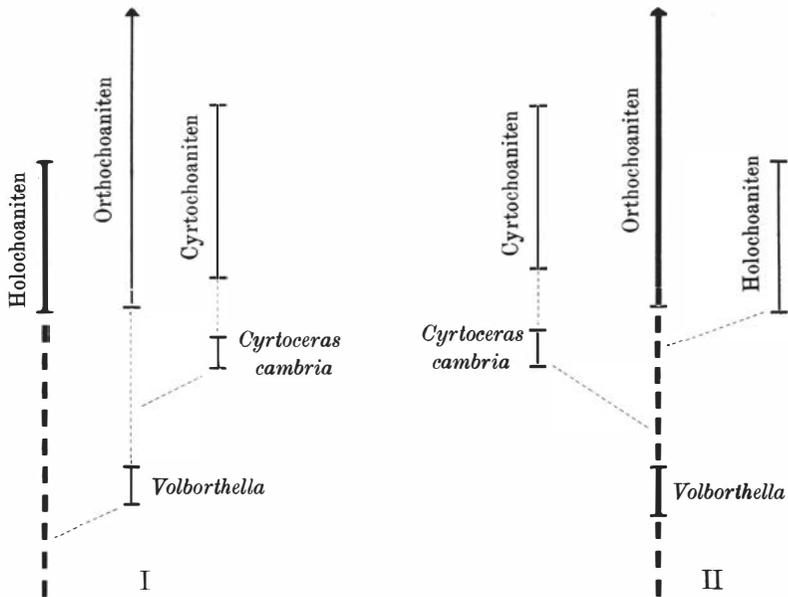
einmal abgespalten wurden. Ich glaube, daß gerade aus einer solchen neuartigen Gruppierung wesentliche Erkenntnisse erwachsen müßten. An dieser Stelle konnte ich allerdings nur einige Fingerzeige geben.

Sie sehen jedenfalls: es gibt keine vollkommene Systematik, solange es keine vollkommenen Menschenhirne gibt. Man kann nicht sagen, eine Systematik ist „richtig“ oder „falsch“ oder „gut“ oder „schlecht“; man kann höchstens sagen, sie ist nützlich oder unnützlich, sie bringt uns weiter, oder sie bringt uns nicht weiter. Systematik ist ein Weg, mit dem der Mensch sich die Fülle der Naturerscheinungen übersichtlich, verständlich und begreifbar machen will. Dabei dürfen wir nicht das Opfer dieses unseres Werkes werden, indem wir es zu einem Labyrinth ausbauen, aus dem wir selbst nicht mehr herausfinden. Vielmehr müssen wir über die Systematik — und nur über diese führt letzten Endes der Weg! — weitere Erkenntnisse für den Ablauf des entwicklungs-geschichtlichen Geschehens zu erlangen suchen, und nur soweit eine Systematik solch einen Weg weist, ist sie gut!

Und die HYATTSche Systematik weist einen solchen Weg. Vorläufig führt er uns noch nicht sehr weit, aber es sind doch verheißungsvolle Ansätze vorhanden. Vor allem können wir die Stellen zeigen, an denen wir anpacken müssen, um weiterzukommen. Die phylogenetischen Beziehungen der Familien und Gattungen liegen allerdings noch in weitestem Ausmaße im Dunkeln, doch läßt sich heute schon einiges über die Entwicklungsprinzipien der drei großen Ordnungen *Holochoanites*, *Orthochoanites* und *Cyrtochoanites* aussagen.

Das Material ist erst ganz kürzlich von SCHINDEWOLF kritisch gesichtet worden ¹⁾, und ich muß Sie kurz mit den Anschauungen dieses Forschers bekannt machen. SCHINDEWOLF hat in einwandfreier Weise die Orthochoanitenatur der frühkambrischen Cephalopodengattung *Volborthella* nachgewiesen, die bekanntlich im Eophytonsandstein von Estland vorkommt, einem der ältesten fossilführenden Sedimente, die wir kennen. Im Anschluß an diese Klärung einer lange ungewissen Frage erörtert SCHINDEWOLF einige Stammbaummöglichkeiten für die drei großen Cephalopodengruppen, die ich Ihnen hier in gedrängter Form bringe.

¹⁾ Paläontol. Zeitschr., 10, 1928, S. 68 ff.



Die erste Annahme geht von der Vorstellung aus, daß die Holochoaniten der älteste Stamm der Cephalopoden seien, von dem früher oder später die Orthochoaniten und Cyrtchoaniten abgespalten sind. Die andere legt die Orthochoaniten als durchlaufenden ältesten Stamm zugrunde, von dem zunächst die Cyrtchoaniten, dann die Holochoaniten abzweigt sind. Die erste Vorstellung hat, wie schon POMPECKJ betonte, die phylogenetisch sympathische Eigenschaft, daß der Formenkreis mit kurzen Siphonaldüten durch Reduktion dieser Gebilde aus dem Formenkreis mit langen Siphonaldüten hervorgeht. Die zweite Vorstellung ist durch den Vorzug gekennzeichnet, eine langlebige durchlaufende Stammlinie zu besitzen, von der sich zu verschiedenen Zeiten kurzlebige Seitenzweige abgeabelt haben. Es ist schwer, sich für die eine oder die andere Vorstellung zu entscheiden. Ich kann hier nur auf die ausführlichen Erörterungen SCHINDEWOLFS hinweisen und möchte nicht alle von ihm vorgebrachten Argumente wiederholen, die ihn schließlich zu der plausiblen Annahme der Richtigkeit der zweiten Stammbaumvorstellung gebracht haben. Es sei erlaubt, nur einiges hinzuzufügen. Angenommen die Holochoaniten seien der Urstamm der *Nautiloidea*. Weshalb erlöschen sie dann plötzlich unter ungeheurer Wachstumshypertrophie, wenn sie doch die Kraft haben,

durch Reduktion der Siphonaldüten Orthochoaniten zu bilden? Mir scheint hier einmal das „Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung“ vielleicht einer deduktiven Anwendung fähig zu sein: Die Holochoaniten können ihre Siphonaldüten nicht mehr reduzieren, weil sie eben dieses Stadium gewissermaßen schon hinter sich haben. Die Verlängerung der Düten, die außerordentliche Verdickung des Siphos, das ungeheure Größenwachstum — alles das liegt auf einer Linie. Die Holochoaniten erscheinen von diesem Gesichtspunkt aus als ein „entarteter“, hypertrophierter Seitenzweig der Orthochoaniten! Gerade auf dieses Moment ist bisher noch kaum hingewiesen worden.

Über *Cyrtochoanites* ist sehr wenig zu sagen, da hierüber die Meinungen kaum geteilt sind. Allenthalben wird dieser Stamm als ein Abkömmling und naher Verwandter der Orthochoaniten betrachtet. Sein ältester Vertreter ist *Cyrthoceras cambria* aus dem Oberkambrium Chinas. Das setzt also — angenommen, daß die Abstammungsverhältnisse richtig gedeutet werden — schon das Vorhandensein des Orthochoanitenstammes zu dieser Zeit voraus, obwohl diese Tatsache durch Fossilreste nicht belegt werden kann.

Jetzt noch eine Bemerkung zur Stellung von *Volborthella*. Ich kann leider diesem Fossil nicht die Bedeutung zumessen, die SCHINDEWOLF ihm gibt. Nicht beachtet ist bisher nämlich beim Vorkommen von *Volborthella* der Charakter des Sediments und der Begleitfauna, und doch scheint mir das ein sehr wesentlicher Faktor zu sein. *Volborthella tenuis* liegt bekanntlich im unteren Eophytonsandstein und zwar an der Grenze gegen den blauen Ton hin. ÖPIK hat die stratigraphischen Verhältnisse hinreichend geklärt¹⁾. Sie kommt sowohl in tonigem als auch in sandigem Sediment vor. Die Eigenschaften des damaligen Meeres können durchaus nicht als lebensgünstig bezeichnet werden. Der blaue Ton selbst hat bis heute nur eine mehr als spärliche Anzahl ganz winziger Kümmerformen geliefert. Hierhin fällt auch der erste Vorstoß der Pteropoden in das Gebiet in Gestalt einer ganz kleinen *Hyolithes*-Form. Die große Menge des suspendierten Tones, mit dem wir uns jenes frühkambrische Meer ganz erfüllt denken müssen, stand einer freien Entfaltung des Tierlebens an dieser Stelle hindernd im Wege. Etwas besser mögen die Verhältnisse

¹⁾ Publ. Geol. Inst. Tartu, Nr. 3, 1925.

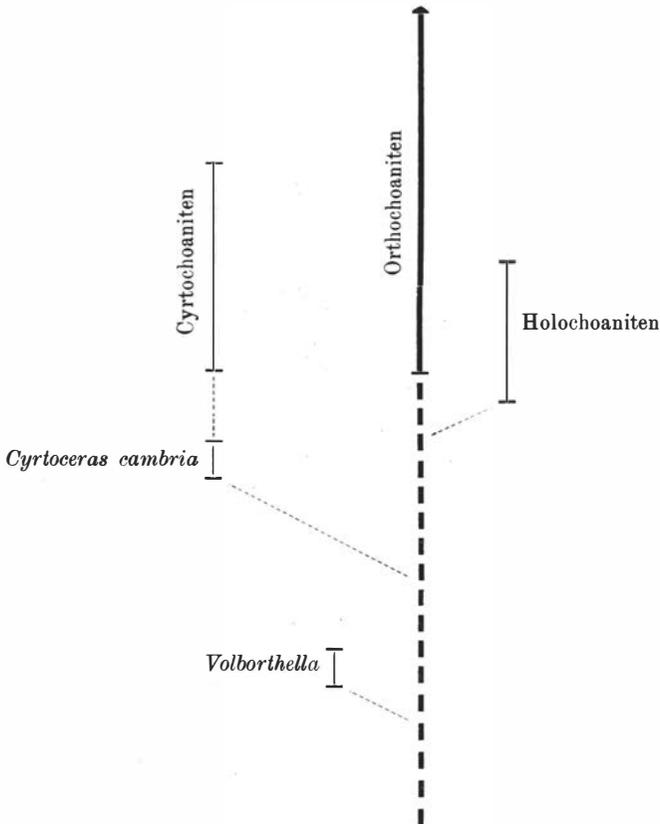
mit Beginn des Eophytonsandsteines geworden sein, wo wir bereits kleine Brachiopoden (z. B. *Mickwitzia monilifera*) und auch eine größere Trilobitenform (*Holmia mickwitzi*) antreffen. Günstige Lebensbedingungen kann das Meer auch damals nicht geboten haben, wenigstens nicht für Hochseetiere, als die wir die Cephalopoden doch ansprechen müssen, denn die Tonzufuhr blieb weiterhin noch ganz beträchtlich. Wenn wir bedenken, daß die Cephalopoden ihr Lebensoptimum nur in freiem, klarem Wasser finden konnten, so wird es klar sein, daß hier ein Vorstoß erstickt und verkümmert werden mußte. Diesen Vorstoß verkörpert *Volborthella tenuis*, und es erscheint nach der Betrachtung der Sedimentationsverhältnisse im Eophytonmeere durchaus plausibel, daß Cephalopoden uns hier als Kümmerformen entgegenreten. Man wird sich auf Grund dieser Überlegungen fragen müssen, ob nicht allein durch diesen Umstand die Kleinheit der Art bedingt ist, und nicht dadurch, daß sie überhaupt eine Jugendform des Cephalopodenstammes darstellt. Zum mindesten muß gefolgert werden, daß das Auftreten einer Kümmerform in einem lebensfeindlichen Meeresraum nichts für den Allgemeincharakter der frühkambrischen Cephalopodenfauna überhaupt aussagen kann, oder daß man wenigstens mit solchen Schlußfolgerungen sehr vorsichtig sein muß, und daß man jedenfalls *Volborthella* nicht als Norm, als typischen Vertreter der damaligen Cephalopoden betrachten darf.

Die Bedeutung der SCHINDEWOLFSchen Feststellung der Orthochoanitennatur von *Volborthella* liegt also weniger darin, in *Volborthella* einen direkten Vorfahren der ordovizischen Orthochoaniten erkannt, sondern das Vorhandensein von Orthochoaniten überhaupt zu jenen Zeiten nachgewiesen und damit das hohe Alter dieses Stammes unter Beweis gestellt zu haben. Für die Konstruktion einer Stammreihe dagegen dürfte *Volborthella* kaum in Frage kommen und als reines Faziesfossil auszuschneiden haben. Nach wie vor bleibt der Übelstand, daß wir uns über den Charakter der kambrischen Cephalopodenfauna noch gar kein Bild machen können, nachdem sich auch die Hoffnungen, die POMPECKJ in die Erforschung der arktischen Regionen gesetzt hatte, in dieser Weise nicht zu erfüllen scheinen. Wohl haben wir aus Grönland und aus dem arktischen Nordamerika eine reiche ordovizische Cephalopodenfauna kennen gelernt, die uns wertvolle Erkenntnisse vornehmlich für Herkunft und Verbreitung mancher Familien der *Annulosiphonata* gebracht hat, doch findet sich auch in den neuesten

Mitteilungen von L. KOCH¹⁾ noch nichts von kambrischen Cephalopoden aus diesen Gebieten.

Die Ausführungen SCHINDEWOLFS über die Abstammungsverhältnisse der Cephalopoden werden jedoch dadurch nur wenig modifiziert. Aus rein theoretischen Erwägungen heraus ist ihnen in ihren Grundzügen zuzustimmen. Nur darf eben *Volborthella* nicht in die direkte Stammreihe der Orthochoaniten einbezogen werden, sondern ist als an sich bedeutungslose Abzweigung neben den Hauptstamm zu stellen, über dessen wahres Aussehen wir uns noch keinerlei Vorstellung machen können.

Nach den dargelegten Gesichtspunkten wäre also das SCHINDEWOLFSche Schema in folgender Weise abzuwandeln:



¹⁾ Centralbl. f. Min. usw., Jahrg. 1928, Abt. B, S. 473.

Wie so oft in der Stammesgeschichte sehen wir also auch hier die Unmöglichkeit einwandfreier unbestrittener „Stammbaum“-konstruktionen. Wir haben Schnitte durch die Krone dieser Stammbäume vor uns, und ihre Wurzel verlegen wir mit hypothetischen Konstruktionen in das Dunkel vormaläozoischer Zeiten, wobei wohl zu beachten ist, daß niemand weiß, ob wir mit der ganzen Methode überhaupt auf dem richtigen Wege sind.

Im Anschluß hieran muß noch betont werden, daß die Möglichkeit einer polyphyletischen Entstehung¹ des Cephalopodengeschlechts bisher noch von niemand in Erwägung gezogen worden ist. Ist es denn überhaupt gewiß, daß die Holochoaniten von den Orthochoaniten abstammen müssen oder umgekehrt? Gewiß ist das offenbar nicht. Trotz ihrer äußeren Ähnlichkeit können hier grundverschieden organisierte Tiere vorliegen, deren Stammesentwicklung parallel nebeneinander ohne Berührungspunkte verlaufen ist. Weisen doch z. B. die Siphonen der Holochoaniten und der Orthochoaniten so grundlegende Unterschiede auf, daß DACQUÉE¹) sich in kühner Hypothese entschloß, die ganze Orthochoanitenschale nur als ein Äquivalent des Holochoanitensiphos zu betrachten. Vor der letzten Konsequenz solcher Fragen müssen wir heute noch verstummen. Hoffen wir, daß die Zukunft uns die Möglichkeit ihrer Lösung in die Hand gibt!

¹) Biolog. Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921. S. 519ff.