

Das System der dibranchiaten Cephalopoden und die mediterranen Arten derselben.

Von Dr. **Adolf Naef** in Zürich.

Mit 1 Textfigur.

Seit 12 Jahren beschäftigen mich die lebenden Cephalopoden, und die Resultate meiner Arbeiten liegen heute zum großen Teil (2 Bde.) abgeschlossen vor in einer Monographie der Klasse, welche in der »Fauna und Flora des Golfes von Neapel« erscheinen soll*. Durch zahlreiche, in der Hauptsache als Kriegsfolgen zu bezeichnende Umstände wurde aber die Herausgabe dieses Werkes immer wieder verzögert und scheint zurzeit durch die ungeheure Steigerung der Kosten völlig unmöglich zu sein. Die bereits gedruckten Teile sollen darum als 1. Lieferung herausgegeben, für die Publikation der übrigen aber bessere Zeiten abgewartet werden. Um den Schädlichkeiten, die aus dem Veralten des Manuskripts entspringen werden, einigermaßen die Spitze zu brechen und die Frucht vieljähriger Arbeit nicht über Gebühr verkümmern zu lassen, soll in dieser kleinen Schrift wenigstens das System der »Tintenfische« festgelegt und die Benennung der mediterranen Formen geregelt werden, damit sich längst Geordnetes nicht weiter verwickle. Dabei sollen auch die fossilen Gattungen einbezogen, jedoch nur die lebenden mediterranen Arten als solche genannt und, soweit nötig, gekennzeichnet werden.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Dr. G. GRIMPE in Leipzig den herzlichsten Dank aussprechen für sachkundige Hilfe und liebenswürdige Gastfreundschaft während der Fertigstellung vorliegender Arbeit.

A. Allgemeine Übersicht der Dibranchiata Owen 1836.

1. Ordnung: Decapoda Leach 1818 oder 10armige Tintenfische.

Unterordnung a: Belemnnoidea (Belemnitenartige) Naef 1912.

» b: Teuthoidea (Kalmarartige) Naef 1916.

» c: Sepioidea (Sepiaartige) Naef 1916.

* Dieses Werk wird im folgenden zitiert als »Cephalopoden«.

2. Ordnung: Octopoda Leach 1818 oder 8armige Tintenfische.

Unterordnung a: Palaeoctopoda (Paläoctopusartige) nov.

» b: Cirroteuthoidea (Cirroteuthisartige) Berry 1920.

» c: Polypodoidea (Octopusartige) nov.

In diesem System sind die Unterordnungen zum Teil neu benannt, zum Teil neu aufgestellt worden. Einige sind zwar von mir bereits in Publikationen verwandt, aber noch nicht ausreichend gekennzeichnet, soweit dies nicht durch die darin eingeschlossenen Formen geschehen ist. Die Bedeutung der Neuerungen liegt vor allem darin, daß sie die natürlichen Beziehungen zwischen lebenden und fossilen Tintenfischen zum Ausdruck bringen, welche bisher vielfach verkannt wurden.

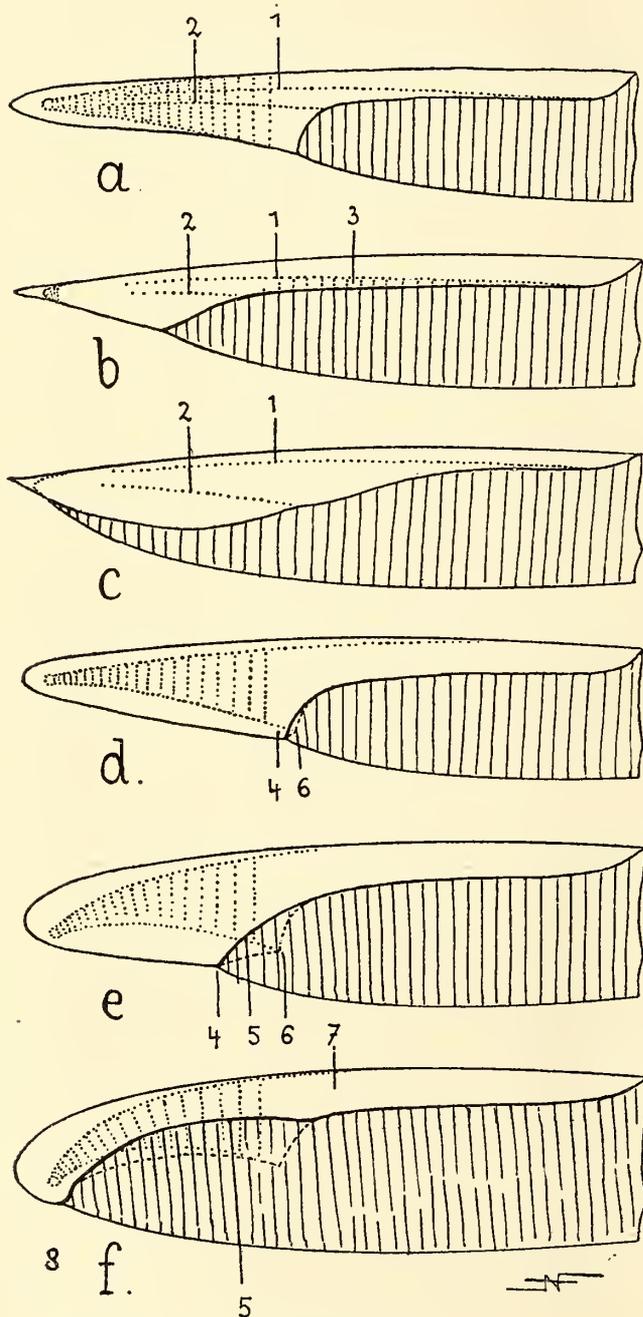
I. Die lebenden Decapoden hat man seit D'ORBIGNY (1845) in Myopsiden und Ögopsiden eingeteilt, ein Mißgriff, der viel unfruchtbare Diskussion hervorgerufen hat. Seine Zurückweisung erfolgt, ausführlich begründet, in Bd. 1 Kap. 5 der »Cephalopoden«. Hier soll die künstliche Unterscheidung durch eine natürliche ersetzt werden, die auch auf die ausgestorbenen Decapoden anwendbar ist*. Als solche gelten zunächst alle Formen, die nachweislich Haken an Stelle von Saugnäpfen auf den Armen trugen. Denn, wie die Beobachtung der lebenden Tintenfische zeigt, stellen diese Haken ein Produkt postembryonaler Umbildung typischer Decapoden- nöpfe dar und können keinesfalls aus den stark abweichenden der Octopoden hergeleitet werden. (Cephalopoden Bd. 1 Kap. 3 S. 127—133.)

a) Unter den ausgestorbenen Decapoden gehören die meisten Arten und Individuen zu einem Typus, der bei den Belemniten ziemlich rein verwirklicht ist. Wir fassen die ihnen verwandten Formen als Belemnitenartige oder Belemninoidea zusammen und geben dafür folgende Diagnose: B. sind fossile Decapoden mit wohl ausgebildetem, gestrecktem Phragmocoelus am Ende des Mantelsackes, die, soweit bekannt, auf allen 10 Armen oder doch einem Teil derselben Haken an Stelle der Saugnäpfe zeigen. — Die letztere Bestimmung könnte durch neue Beobachtungen für manche Vertreter aufgehoben werden. Zurzeit gilt sie allgemein.

* Seit 6 Jahren erstrebe ich zur Ergänzung auch eine monographische Bearbeitung der fossilen Tintenfische, welche mir erlauben soll, den Anwendungsbereich der historischen Betrachtungsweise in der Biologie grundsätzlich zu untersuchen. Vgl. über das Spezielle zunächst meine »Studien über fossile Cephalopoden« (Abh. Schweiz. Pal. Ges. 1921). Die ausgiebige Berücksichtigung fossiler Cephalopoden schon an dieser Stelle ist unvermeidlich, falls ein natürliches System begründet werden soll. Doch mache ich darauf aufmerksam, daß deren Betrachtung durchweg auf Grund des Studiums der rezenten Verwandten erfolgt und als Nutzenanwendung daraus geboten wird.

Zu dieser Unterordnung gehören außer den eigentlichen Belemniten die Fossilien, die sich an *Aulacoceras*, *Phragmoteuthis*, *Belemnoteuthis*, *Xiphoteuthis*, *Diploconus* (*Conoteuthis*?) und *Vasseuria* anschließen, die je eine besondere Familie charakterisieren. Daß es sich hier um näher verwandte Tiere handelt, braucht dem Kenner nicht bewiesen zu werden; dagegen kann sich mancher fragen, ob sie wirklich »Decapoden« seien. Denn man gibt ja doch neuerdings von den Belemniten an (CRICK 1907, ABEL 1916), daß sie nur 6 Arme besessen haben. Wie es sich damit wirklich verhalten habe, kann allerdings nicht in jedem Fall auf Grund paläontologischer Tatsachen festgestellt werden; denn es ist zu betonen, daß so unvollständige Petrefakten, wie die erhaltenen sicheren Belemnitentiere sind, eine unmittelbare Feststellung der Armzahl ausschließen. Davon habe ich schon 1914 Herrn Prof. F. BROILI in München überzeugt. (Vgl. ZITTEL-BROILI, Grundzüge, 1915.) Und auch dann, wenn regelmäßig genau 3 Armpaare festzustellen wären, würde dies zunächst bloß zu folgenden Betrachtungen Anlaß geben. Wir kennen von den Armen mit Deutlichkeit nur die Doppelreihen von Haken, wie sie auch an rezenten Decapoden beobachtet werden. Sehr vollständig finden wir sie z. B. bei *Gonatus*, dessen Armapparat besonders stark differenziert ist. Aber gerade *G.* trägt auf den Ventralarmen keine Haken, sondern zarte Saugnäpfe. Wenn er fossil erhalten bliebe, böte er daher dasselbe Bild, das uns von den Belemniten gezeichnet wird. Denn auch die Tentakelarme tragen bei Gonatiden entweder keine oder nur vereinzelt Haken, welche sich auf einen kleinen Teil derselben beschränken. Diese Arme fehlen aber bei den fossilen Belemnoidea entweder völlig oder sind von den übrigen nicht zu unterscheiden. Beides kann uns wenig überraschen. Die Tentakel sind, wie sich vergleichend-embryologisch nachweisen läßt (z. B. Cephalopoden Bd. 2 Taf. 23), durch sekundäre Spezialisierung eines normalen Armpaares entstanden zu denken. Andererseits gehen sie infolge ihrer losen Befestigung mehreren lebenden Arten (*Octopodoteuthis*, *Leachia*, *Chaunoteuthis*) im Verlauf der normalen Entwicklung regelmäßig verloren, offenbar durch einen zur Regel gewordenen Gewaltakt. Um so mehr gilt dies von Leichen, an denen die schlaffen Stiele die Tentakelkeulen wie Fremdkörper nachschleifen. Einige Belemnoidea (*Belemnoteuthis*, *Phragmoteuthis*) weisen sicher 10, andere (*Acanthoteuthis speciosa* = *Belemnites semisulcatus*?) mindestens 8 gleichartige Arme auf. Es ist also zunächst unsicher, ob der Mangel von 1 oder 2 Armpaaren bei den Belemniten vom Erhaltungszustand abhängig ist, oder ob er durch das Fehlen von Haken vorgetäuscht wird. Um so wichtiger ist die Feststellung, daß die Haken an sich einen Decapodencharakter darstellen (Cephalop. Bd. 1 Taf. 12).

Die typische Schalenform der Belemnoiden, auf die wir unsere Systematik aus guten Gründen vor allem stützen, zeigt Textfig. 1a. Wir unterscheiden an diesem (wie bei allen Dibranchiaten völlig innerlichen) Gebilde die typischen Schichten (Ostracum, Hypo- und Periostracum) einer Molluskenschale und die typische Kammerung der Cephalopoden.



Textfigur 1.

Textfig. 1. Schemata zur Herleitung der Teuthoiden- und Sepioidenschulpe und zu ihrer morpholog. Gegenüberstellung.

a Urform der Decapoden (*Protodecapus*). b Urform der Teuthoidea (*Prototeuthis*). c Urform der Metateuthoidea (*Metateuthis*). d Belemnoidenform mit masigem Periostracum und deutlicher Ventralkrümmung des Phragmocons, wie zur Ableitung der Sepioidea vorauszusetzen ist. e Übergangsform. f Urform der Sepioidea (*Protosepioides*).

Diesen Formen kommen folgende fossile Gattungen nahe: a *Belemnites*, b *Plesiototeuthis*, c *Palaeololigo*, d—e *Diploconus*, f *Belemnosis*. — Die nur von Haut bedeckte, durchscheinend gedachte Schale ist weiß, der Muskelmantel quergestreift gehalten.

Man beachte bei den Teuthoiden (b, c) die Verkümmernng des Phragmocons und Periostracums, während die Gliederung der primären Schalenwand durch die äußeren² und inneren¹ Asymptoten (vgl. S. 531) erhalten bleibt; bei den Sepioiden (d, e) die Hineinschiebung des unteren Schalenrandes⁶ in den Mantelsack und das Übergreifen des Muskelmantelursprungs auf die Außenseite des Periostracums, zuerst ventral⁴, dann seitlich fortschreitend, wodurch auf ihm Differenzierungen (»Seitenkanten«) hervorgerufen werden müssen⁵. 8 »Capitulum«, die Anfangskammer umschließend.

Das Periostracum ist dargestellt durch die »Scheide«, die hinten in das »Rostrum« ausläuft. Das Hypostracum liefert die inneren Verdickungsschichten aus Perlmuttersubstanz, als deren Differenzierungen die Kammersepten und Siphonalduten sich darstellen. Das Ostracum umschließt als »Conothek« den gekammerten »Phragmoconus« und setzt sich nach vorn

in das zungenförmige »Proostracum« fort. Dieses ist die dorsale Begrenzung der Wohnkammer, während die ventrale durch den »Muskelmantel« verdrängt ist (Cephalopoden Bd. 1 Kap. 2, S. 92—94). Das ganze Ostracum wächst am Rande weiter und zerfällt nach der Art dieses Zuwachses in die dorsale Mittelplatte, die Seitenplatten und die Ventralwand. Während die übrigen Teile vorn angebaut werden, wachsen die Seitenplatten lateral und besonders langsam zu. Aus den Zuwachslinien der Conothek wird dieser Vorgang auch bei fehlendem Proostracum deutlich, wobei man erkennt, daß mehr oder weniger scharfe Längslinien die verschiedenen Platten gegeneinander abgrenzen. Die dorsale Mittelplatte heißt nach dem Verlauf der Zuwachslinien auch »Parabolar-«, die Seitenplatte »Hyperbolarfeld«; die letzteres begrenzenden Linien werden ohne Rücksicht auf den wörtlichen Sinn der Bezeichnung innere und äußere »Asymptoten« genannt. — Der Ansatz des Muskelmantels folgt dem freien Schalenrande, wie dies auch bei den Embryonen der rezenten Tintenfische zunächst stets der Fall ist. Die Schale ist im übrigen von einer bloßen Hautfalte bedeckt zu denken und nicht »vom Mantel umwachsen«, wie man zu sagen pflegt. Noch beim Embryo liefert aber diese »Schalenfalte« in Form der Flossen muskulöse Gebilde, welche also zunächst auf der Außenseite der Schale sitzen, von der sie später abrücken können.

b) Einige fossile Decapoden sind den lebenden Loliginiden verwandt und wurden daher durch QUENSTEDT 1849 mit dem Namen »Loliginiten« belegt. Sämtliche kalmarartige Tintenfische oder »Teuthoidea« (*Teuthis*, *Teuthos* bei Aristoteles = Kalmar) unterscheiden sich von dem oben geschilderten Typus vor allem durch die völlige Verkümmerng des Phragmicons, der nie mehr deutliche Septen, Siphonen und Kammern aufweist, auch an Größe zugunsten des Muskelmantels (!) bedeutend zurücktritt. Im übrigen kann man noch dieselben Schalteile erkennen (Conus und Proostracum, Mittel- und Seitenplatten, Rostrum und Asymptoten), und der allgemeine Charakter dieser Teile kann noch so sehr an die Belemniten erinnern (Textfig. 1 b), daß Kenner wie VOLTZ (1830, 1840) und AGASSIZ (1843) sie für Belemnitenreste erklärten. Gegenüber solchen »Prototeuthoidea« (z. B. *Geoteuthis*, *Leptoteuthis*, *Plesiototeuthis*) finden wir bei *Trachyteuthis*, *Beloteuthis* und *Palaeololigo* eine Annäherung an die rezenten Formen, deren volle Ausprägung uns die letztere Gattung (Textfig. 1 c) veranschaulicht. Wir bezeichnen sie darum als Meso-, ihre rezenten fortgeschrittenen Verwandten aber als Metateuthoidea (Loliginidae mit Anhang und Ögopsiden). Bei allen diesen verschmälert sich die schon bei Mesoteuthoiden vorn mehr oder minder spitze Mittelplatte zugunsten der Seitenplatten; der Conus wird noch schwächer

(vielfach flach löffelförmig), und die verbreiterten Seitenplatten liefern mit dem Rest der Conothek ein blattartiges Gebilde, das als »Fahne« von der den Mittelnerv darstellenden Mittelplatte oder »Rhachis« unterschieden wird. An der Fahne unterscheidet man jederseits meist deutlich die Seitenplatte von der »Conusfahne« durch die persistierende »laterale Asymptote« (Cephalopoden, Bd. 1 Kap. 4, S. 146, Textfig. 62). Die Verkalkung rezenter Schulp dieses Typus ist ganz verschwunden; bei den fossilen war sie wenigstens zum Teil noch erhalten; stets gilt dies wohl von den Prototeuthoidea. Die Schulp der Teuthoidea nennt man »Gladien«.

c) Ebenfalls wenige fossile, aber zahlreiche lebende Decapoden gehören zur engeren Verwandtschaft der gemeinen *Sepia*; wir nennen sie Sepiaartige oder Sepioidea. Dieser Typus ist bis heute in seinem morphologisch-systematischen Charakter überhaupt nicht erkannt worden und hat darum für uns besonderes Interesse. Wie der der Teuthoidea ist er aus den Belemnoiden herzuleiten, aber auf eine ganz andere Weise. Lassen wir die Scheide eines Belemnoiden (Textfig. 1 d) besonders massig werden, so ist eine Verschiebung im Ansatz des Muskelmantels vom freien Schalenrande auf die Außenseite der Scheide denkbar, ebenso eine Zunahme der Ventralkrümmung des Phragmocons, wie schon bei den meisten Belemniten, besonders bei dem vielleicht hier vermittelnden, aber ungenügend bekannten *Diploconus*. Diese beiden Veränderungen der typischen Schalenform charakterisieren die fossilen Sepioidea und die rezenten, soweit bei ihnen nicht weitere, aber anschließende (!) Um- und Rückbildungen vorliegen. Wir haben sie bei einer idealen Mittelform (Textfig. 1, e) stärker betont, um dann (Textfig. 1, f) das wirkliche, typische Verhalten primitiver Sepioidea (*Belemnosis*) darzustellen. Wir sehen so eine durchaus eigenartige Form von Schulp entstehen, dadurch gekennzeichnet, daß 1. der Muskelmantel auf der Außenseite der Scheide Wülste und Kanten für seinen Ansatz erzeugt, während 2. die Schalenöffnung, d. h. der freie Schalenrand in den Weichkörper wandert und dort tiefgreifende anatomische Veränderungen bewirkt (*Spirula*: NAEF 1913, S. 454—461). Hand in Hand damit geht 3. eine sehr starke Ventralkrümmung des Phragmocons, die eine belemnoidenartige Einfügung desselben in den Tierkörper (Textfig. 1, a) an sich schon unmöglich machen würde. Auch dieser neue Typus bedeutet im Vergleich mit dem der Belemnoiden eine Verringerung des passiven Schalenapparats zugunsten aktiver Elemente (Muskelmantel) und stabilisiert außerdem das hydrostatische Gleichgewicht, da die großen Luftkammern nun in den dorsalen Körperteil gelangen. Zu den Sepioidea gehören die fossilen Gattungen *Belemnosis*,

Beloptera, *Spirulirostra*, *Spirulirostrina*, *Belosepia*, die als Typen von ebenso viel Familien (s. unten) zu gelten haben, und, grosso modo, eine zu *Sepia* führende Reihe darstellen; von rezenten kommen hinzu: *Spirula*, *Idiosepius* und *Sepiola*. Diese Formen sind auch anatomisch enger verwandt und durch die Schalenbildung von *Spirula* mit den fossilen Sepioiden verknüpft. Ähnliches gilt von den heutigen Teuthoiden, deren Zusammengehörigkeit leicht dargetan werden kann (Cephal. Bd. 1 Kap. 5).

Die völlige Selbständigkeit beider rezenter Unterordnungen ergibt die Paläontologie: Obgleich der Sepioidentypus viel jünger ist (Eozän!) als der der Teuthoiden (Lias!), hat er die angestammte Kammerschale (Phragmocon mit Prosipho, Sipho, Septen usw.) teils fast unverändert (*Spirula*), teils umgestaltet (*Sepia*) bis heute erhalten. Die Teuthoiden kennzeichnet die völlige Verkümmernng des Phragmocons.

II. Die lebenden Octopoden zerfallen scharf in zwei Unterordnungen, wozu eine vermittelnde für den fossilen *Palaeoctopus* hinzukommen muß, der eine Zwischenstellung einnimmt, ähnlich der der Belemnoiden. Neu ist die Namengebung: Cirroteuthoidea ersetzt »Pteroti« von REINHARDT & PROSCH (1846), »Lioglossa« von LÜTKEN (1882) und »Cirrata« von GRIMPE (1916). Polypodoidea steht an Stelle von »Apteri« Reinhardt & Prosch, »Trachyglossa« Lütken und »Incirrata« Grimpe. Daß ich die neuen Bezeichnungen von GRIMPE (Zool. Anz. 1916) nicht annehme, obgleich ich seinen sachlichen Ausführungen im allgemeinen zustimme, hat prinzipielle Gründe: Jede systematische Kategorie ist nach meiner Ansicht (NAEF 1919, sowie Cephalopoden, Bd. 1, S. 12—15) durch einen Typus zu kennzeichnen und, wo dies nötig wird (alteingewurzelte Namen sind zu respektieren), entsprechend zu benennen. Jedenfalls hat sich die Praxis bewährt, neue Arten durch ein guterhaltenes Individuum, neue Gattungen durch eine bestimmte Art zu charakterisieren und die Familien nach einer typischen Gattung zu benennen. Dieses Prinzip möchte ich auch auf größere Gruppen anwenden, ohne doch den Nomenklaturregeln strikte Geltung dabei zu verschaffen; im Gegenteil: Ich verwende für die Ableitung von Gruppennamen mehrfach die Gattungsbezeichnungen der Alten (*Polypus*, *Teuthis*) und kümmere mich nicht darum, daß die Worte Sepioidea, Belemnioidea auch schon in abweichendem Sinne gebraucht sind. Nachdem sich gerade in unserem Falle gezeigt hat, wie unsicher die diagnostischen Kennzeichen sind, erscheint mein Prinzip der Namengebung doppelt berechtigt. Man hat Apteri mit Flossen, Lioglossa mit Radulae und Cirrata ohne Cirren gefunden und danach die Bezeichnungen immer wieder abgeändert. Hätte man die Pteroti von Anfang an nach der typischen Gattung *Cirroteuthis*, die Apteri nach *Octopus*

(bei ARISTOTELES, PLINIUS, RONDELET usw.: *Polypus*) benannt, so wäre nie eine Umtaufe nötig geworden. Neue Bezeichnungen nach einem Merkmal empfehlen sich nur dann, wenn dessen Geltungsbereich endgültig feststeht. - Das wird meist nur dort der Fall sein, wo neue Arten nicht mehr entdeckt werden können (große Säuger etwa) oder wenn es sich um positive und sehr spezielle Abweichungen von einem allgemeineren Typus handelt, die für sich allein zur Kennzeichnung ausreichen. Das Vorhandensein von Flossen, Radulae und Cirren aber bedeutet nichts Besonderes, sondern ist für Dibranchiaten typisch (Cephal. Bd. 1 S. 116).

B. Familien und Gattungen der Tintenfische.

a) Belemnoidea Naef 1912. †

1. Aulacoceratidae Bernard 1895. *Aulacoceras* Hauer 1860, *Asteroconites* Teller 1885, *Dictyoconites* Mojs. 1902, *Calliconites* Gemm. 1904, *Atractites* Gümb. 1861.
2. Phragmoteuthidae nov. *Phragmoteuthis* Mojs. 1882.
3. Belemnoteuthidae (Zitt. 1885) restr. *Belemnoteuthis* Pearce 1842, *Diploconus* Zitt. 1868, *Conoteuthis* d'Orb. 1842.
4. Belemnitidae Blainv. 1825. *Belemnites* (Lister 1678) Lam. 1799. Die Gattung ist aufgelöst in »Familien«, die ich als Unterfamilien ansehen will: nämlich Polyteuthinae Stolley, Hastatinae Stolley, Cyliandroteuthinae Stolley, Pachyteuthinae Stolley, Duvaliinae Pawlow, Oxyteuthinae Stolley, Belemnitellinae Pawlow, Neobelemnitinae Pawlow (pars). Vgl. darüber E. STOLLEY 1919, Syst. d. Bel., sowie Pawlow 1913.
5. Xiphoteuthidae nov. *Xiphoteuthis* Huxley 1864.
6. Vasseuriidae nov. *Vasseuria* Mun.-Ch. 1880¹.

b) Teuthoidea Naef 1916.

α) Prototeuthoidea nov. †

1. Plesiototeuthidae nov. *Plesiototeuthis* Wagn. 1860, *Paraplesiototeuthis* nov.².
2. Geoteuthidae nov. *Geoteuthis* Münst. 1843 (pars)³.
3. Belopeltidae nov. *Belopeltis* Voltz 1840⁴, *Parabelopeltis* nov.⁵, *Loliginites* Quenst. 1849 (pars)⁶.
4. Leptoteuthidae nov. *Leptoteuthis* H. v. M. 1834.

β) Mesoteuthoidea nov. ⁷. †

1. Trachyteuthidae nov. *Trachyteuthis* H. v. M. 1846, *Glyphiteuthis* Reuß 1870 (?).

2. Beloteuthidae nov. *Beloteuthis* Münst. 1843.
3. Palaeololiginidae nov. *Palaeololigo* nov.⁸.
4. Kelaenidae nov. *Kelaeno* Münst. 1842.

γ) Metateuthoidea myopsida (d'Orb. 1845)⁹.

1. Loliginidae Steenstr. 1861 (als »Loliginei«). *Loligo* Lam. 1799, *Sepio-teuthis* Blainv. 1824, *Loliolus* Steenstr. 1856, *Doryteuthis* Naef 1912, *Alloteuthis* (Naef MS) Wülker 1920¹⁰.
2. Promachoteuthidae Naef 1912. *Promachoteuthis* Hoyle 1885.
3. Lepidoteuthidae Naef 1912¹¹. *Lepidoteuthis* Joubin 1895.

δ) Metateuthoidea oegopsida (d'Orb. 1845).

1. Bathyteuthidae Pfeff. 1912. *Bathyteuthis* Hoyle 1885, *Ctenopteryx* Appellöf 1889.
2. Gonatidae Hoyle 1886. *Berryteuthis* nov.^{11a}, *Gonatus* Gray 1849, *Gonatopsis* Sasaki 1920.
3. Enoploteuthidae Chun 1910. a) Pyroteuthinae: *Pyroteuthis* Hoyle. 1904, *Pterygioteuthis* Fischer 1896, b) Lycoteuthinae: *Lycoteuthis* Pfeff. 1900, *Lampadioteuthis* Berry 1916, *Nematolampas* Berry 1913, c) Eno-ploteuthinae: *Enoploteuthis* Fér. & d'Orb. 1844, *Abralia* Gray 1849, *Abraliopsis* Joubin 1896, *Ancistrochirus* Gray 1849, *Thelidioteuthis* Pfeff. 1900¹².
4. Onychoteuthidae Gray 1849. *Onychoteuthis* Lichtenstein 1818, *Ancistroteuthis* Gray 1849, *Teleoteuthis* Verr. 1885 = (*Onykia* Lesueur 1821 (part.)), *Chaunoteuthis* Appellöf 1891, *Tetronychoteuthis* Pfeff. 1900, *Moroteuthis* Verr. 1881.
5. Neoteuthidae nov.¹³. *Neoteuthis* nov. (Vgl. Cephal. Bd. 1 S. 48.)
6. Octopodoteuthidae Berry 1912. *Octopodoteuthis* Rüpp. 1844, *Cucio-teuthis* Steenstr. 1882.
7. Histioteuthidae Verr. 1881. *Histioteuthis* d'Orb.¹⁴ 1839, *Calliteuthis* Verr. 1880 (*Stigmatoteuthis* Pfeff. 1900), *Histiopsis* Hoyle 1885, *Melea-groteuthis* Pfeff. 1900.
8. Architeuthidae Pfeff. 1900. *Architeuthis* (Steenstr. 1857) Verr. 1880.
9. Brachiteuthidae Pfeff. 1908. *Brachiteuthis* Verr. 1881.
10. Chiroteuthidae Gray 1849. a) Chiroteuthinae: *Chiroteuthis* d'Orb. 1839, *Chiroteuthoides* Berry 1920, *Chirosoma* Joubin 1912, b) Masti-goteuthinae: *Mastigoteuthis* Verr. 1881 (*Idioteuthis* Sasaki 1916), *Joubiniteuthis* Berry 1920, c) Grimalditeuthinae (Grimalditeuthidae Pfeff. 1900¹⁵): *Grimalditeuthis* Joubin 1898. *Enoptroteuthis* Berry 1920.

11. Cranchiidae Gray 1849. a) Cranchiinae: *Cranchia* Leach 1817, *Leachia* Lesueur 1821, *Pyrgopsis* Rochebr. 1884, *Liocranchia* Pfeff. 1884, *Liguriella* Issel 1908; b) Taoniinae: *Phasmatopsis* Rochebr. 1884, *Toxeuma* Chun 1906, *Taonius* Steenstr. 1861, *Desmoteuthis* Verr. 1882, *Megalocranchia* Pfeff. 1884, *Taonidium* Pfeff. 1900, *Crystalloteuthis* Chun 1906, *Phasmatoteuthion* Pfeff. 1912, *Galiteuthis* Joubin 1898, *Corynomma* Chun 1906, *Bathothauma* Chun 1906, *Verrilliteuthis* Berry 1916, *Leucocranchia* Joubin 1912, *Hensenioteuthis* Pfeff. 1900, *Sandalops* Chun 1906, *Helicocranchia* Massy 1907, *Teuthowenia* Chun 1910 ¹⁶.
12. Ommatostrephidae Gill 1871. *Illex* Steenstr. 1880, *Todaropsis* Girard 1889, *Nototodarus* Pfeff. 1912, *Ommatostrephes* d'Orb. 1835, *Dosidicus* Steenstr. 1857, *Hyaloteuthis* Gray 1849, *Sthenoteuthis* Verr. 1880, *Symplectoteuthis* Pfeff. 1900, *Eucleoteuthis* Berry 1916.
13. Thysanoteuthidae Keferst. 1866. *Thysanoteuthis* Troschel 1857.
14. Psychroteuthidae Thiele 1912. *Psychroteuthis* Th. 1921 ¹³.

c) Sepioidea Naef 1916.

1. Belemnosidae nov. † *Belemnosis* Edwards 1849 ¹⁷.
2. Belopteridae nov. † *Belopterina* Mun.-Ch. 1872, *Beloptera* (Desh.) Blainv. 1825, *Belopterella* nov. ¹⁸.
3. Belosepiellidae nov. ¹⁹ † *Belosepiella* Alessandrini 1905.
4. Spirulirostridae nov. † *Spirulirostra* d'Orb. 1841, *Spirulirostrella* nov. ²⁰.
5. Spirulirostrinidae nov. † *Spirulirostrina* Canavari 1892 ²¹.
6. Spirulidae (d'Orb. 1826) Owen 1836. *Spirula* Lam. 1801.
7. Sepiidae Keferstein 1866. a) Belosepiinae nov. †: *Belosepia* Voltz 1830, b) Sepiinae nov.: *Sepia* L. 1758, *Sepiella* Gray 1849, *Hemisepius* Steenstr. 1875, *Metasepia* Hoyle 1885.
8. Idiosepiidae Appellöf 1898. *Idiosepius* Steenstr. 1881, *Naefidium* Grimpe 1920 ²².
9. Sepiolidae Keferstein 1866. a) Sepiadariinae Naef 1912: *Sepiadarium* Steenstr. 1881, *Sepioloidea* d'Orb. 1845, b) Rossiinae Naef 1912: *Rossia* Owen 1834, *Semirossia* Steenstr. 1887, c) Heteroteuthinae Naef 1912: *Heteroteuthis* Gray 1849, *Nectoteuthis* Verr. 1883, *Iridoteuthis* Naef 1912, *Stoloteuthis* Verr. 1881, d) Sepiolinae Naef 1912: *Sepiolina* Naef 1912, *Euprymna* Steenstr. 1887, *Sepiola* Leach 1817, *Sepietta* Naef 1912, *Rondeletiola* nov. ²³.

d) Palaeoctopoda nov. †

1. Palaeoctopodidae Dollo 1912. *Palaeoctopus* Woodw. 1896.

e) Cirroteuthoidea Berry 1920.

1. Vampyroteuthidae Thiele 1915. *Vampyroteuthis* Chun 1903, *Watasella* Sasaki 1920, *Melanoteuthis* Joubin 1912, *Laetmoteuthis* Berry 1913, *Hymenoteuthis* Thiele 1916.
2. Cirroteuthidae Keferstein 1866. *Cirroteuthis* Eschricht 1836. *Stauroteuthis* Verr. 1879, *Froekenina* Hoyle 1908, *Cirrothauma* Chun 1911, *Chunioteuthis* Grimpe 1916.
3. Opisthoteuthidae Verr. 1896. *Opisthoteuthis* Verr. 1883.

f) Polypodoidea nov.

α) Ctenoglossa nov.²⁴.

1. Amphitretidae Hoyle 1886. *Amphitretus* Hoyle 1885.
2. Bolitaenidae Chun 1911. *Bolitaena* (Steenstr. 1859, Hoyle 1886) Chun 1904, *Eledonella* Verr. 1884 (*Japetella* Hoyle 1885), *Vitreledonella* (?) Joubin 1918.

β) Heteroglossa nov.

1. Octopodidae d'Orb. 1845. *Octopus* Lam. 1799, *Eledone* Leach 1817, *Velodona* Chun 1915, *Cistopus* Gray 1849, *Pinnoctopus* d'Orb. 1845.
2. Argonautidae Naef 1912. a) Argonautinae nov.: *Argonauta* L. 1758 *Ocythoë* Rafinesque 1814, b) Tremoctopodinae nov.: *Tremoctopus* D.-Ch 1829, *Alloposus* Verr. 1880.

C. Liste der mediterranen Arten.

1. *Loligo vulgaris* Lam. 1799.
2. *Loligo Forbesi* Steenstr. 1856.
3. *Alloteuthis media* (L. 1767) (Naef MS) Wülker 1920 (= »Loligo« *Marmorae* Vérany 1840²⁵).
4. *Alloteuthis subulata* (Lam. 1799) nov. = »Loligo« *media* Jatta 1896.
5. *Ctenopteryx siculus* (Vér. 1851) Pfeff. 1900.
6. *Pyroteuthis margaritifera* (Rüpp. 1844) Hoyle 1904.
7. *Abralia Veranyi* (Rüpp. 1844) Hoyle 1909.
8. *Abraliopsis Morrisi* (Vér. 1837) Pfeff. 1900.
9. *Thelidioteuthis Alessandrini* (Vér. 1851) Pfeff. 1900²⁶.
10. *Gonatus Fabricii* (Licht. 1818) Steenstr. 1880.
11. *Onychoteuthis Banksi* (Leach 1817) Fér. & d'Orb. 1839.
12. *Chaunoteuthis mollis* Appellöf 1891 (!)²⁷.
13. *Ancistroteuthis Lichtensteini* (d'Orb. 1839) Gray 1849.
14. *Octopodoteuthis Sicula* Rüpp. 1844.

15. *Calliteuthis reversa* Verr. 1880²⁸.
16. *Histioteuthis Bonelliana* (Fér. 1835) d'Orb. 1839.
17. *Brachiooteuthis Riisei* (Steenstr. 1882) Chun 1910.
18. *Chiroteuthis Veranyi* (Fér. 1835) d'Orb. 1839.
19. *Galiteuthis armata* Joubin 1898.
20. *Leachia cyclura* Lesueur 1821²⁹.
21. *Liocranchia Reinhardti* (Steenstr. 1856) Pfeff. 1884.
22. *Illex Coindetii* (Vér. 1837) Steenstr. 1880.
23. *Todaropsis Eblanae* (Ball 1841) Posselt 1893.
24. *Ommatostrephes sagittatus* (Lam. 1799) d'Orb. 1848.
25. *Sthenoteuthis Bartrami* (Lesueur 1821) Verr. 1880.
26. *Thysanoteuthis rhombus* Troschel 1857.
27. *Sepia officinalis* L. 1758.
28. *Sepia Orbignyana* Fér. 1826.
29. *Sepia elegans* d'Orb. 1839.
30. *Spirula spirula* (L. 1758) Hoyle 1909³⁰.
31. *Rossia macrosoma* (Delle Chiaje 1829) d'Orb. 1839.
32. *Heteroteuthis dispar* (Rüpp. 1845) Gray 1849.
33. *Sepiola Steenstrupiana* Levy 1912.
34. *Sepiola aurantiaca* Jatta 1896.
35. *Sepiola ligulata* Naef 1912.
36. *Sepiola Rondeleti* Steenstr. 1856.
37. *Sepiola affinis* Naef 1912.
38. *Sepiola intermedia* Naef 1912.
39. *Sepiola robusta* Naef 1912.
40. *Rondeletiola minor* Naef (1912) nov. gen.³¹.
41. *Sepietta Oweniana* (Pfeff. 1908) Naef 1912.
42. *Sepietta obscura* Naef 1916.
43. *Sepietta neglecta* Naef 1916.
44. *Octopus vulgaris* Lam. 1799³².
45. *Octopus Salutii* Vérany 1837 (= *Saluzzi* 1840).
46. *Octopus macropus* Risso 1826.
47. *Octopus Defilippii* Vérany 1851.
48. *Octopus tetracirrus* Delle Chiaje 1829.
49. *Octopus unicirrus* (Delle Chiaje MS) d'Orb. 1839.
50. *Eledone moschata* (Lam. 1799) Leach 1817.
51. *Eledone cirrosa* (Lam. 1799) Fér. & d'Orb. 1838.
52. *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje 1829.
53. *Ocythoë tuberculata* Rafinesque 1814³³.
54. *Argonauta argo* L. 1758.

D. Anmerkungen.

1. *Vasseuria* ist durchaus belemnoid und hat nichts mit den Sepioiden, besonders *Belemnosepiella* gemein. (Vgl. Ceph., Bd. 1 S. 147.) *Xiphoteuthis* gehört vielleicht zu *Atractites*, wie schon BERNARD annimmt; X.-artige Proostracumfragmente (?) fand ich unter *A.* in der Bayrischen Staats(Schau-)sammlung und abgebildet bei MOJSISOWICS 1902, Taf. 16 Fig. 2 (vergl. Taf. 15 Fig. 2), freilich als Rostra gedeutet. Die Proostraca der Aulacoceratiden kennen wir leider nicht.

2. Hierher zunächst die wohlbekannte »*Geoteuthis*« *sagittata* Münt. 1843, die als Typus der Familie betrachtet werden darf. (Vgl. Ceph., Bd. 1, S. 137 Textfig.)

3. Hierher »*Belopeltis*« *simplex* (Voltz 1840) (= *G. lata* = *G. Orbignyana* Münt. 1843).

4. Hierher »*Loligo*« *Aalensis* (Zieten) 1830 (= *L. Bollensis* (Ibid.) = *Geoteuthis Bollensis* Münt. 1843).

5. Hierher »*Geoteuthis*« *flexuosa* Münt. 1843, eine durchaus eigenartige, zu den Geoteuthiden überleitende Form.

6. Hierher *L. coriaceus* Quenst. 1849 (= *Teudopsis Agassizi* Desl. 1835).

7. Vgl. Ceph., Bd. 1 S. 145. Eine Übergangsgruppe ohne scharfe Prägung, doch können ihre Vertreter nicht anderswo untergebracht werden.

8. »*Teuthopsis*« aus dem Malm (Wagner 1860) hat nichts mit »*Teudopsis*« Deslongchamps zu tun, welche Liasschulpe (nämlich sowohl *Loliginites coriaceus* s. oben, als auch *Beloteuthis Bollensis* ähnliche Formen) umschließt; daher der neue Name! (Vgl. Ceph., Bd. 1 S. 146.)

9. Die Unterscheidung Oegopsida-Myopsida d'Orb. wird hier auf die rezenten Teuthoidea beschränkt, die als »Metateuthoidea« enger zusammengehören (vgl. Ceph., Bd. 1 Kap. 5).

10. Hier ein neuer Gattungsname für die alte *Teuthis* Gray (vgl. NAEF 1912, Zool. Anz. Bd. 39, S. 743—748). Den Namen »Teuthis« hat bereits ARISTOTELES für die Gattung gebraucht. Später wurde er aber durch LINNE an einen Fisch vergeben. BERRY schlug darum (1913, Zool. Anz.) *Acroteuthis* vor. So heißt aber seit STOLLEY 1911 ein Belemnit. In meinem MS steht seit 1916 *Alloteuthis*; dieser Name gelangte als Korrektur in einem Separatum an G. WÜLKER und wurde von ihm (Mai 1920) in den »Ceph. d. roten Meeres« für »*Loligo*« *media* verwandt. BERRY schlägt (Okt. 1920) *Acruroteuthis* vor.

11. Wie ich 1912 dargetan habe, gehören *Promachoteuthis* und *Lepidoteuthis* als besondere Typen zu den Myopsiden, letztere namentlich wegen des Ursprungs der Art. genitalis.

11a. Hierher *Gonatus magister* Berry 1913.

12. PFEFFER (1912) stört die Einheit der Familie durch die Hereinziehung der Octopodoteuthidae und stellt die Lycoteuthinae ganz unrichtig zu den Onychoteuthidae. BERRY (1916) schafft eine eigene Familie für *Lampad*. Kennzeichnend für die Enopl. sind äußerlich die Merkmale des Buccaltrichters (Steilig!), besonders auch dessen (äußere) ventrale Heftung, sowie die einspitzigen Radulazähne.

13. Vgl. Ceph., Bd. 1, S. 48, Fußnote! Hierher auch wohl »*Octopodoteuthis* spec.« Thiele 1921 (Südp.-Exp. Taf. 54 Fig. 13, 14) als *Neoteuthis Thielei* nov. spec. Die »Psychroteuthidae« desselben Autors scheinen mir problematisch. Jedenfalls stellt Taf. 53 Fig. 13 anscheinend einen Histioteuthidententakel dar. Der Gladius (Fig. 9) könnte auch einem Loliginiden gehören.

14. Zur Unterscheidung der Jugendstadien von *Histioteuthis* und *Histiopsis* Hoyle vgl. Ceph., Bd. 1, Taf. 3 Fig. 2!

15. *Grimalditeuthis* gehört durchaus in die nahe Verwandtschaft der Chiroteuthinae; es heißt die natürlichen Bindungen übersehen, wenn man der bequemeren Diagnose zuliebe eine besondere Familie für sie schafft.

16. Mehrere von diesen »Gattungen« sind Jugendzustände anderer; so gehört »*Pyrgopsis*« zu *Leachia*.

17. Vgl. Ceph. Bd. 1, S. 49. *Belemnosis* ist aber nach dem Vorstehenden der Ausgangstypus aller Sepioiden, bei dem die scharfen Seitenkanten erst durch runde Wülste vertreten sind (Textfig. 1, f, 5).

18. Hierher *Beloptera cylindrica* v. Koenen, eine einfache, wenig spezialisierte Grundform der Belopteriden.

19. *Belosepiella* ist durch Scheiden vertreten, die denen von *Beloptera* ähneln, sobald man annimmt, daß bei letzterer das mächtige Rostrum verkümmere, während die Seitenplatten am Hinterende sich vereinigen (vgl. ABEL 1916, S. 146!).

20. Hierher die eigenartige *Spirulirostra Szainochae* Wojcik 1903, die vielleicht eine besondere Familie bilden müßte. Die Spiralkrümmung ist fast aufgegeben, ein äußeres »Capitulum« fehlt (vgl. Textfig. 1, f).

21. *Spirulirostrina Lovisatoi* ist eine höchst interessante Übergangsform zwischen *Spirulirostra* und den Sepiiden (vgl. »Studien über fossile Ceph.« I), an welche die fossile *Belosepia* sich am engsten anschließt. Doch ist sie trotz dem typischen Siphon und den ventral eingekrümmten Anfangskammern in der Gesamterscheinung durchaus sepienartig. Der Mantelsack ist allerdings, wie bei den meisten fossilen Sepioiden, lateral und nicht dorsoventral zusammengedrückt zu denken.

22. Zu dieser eigenartigen Familie, aus deren Entwicklungsgeschichte noch am ehesten Anklänge an den primären Bau der Sepioidea zu erwarten sind, gehören außer *Idiosepius pygmaeus* Steenstr. mit Sicherheit *Idiosepius* (»Loligo«) *Picteti* Joubin 1894 (nach GRIMPE 1920, Zool. Anz. Bd. 51, S. 210 »Naefidium«), *Idiosepius* (»Microteuthis«) *paradoxa* Ortman 1888, sowie *Idiosepius* (»Cranchia«) *mimina* Fér. 1835 (»Loligo« *minima* Fér. & Orb. 1839, S. 319).

23. Die zahlreichen Arten der Sepiolinae habe ich (1912, 1916) auf Grund der Hectocotylistation unterscheiden gelehrt. Hier sei bemerkt, daß ganz entsprechende Verschiedenheiten wie an den Copulationsorganen der ♂ auch an denen der ♀ (»bursa copulatrix«, NAEF 1916) vorkommen, wodurch deren Wert als Artmerkmale besonders betont erscheint. Dabei muß aber in Betracht gezogen werden, daß der Grad der Reife und die mit der Begattung und Befruchtung zusammenhängenden Vorgänge während des individuellen Lebens sehr starke Umbildungen bedingen (vgl. Ceph., Bd. 1, Kap. Sepiolidae). *Rondeletia* (Naef 1916) ist vergeben und soll weiterhin durch *Rondeletiola* ersetzt werden.

24. Die kammartigen, mehrspitzigen seitlichen Radulazähne geben der Zusammenfassung dieser Typen, die ich schon 1912 (Zool. Anz. Bd. 40, S. 196) als nötig empfand, ein stärkeres Gewicht, weil es sich dabei um eine durchaus eigenartige Spezialisierung handelt, während die diagnostischen Kennzeichen im übrigen zu allgemein und unbestimmt sind. Die Heteroglossa besitzen, zum Teil nach Familien und Unterfamilien abweichend, verschiedene Radulaformen. Danach kann man z. B. feststellen, daß »*Bolitaena*« *microctyla* Hoyle 1904 zu den Tremoctopodinen (*Alloposus*), nicht zu den Bolitäniden gehörte.

25. Diese Art ist bei LINNE 1767 nur durch Hinweis auf RONDELET gekennzeichnet; dieser aber beschreibt als *Loligo parva* VÉRANYS *L. marmorae*. Will man bei LINNE die Kennzeichnung durch RONDELET nicht gelten lassen, so tritt letzterer Name als gültig ein.

26 u. 27. Diese Arten liegen mir nur in Jugendstadien vor,

28. *Calliteuthis reversa* Verrill ist gar nicht identisch mit *Loligo Meneghinii* Vér. Letztere stellt vielmehr eine junge *Octopodoteuthis Sicula* dar (Armlänge, Flossenform, Keule!), VERRILLS Name muß also gegen PFEFFER 1912 wieder eingeführt werden. Ob die mediterrane Art mit der atlantischen völlig identisch ist, erlaubt das mir vorliegende Material nicht zu entscheiden. Ich sehe die Mittelmeerstücke als eine besondere Varietät (*mediterranea*) an.

29. Zu dieser Gattung gehören die »Pyrgopsis«arten PFEFFERS als Jugendformen. Danach müßte auch ein Unikum, nämlich *Pyrgopsis*

(»Loligopsis«) *zygaena* (Vérany 1851) eine *Leachia* sein, und nichts spricht dagegen, sie zu *Leachia cyclura* Les. zu stellen. Doch handelt es sich um ein frühes, noch durchaus indifferentes (typisches) Cranchiidenstadium, das man auch zu *Liocranchia* stellen könnte. Das Vorkommen von *Leachia* im Mittelmeer bleibt also unsicher. Dagegen haben mir in der Leipziger Sammlung (aus dem Messina-Material von CARUS) gute Stücke von *Liocranchia Reinhardti* zum Studium vorgelegen.

30. Tiere von *Spirula* sind nicht im Mittelmeer gefunden worden, wohl aber angeschwemmte Schalen (Tunis, Balearen).

31. Über die eigenartigen Leuchtorgane dieser Form, über die ich kurz vorläufig mitgeteilt habe (1912, 1916), hat seither PIERANTONI sehr bemerkenswerte Untersuchungen angestellt, die darzutun scheinen, daß die rätselhaften accessorischen Nidamentaldrüsen der Decapoden bakterienkultivierende Organe sind und in den zu Leuchtdrüsen differenzierten Teilen der Sepioliden unter anderen symbiotische Leuchtbakterien enthalten. (Leuchten accessorischer Nidamentaldrüsen kann man auch bei *Sepia* beobachten.) Rätselhaft bleibt die offenbare Beziehung zum Geschlechtsapparat (vgl. darüber Ceph., Bd. 1 Kap. Sepiolidae.)

32. Die Namen SCHNEIDERS (1784) für *Octopus* und *Eledone* (»Polypus«, »Moschites«), die HOYLE 1901 wieder eingeführt hatte, sind nach GRIMPE (1920) ungültig und werden hier gestrichen. Zu *Octopus* werden auch die »Scaeurgus«arten gestellt. Denn die linksseitige Hectocotyliation kann nicht als Gattungsmerkmal gelten, da sogar bei einzelnen Arten (*Illex Coindeti* z. B.) der Hectocotylus bald rechts, bald links sitzt. Auch haben nächste Verwandte von »Scaeurgus« *tetracirrus*, z. B. *O. Hoylei* (vergl. *patagiatus*) Berry 1914 den Hectocotylus rechts. Bei *Eledone cirrosa* beobachtete APPELLÖF 1893 beiderseitige Hectocotyliation. Dasselbe sah ich öfter bei Sepiolinae.

33. Die Argonautiden sind eine durchaus geschlossene Gruppe und der der Octopodiden gegenüberzustellen. Unter ihnen bilden die Tremoctopodinae und Argonautinae nach der Hectocotyliation und Radulabildung natürliche Unterfamilien. Die ganze Familie ist ovovivipar und zeigt eine eigenartige Brutpflege, deren Instrument die Argonautaschale darstellt. Bei *Ocythoë* ist dieses durch völlige Viviparie unnötig geworden, bei *Tremoctopus* findet sich in Form knebelartiger Laichträger ein »primitives« Homologon der Argonautaschale (vgl. Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich 1919).

Ein vollständiges Literaturverzeichnis bringt die Monographie.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1914-1921

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Naef Adolf

Artikel/Article: [Das System der dibranchiaten Cephalopoden und die mediterranen Arten derselben. 527-542](#)