© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Das Männchen der Sepioloidea lineolata d'Orb. (Sepiola lineolata Quoy & Gaim.)

nebst Bemerkungen über die Familie der Sepioladen im Allgemeinen.

Von

Dr. J. Brock in Göttingen.

Mit einem Holzschnitt.

Vor nicht langer Zeit hat Steenstrup uns mit zwei neuen interessanten Formen myopsider Dekapoden, Sepiadarium und Idiosepius bekannt gemacht[1], welche der berühmte Kenner der Cephalopoden trotz mancher entgegenstehender Bedenken in den Verwandtschaftskreis der Sepia-Loligo-Gruppe gerechnet wissen will. Zweck des vorliegenden kleinen Aufsatzes ist es, die Mittheilungen Steenstrup's durch Beschreibung des bisher unbekannten Männchens einer dritten hierher gehörigen Form, der Sepioloidea d'Orb. zu ergänzen und daran anknüpfend, den abweichenden Ansichten Ausdruck zu geben, welche ich mir über die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei genannten Genera gebildet habe. Wenn ich mir dann schließlich erlaube, noch einmal auf einige Betrachtungen allgemeineren Inhaltes zurückzukommen, die die Beschäftigung mit der kleinen interessanten Familie der Sepioladen schon einmal bei einer früheren Gelegenheit in mir angeregt hatte[2], so möge die mittlerweile gewonnene Erweiterung des Gesichtskreises diesen rein theoretischen Erörterungen zur Entschuldigung dienen.

Wie aus verschiedenen Stellen des oben citirten Aufsatzes (p. 225, 226, 237) ersichtlich, sind Steenstrup überhaupt nur zwei Exemplare der Sepioloidea lineolata d'Orb. aus europäischen Sammlungen bekannt, nämlich das ♀ Originalexemplar in der Sammlung des Pariser

[1] J. Steenstrup, Sepiadarium og Idiosepius, to nye Slaegter af Sepiernes Familie. Kgl. dansk. Vidensk. Selskab. Skrift. 6. Raekke, naturw. og math. Afdel. I. 3. Kjøbenhavn 1881.

[2] J. Brock, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. p. 543.

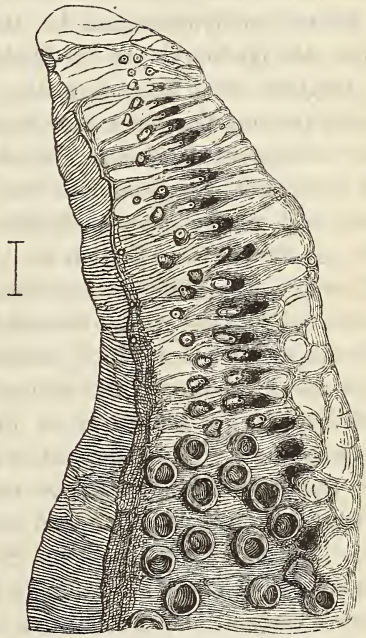
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Jardin des plantes und ein zweites Exemplar im Museum Godeffroy in Hamburg, letzteres in einem so schlechten Erhaltungszustand, dass es Steenstrup nicht möglich war, das Geschlecht zu bestimmen. Unter diesen Umständen wird die Mittheilung nicht unerwünscht sein, dass sich in Göttingen allein zwei vortrefflich erhaltene Exemplare dieses seltenen Cephalopoden vorfinden, beide zu verschiedenen Zeiten (1867 und 1881) von Dr. Schütte, dem die hiesige Sammlung schon so manche werthvolle Bereicherung zu verdanken hat, aus Sydney eingesendet. Das größere von beiden Exemplaren, ein Männchen, ließ noch die charakteristische Längsstreifung des Rückens, auf die der Speciesname gegründet ist, deutlich erkennen, auch waren die schon von Steenstrup (l. c. p. 226) genügend gewürdigten Hautporen sehr auffallend. Während an dem kleineren Weibchen der vollständige Mangel einer inneren Schale, den schon d'Orbigny vermuthete[1], bestätigt werden konnte, lenkte sich bei dem weit größeren und besser erhaltenen Männchen die Aufmerksamkeit natürlich sofort auf den hectocotylisirten Arm. Die Ordnungszahl desselben bildet eine glänzende Bestätigung der auf den Mangel der Schale und die äußeren Charaktere gegründeten Steenstrup-schen Vermuthung, dass Sepioloidea nicht, wie man bisher annahm, seine nächsten Verwandten in Sepiola, sondern vielmehr in Sepiadarium und Idiosepius habe. Der hectocotylisirte Arm ist nämlich nicht ein Rückenarm (resp. beide), wie bei Sepiola und Rossia, sondern ein Baucharm, nämlich der vierte linke, wie bei Sepiadarium und Idiosepius (hier das ganze vierte Paar) und seine Bildung ist, wenn auch höchst eigenthümlich, doch der entsprechenden bei Sepia ähnlicher, als der irgend eines anderen Cephalopoden.

Länge und Umriss des Armes zeigen gegen die gewöhnlichen Arme keine auffallenden Verschiedenheiten, höchstens dass er etwas dicker und an der Spitze stumpfer erscheint. Die Veränderungen, deren Gesammtheit wir als Hectocotylisation bezeichnen, sind auf die obere Hälfte des Armes beschränkt. Hier tritt an der Innenseite des Armes, vom Rande durch einen leichten Längswulst getrennt, eine Reihe von etwa 20 einander parallelen, zur Längsachse des Armes quer gestellten rinnenförmigen Vertiefungen auf. Nach der Spitze zu werden diese Rinnen immer kleiner und seichter, nach dem Innenrande nehmen sie alle bedeutend an Tiefe zu und scheinen in grubige Einsenkungen zu münden. Etwas unterhalb dieser Vertiefungen (von der Basis nach der

[1] »Point d'osselet interne?« Férussac et d'Orbigny, Céphalopodes acétabulifères. p. 240. Wie übrigens d'Orbigny zu dieser Vermuthung kommt, ist nicht klar, da er, um das (einzige) Originalexemplar nicht zu verletzen, gar nicht nach der Schale gesucht hat (vgl. l. c. p. 241, Anm. 3).

Spitze zu gerechnet) verschwinden die gewöhnlichen Saugnäpfe und machen ohne jeden Übergang kleinen konischen Papillen Platz. Diese Papillen, welche so klein sind, dass sie mit bloßem Auge nur bei günstigster Beleuchtung als feine weiße Punkte eben noch wahrzunehmen sind, ziehen in zwei unregelmäßig gestellten Reihen bis nahe zur Spitze; von Saugnäpfen ist keine Spur mehr an ihnen wahrzunehmen. Bei näherer Betrachtung finden sie sich in leichte grubige Vertiefungen eingesenkt, welche sie wie ein Wallgraben umgeben; die der äußeren Reihe setzen sich unmittelbar in die Rinnen fort, so dass die Papillen am inneren Ende der Rinnen selbst zu stehen scheinen. Im Ganzen betrachtet ist die Übereinstimmung des Bauplans dieses hectocotylisirten Armes mit dem von Sepia wohl unverkennbar, nur sind die hier regelmäßig gebildeten und gestellten Vertiefungen bei Sepia zu unregelmäßigen seichten Gruben geworden, die der ganzen Oberfläche der hectocotylisirten Armpartie ein genetztes schwammiges Wesen verleihen, und die numerische Reduktion der zu Papillen degradirten Saugnäpfe ist noch viel weiter gediehen.



(Der Strich links bezeichnet die natürliche Größe).

Es ist für mich also kein Zweifel, dass die Hectocotylisation der Sepioloidea einen neuen Beweis für die Zusammengehörigkeit der drei Formen Sepiadarium, Sepioloidea und Idiosepius bildet. Stimme ich in diesem Punkt mit Steenstrup vollkommen überein, so ist es mir im Übrigen nicht möglich, mich mit seinen Ansichten über die weitere Verwandtschaft dieser drei Genera zu befreunden. Alle haben nämlich außer dem Habitus einer Sepiola eine Reihe von wichtigen Charakteren aufzuweisen, welche sich unter den Dekapoden sonst nur noch in der kleinen Familie der Sepioladen (Rossia, Sepiola) finden. Dahin gehört die (immer mit Aufgabe des knorpeligen Nackenschließapparates kombi-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nirte) häutig-muskulöse Kopfnackenverbindung (Sepioloidea, Sepiadarium), das Auftreten eines Musc. adductor pallii (Bride antérieure, Cuv.) bei Sepioloidea und Sepiadarium (vgl. Steenstrup, l. c. Taf. I, Fig. 3), welchen Merkmalen sich noch andere zugesellen, die sich zwar nicht bei Rossia und Sepiola finden, dennoch aber für die Erkenntnis der verwandtschaftlichen Verhältnisse eine noch größere Wichtigkeit beanspruchen, weil sie Fortschritte auf einer Entwicklungsbahn bedeuten, die schon von den typischen Sepioladen betreten ist. Indem ich mir vorbehalte, den Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung später zu erbringen (vgl. p. 110 u. fg.), nenne ich als solche Charaktere den gänzlichen Verlust der Schale bei allen drei Genera, die seitliche Befestigung des Mantels am Trichter und den theilweisen (auf das ♂ beschränkten) Verlust der Trichterklappe bei Sepiadarium.

Obgleich diese Besonderheiten, welche eben so viele Abweichungen von der Organisation der echten Sepio-Loliginiden bedeuten, von Steenstrup wenigstens theilweise als solche anerkannt werden, sieht er sich doch veranlasst, die genannten drei Genera von den Sepioladen zu entfernen und zu den Sepio-Loliginiden zu bringen, und zwar einzig und allein auf die Hectocotylisation hin [1], welche für ihn nach seiner eigenen Erklärung l. c. p. 220 ein »überaus wichtiges Hilfsmittel« für die Erkenntnis der natürlichen Verwandtschaft der Cephalopoden bildet. Während nämlich bei den typischen Sepioladen der (resp. die) hectocotylisirten Arme immer dem ersten Paar angehören, haben Sepioloidea, Sepiadarium und Idiosepius in Übereinstimmung mit Sepia, Loligo, Sepioteuthis etc. den vierten linken Arm (bei Idiosepius das vierte Armpaar) hectocotylisirt. Es ist das eine allerdings seltsame Vermischung von Charakteren beider Gruppen, der Sepioladen und der Sepio-Loliginiden, die einen vermittelnden Standpunkt unmöglich macht. Wir müssen uns entscheiden, ob für die Bestimmung der Verwandtschaft die Hectocotylisation oder alle übrige vergleichend-anatomische Merkmale maßgebend sein sollen.

Nun halte ich es für unbestreitbar, dass, um letztere in diesem Fall mit Recht ignoriren zu können, der Nachweis geführt werden müsste, dass in allen übrigen oder doch wenigstens in vielen Fällen die Hectocotylisation allein zur Erkenntnis der wahren Verwandtschaft geleitet hat. Das dürfte aber auch nicht in einem Fall gelingen: im Gegentheil, die Hectocotylisation widerspricht oft schlagend der klarsten Verwandtschaft. Wenig Formen sind unter den gesammten Cephalopoden näher

[1] Denn die übrigen Merkmale, Art der Befestigung der Spermatophoren beim ♀, Laich etc. können erst recht nicht in Betracht kommen und sind auch in die Hauptdiagnose nicht mit aufgenommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit einander verwandt, als Argonauta und Philonexis, und doch ist der Hectocotylus bei Argonauta der linke, bei Philonexis der rechte. Während die große Mehrzahl der Octopusarten den dritten rechten Arm hectocotylisirt haben, sind andere davon als Scaeurgus abgetrennt, nur weil bei ihnen der dritte linke hectocotylisirt ist[1] und eben so finden sich unter dem Genus Enoploteuthis Arten, wo der vierte rechte und solche, wo der vierte linke der hectocotylisirte Arm ist[2]. Den am schwersten zu entkräftenden Gegenbeweis gegen die systematische Wichtigkeit der Hectocotylisation bildet aber die Gattung Ommatostrephes, wo man an ein und derselben Art (illecebrosa[3]) eben so häufig den vierten rechten, wie den vierten linken Arm hectocotylisirt findet.

Bei solchen Schwankungen in der Ordnungszahl des hectocotylisirten Armes an ein und derselben Species darf es nicht wundern, wenn auch die Anzahl der hectocotylisirten Arme sich nicht an die sonstigen Verwandtschaftsverhältnisse bindet. So ist bei Sepiodarium und Sepioloidea nur der vierte linke Arm, bei dem nächstverwandten Idiosepius aber das ganze vierte Armpaar hectocotylisirt, ein Verhältnis, das sich, auf das erste Armpaar übertragen, zwischen Sepiola und Rossia wiederfindet.

Endlich aber sind auch in dem Bau des hectocotylisirten Armes gemeinsame Züge, welche einzelnen Gruppen eigen wären, kaum zu entdecken. Die hectocotylisirten Arme von Enoploteuthis und der Octopodiden (Octopus, Eledone), also sehr weit aus einander stehender Genera, sind genau nach demselben Princip gebaut, während die von zwei so nahen Verwandten, wie Sepiola und Rossia, weitgehende Verschiedenheiten zeigen. Das beste Beispiel aber für die systematische Bedeutungslosigkeit des Baues des hectocotylisirten Armes bietet die kleine Gruppe, von der wir ausgegangen sind, Sepioloidea, Sepiadarium und Idiosepius. Alle drei Formen sind unzweifelhaft eng mit einander verwandt und doch ist der hectocotylisirte Arm bei allen dreien nicht nur ganz verschieden, sondern sogar nach ganz anderen Principien gebaut. Bei Sepiadarium finden wir an der Spitze ein System von Querbalken (Steenstrup, l. c.

[1] Troschel, Bemerkungen über die Cephalopoden von Messina. Archiv für Naturgesch. Jahrg. XXIII. 1857. p. 51.

[2] Claus, Über die Hectocotylenbildung der Cephalopoden. Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. XXIV. 1858. p. 261.

[3] A. E. Verrill, Report on the Cephalopods of the northeastern coast of America. Rep. U. S. comm. fish and fisheries. Part. VII. 1879. Append. A. Nat. hist. Washington 1882. p. 292, 296. Für Omm. sagittatus vielleicht schon von Steenstrup gesehen (Hectocotyldannelsen hos Octopodslaegterne Argonauta og Tremoctopus oplyst etc. Kgl. dansk. Videnskab. Selsk. Skr. 5 Raekke, naturw. og mat. Afdel. B. 4. Kjøbenhavn 1856. p. 200. Anm.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

p. 216, Fig. 4), die aus den verbreiterten Stielen der Saugnäpfe gebildet scheinen, bei Sepioloidea sind die Saugnäpfe zu kleinen Papillen umgewandelt und der Arm an seiner inneren Seite von quer gestellten Furchen durchzogen, bei Idiosepius endlich sind, ähnlich wie bei Loliolus und Spirula, die Saugnäpfe bis auf einen einzigen an der Basis vollkommen verloren gegangen.

Es erhellt aus diesen Beispielen also genugsam, dass die Hectocotylisation weder in Bezug auf die Zahl und Reihenfolge der umgebildeten Arme, noch in Bezug auf den Modus der Umbildung selbst sich irgendwie mit den übrigen verwandtschaftlichen Beziehungen deckt, und ich stehe daher nicht an, im Gegensatz zu Steenstrup zu behaupten, dass die Hectocotylisation trotz ihres hohen morphologischen und physiologischen Interesses für die Erkenntnis der natürlichen Verwandtschaft von keiner oder ganz untergeordneter Bedeutung ist[1].

---

Wer geneigt ist, im Gegensatz zu Steenstrup unsere Auffassung anzunehmen, nach der die erwähnten drei Formen in nähere Beziehung zu Rossia und Sepiola zu setzen sind, für den lassen sich noch einige recht bemerkenswerthe Schlüsse allgemeineren Inhalts aus diesem Verhalten ableiten. Schon früher nämlich war ich auf die kleine Familie der Sepioladen darum besonders aufmerksam geworden, weil mir ihre ungemein klar vorliegende Entwicklungsrichtung vom Standpunkt der Descendenztheorie aus nach mehr als einer Richtung hin Interesse zu bieten schien. Ich fand hier nicht nur die Erscheinung wieder, welche ich »Parallelentwicklung« genannt habe, nämlich das Auftreten von gleichen Differenzirungsrichtungen (»Entwicklungstendenzen«) bei verschiedenen, aber genetisch auf einen Ausgangspunkt zurückführ-

[1] Ganz ähnlich hat sich übrigens schon früher Claus ausgesprochen (l. c. p. 261 Anm.). Wenn Steenstrup in seinem schon erwähnten berühmten Aufsatz über die Hectocotylisation (deutsche Übers. Archiv für Naturgesch., 1856, p. 251) den Grund für die hohe systematische Bedeutung, welche er dem hectocotylisirten Arm beilegt, in »seiner Wichtigkeit für die ganze Fortpflanzung« sieht, möchte ich mir darauf die Bemerkung erlauben, dass physiologische und morphologische Bedeutung eines Organes zwei grundverschiedene Dinge sind. Dass der Ort, an welchem die Weibchen die Spermatophoren aufnehmen, mit den Verschiedenheiten der Hectocotylisation in ursächlichem Zusammenhange steht, ist nicht zu bezweifeln, und die Beobachtungsgabe eines Steenstrup hat hier ebenfalls die interessantesten Verhältnisse aufgedeckt (vgl. Archiv für Naturgesch., 1856, p. 252 und J. Steenstrup, Hemisepius, en ny Slaegt af Sepia-Blaeksprutternes-Familie. Kgl. dansk. Vidensk. Selsk. Skr. 5. Raekke, naturw. og math. Afdel. Bd. X. 1875. p. 465). Diesen Dingen aber eine große systematische Bedeutung zuzuschreiben, kann ich mich noch weniger entschließen, wie auch Verrill (l. c. p. 392 Anm.) sich dagegen ausgesprochen hat.

baren Entwicklungsreihen, sondern noch mehr, eine Vereinigung und Durchdringung von zwei Entwicklungstendenzen in einem Stamme, von denen jede allein für sich für ein verwandtes Phylum charakteristisch ist. Die gesammte Differenzirung, welche innerhalb des kleinen Seitenzweiges Rossia-Sepiola erkennbar ist, lässt sich nach ihren einzelnen Bestandtheilen in zwei Kategorien zerlegen, nämlich Entwicklungszüge, welche mit den nahe verwandten typischen Myopsiden und solche, welche mit den entfernter verwandten Octopoden getheilt werden. Als letztere wurden namhaft gemacht das Auftreten eines vorderen Mantelschließers bei Rossia, auf den bei Sepiola der Verlust des Nackenschließapparates und die Hautnackenverbindung des Kopfes folgt (nebst anderen anatomischen, hier nicht weiter zu berührenden Abänderungen, vgl. meine Arbeit p. 554 sqq.), wie auch die Reduktion der Schale auf die halbe Länge des Thieres bei beiden Genera, als erster Schritt zur Aufgabe derselben, ebenfalls als ein der Octopodenentwicklung angehöriger Zug aufgefasst werden muss.

Ist nun auch diese Übereinstimmung mit der Entwicklung beider Phylen unverkennbar, so liegt doch auf der Hand, dass die Octopoden auf dem eingeschlagenen Wege bedeutend weiter vorgedrungen sind. Sowohl in Bezug auf die muskulösen Mantel- und Kopfnackenverbindungen als auch auf die Reduktion der Schale (um bei diesen beiden charakteristischen Differenzirungen vorläufig stehen zu bleiben) finden wir bei den Octopoden auch in ihren niedrigsten Formen (Philonexiden, Cirrhoteuthis) fast immer schon das fertig, was in dem Sepioladen-Stamm erst schrittweise zögernd erreicht wird [1]. Die höchsten Formen der Octopoden aber (Octopus, Eledone) gelangen weit über das Ziel hinaus, das den Sepioladen gesteckt scheint, wenigstens nach den bisher bekannten Formen zu urtheilen.

Ist nun unsere Voraussetzung richtig und diese Parallelentwicklung beider Phylen, der Octopoden und Sepioladen, kein Spiel des Zufalls, sondern auf tieferen Entwicklungsgesetzen beruhend, so müsste, angenommen, es gäbe unter den Sepioladen höher differenzirte Formen, als Rossia und Sepiola, die Organisation dieser Formen sich bis zu einem gewissen Grade theoretisch voraussagen lassen. Denn ist die Weiterentwicklung wirklich die gleiche, wie bei den Octopoden, so haben ja die

[1] So besitzt Rossia noch den Nackenschließapparat, der bei keinem Octopoden mehr erscheint, so finden sich die Trichterschließapparate, die bei den Sepioladen noch nicht angetastet werden, unter den Octopoden nur bei den Philonexiden und zwar in rudimentärer Form, so bilden die ihrer morphologischen Bedeutung nach unklaren Schalenüberreste der Cirrhoteuthiden die einzige Stufe, die bei den Octopoden zum völligen Verlust der Schale herüberleitet, während Sepiola und Rossia es erst bis zur Reduktion auf die halbe Länge gebracht haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sepioladen zunächst die Wegstrecke zurückzulegen, um welche die höheren Octopoden ihnen vorausgeeilt sind. So werden wir erwarten müssen, unter diesen hypothetischen Sepioladen Formen zu finden, bei denen Schale oder Trichterschließapparat vollständig verloren gegangen sind, oder bei denen (ähnlich, wie bei den Cirrhoteuthidae) zwischen Trichter und Mantel muskulöse Verbindungen sich entwickelt haben, oder bei denen endlich irgend eine ganz neue Octopodeneigenthümlichkeit sich herausgebildet hat, wie der für die Octopoden so charakteristische Verlust der Trichterklappe.

Es leuchtet ein, dass die drei neuen Genera Idiosepius, Sepioloidea und Sepiadarium [1], und besonders das letztere, diesen Anforderungen in überraschender Weise genügen. Bei allen dreien vollständiger Verlust der Schale, von welcher nur noch bei Idiosepius ein Rudiment unbestimmter morphologischer Natur persistirt, bei Sepiadarium außerdem noch Verlust der Trichterschließapparate, Verwachsung des Mantels mit den seitlichen Trichterwänden und theilweiser Verlust der Trichterklappe. In Bezug auf letzteren treffen wir bei Sepiadarium eine interessante, bei den Octopoden bisher nicht vertretene Übergangsstufe: die Klappe ist nicht beiden Geschlechtern, sondern nur dem ♂ verloren gegangen. Doch wird dieser seltsame Fund durch die schöne Beobachtung Steenstrup's wieder verständlich, dass — wenigstens bei allen Myopsiden — die Klappe beim ♂ schwächer entwickelt ist, als beim ♀ und also auch der Tendenz, sie zu beseitigen, bei jenem früher als bei diesem weichen muss [2].

So sehen wir also, dass durch diesen neuen bedeutsamen Zuwachs zur Familie der Sepioladen, den diese drei Genera bilden, die merkwürdige Parallelentwicklung mit den Octopoden nicht allein bestätigt, sondern sogar in ein so helles Licht gesetzt wird, dass ihre thatsächliche Existenz wohl Niemand mehr zu leugnen wagen dürfte [3]. Im Einzelnen freilich sind diese neuen Genera selbst in den einzelnen Organsystemen auf so verschiedene Etappen des gemeinsamen Wegs stehen geblieben,

[1] Denen man als viertes vielleicht Stoloteuthis (Sepiola) leucoptera Verr. wird anreihen können (Verrill, l. c. p. 375), ein Genus, das bei unzweifelhaft naher Verwandtschaft mit Sepiola doch durch den vollständigen Verlust der Schale auf eine entsprechend höhere Differenzirung hindeutet.

[2] So fügen sich für den, der auf dem Boden der Descendenztheorie steht, alle diese Züge auch rein systematisch ganz ungezwungen in den Rahmen der Sepioladenorganisation ein, während sie in der Familie der Sepio-Loliginiden eben so viele fremde unverständliche Besonderheiten bilden würden.

[3] Anhangsweise füge ich zum besseren Verständnis dieses Parallelismus zwei kleine Tabellen bei, welche die Differenzirungsrichtungen von zwei wichtigen Organsystemen zu erläutern bestimmt sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



dass es vorläufig besonders ohne Kenntnis des inneren Baues unmöglich sein dürfte, ihre Verwandtschaft unter einander oder zu Ros-

1) Schale.

| | Sepioladen | Octopoden |
|---|---|---|
| 1) Die Schale ist auf die halbe Länge des Rumpfes reducirt. | Rossia<br>Sepiola | |
| ↓ | | |
| 2) Die Schale bis auf Rudimente verschwunden. | Idiosepius | Cirrhoteuthidae |
| ↓ | | |
| 3) Die Schale ganz verschwunden. | Stoloteuthis<br>Sepioloidea<br>Sepiadarium | Philonexidae<br>Octopodidae |

2) Schließapparate und Mantel-Kopf-Trichter-Verbindungen.

| | Sepioladen | Octopoden |
|---|---|---|
| 1) Knorpeliger Trichter- und Nackenschließapparat intakt. | Idiosepius | |
| ↓ | | |
| 2) Auftreten des Musc. adduct. pall. | Rossia | |
| ↓ | | |
| 3) Nackenschließapparat verschwindet, zwischen Kopf und Mantel entwickeln sich häutig-muskulöse Verbindungen. | Sepiola<br>Sepioloidea | |
| ↓ | | |
| 4) Der Mantelantheil des Trichterschließapparates wird rudimentär. | | Philonexidae s. str.<br>Parasira |
| ↓ | | |
| 5) Auch der Trichterantheil des Trichterschließapparates rudimentär. | | Tremoctopus violaceus |
| ↓ | | |
| 6) Der Trichterschließappart ganz verschwunden. | | Octopus, Eledone |
| ↓ | | |
| 7) Zwischen Trichter und Mantel haben sich seitliche Verbindungen entwickelt. | Sepiadarium | (Ähnlich bei Cirrhoteuthis, dem aber der Musc. adductor pall. fehlt.) |

In Bezug auf den Nackenschließapparat von Idiosepius möchte ich bemerken, dass ich seine Existenz aus dem Umstande folgere, dass der ganze dorsale Mantelrand noch frei ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


sia und Sepiola näher festzustellen. Jedenfalls steht Idiosepius, welches Genus weder Kopfnackenverbindung noch Mantelschließer entwickelt hat, in diesen Charakteren am tiefsten, noch unter Rossia, welche von Idiosepius aber wieder durch völliges Aufgeben der Schale in diesem einen Punkte weit überholt ist; Sepioloidea stände Sepiola gleich, wenn ihr der Mangel der Schale nicht eine bedeutend höhere Stufe anwiese, über die aber Sepiadarium noch ein beträchtliches Stück hinausgekommen ist. Sepiadarium, das nicht nur Schale und Schließapparate, sondern auch theilweise die Trichterklappe eingebüßt, dagegen seine muskulöse Verbindungen zwischen Kopf und Mantel noch durch entsprechende Trichterverbindungen verstärkt hat, bildet gegenwärtig den äußersten Vorposten der Sepioladen in der Octopodendifferenzirung [1].

Die zweite »Parallelentwicklung«, welche wir bei den Sepioladen nachweisen konnten (vgl. Brock, l. c. p. 554), die mit dem geraden Myopsidenstamme (Loligo-Sepia) gleichlaufende, dürfte von den neuen Formen vielleicht auch weitere Bestätigungen zu erwarten haben, sobald erst deren innere Organisation bekannt sein wird. Vorläufig lassen sich als weitere Annäherungen an die Sepio-Loliginiden nur zwei Punkte namhaft machen, die Hectocotylisation und die Bildung der Trichterschließknorpel, welche sich von der als typisch anzusehenden Form einer schmalen Rinne [2], wie noch Sepiola und Rossia sie zeigt, bei Idiosepius und Sepioloidea zu einem ohrförmigen Gebilde weiter entwickeln, wie es in ähnlicher Weise bisher nur von Sepia bekannt war. Wie schon gesagt, halte ich es aber für wahrscheinlich, dass eine nähere Bekanntschaft mit der Anatomie, vorzüglich der Verdauungs- und Geschlechtsorgane hier noch weitere Übereinstimmungen zu Tage fördern würde.

---

Als ich vor nunmehr fast zwei Jahren auf die eigenthümliche Erscheinung der Parallelentwicklung mit verwandten Stämmen bei der kleinen Familie der Sepioladen aufmerksam wurde, hätte ich gern mir darüber Gewissheit verschafft, in wie weit wir es mit einer allgemein verbreiteten Erscheinung zu thun haben. Ich habe seitdem nicht versäumt, auf bezügliche Äußerungen in der Litteratur zu achten und bin jetzt in der Lage, die Aussprache zweier angesehener Autoren zu meinen Gunsten

[1] Ich vermeide es absichtlich, auf die ähnlichen Entwicklungserscheinungen einzugehen, welche sich bei den Loligopsiden finden, weil diese Gruppe noch in jeder Hinsicht zu schlecht bekannt ist, um auf ihr Verhalten weitere Schlussfolgerungen gründen zu können. Immerhin ist es leicht möglich, dass einzelne für die Octopoden charakteristische Differenzirungen hier zum dritten Mal unter den Cephalopoden unabhängig von einander realisirt worden sind.

[2] Vgl. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880. p. 39 des Separatabdr.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


anführen zu können, welche schon vor mir, aber auf gleicher Basis, wie ich, nämlich durch die genaue Untersuchung kleiner in sich abgeschlossener Formenkreise zu Resultaten gelangt sind, die in der bemerkenswerthesten Übereinstimmung mit den meinigen stehen. Meine beiden Gewährsmänner sind Paläontologen, bewegen sich also auf einem Boden, wo wenigstens die zeitliche Aufeinanderfolge der genetisch mit einander verknüpften Formen dem Gebiet der Theorien größtentheils entrückt ist.

Der erste, welchen ich an dieser Stelle anführe, ist W. Kowalevsky[1]. Derselbe kommt in seiner klassischen Monographie der fossilen Ungulaten zu dem Schluss (p. 195), dass in den beiden Zweigen der Paridigitaten, den Schweinen und den Wiederkäuern, in Bezug auf die Reduktion des Skeletts bis auf die recente Periode eine ganz »evidente« Parallelentwicklung herrscht, in welcher die letzteren den ersteren (ganz ähnlich wie die Octopoden den Sepioladen) um ein Stück voraus sind. Ja noch mehr: gestützt auf die große Übereinstimmung in der Entwicklung beider Gruppen scheut unser Autor nicht vor dem kühnen Ausspruch zurück, dass die Schweine mit der Zeit sich auch wohl dem Wiederkäuen angepasst und auch Hörner bekommen haben würden, wenn der Mensch nicht durch Domestication störend in ihren Entwicklungsgang eingegriffen hätte. »Der Zweig der Suiden,« so sagt er (l. c. p. 195), »entwickelt sich ... ganz parallel ihrer Schwestergruppe. Es öffnen sich dem Organismus auch zwei Wege zur Reduktion der Extremitäten; der Culminationspunkt auf dem inadaptiven Wege war schon im Untermiocän in der Form von Entelodon erreicht, mit dem die inadaptive Gruppe auch erlischt, durch die rasche Entwicklung der adaptiven Genera verdrängt. Was die adaptive Reduktion der Suiden betrifft, so konnten wir alle Stufen derselben genau verfolgen, wobei ihr Parallelismus mit der selonodonten Gruppe evident ist. Fügen wir noch hinzu, dass die Organe der Verdauung auch nicht stille standen, sondern sich an eine mehr ausschließliche Grasnahrung und an die Rumination anpassten, so dass wir endlich bei Dicotyles einen dreitheiligen Magen treffen, der nicht sehr viel von dem dreitheiligen Magen eines Tragulus verschieden ist. Kann man bei alledem zweifeln, dass die Suinengruppe die Reduktion der Extremitäten auch weiter führen würde und dass die Rumination bei ihr mit der Zeit eine vollständigere geworden wäre, wenn diese Thiere eine freie Entwicklung befolgen könnten? Ich habe nicht den geringsten Zweifel, dass, wenn der Mensch nicht in der Miocänperiode, sondern in der postquater-

[1] W. Kowalevsky, Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Hufthiere. Palaeontographica. Bd. XXII. 1873—1876. p. 131.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


nären auf der Erde erschienen wäre, er in der Gruppe der Suinen Gestalten angetroffen hätte, die gänzlich parallel zu den heutigen Ruminanten stehen möchten; er würde freilich auch höckerzähnige Ruminanten sehen, wie er jetzt lobenzähnige sieht. Ob die Hörner bei solchen bunodonten Ruminanten sich entwickeln möchten, ist als sehr wahrscheinlich zu bezeichnen, wenn ihnen die Verhältnisse eine freie Entwicklung auch nach der kompleten Reduktion der Extremitäten gestatten würden. Das Auftreten des Menschen aber und seine Entwicklung in der recenten Periode, in welcher er mit allen Mitteln, welche die Civilisation in seine Hände drückt, gegen das Thierreich zu Felde zieht, konnte nicht ohne Einfluss auf die Entwicklung vieler Gruppen der Ungulaten sein.«

An dieses Factum der Parallelentwicklung weitere Betrachtungen anzuknüpfen, vermeidet Kowalevsky augenscheinlich. Wenn er auch stellenweise (l. c. p. 146, 157 etc.) Ausdrücke, wie »Tendenz«, »Hang« zur Reduktion gebraucht, wenn er auch einmal (l. c. p. 185) von »latenten Kräften oder Möglichkeiten im Organismus« spricht, »welche jede vortheilhafte Einrichtung sogleich verwerthen und weiterführen«, so scheint er nach vielen Andeutungen sich doch mit der Annahme zu begnügen, dass die Anpassung an gleiche Lebensbedingungen zur Erklärung der merkwürdigen Entwicklungsparallele zwischen Schweinen und Wiederkäuern vollständig ausreiche. Der Möglichkeit einer begrenzten Variationsfähigkeit wird nie gedacht, und doch meine ich, dass gerade hier ein ausgezeichnetes historisches Beispiel für die thatsächliche Existenz einer solchen vorliegt. Während die von Kowalevsky so genannte inadaptive Entwicklungsreihe alle Variationsmöglichkeiten innerhalb des Reduktionstypus der Extremitäten erschöpft, wird doch über diesen Typus nie herausgegriffen. Reduktion ist das oberste und einzige Gesetz, das die Entwicklung des Skeletts der Hufthiere vom ältesten Tertiär bis auf die Gegenwart beherrscht: innerhalb des Typus der Reduktion unbegrenzte Breite der Variation, über die Reduktion hinaus keine Variation. Freilich sagt Kowalevsky ganz richtig, dass, sobald die Extremitäten ausschließlich als Stützorgane gebraucht wurden, die Reduktion den einzigen vortheilhaften Weg zur Weiterentwicklung bildete. Dagegen ist gewiss nichts einzuwenden, aber wenn innerhalb der Grenzen der Reduktion die Variationskraft des Stammes sich als stark genug erweist, einer großen Anzahl lebensunfähiger Formen (den sogenannten inadaptiven Genera) bis zu ihrer Verdrängung durch besser angepasste Konkurrenten zu einem kurzen Dasein zu verhelfen, warum sehen wir, wenn die Variationsfähigkeit unbegrenzt sein soll, unter den Hufthieren niemals Formen auftreten, welche desshalb bald wieder ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schwinden, weil ihre Extremitäten nach einem anderen Typus, als dem der Reduktion, in unzweckmäßiger Weise abänderten? Die Sache liegt für mich vielmehr so, dass für die ältesten Ungulaten allerdings die Anpassung an die Funktion der Extremität als Stützorgan für das baldige Zurücktreten aller übrigen Abänderungen gegen die reduktiven bestimmend geworden ist, dass dann aber die »Tendenz« zur Reduktion als solche auf die Nachkommen vererbt wurde, und so also durch Vererbung die Fähigkeit, außerhalb der Grenzen der Reduktion zu variiren, allmählich ganz verloren ging, während umgekehrt die Neigung zum Variiren innerhalb des »Entwicklungstypus« (der Reduktion) immer mehr erblich verstärkt wurde und immer leiseren äußeren und inneren Anstößen gehorchte.

Der zweite Autor, auf den ich mich an dieser Stelle berufe, Hyatt[1], lässt es im Gegensatz zu Kowalevsky an Auseinandersetzungen über seinen theoretischen Standpunkt nicht fehlen. Hyatt hat seine Erfahrungen zwar schon früher an Ammoniten, hauptsächlich aber neuerdings an der Planorbis multiformis des Steinheimer Beckens gemacht, an einer Form also, welche durch die so heftig befehdeten Hilgendorf'schen Untersuchungsergebnisse in der Geschichte des Darwinismus schon eine gewisse Berühmtheit besitzt. Hyatt ist erstaunt über den Parallelismus, welchen die vier Entwicklungsreihen, in die sich Planorbis levis, die Stammform des Steinheimer Beckens, spaltet, zeigen. Es lassen sich hier verschiedene »Entwicklungstendenzen« mit Leichtigkeit nachweisen (Thürmung der Gehäuse, wachsende Vertiefung des Nabels, Abplattung der Windungen, Auftreten von Längsfurchen, Kielen und Querrippen, Größenzunahme etc.), welche in den verschiedenen Entwicklungsreihen zu wiederholten Malen zum Ausdruck gekommen sind und eine mehr oder minder vollkommene Parallelentwicklung der einzelnen Reihen bedingen, deren charakteristische Eigenart nur durch die Stärke, in welcher die Entwicklungstendenzen auftreten und ihre verschiedene Kombination noch einigermaßen gewahrt wird.

Die sehr charakteristischen theoretischen Anschauungen des Verfassers ziehe ich vor, in freier Übersetzung wiederzugeben, weil ich so noch am ersten im Stande zu sein glaube, die Nachtheile der dunklen und oft schwer verständlichen Ausdrucksweise des Verfassers einigermaßen wieder auszugleichen. Nachdem er den Parallelismus in der Entwicklung zwischen genetischen Reihen derselben Abstammung mit den parallelen Entwicklungsreihen zwischen Individuen derselben Abstammung verglichen hat, sucht er für beide einen gleichen Grund nachzuweisen (l.c. p. 18).

[1] A. Hyatt, The genesis of the tertiary species of Planorbis at Steinheim. Anniv. mem. Boston soc. nat. hist. 1880.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

»Wir können diese bemerkenswerthe Übereinstimmung zwischen den Abänderungen, wie sie die Formen in ihrer Reihenfolge in nahestehenden oder verwandten Entwicklungsreihen uns vorführen, und die Metamorphosen des Individuums nur verstehen, wenn wir sie aus einer gemeinsamen Ursache erklären. Die Thatsache, dass beim Wachsthum des Individuums die Größenzunahme und jede beliebige andere Wachsthumserscheinung auf einen Überschuss in der Nahrungsassimilation über das Quantum, was zur Deckung der Stoffwechselverluste nöthig ist, zurückzuführen ist, beweist schon allein, dass eine Kraft im Organismus thätig ist. Die Wirkung dieser angeborenen Kraft (»innate power«) des Organismus ist darum von fundamentaler Bedeutung und sie liegt allen erdenklichen Abänderungen, mit Ausnahme der rein retrograden zu Grunde, es ist klar, dass dieselbe Kraft, welche die letzte Ursache des Wachsthums ist, auch alle progressive Abänderungen veranlasst.« . . . . . .

»Wenn wir die Gegenwart dieser unbekannten Kraft im Organismus auf die Erklärung der charakteristischen Züge der Entwicklungsreihen anwenden, sind wir überrascht, mit welcher Leichtigkeit alle Erscheinungen der Parallelentwicklung verständlich werden. Durch Zurückgehen auf die Wachsthums- und Entwicklungsgesetze wird der Naturforscher befähigt, zu erklären, woher es kommt, dass . . . . . alle Formen und charakteristische Typen der progressiven Entwicklungsreihen in jeder Reihe in ähnlicher Ordnung auf einander folgen und so jedes Mal unabhängig von einander eine ähnliche parallele Folge von Formen und Typen hervorbringen . . . . . ., woher es kommt, dass verschiedene Tendenzen, eine zur Erzeugung progressiver, die andere zur Erzeugung retrograder Merkmale in den retrograden Entwicklungsreihen in verschiedener Mischung und Stärke, je nach der Reihe erscheinen, warum endlich in der That die ganze Reihe der Abänderungen in einer ganzen Gruppe und ihren einzelnen Zweigen annähernd mit dem Leben eines Individuums verglichen werden kann. Die Übereinstimmungen der thierischen Entwicklungsreihen erscheinen dann im Vergleich zu einander, wie die Übereinstimmungen in der Entwicklung nahe verwandter Individuen und, wie ihr Parallelismus im Wachsthum oder in Alter und Krankheit, alle abhängig von der Kraft der erblichen Bildung (»inheritable constitution«), welche das Thier allein befähigt, aus einer günstigen Umgebung Vortheil zu ziehen oder den Wirkungen ungünstiger äußerer Einflüsse mit mehr oder weniger Erfolg zu widerstehen. In allen Fällen müssen die Individuen und die Entwicklungsreihen Wachsthumsveränderungen nach gewissen Entwicklungsprincipien (»lines of modification«) durchmachen, von denen folgerichtig anzunehmen ist, dass wir sie eines Tages mit derselben Sicherheit

werden im Voraus bestimmen können, als wir jetzt die Abänderungen eines Individuums einer bestimmten Species vorauszusagen im Stande sind.«

»Der Parallelismus zwischen den Species oder Formen in den verschiedenen Entwicklungsreihen beruht übrigens auf Charakterzügen, welche, wie oben bemerkt, weder von Planorbis levis ererbt sind, noch von einer ihr vorausgegangenen Form vererbt sein können, da sie in den Formen einer jeden Entwicklungsreihe unabhängig von einander auftreten. Dieses Verhalten lässt an der Richtigkeit der obigen Annahme der unumschränkten Wirksamkeit eines inneren Entwicklungsgesetzes zweifeln und legt folgende Frage nahe: Sind diese Parallelentwicklungen einfach Anpassungen und ist es möglich, sie direkt auf die Einwirkungen einer gleichen äußeren Umgebung auf die Glieder der verschiedenen Entwicklungsreihen zurückzuführen? Eine Antwort darauf kann auf Grund der Steinheimer Verhältnisse kaum gegeben werden, indessen finden sich doch Anzeichen, dass hier, wie in anderen Gruppen, diese parallel laufenden charakteristischen Differenzirungen nicht von ähnlichen Einflüssen der anorganischen Umgebung abhängen. So treten, wenn meine Beobachtungen richtig sind, die niedrigeren Formen wahrscheinlich in der ersten Periode auf, und nur ein Theil von ihnen, der Planorbis trochiformis, in der vierten Entwicklungsreihe, während die Formen der ersten Entwicklungsreihe und ihrer drei Unterreihen in den Grubenablagerungen der zweiten Periode gleichzeitig mit dem Planorbis crescens der zweiten Entwicklungsreihe erscheinen. Die physikalischen Einflüsse, welche, wenn nach den Ablagerungen ein Urtheil möglich ist, wahrscheinlich sehr verschiedene waren, scheinen darum nicht die Ursache der Vertretung paralleler Formen in den einzelnen Entwicklungsreihen gewesen zu sein. Zum Glück ist indessen die Erscheinung der Parallelentwicklung im Thierreich eine ganz allgemeine, und wir können zur Lösung dieser Frage den Blick darum auch anders wohin richten. Ich habe eine große Anzahl von Ammonitenspecies beschrieben und in keinem Fall war es möglich, das unabhängige Auftreten ähnlicher Formen in verschiedenen Entwicklungsreihen auf ähnliche physikalische Einflüsse der Umgebung zurückzuführen. Im Gegentheil, die merkwürdigsten Fälle von Parallelentwicklung traten häufig in Entwicklungsreihen auf, die verschiedenen Formationen und Faunen angehörten, gerade wie der merkwürdige Parallelismus zwischen den Beutelthieren und den übrigen Säugern.«

Nachdem dann Hyatt weiter ausgeführt hat, dass Planorbis levis im Steinheimer Becken seine ganze Variationsfähigkeit erschöpfen konnte, weil Mitbewerber im Kampf ums Dasein völlig fehlten, dass desshalb

aber auch gerade die inneren Entwicklungsgesetze, welche seine Variabilität beherrschten, in dem Parallelismus der Descendenzreihen ungetrübt zum Ausdruck kommen mussten, gelangt er zu dem Schluss, dass der Kampf ums Dasein und das Überleben des Stärkeren zwar Gesetze sind, aber nur sekundäre, welche auf die inneren Entwicklungsgesetze »aufgepfropft« (grafted) sind und von ihnen in allen ihren Äußerungen beherrscht werden. Das Gesetz der natürlichen Zuchtwahl, sagt er dann weiter, fordert bei einem Organismus und seinen Nachkommen die Tendenz zu unbegrenzten Abänderungen, und eine eben so schrankenlose Zuchtwahl hält unter diesen unzähligen Abänderungen ihre Auslese. »Die Wahrheit ist aber, so weit meine Forschungen reichen, dass eine unbegrenzte Variabilität überhaupt bei keiner Species existirt (that there is no such thing as undefinite or unlimited variation in any species). Vielleicht mag man die Variationen für unzählig erklären, aber unbegrenzt sind sie nicht.«

So weit Hyatt. Ich nehme Abstand, ihm noch weiter in die Erörterung der Gesetze zu folgen, welche die Grenzen der Variabilität bestimmen, als für unsere Zwecke ohne unmittelbares Interesse. Man sieht, dass Hyatt's Erklärungsversuche verhältnismäßig radikaler Natur sind. Er begnügt sich nicht mit der Annahme einer begrenzten Variationsfähigkeit, sondern glaubt wieder zur Erklärung dieser, wie überhaupt aller Erscheinung der individuellen wie der phyletischen Entwicklung auf präformirte unbekannte innere Entwicklungsgesetze zurückgreifen zu müssen, welche das Verhalten des Organismus zur Außenwelt im weitesten Sinne des Worts reguliren. Bei dem jetzigen klar bewussten Streben der Naturwissenschaften, mechanische Momente als einziges Kausalitätsprincip zuzulassen, dürfte Hyatt wenig Beifall finden. Und mit Recht, denn seine Erklärung ist unnöthig und überflüssig. Wohl giebt es ein inneres Entwicklungsgesetz, aber dieses Gesetz ist die begrenzte Variationsfähigkeit selbst; in ihr haben wir keine von Anfang an vorhandene immanente Qualität des Organismus uns zu denken, sondern nur eine Beschränkung der ursprünglichen Fähigkeit zu unbegrenzter Abänderung, welche allmählich erst erworben und durch Erbschaft befestigt wurde.

Göttingen, im September 1883.

---

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Brock Johannes Georg

Artikel/Article: Das Männchen der Sepioloidea lineolata d'Orb. (Sepiola lineolata Quoy & Gaim.) nebst Bemerkungen über die Familie der Sepioladen im Allgemeinen. 105-120