

# Einführung in die Physiologie der Cephalopoden.

Mit besonderer Berücksichtigung der im Mittelmeer häufigen Formen.

Von

**Victor Bauer**

in Neapel.

Mit 31 Textfiguren und Tafel 9–11.

„Wir müssen die Errungenschaften der Experimental-Physiologie auf die Ermittlung der Funktionen der See-tiere überleiten, sollen nicht wichtige Einsichten uns ver-schlossen, unentbehrliche Hilfsmittel unbenutzt bleiben.“

Anton Dohrn 1876.

Die vorliegende Zusammenstellung habe ich in erster Linie unternommen, um dem Physiologen einen bequemen Überblick über die an dieser Tiergruppe bisher studierten physiologischen Probleme zu geben.

Wenn sie als eine Einführung in die Physiologie der Gruppe bezeichnet wird, so soll damit angedeutet werden, daß unsere bisherige physiologische Kenntnis aller Organsysteme noch durchaus lückenhaft genannt werden muß. Gerade diese Lücken aufzudecken und zu ihrer Ausfüllung anzuregen ist ein Hauptzweck meiner Arbeit. Erst wenn die physiologische Untersuchung der Wirbellosen sich nicht mehr auf einige besonders interessante Einzelprobleme beschränken, sondern mehr als es bisher der Fall gewesen ist, eine systematische sein wird, kann daran gedacht werden, statt einer Einführung eine zusammenfassende Darstellung zu versuchen.

Daß diese Übersicht sich zunächst fast ausschließlich auf die Mittelmeerformen erstreckt, ergibt sich aus dem praktischen Zweck des Unternehmens. Die Vergrößerung des physiologischen Laboratoriums der Neapler Zoologischen Station ermöglicht es auch dem Fachphysiologen in viel weitergehendem Maße, als es bisher der Fall war, die marinen Tiere und besonders das Reich der Wirbellosen in den Kreis der physiologischen Betrachtungsweise zu ziehen und auch die differenzierte physiologische Versuchstechnik auf diese Formen anzuwenden, was so lange aus Mangel an einer geeigneten

Arbeitsstätte sehr erschwert war. Gerade dem Fachphysiologen aber, der sich zum ersten Mal mit einer ihm bis dahin meist völlig fremden Tiergruppe beschäftigt, soll diese Zusammenstellung eine Hilfe sein, die es ihm ermöglicht, sich rasch über die wichtigsten Daten zu orientieren. Aus diesem Grunde wurde auch der Zusammenstellung der eigentlich physiologischen Ergebnisse für jedes Organsystem eine kurze anatomische und histologische Übersicht vorausgeschickt. Einfache Abbildungen und technische Angaben habe ich eingeschaltet, wo mir ein Bedürfnis danach vorzuliegen schien. Die auf den Tafeln reproduzierten Photographien sollen die erste anatomische Orientierung erleichtern. Ob diese Arbeit in der hier versuchten Form ihren Zweck erfüllt, kann erst die praktische Benutzung lehren. Die Bearbeitung anderer Gruppen würde dann baldigst nachfolgen.

Wenn mit der Gruppe der Cephalopoden begonnen wurde, so geschah das deshalb, weil sie bisher in weit höherem Maße als alle andern Wirbellosen das Interesse der Physiologen auf sich gelenkt hat. Die Cephalopoden bilden, was die weitgehende Differenzierung ihrer Organsysteme anlangt, in mehr als einer Beziehung ein Analogon zu den Wirbeltieren: das Gefäßsystem ist vollkommen geschlossen, besitzt ein Kapillarsystem, strukturell und funktionell gut unterschiedene Arterien und Venen, einen getrennten pulsatorischen Apparat für das arterielle und venöse Blut, eine den Rhythmus regulierende Innervierung des Herzens vom Centralnervensystem aus und periphere Ganglien. Die Verdauungsdrüse ist zum ersten Mal in der Tierreihe selbständig geworden; der Nahrungsbrei tritt nicht mehr, wie bei den andern Mollusken in sie ein. Nach Annahme der meisten Untersucher dient sie überhaupt nicht mehr der Resorption. Das Auge besitzt eine hochdifferenzierte Retina und einen sehr vollkommenen Akkomodationsapparat. Das Centralnervensystem zeigt eine reiche Differenzierung in Ganglien und Kommissuren. Dazu kommt, daß die Tiere relativ groß sind, sich gut im Aquarium halten, und daß ihre Organe in hervorragender Weise überleben. Alles das macht die Tintenfische und besonders die Oktopoden zu ausgezeichneten physiologischen Versuchstieren, die im Begriff stehen, mit Frosch und Kaninchen zu rivalisieren.

Bei der Auswahl der hinter den einzelnen Abschnitten angeführten Literatur wurden von anatomischen Werken in erster Linie solche Arbeiten berücksichtigt, welche gute Abbildungen und

klare Beschreibungen der für den Physiologen wichtigen Verhältnisse enthalten. Histologische Angaben wurden an den Stellen vollständiger erwähnt, wo sie größeres physiologisches Interesse besitzen, z. B. bei der Schilderung der Drüsen. Eine Übersicht der chemisch-physiologischen Untersuchungen an Cephalopoden (bis zum Jahre 1903) ist von **O. von Fürth** in seiner „vergleichenden chemischen Physiologie der niederen Tiere“ (Jena 1903) gegeben worden. Um nicht zu wiederholen, vielmehr eine Ergänzung zu diesem Buche zu liefern, habe ich in der Hauptsache die physikalischen Arbeiten berücksichtigt. Nach dem Erscheinen des FÜRTH'schen Buches lieferte besonders **M. Henze** Beiträge zur chemischen Kenntnis der Muskeln und des Hepatopankreas (Zeit. phys. Chem. Vol. 43 p. 477—493 und Vol. 55 p. 433—444).

Bezüglich der physikalisch-chemischen Eigenschaften des Blutes und Harnes verweise ich auf die Untersuchungen von **F. Bottazzi** (1906. Sulla regolazione della pressione osmotica negli organismi animali. 1. Pressione e conduttività elettrica dei liquidi di animali aquatici. in: Arch. fisiol. Vol. 33 p. 416—446).

Einige ebenfalls zusammenfassende Darstellungen, welche als Nachschlagewerke in Betracht kommen können, seien hier erwähnt:

Die älteren vorwiegend anatomischen Untersuchungen (etwa bis zum Jahre 1860) sind von **Keferstein** zusammengefaßt worden (in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 3 p. 1307—1464).

Die physiologischen Resultate aus früherer Zeit hat **H. Milne-Edwards** in seinen »Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux« (Paris 1857—1881) berücksichtigt.

**V. Willem** brachte 1898 eine kurze Übersicht der Cephalopoden-Physiologie (Résumé de nos connaissances sur la physiologie des Céphalopodes, in: Bull. sc. France Belgique Vol. 31 p. 31—54).

Anatomische Monographien einzelner Arten finden sich in den Lehrbüchern von:

**Vogt, C. & E. Yung** (1882—1888), Traité d'anatomie comparée. Paris. Vol. 1 p. 844—897 (*Sepia officinalis*).

**Joubin, L.** (1900), La seiche officinelle (*Sepia officinalis*). in: Zoologie descriptive. Anatomie, histologie et dissection des formes typiques d'invertébrés. Paris. Vol. 2 p. 508—589.

**Jammes, L.** (1904), Zoologie pratique. Paris. p. 264—294; (mit besonders instruktiven anatomischen Abbildungen).

Die Systematik der Mittelmeerformen wurde von **G. Jatta** gegeben (Fauna und Flora des Golfs von Neapel. 23. Monographie. 1896).

### Inhaltsübersicht.

- I. Systematisch-anatomische Vorbemerkungen. p. 152.
- II. Ökologisches. p. 154.
- III. Allgemeine Muskelphysiologie. p. 155.
- IV. Allgemeine Nervenphysiologie. p. 160.
- V. Spezielle Nervenphysiologie. p. 165.
- VI. Physiologie der Sinnesorgane. p. 200.
- VII. Physiologie des Verdauungsapparates. p. 216.
- VIII. Physiologie der Drüsen. p. 225.
- IX. Physiologie der Atmung. p. 239.
- X. Physiologie der Blutbewegung. p. 245.
- XI. Physiologie der Begattung und Eiablage. p. 263.

#### I. Systematisch-anatomische Vorbemerkungen.

Die Cephalopoden bilden die am höchsten differenzierte Klasse der Mollusken. Gegenüber den anderen Klassen (Placophoren, Solenogastren, Gastropoden, Skaphopoden, Lamellibranchiaten), welche nach Bau und Lebensweise stark von einander abweichende Organisationstypen vereinigen, zeigen die verschiedenen Formen der Tintenfische eine weitgehende Übereinstimmung. Es können daher auch die an einer Art gewonnenen physiologischen Resultate meist in viel höherem Grade verallgemeinert werden, als dies bei den andern Gruppen möglich ist.

Die Hauptmerkmale der Cephalopoden gegenüber den anderen Molluskenklassen sind folgende. Der große, zwei hoch differenzierte Augen tragende Kopf ist von dem walzenförmigen Rumpf abgliedert; dieser ist an der Bauchseite<sup>1</sup> von einer umfangreichen Hautduplikatur, dem Mantel bedeckt. Der Mantel umschließt die Mantelhöhle, in welcher die Kiemen liegen und die Geschlechtsdrüsen, die Exkretionsorgane, der Darm und die Tintendrüse ausmünden. Das rhythmisch erneuerte Atemwasser strömt durch den

<sup>1</sup> Zu den Bezeichnungen dorsal, ventral, vorn, hinten ist zu bemerken, daß sie sich auf die physiologische Orientierung des Tieres beziehen. Morphologisch muß das Tier so orientiert werden, daß sich die Spitze des Eingeweidesacks zu oberst befindet, während der Kopf mit den Armen zu unterst liegt. Morphologisch vorn ist also physiologisch dorsal, morphologisch oben — physiologisch hinten usw.

auch der Fortbewegung dienenden, dem Schneckenfuß homologen Trichter aus und durch zwei an der Basis des Trichters liegende mit Klappen versehene Inspirationsöffnungen ein. Die Mundöffnung ist kreisförmig umstellt von meist mit Saugnäpfen besetzten Armen und mit zwei hornigen Kiefern bewehrt. Das Centralnervensystem ist in eine innere Knorpelkapsel eingeschlossen. Die Tiere sind getrenntgeschlechtlich.

Die Klasse der Cephalopoden wird in die beiden Ordnungen der Tetrabranchiaten und Dibranchiaten gespalten. Die erste Ordnung umfaßt viele ausgestorbene Formen und wird heute durch die einzige im indischen Ozean lebende Art *Nautilus pompilius* L. repräsentiert. Sie ist charakterisiert durch den Besitz einer äußeren gekammerten Schale, in der Vierzahl vorhandene Kiemen, zahlreiche den Mund umgebende nicht mit Saugnäpfen besetzte Fühler, einen der Länge nach gespaltenen Trichter und das Fehlen des Tintenbeutels. Das Nervensystem, die Sinnesorgane und das Blutgefäßsystem zeigen gegenüber den Dibranchiaten primitivere Verhältnisse.

Die Ordnung der Dibranchiaten charakterisiert sich durch ein einziges Kiemenpaar, 8—10 muskulöse mit Saugnäpfen besetzte Arme, einen geschlossenen Trichter und den Tintenbeutel. Nach der verschieden hohen Differenzierung der inneren Organe läßt sie sich wieder in zwei Unterordnungen trennen, die Dekapoden und Oktopoden, von denen die ersteren ursprünglichere Verhältnisse zeigen und für phylogenetisch älter gelten. Die Namen der Unterordnungen sind von der Zahl der Arme genommen. Die Dekapoden besitzen ein Paar besonders langer, nur an der Spitze Saugnäpfe tragender Fangarme, welche den Oktopoden fehlen.

Von den im Mittelmeer besonders häufigen und als physiologische Versuchstiere in Betracht kommenden Formen, *Loligo vulgaris* Lam., *Sepia officinalis* L., *Octopus vulgaris* Lam. und *Eledone moschata* Lam., gehören die beiden ersten zu den Dekapoden, die beiden letzten zu den Oktopoden.

Zur ersten Orientierung über die anatomischen Verhältnisse schneidet man bei den Dekapoden am besten den Mantel in der Medianlinie der Länge nach bis zum hinteren Körperpol auf und klappt die beiden Hälften zur Seite (Taf. 10, 11).

Bei den Oktopoden genügt es, den Muskelbalken, welcher den freien Mantelrand mit dem Eingeweidesack median verheftet (musculus retractor pallii), durchzuschneiden. Dann läßt sich der Mantel vollkommen umstülpen und die inneren Organe werden größtenteils ohne Präparation sichtbar (Taf. 9).

## II. Ökologisches.

Die Lebensweise der verschiedenen Formen ist sehr verschieden. *Loligo* ist wie die meisten Dekapoden pelagisch und lebt gewöhnlich in Scharen zusammen. Im Aquarium sind die Tiere in fortwährender Bewegung, indem sie ohne umzuwenden abwechselnd vor- und rückwärts schwimmen; und zwar bewegen sich alle Individuen eines Schwarms gleichzeitig in derselben Richtung. Im Neapler Golf finden sie sich besonders über den Posidoniawiesen oder über schlammigem Grund.

*Sepia* lebt vorzugsweise zwischen den Steinen und Felsen der Küstenzone und gräbt sich häufig im Sande ein.

*Eledone* lebt ebenfalls zwischen Steinen versteckt in der Küstenzone, jedoch in größerer Tiefe, 20 m und mehr. In den Aquarien sitzt sie tagsüber meist bewegungslos mit geschlossenen Augen und beginnt sich erst in der Dämmerung kriechend fortzubewegen.

*Octopus* baut sich in der Küstenzone aus zusammengetragenen Steinen eine Höhle, in die er nach kürzeren oder längeren Ausflügen stets zurückkehrt.

Nachts werden die Cephalopoden durch Licht angelockt. Die Fischer befestigen eine Fackel am Vorderende des Bootes und locken die Tiere dadurch an die Oberfläche.

Die Nahrung der Oktopoden besteht vorwiegend aus größeren dekapoden Krebsen, die der Dekapoden aus Fischen, Quallen, zarten pelagischen Krebsen und Mollusken. Die Beutetiere werden durch das ausgespritzte Sekret der Giftdrüsen gelähmt. Die Cephalopoden sind sehr gefräßig und wachsen infolgedessen sehr rasch. LO BIANCO teilt mit, daß im Juli gefischte junge *Loligo* etwa 5 cm, im September schon 12 cm im Mittel, im Dezember 20 cm maßen. KOLLMANN sah, wie ein *Octopus* einen großen Hummer bewältigte, indem er ihn nach kurzem Kampf in der Mitte auseinanderriß. POWER beobachtete einen *Octopus*, welcher einen vorher ergriffenen Stein zwischen die Schalen einer Steckmuschel schob, sie so verhinderte, sich zu schließen und dann verzehrte. Bei den neapolitanischen Fischern ist die Ansicht verbreitet, daß die Oktopoden sich auf diese Weise der Muscheln bemächtigen.

Mit dem Nahrungserwerb wird die Fähigkeit der bodensässigen Cephalopoden in Zusammenhang gebracht, sich reflektorisch der Färbung des Untergrundes anzupassen. Sie sollen auf diese Weise von ihren Beutetieren nicht gesehen werden. STEINACH beschreibt

bei Oktopoden außer der von den Augen ausgehenden reflektorischen Farbenanpassung auch eine solche, die durch die Saugnäpfe vermittelt wird. Wenn die Tiere auf grobem Kies oder auf rauhem Felsboden angesaugt sitzen, haben sie ein fleckiges, gesprenkeltes Aussehen; befinden sie sich dagegen auf feinem Sand, an dem die Saugnäpfe nicht anhaften, so nehmen sie einen helleren, gleichmäßigeren Farbton an.

Welches Alter die Cephalopoden erreichen, ist nicht gewiß. Im Golf wurden bis zu 12 kg schwere *Octopus vulgaris* gefischt, welche sicherlich mehrere Jahre alt waren. Im Aquarium der Station halten sie sich mehrere Monate und sterben dann aus unbekannter Ursache.

Als Feinde der Cephalopoden sind außer großen Individuen derselben Art Vögel, Cetaceen und Fische bekannt. Die *Loligo*-schwärme werden vom Albatroß und Sturmvogel verfolgt und bilden einen wesentlichen Teil ihrer Nahrung. Viele der bekannten Cetaceen nähren sich fast ausschließlich von Cephalopoden, ebenso der Kabeljau und andere große Fische.

Von Parasiten finden sich besonders häufig, fast regelmäßig auf den Venenanhängen und in den Harnblasen die Dicyemiden. Seltener wurden verschiedene Protozoen, Plattwürmer und einige Nematoden beobachtet.

### Literatur.

- Power, J.** (1857), Observations on the habits of various marine animals. in: Ann. Mag. nat. Hist. (2) Vol. 20 p. 334—336.
- Kollmann, J.** (1875), Die Cephalopoden in der zoologischen Station des Dr. Dohrn. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 26 p. 1—23.
- Lo Bianco, S.** (1899), Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. in: Mitth. z. Stat. Neapel Vol. 13 p. 448—573.
- Steinach, E.** (1901), Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 87 p. 1—37.

## III. Allgemeine Muskelphysiologie.

### Histologisches.

Die Muskelfasern des Mantels zeigen eine deutliche Differenzierung in einen axialen protoplasmatischen Teil, der den Kern enthält, und eine dünne Rinde, welche aus spiralig verlaufenden, in ein Sarcoplasma eingelagerten Fibrillen besteht (Fig. 1). Im ganzen sind diese anisotrop, lassen aber in regelmäßiger Folge kleine Ab-

schnitte von verschiedenem färberischen Verhalten erkennen. Bei der Kontraktion des Muskels verkürzen sich die Fibrillen, wobei

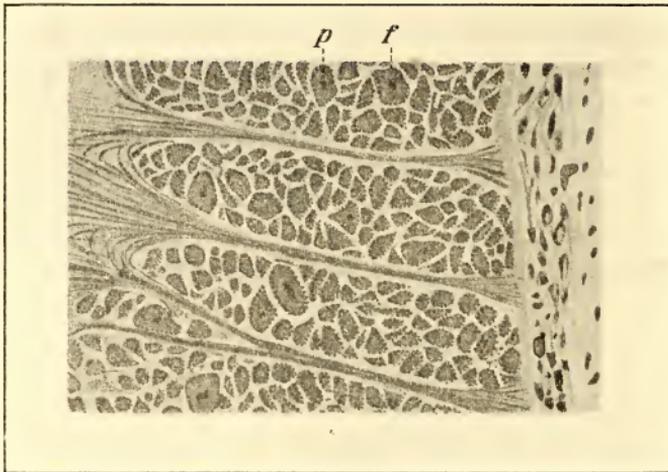


Fig. 1. Querschnitt durch die Längsmuskeln des Fangarmes von *Loligo media*. Nach GUÉRIN. *f* = Fibrillen. *p* = protoplasmatischer Teil der Muskelfaser.

kurze Wellen über die Fasern hinlaufen (BALLOWITZ, MARCEAU 1906). LAFITE-DUPONT beschreibt außer diesen typischen Fasern noch zwei

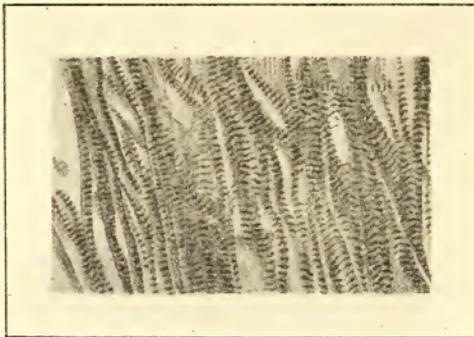


Fig. 2. Quergestreifte Muskelfasern aus den Transversalmuskeln des Fangarmes von *Loligo media*. Nach GUÉRIN.

selteneren Formen aus dem Mantel von *Sepia*, 1. bandförmige, spiralig gewundene Fasern, mit verdicktem Ende und 2. lange quergestreifte Fasern, in denen kurze breite dunkle Streifen mit langen schmalen hellen in unregelmäßigen Abständen abwechseln. Quergestreift sind nach GUÉRIN (p. 87) auch die transversalen Fasern in

den langen Fangarmen bei *Sepia* (Fig. 2).

#### Physiologie.

Die Mantelmuskulatur überlebt außerordentlich lange und zeigt sich sehr resistent gegen Austrocknung, ja selbst gegen Süß-

wasser. Sie ermüdet viel schwerer als der Froschmuskel. DE VARNIGNY (1886) untersuchte den Einfluß der Belastung, Reizart, Reizstärke, Temperatur, Ermüdung usw. auf Latenzzeit, Zuckungshöhe und Form der Zuckung. Die Latenzzeit ist länger als beim Wirbeltiermuskel, ebenso die Zuckungsdauer. Tetanus tritt schon bei verhältnismäßig langsamer Aufeinanderfolge der Reize ein. Der Muskel leitet in mancher Beziehung von der glatten zur Skelettmuskulatur der Wirbeltiere über.

MARCEAU (1907) stellte vergleichende Untersuchungen über Latenzzeit und Form der Zuckung an der Mantel- und Armmuskulatur von *Octopus*, *Sepia* und *Loligo* an und fand Kontraktions- und Latenzzeit um so größer, je widerstandsfähiger die Muskeln sind.

Die Herstellung eines Nervmuskelpreparates unter Benutzung des Mantelkonnektivs (sog. Mantelnerven) und eines Mantelstückes geschieht nach UEXKÜLL folgendermaßen: Ein Schnitt in der Nähe der Mittellinie durch die Bauchfläche des Mantels öffnet die Kiemenhöhle. Wird sodann der mediane Muskelbalken an seiner Insertion am Mantel durchgeschnitten, so klappen die beiden Mantelhälften nach links und rechts auseinander.

Präparation der peripheren Hälfte der Nerven: Jederseits nahe dem Mantelrande verbindet ein platter Muskelbalken den Körper mit dem Mantel. In ihm liegt der Nerv, der beim Übertritt in den Mantel selbst sich mit dem charakteristischen Ganglion stellatum vereinigt. Nun wird der für die weiteren Eingriffe störende Trichter vollkommen abgetragen und das Tier mit der linken Hand ins Handtuch genommen, und . . . der Zeigefinger von oben her unter den Muskelbalken gesteckt. Die schräg vorgezogene Muskelduplikatur entfernt man durch einen seitlichen Schnitt, dann geht man mit einer spitzen Schere seitlich vom durchschimmernden Nerven in die Muskulatur mit einem langen Schnitt ein. [Am besten führt man den ersten Schnitt in der Richtung vom Körper zum Mantel.] Die Wände des muskulösen Hohlraums, in dem der Nerv liegt, klaffen auseinander und der Nerv wird frei.

Um der centralen Hälfte beizukommen, sticht man dicht oberhalb des Nerven mit der spitzen Schere durch die Leibeswand und führt einen schräg nach oben und vorn verlaufenden Schnitt bis zum Kopf. Die Leibeswand klafft und häufig springt die untere Speicheldrüse vor; sie wird herausgezogen und abgeschnitten. Nun ist der weitere Verlauf des Nerven erkennbar.

BURIAN hat darauf aufmerksam gemacht, daß das Mantelkonnektiv von *Octopus macropus*, der von den untersuchten Oktopoden das haltbarste Nervmuskelpreparat liefert, in eine muskulöse Scheide eingeschlossen ist. Um sie abzupräparieren, sucht man die Austrittsstelle des Nerven an der knorpeligen Schädelkapsel auf. Dort weichen die ihn umgebenden Muskelbündel auseinander und können durchschnitten werden. Die Scheide retrahiert sich dann und läßt sich, nachdem das zu Tage tretende Nervenende angeschlungen ist, mit einer Pincette erfassen und abziehen. Nur an einer Stelle haftet sie an und muß hier abpräpariert werden.

Als wirksamstes Muskelstück benutzt BURIAN einen Streifen, der vom Stellarganglion quer zum Schnitttrand des Mantels zieht. Die Kontraktion der

enorm überwiegenden Ringmuskulatur (Fig. 3 *Ra*, *Ri*) wird verzeichnet, während die schwachen Längs- und Transversalbündel (Fig. 3 *La*, *Li* und *T*) vernachlässigt werden. Die Breite des Stücks muß etwa 2 cm betragen, damit es hinreichend innerviert ist. Die Verbindung mit dem Schreibhebel muß daher von zwei Stellen aus erfolgen (Fig. 4). Es ist wichtig, auch die unmittelbar unterhalb des Ganglions befindliche Stelle *A* auf der Unterlage festzustecken, damit der Nerv sich bei der Kontraktion nicht auf den Elektroden verschiebt.

Will man statt mit einem Konnektiv zwischen zwei Ganglien mit einem peripheren Oktopodennerven arbeiten, so bedient man sich statt des Mantelnerven des »langen« Stellarnerven (UEXKÜLL), der die Muskulatur des aboralen Mantel-

poles versorgt. Am geeignetsten ist der 3–4 cm lange Nerv von *Octopus macropus*. Nach BURIAN trennt man zu

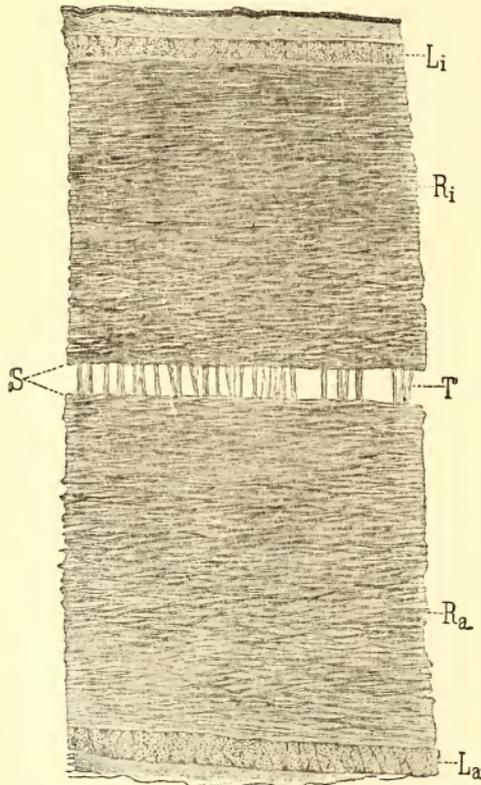


Fig. 3. Mantelmuskulatur von *Eledone moschata* (quer zur Längsachse des Tieres geschnitten). Nach BURIAN. *La* = äußere, *Li* = innere Längsmuskelschicht, *Ra* = äußere, *Ri* = innere Ringmuskelschicht, *S* = kapillarer Spaltraum, *T* = Transversalfasern.

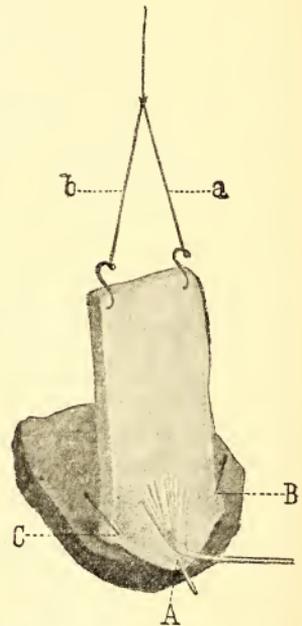


Fig. 4. Nervmuskelpreparat von *Eledone moschata*. Nach BURIAN. *A*, *B*, *C* = Kaktusstacheln zur Befestigung des Muskels auf einer Korkunterlage; *a*, *b* = doppelte Verbindung des Muskelbandes mit dem Schreibhebel.

seiner Präparation die Kieme vom Mantel los, schlägt sie zurück und löst die Membran über dem Ganglion und den Stellarnerven in weitem Umkreis ab. Hierauf schlingt man den langen Stellarnerv direkt am Ganglion an (er

entspringt, wo das Ganglion einen kleinen Pigmentfleck besitzt) und präpariert ihn bis zur Teilung in zwei Äste. Um das wirksamste Mantelstück zu finden, prüft man mit schwachen Induktionsströmen.

Die glatte Muskulatur des Kropfes wurde von DE VARIGNY (1893) untersucht (*Eledone moschata*). Der isolierte, mit Seewasser gefüllte Kropf kontrahiert sich in gleichmäßigem Rhythmus, während er in leerem Zustande weder isoliert noch in situ Kontraktionen zeigt.

Die Größe der Kontraktionen ist bis zu einem gewissen Grade abhängig vom Grade der Füllung (p. 45). Sie nimmt durch Ermüdung rasch ab; entleert man dann den Kropf für einige Zeit, so tritt wieder Erholung ein (p. 46).

Reizung mit Induktionsströmen bestimmter Intensität hat zuweilen ein Aufhören des Rhythmus zur Folge; nach Aufhören der Reizung werden die Kontraktionen größer und heftiger (p. 44).

Erwärmung beschleunigt die Kontraktionen und macht sie heftiger, schärfer voneinander abgesetzt (p. 49, 50).

Curare, Strychnin, Ergotin wirken erregend, Cicutin und Nicotin lähmend, letzteres nach vorübergehender Erregung, andere Gifte ungewiß (p. 53 ff.).

Der herausgeschnittene Kropf wurde unten zugebunden, mit Seewasser gefüllt und oben mit einer Kanüle armiert, die mit einer MAREYSchen Kapsel verbunden war. Wenn man durch zeitweilige Entleerung des Kropfes zu große Ermüdung verhindert, überlebt das Präparat (in der kalten Jahreszeit) viele Stunden.

### Literatur.

- Varigny, H. de** (1886), Recherches expérimentales sur la contraction musculaire chez les Invertébrés. in: Arch. Z. expér. (2) Vol. 3 bis. Mém. 2. 175 pp.
- Ballowitz, E.** (1892), Über den feineren Bau der Muskelsubstanzen. 1. Die Muskelfaser der Cephalopoden. in: Arch. mikr. Anat. Vol. 39 p. 291—324.
- Uexküll, J. von** (1892), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. in: Zeit. Biol. Vol. 28 p. 550—566.
- Varigny, H. de** (1893), Recherches expérimentales sur la contraction rythmique d'un organe à fibres lisses. (Jabot de l'*Eledone moschata*.) in: Journ. Anat. Phys. Paris Vol. 29 p. 40—64.
- Lafite-Dupont, ...** (1901), Fibres et fibrilles musculaires striées du manteau de *Sepia officinalis*. in: Trav. Stat. Z. Arcachon Vol. 5 p. 39—42.
- Marceau, F.** (1906), Recherches sur la structure des muscles du manteau des Céphalopodes en rapport avec leur mode de contraction. in: Trav. Stat. Z. Arcachon Vol. 8 p. 48—65.
- (1907), Note complémentaire sur la structure du manteau des Céphalopodes en rapport avec leur mode de contraction. *ibid.* Vol. 9 p. 88—91.
- Burian, R.** (1908), Methodische Bemerkungen über Nervmuskelpreparate von Oktopoden. in: Zeit. biol. Techn. Meth. Vol. 1 p. 136—143.

Guérin, J. (1908), Contribution à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. in: Arch. Z. expér. (4) Vol. 8 p. 1—178.

#### IV. Allgemeine Nervenphysiologie.

##### A. Ganglien.

###### Histologisches.

Über den feineren Bau der Ganglienzellen ist von GARIAEFF kurz berichtet worden. Sie enthalten zahlreiche Fibrillen, welche aus dem Axencylinder kommend sich oberflächlich verästeln ohne ein APATHY'sches Gitter zu bilden. Die Fibrillen scheinen zu dem deutlich ausgebildeten GOLGI'schen Netzwerk in Beziehung zu treten. Eine dichte Hülle von Neurogliafasern umspinnt die Ganglienzellen. Im allgemeinen stehen sie den Ganglienzellen der Wirbeltiere näher als denen der andern Wirbellosen.

###### Physiologie.

BAGLIONI (1905 a) fand einen Unterschied im Sauerstoffbedürfnis bei Ganglien und peripheren Nerven. Das Ganglion stellatum behielt in durchlüftetem Seewasser seine Erregbarkeit sehr lange, während es in gasfreiem Wasser sehr bald unerregbar wurde. Die Stellarnerven zeigten diese Differenz nicht (p. 421—422). BAGLIONI (1905 b) beobachtete ferner an *Eledone* bei Vergiftung des ganzen Tiers mit Phenol und einigen seiner Derivate klonische Krämpfe, mit Strychnin langdauernde tetanische Kontraktionen und gesteigerte Reflexerregbarkeit. Isolierte Vergiftung eines Stellarganglions mit Phenol durch Betupfen mit einer 2%igen Lösung erzeugte klonische Krämpfe der zugehörigen Mantelmuskulatur, Strychnin blieb unwirksam. Die elektive Wirkung des Phenols auf motorische Elemente, welche beim Frosch festgestellt wurde, scheint also auch für *Eledone* zu gelten, da die Stellarganglien als rein oder doch vorwiegend motorische Centren aufzufassen sind (s. unten p. 184).

###### Literatur.

- Baglioni, S. (1905 a), Über das Sauerstoffbedürfnis des Centralnervensystems bei Seetieren. in: Zeit. allg. Physiol. Vol. 5 p. 415—434.  
 — (1905 b), Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Centralnervensystems. II. Untersuchungen an *Eledone moschata* und anderen Wirbellosen. *ibid.* p. 43—65.  
 Gariaeff, W. (1906), Système nerveux des Céphalopodes. Structure fibrillaire des cellules ganglionnaires chez l'*Octopus vulgaris*. in: C. R. Soc. biol. Paris Vol. 61 p. 201, 202. (Vorläufige Mitteilung.)

## B. Periphere Nerven.

### Histologisches.

Die peripheren Nerven werden im allgemeinen (besonders in physiologischen Arbeiten) als marklos oder sehr markarm bezeichnet. GUÉRIN (Titel p. 160) spricht jedoch wiederholt von »tubes nerveux à myéline«. Die feinere histologische Untersuchung steht m. W. noch aus. An den sog. Mantelnerven (Mantelkonnektiven) der Oktopoden habe ich selbst keine Markscheide feststellen können.

### Physiologie.

Die Reizschwellen für konstante und tetanisierende elektrische Reizung liegen höher als beim Froschischiadicus. Einzelinduktionsschläge haben erst bei sehr großer Intensität und auch dann nur unsicheren Erfolg.

Mechanische Reizung des Mantelkonnektivs, Durchschneidung, Unterbindung hat nach FUCHS (1894) und BURIAN (mündl. Mitteil.) häufig eine Zuckung zur Folge, während UEXKÜLL (1893) die gegenteilige Angabe machte.

Bei Reizung mit konstantem Strom gilt für das Verhalten bei Öffnung und Schließung das PFLÜGER'sche Zuckungsgesetz (UEXKÜLL 1893).

Die elektrotonische Erregbarkeitsveränderung wurde von BORUTTAU (1897) untersucht. Er fand mit Rheotomversuchen am Mantelkonnektiv von *Octopus vulgaris* bei extrapolarer Ableitung von zwei gleichartigen Punkten der Längsoberfläche einen verhältnismäßig bedeutenden elektrotonischen Strom, wenn die benachbarte Elektrode Anode war, aber auch eine zwar sehr kleine, doch deutliche Ablenkung, wenn sie zur Kathode gemacht wurde. (UEXKÜLL hatte die Existenz extrapolarer elektrotonischer Ströme geleugnet; die Angaben BORUTTAU's wurden später von MENDELSSOHN bestätigt). Der Strom war bei verschiedenen Individuen verschieden stark, konnte ganz fehlen oder sogar durch einen entgegengesetzten, d. h. einen anelektrotonischen Strom auf der Kathodenseite ersetzt sein (p. 289, 290). Unterschiede zwischen Frosch und *Octopus* zeigten sich in der geringen Größe der elektrotonischen Erscheinungen und der geringeren extrapolaren Ausbreitung bei *Octopus*, ferner in der größeren Differenz zwischen An- und Katelektrotonus.

In bezug auf Ermüdbarkeit fand BORUTTAU (1905) das Mantelkonnektiv von *Octopus* viel näher dem Froschischiadicus als dem

Hechtolfaktorius stehend. Die Größe der negativen Schwankung erschien nach kräftiger Tetanisation eher vergrößert, und zwar durch eine Verlängerung der Dauer der Einzelschwankung. Diese Verlängerung der negativen Schwankung wurde auch von FUCHS bemerkt (p. 258). Langdauernde Reizung wurde jedoch von beiden nicht vorgenommen. UEXKÜLL hatte bei länger dauernder Reizung eine allmähliche Abnahme der Erregbarkeit bemerkt, welche er auf ein Absterben des Nerven vom centralen Ende her zurückführte. BURIAN (1908 a) fand jedoch, daß es sich hier um eine Ermüdungserscheinung handelt. Im Gegensatz zu den Wirbeltieren eignen sich die Nerven der Cephalopoden in hohem Grade zur Untersuchung der Ermüdung der Nervenfasern. Reizt man den Nerven eines Nervmantelpräparates von *Octopus* oder *Eledone* einige Zeit hindurch an einer Stelle mit mittelstarken Induktionsströmen, indem man gleichzeitig durch lokale Narkose einer mehr muskelwärts gelegenen Stelle des Nerven das Vordringen der Erregung zum Erfolgsorgan verhindert, so wird der Reiz nach Aufhebung der Narkose — je nach der Gesamtdauer der Reizung — entweder in verringertem Maße oder auch gar nicht mehr wirksam. Dies beruht in erster Linie auf der Ausbildung einer Unterwertigkeit an der Reizstelle. Aber auch der zwischen der Reizstelle und der narkotisierten Strecke gelegene Teil des Nerven erleidet die nämliche Zustandsänderung jedoch in erheblich schwächerem Grade, weil die der Dauerreizung unterzogene Nervenfasern die Erregung mit stetig wachsendem Dekrement leitet. Eine Reizpause von wenigen Minuten genügt, um die Unterwertigkeit ganz oder größtenteils rückgängig zu machen. Daß es sich dabei nicht um eine — bei diesen Nerven ja überhaupt geringe (s. o.) — extrapolare Ausbreitung einer elektrotonischen Veränderung, sondern um eine echte Ermüdungserscheinung handelt, ergaben besonders Reizversuche mit ausgeglichenen Strömen (1908 b, p. 187, 188).

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bestimmte UEXKÜLL (1894) mit der myographischen Methode und Einzelöffnungsschlägen. Da der Nerv auf Einzelinduktionsschläge schwer anspricht, wurde zuerst die Erregbarkeit durch mehrmalige Vorreizung bei gleichzeitiger Umlegung des Stromes gesteigert. Die Geschwindigkeit betrug zwischen 40 und 100 cm in der Sekunde für eine Zimmertemperatur von 20—22° C. Abkühlung des Nerven hatte eine deutliche Verlangsamung zur Folge.

Der Aktionsstrom wurde zuerst ebenfalls von UEXKÜLL (1893 p. 560) mit dem Kapillarelektrometer untersucht. Das Verhältnis von

Aktionsstrom und Ruhestrom des Nerven ist bei *Eledone* ziemlich dasselbe wie beim Frosch, wobei allerdings der Ruhestrom des Cephalopoden nur etwa den dritten Teil, höchstens die Hälfte des für den Frosch gefundenen Betrages erreicht.

Nach FUCHS gilt für den Längsquerschnittstrom das Du Bois-REYMOND'sche Gesetz. Die elektromotorische Kraft kann bedeutend größer sein als die eines Froschischiadicus. Die negative Schwankung, welche im Gefolge tetanisierender Reizung auftritt, besteht nicht in einer, der Zeit nach, konstant bleibenden Schwächung des Stromes, sondern in einem dem Einzelreize sehr rasch folgenden Absinken und Wiederansteigen des Stromes, wobei das Absinken ein steiles, das Ansteigen ein langsames ist. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung wächst mit steigender Temperatur und steigender Reizintensität. Sie stimmt mit der von UEXKÜLL ermittelten Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung überein. Die Dauer der negativen Schwankung ist bei größerer Reizintensität eine kürzere als bei geringerer Reizintensität.

Die Applikation von Giften auf den motorischen Nervenstamm wurde von HOFMANN an den Stellarnerven von *Sepia* untersucht, und zwar dienten ihm die Chromatophorenveränderungen als Index. Lähmung ohne vorhergehende sichere Reizwirkung wird bewirkt durch eine 2%ige Lösung von Atropin, 1%ige Lösung von Kokain und 1—2%ige Lösung von Chloralhydrat in Seewasser. Am schnellsten wirkt das Kokain. Bei den beiden andern Giften geht der völligen Lähmung ein Stadium stärkerer Ermüdbarkeit voran: wenn dem ersten Reiz bald ein neuer folgt, tritt kein Effekt ein, sondern erst wieder nach einiger Zeit der Erholung (p. 430). Eine starke Erregung wird durch Natronlauge bis zu Verdünnungen von  $\frac{1}{80}$  norm. gesetzt. Die Reizwirkung äußert sich selten in einer ruhigen Dauererregung, sondern häufig ist ein plötzliches Auftreten und Verschwinden und rhythmisches Schwanken der Erregung. Eine der Narkose vorangehende Erregung fand HOFMANN auffallenderweise bei Bepinselung des Nerven mit Äther und Chloroform (p. 430), BURIAN sogar bei Narkose mit Ätherdämpfen in einer Ätherkammer (mündl. Mitteil.). Ebenso wirkt im Gegensatz zu den Wirbeltieren Ammoniak stark erregend (HOFMANN p. 428—430).

Als erste Folge der Einwirkung eines mäßigen Kohlensäurestroms, sowie der Narkose mit Äther- oder Chloroformdampf fand BORUTTAU (1905) eine Vergrößerung der negativen Schwankung des Demarkationsstroms. Bei längerer Einwirkung nahm sie ab bis zum

Verschwinden, um nach Abstellung der Narkose wieder zu erscheinen, und zwar stets verstärkt gegen den Anfangsstrom. Sowohl die initiale Verstärkung, wie diejenige nach Abstellung des chemischen Agens, erwies sich bei der Rheotom- und Kapillarelektrometeranalyse als bedingt durch die Verlängerung des absteigenden Schenkels der Aktionsstromkurve. Das von vornherein bemerkbare beträchtliche Dekrement im Nerven wurde durch Narkose verstärkt, und zwar blieb diese Wirkung lokal auf die narkotisierte Stelle beschränkt. Die Widerstandsfähigkeit des Nerven gegen flüchtige Narkotika ist groß.

Über die Erstickung des *Octopus*nerven hat BORUTTAU (1905) zwei Versuche mit Durchleitung von Stickstoff angestellt. Die negative Schwankung verschwand nach etwa  $1\frac{1}{4}$  Stunden und stellte sich nach Durchtreiben eines Luftstroms in einigen Minuten völlig wieder her.

### Literatur.

- Uexküll, J. von (1893), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. in: Zeit. Biol. Vol. 28 p. 550—566.
- (1894), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 3. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Nerven. *ibid.* Vol. 30 p. 317—327.
- Fuchs, S. (1894), Über den zeitlichen Verlauf des Erregungsvorganges im marklosen Nerven. in: Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Vol. 103 3. Abt. p. 207—290.
- Boruttau, H. (1897), Der Elektrotonus und die phasischen Aktionsströme am marklosen Cephalopodennerven. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 66 p. 285—307.
- Mendelssohn, ... (1901), Sur les courants électrotoniques extrapolaires dans les nerfs sans myéline. in: C. R. Ac. Sc. Paris Vol. 132 p. 1507—1509.
- Boruttau, H. (1905), Elektropathologische Untersuchungen. II. Zur Elektropathologie des marklosen Cephalopodennerven. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 107 p. 193—206.
- Hofmann, F. B. (1907), Über einen peripheren Tonus der Cephalopoden-Chromatophoren und über ihre Beeinflussung durch Gifte. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 118 p. 413—451.
- Burian, R. (1908 a), Ermüdung und Erholung des Nerven. Nach Untersuchungen an Cephalopoden. Vorläufig mitgeteilt auf dem VII. internationalen Physiologenkongreß zu Heidelberg (s. Zentralbl. Physiol. Vol. 21 p. 493—494).
- (1908 b), Ein Apparat zur Erzeugung von gleichartigen Induktionsströmen (bzw. von Kettenstromstößen) alternierender oder gleichbleibender Richtung. in: Zeit. biol. Techn. Meth. Vol. 1 p. 177—188.

## V. Spezielle Nervenphysiologie.

### Anatomisches.

#### A. Das Centralnervensystem.

Als Centralnervensystem oder Gehirn wird gemeinlich der Komplex von Ganglien bezeichnet, welcher den Anfangsteil des Ösophagus umgibt. Es enthält außer solchen Ganglien, die einen entschieden centralen Charakter tragen, auch peripherische Ganglien, welche von andern, außerhalb der Schädelkapsel im Körper liegenden peripheren Ganglien physiologisch nicht zu trennen sind.

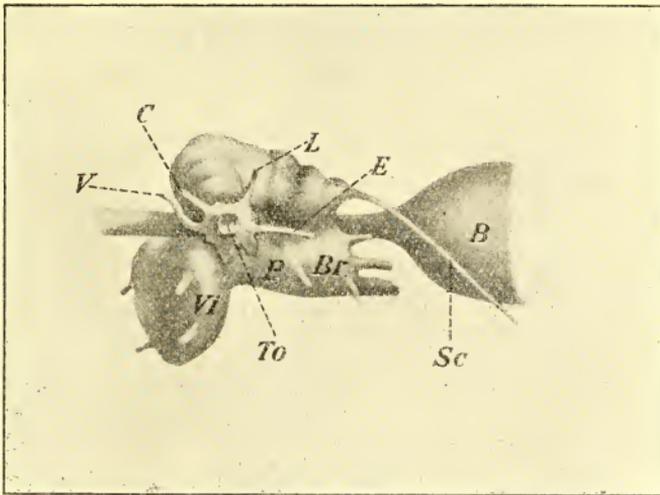


Fig. 5. Gehirn von *Eledone* mit den Augennerven, von der rechten Seite gesehen, nach JATTA (publiziert von MAGNUS). *B* = Bucca, *Br* = Brachialganglion, *C* = Kolorationsnerv der Iris, *E* = Erweiterungsnerv der Pupille, *L* = Ligament zur Befestigung des Gehirns an der knorpeligen Schädelkapsel, *P* = Pedalganglion, *Sc* = Stomatocerebralkonktiv, *To* = Tractus opticus, *V* = Verengerungsnerv der Pupille, *Vi* = Visceralganglion.

Das Gehirn setzt sich aus zwei gesonderten Partien zusammen, zwischen denen der Ösophagus hindurchzieht, der Supra- und Subösophagealportion. Beide stehen jederseits durch eine vordere und eine hintere Kommissur in Verbindung.

Die Subösophagealportion besteht aus drei symmetrisch gebauten Doppelganglien. Vorn liegt das Brachialganglion (Fig. 6 *Br*), aus dem die Arme nerven austreten, in der Mitte das Pedalganglion (Fig. 6 *P*), so genannt, weil es unter andern die Nerven zum Trichter

entsendet, der als Homologon des Fußes der übrigen Mollusken gilt; nach rückwärts folgt das Visceralganglion (Fig. 6 *V*), aus dem die Visceralnerven und Mantelkonnective ihren Ursprung nehmen. In das Brachialganglion tritt die vordere große Kommissur von der Supraösophagealportion ein, in das Pedal- und Visceralganglion an ihrer Vereinigungsstelle die hintere große Kommissur.

Die Supraösophagealportion besteht bei *Eledone* aus sechs, bei *Sepia* aus fünf Ganglien. Das vorderste dieser Ganglien, welches sich nur bei den Oktopoden findet (Supraösophagealganglion nach DIETL<sup>1</sup>), ist wahrscheinlich homolog dem der Bucca aufliegenden Ganglion buccale superius der Dekapoden (CHÉRON). UEXKÜLL bezeichnet es als Buccalganglion (Fig. 6 *Bu*).

Dem Buccalganglion schließen sich nach hinten drei Centralganglien und zwei Cerebralganglien (UEXKÜLL) an, in der Weise, wie es die Figuren 5 und 6 zeigen. Das erste Centralganglion (Lobus frontalis inferior nach DIETL) grenzt vorn an das Buccalganglion, hinten an das zweite Centralganglion und das erste Cerebralganglion. Das zweite und dritte Centralganglion bilden zusammen die Basis der Supraösophagealportion (Lobus basalis anterior und posterior nach DIETL).

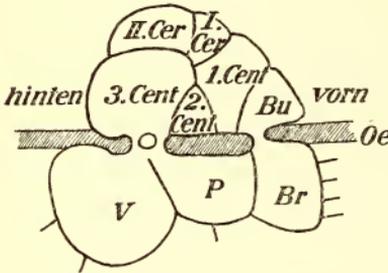


Fig. 6. Gehirn von *Eledone* von der rechten Seite gesehen, schematisch nach DIETL und MAGNUS. *Br* = Brachialganglion, *Bu* = Buccalganglion, *I.*, *2.*, *3. Cent* = 1., 2., 3. Centralganglion, *I.*, *II. Cer* = 1., 2. Cerebralganglion, *Oe* = Ösophagus, *P* = Pedalganglion, *V* = Visceralganglion.

Von den drei Centralganglien werden die beiden Cerebralganglien getragen, von denen das zweite, hintere, das bedeutendere ist. (Das vordere nach DIETL Lobus frontalis superior, das hintere Lobus verticalis).

Der feinere Bau der einzelnen Ganglien ist am besten von DIETL untersucht (*Eledone*). Sie bestehen durchgängig aus einer centralen Fasermasse und einer Rinde von Ganglienzellen verschiedener Größe.

Im Brachialganglion lassen sich die Armnerven von ihrer Eintrittsstelle an als distinkte Faserbündel verfolgen, welche nach hinten zu konvergieren und von denen sich je vier (bei den Deka-

<sup>1</sup> Über die Synonymie der Bezeichnungen in den älteren Arbeiten von CHÉRON, OWSJANNIKOW & KOWALEVSKY, STIEDA und IHERING vgl. DIETL p. 484.

poden fünf) zu einem starken Bündel vereinigen. Diese kommen zum größten Teil aus dem Pedalganglion, beziehen aber aus der Markmasse des Brachialganglions bedeutende Verstärkungen. Eine Querkommissur verbindet die linke und rechte Hälfte des Ganglions.

Die vorderen Seitenkommissuren verbinden das Brachialganglion mit den oberen Ganglien. Sie kommen jederseits als ein kräftiges Faserbündel aus den oberen Hörnern des dritten Centralganglions und aus dem ersten Cerebralganglion, steigen hinter dem ersten Central- und Buccalganglion schräg nach vorn herab, indem sie aus diesen beiden Verstärkungen empfangen und treten medial von den Armnerven in die Marksubstanz des Brachialganglions ein. Hier zerfasern sie sich pinselförmig und beteiligen sich nach DIETL an der Bildung der Armnerven, in denen sie ein centrales Bündel darstellen. JATTA (p. 131) leugnet jedoch den Zusammenhang mit den Armnerven.

Aus dem Ganglion pedale entspringen jederseits zwei Trichternerven, ein vorderer und ein hinterer. Die Fasern des hinteren lassen sich deutlich ins Ganglion viscerales verfolgen. Nach außen von den Trichternerven verläßt der Statocystennerv das Ganglion. Er entspringt im dritten Centralganglion und steigt durch die hintere Seitenkommissur ab.

Diese Kommissur verbindet die Markmasse des zweiten und dritten Centralganglions einerseits mit dem Pedal- und Visceralganglion andererseits. Aus ihrem oberen dicken Teil, dem Stiel nach UEXKÜLL, entspringt der Tractus opticus (Fig. 5 To). Zur Bildung der hinteren Seitenkommissur sammeln sich Bündel aus dem dritten Centralganglion in der unteren seitlichen Partie der Markmasse und vereinigen sich mit Fasern aus der hinteren Kante des zweiten Centralganglions, welche sich von der zum Opticus ziehenden Hauptmasse abzweigen und nach unten umbiegen. Sie steigen in der Seitenkommissur zum Pedalganglion ab und mischen sich teils jenen Bündeln bei, welche die Armnerven bilden, teils ziehen sie nach rückwärts in das Visceralganglion, teils bilden sie den Statocystennerv. Die Fasern des letzteren beschreiben in der Markmasse einen Bogen, mit dem sich zwei von oben und außen kommende Schenkel zu einem Chiasma verbinden. Eine direkte Kommissur von der untersten Partie des dritten Centralganglions zum Visceralganglion verläuft ebenfalls in der hinteren Seitenkommissur und zwar hinter der Hauptmasse derselben. Endlich führt die hintere Seitenkommissur auch aufsteigende Fasern aus dem Pedal- und Visceralganglion, welche

in den Opticus eintreten. Die vom Visceralganglion entspringenden Mantelkonnektive beziehen ihre Fasern aus der vorderen oberen Seitenfläche, die Visceralnerven aus der hinteren oberen Fläche. Die ersteren verlassen das Ganglion an der Seitenfläche, die letzteren an der unteren Fläche nahe der Medianlinie. Mit dem Pedalganglion steht das Visceralganglion durch zwei laterale Faserstränge in Verbindung, mit dem oberen Ganglion durch die erwähnten Züge in der hinteren Seitenkommissur.

Aus dem Buccalganglion entspringen nach vorn die Lippenerven und die Stomatocerebralkommissuren, welche die Verbindung mit dem Eingeweidennervensystem herstellen. Im Innern findet sich eine bogenförmige Kommissur, welche zwischen den beiden symmetrischen Hälften des Ganglions verkehrt. Nach rückwärts seitlich hängt die centrale Fasermasse mit der des ersten Centralganglions zusammen; zugleich kommt hier die vordere seitliche Kommissur herabgezogen, welche Fasern für das Buccalganglion mitbringt, aber auch ein kräftiges Bündel aus ihm mitnimmt.

Im ersten Centralganglion lassen sich querverlaufende Fasern und solche unterscheiden, die nach rückwärts ziehen und mit der vorderen Seitenkommissur in Verbindung treten.

Die Hauptmasse der Fasern des zweiten Centralganglions zieht in den Opticus. Die Beziehung zur hinteren Seitenkommissur wurde erwähnt.

Die Fasermasse des dritten Centralganglions hängt nach oben jederseits mit dem ersten Cerebralganglion zusammen. Medial von dieser Vereinigungsstelle löst sich von der Fasermasse ein Horn ab, welches als kräftiges Faserbündel nach unten zieht und die erwähnte vordere Seitenkommissur bildet. Andere Fasern gehen direkt und durch Vermittlung des zweiten Centralganglions in die hintere Seitenkommissur über. Zwischen den oberen Hörnern und an der Basis des Ganglions finden sich Querkommissuren. Die letztere ist die Opticuskommissur.

Das erste Centralganglion gibt starke Verbindungsstränge durch die hintere Seitenkommissur zum Opticus ab, von denen ein Teil zum Geruchsorgan geht, und steht in breiter Verbindung mit dem zweiten Cerebralganglion.

Dieses zerfällt in seinem Innern in sieben längsverlaufende Markbänder, welche von eigenen Rindenlagern umgeben sind. Äußerlich ist dieses Verhalten an longitudinalen Furchen kenntlich. Nach vorn fließen die Markbänder zur Kommissur mit dem ersten Cerebral-

ganglion zusammen. Nach rückwärts erfahren sie einen lebhaften Faseraustausch durch Verbindungsbrücken an ihrem oberen Rande. Sie entsenden nach unten radiale Bündel zum dritten Centralganglion, welche besonders in den Opticus übergehen, und zu den hier entstehenden vorderen Kommissuren.

### Literatur.

- Chéron, J.** (1866), Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. in: Ann. Sc. nat. (5) Vol. 5 p. 5—122.
- Owsjannikow, Ph. & A. Kowalevsky** (1867), Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. in: Mém. Acad. imp. St.-Pétersbourg (7) Vol. 11 36 pgg.
- Stieda, L.** (1874), Studien über den Bau der Cephalopoden. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 24 p. 84—122.
- Ihering, H. von** (1877), Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig (p. 257).
- Dietl, M. J.** (1878), Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. in: Sitz.-Ber. Akad. Wien math. nat. Kl. 1. Abt. Vol. 77 p. 481—532.
- Jatta, G.** (1889), La innervazione delle braccia dei Cefalopodi. in: Boll. Soc. Nat. Napoli Vol. 3 p. 129—132.
- Uexküll, J. von** (1895), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 4. Zur Analyse der Funktionen des Centralnervensystems. in: Zeit. Biol. Vol. 31 p. 584—609.

### B. Die peripheren Ganglien und ihre Verbindungen.

Abgesehen von den zum Eingeweidennervensystem gehörigen Ganglien, die gesondert behandelt werden sollen (unten p. 179), kommen hier in Betracht: 1. die Augenganglien, welche durch die Pedunculi oder Tractus optici mit den hinteren Seitenkommissuren des Gehirns in Verbindung stehen, 2. die Kolorationsganglien oder Glanglia pedunculi, welche dem Tractus opticus mit einem kurzen Stil aufsitzen, 3. die Stellarganglien, deren Verbindung mit den Visceralganglien des Gehirns die Mantelkonnective bewerkstelligen, 4. die Ganglienstränge der Arme, deren Längskommissuren aus den Brachialganglien des Gehirns entspringen, und 5. das dem Buccalganglion der Oktopoden entsprechende Ganglion suprabuccale der Dekapoden. Eine nicht näher untersuchte periphere gangliöse Anschwellung des Verengerungs- und Entfärbungsnerven der Iris sei hier erwähnt.

Am Augenganglion (Fig. 10 *Go*, 11 *Go*) unterscheidet sich eine periphere, gegen den Bulbus zu gerichtete Rindenzone von einer centralen Markzone, aus welcher der Tractus opticus entspringt. Die

erstere zeigt eine regelmäßige Schichtung in Faserlagen und Zellschichten, die letztere eine unregelmäßige Mischung beider Elemente. Die Schichten der Rindenzone sind von außen nach innen (*Eledone*): die äußere Körnerschicht (Fig. 7 *aK*), die plexiforme Schicht (Fig. 7 *P*)

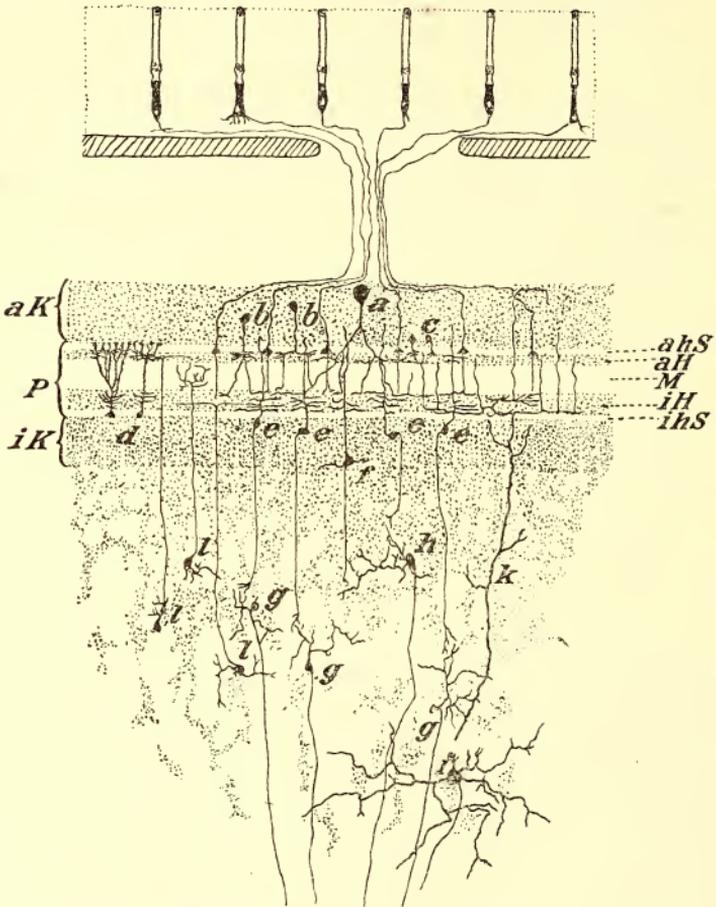


Fig. 7. Nerven-elemente des Ganglion opticum, schematisch.  
 Nach LENHOSSÉK. Erklärung im Text.

und die innere Körnerschicht (Fig. 7 *iK*). Die plexiforme Schicht zerfällt wiederum in den äußeren hellen Saum, den äußeren Horizontalplexus, die Mittelzone, den inneren Horizontalplexus und den nicht immer deutlichen inneren hellen Saum (Fig. 7 *ahS*, *aH*, *M*, *iH* und *ihS*).

Die einzelnen Elemente sind mit Hilfe der GOLGI-Methode am besten bei *Eledone* untersucht (LENHOSSÉK).

Die centripetalen Fasern der Retinazellen enden in der plexiformen Schicht auf der Grenze zwischen dem äußeren hellen Saum und dem äußeren Horizontalplexus mit einer kegelförmigen Verdickung. Gegen die tieferen Lagen des Plexus sendet diese Verdickung zahlreiche kurze, feine Fäserchen und einen längeren medianen Fortsatz, welcher bei jüngeren Tieren etwa bis zur Mittelzone zieht, bei erwachsenen den inneren Horizontalplexus erreicht (Fig. 7). Eine anastomotische Verbindung mit den Verästelungen anderer Zellen kommt nicht vor.

Die äußere Körnerschicht enthält: 1. oberflächliche große Zellen mit einem centripetalen Fortsatz, der sich entweder schon in der Körnerschicht oder im Bereich des äußeren Plexus oder erst im inneren Plexus zerfasert (Fig. 7a), 2. etwas kleinere Zellen, deren Fortsatz im Bereich des äußeren Plexus ein dichtes Büschelchen bildet und dann stark verdünnt bis in die Mittelzone zieht (Fig. 7b), 3. noch kleinere Zellen mit einem kurzen Fortsatz, dessen Verzweigungen schon im äußeren Plexus ihr Ende erreichen (Fig. 7c).

Die innere Körnerschicht enthält kleinere und größere Zellen, die in regelmäßigen Längsreihen angeordnet sind. Die größeren liegen an der inneren Grenze der Schicht. Beide sind bipolar oder auch multipolar. Ein starker centrifugaler Dendrit gibt im inneren Horizontalplexus eine Anzahl variköser Ästchen ab und zieht bis in die äußere Körnerlage. Zuweilen verzweigen sich spärliche Seitenästchen auch im äußeren Plexus. Von dem dem Hauptdendriten gegenüberliegenden Pole entspringt außer wenigen kleinen Dendriten ein dünner Nervenfortsatz, welcher wahrscheinlich meistens in der Markzone endigt und mit den Zellen dieser Schicht anastomosiert (Fig. 7e und f).

Das Mark besteht aus Zellsträngen in netzförmiger Gruppierung, zwischen denen die Fasermassen liegen. Gegen den Hilus hin nehmen die letzteren allmählich zu. Die Axe der Zellstränge bildet häufig ein Blutgefäß. Es lassen sich vier Arten multipolarer Zellen unterscheiden: 1. kleine Zellen, welche ihren Nervenfortsatz centripetal und Dendriten gegen den Hilus entsenden (Fig. 7g), 2. kleine Zellen mit centrifugalem Fortsatz, welcher sich entweder im inneren Plexus oder in der Mittelzone oder im äußeren Plexus verästelt (Fig. 7l), 3. größere Zellen mit hauptsächlich gegen den Hilus gerichteter Verzweigung und einem centripetalen Nervenfortsatz (Fig. 7h), 4. Riesenzellen, die hauptsächlich in den centraleren Schichten der Markzone liegen, mit starken Dendriten und einem feinen centripetalen Fort-

satz (Fig. 7 *i*). Besonders starke Dendriten, welche bis in die äußere Körnerschicht aufsteigen, hängen wahrscheinlich mit diesen Zellen zusammen (Fig. 7 *k*).

Als Gliazellen faßt LENHOSSÉK an der Grenze zwischen der inneren Körnerschicht und der plexiformen Schicht gelegene Zellen auf, deren stachelige Fortsätze bis zur hinteren Grenze der äußeren Körnerschicht ziehen (Fig. 7 *d*). Außerdem durchziehen das Ganglion Fasern, welche mit keiner Zellart in Verbindung stehen und vielleicht die dem Opticus beigemischten motorischen und sensiblen Fasern der Augenmuskeln und anderer nicht zur Retina gehöriger Teile darstellen.

In einer vorläufigen Mitteilung beschreibt KOPSCH für *Sepia* ähnliche Verhältnisse. Die abweichendste Angabe betrifft die Endigungsweise der Retinalfasern. Zum Teil sollen sie erst in der Markzone endigen.

Das Kolorationsganglion liegt dem Tractus opticus dicht hinter seinem Austritt aus dem Ganglion opticum als ein stecknadelkopfgroßes Knötchen dorsal auf (Fig. 10 und 11 *Cg*). Es besteht aus einer zelligen Rindenschicht und einer centralen Fasermasse, aus welcher der Nerv austritt. Dieser sendet seine Fasern zum Gehirn und zum Ganglion opticum. Von den zum Ganglion opticum gehenden Fasern vermischt sich ein Teil mit dem Tractus opticus, ein anderer Teil ist als gesondertes Bündel erkennbar (JATTA).

Die Stellarganglien (Fig. 10 und 11 *Sg*) liegen an der Dorsalseite des Mantels hinter der Anheftungsstelle der die Mantelhöhle in schräger Richtung durchsetzenden Musculi laterales. Sie haben die Form eines Dreiecks, in dessen zum Kopf gerichtete Spitze das Mantelkonnektiv oder (*Sepia*) ein Ast desselben eintritt und aus dessen gegenüberliegender Seite die Stellarnerven ihren Ursprung nehmen. An der nach hinten gerichteten Spitze des Ganglions findet sich regelmäßig ein Pigmentfleck. Der feinere Bau ist nicht untersucht.

Die peripheren Ganglien der Arme setzen sich zusammen aus dem Axenstrang, den intramuskulären Ganglienleisten (bei Oktopoden vier, bei Dekapoden sechs), und den Saugnapfganglien. Außerdem finden sich zerstreute Ganglienzellen im Stiel der Saugnapfe bei den Dekapoden.

Der Axenstrang besteht bei den Oktopoden aus der cellulären Rindenschicht, welche in der Dorsallinie durch hier eingelagerte längsverlaufende Nervenstränge unterbrochen wird, und aus der centralen Fasermasse. Die auf dem Querschnitt hufeisenförmige

Zellmasse zeigt auf der Höhe jedes Saugnapfes eine Anschwellung. Bei den Dekapoden kommt zu den dorsalen Nervensträngen, welche hier fast zu einem einheitlichen Strang verschmelzen, noch ein ventraler ebenfalls oberflächlich gelegener Nervenstrang. Die Anschwellungen des Stranges fehlen bei ihnen. In den beiden langen Tentakeln ist die Zellschicht relativ schwach ausgebildet; eine Zunahme erfährt sie in den mit Saugnapfen besetzten Endanschwellungen der Arme.

Unter den Ganglienzellen finden sich hier und da, besonders in der ventralen Medianlinie, solche von besonderer Größe. Die Silberimprägnierung (GUÉRIN) ergibt, daß die Ganglienzellen der Rindenschicht motorische sind und ihren Nervenfortsatz entweder an die dorsalen oder lateralen Längsmuskeln oder an die Muskulatur der Saugnapfe entsenden. Die Dendriten dringen in die Marksheide ein (Fig. 8 a). Außerdem imprägnieren sich sensible Fasern, welche anscheinend nur von der Ventralseite aus in den Axenstrang eintreten (Fig. 8 b).

Die intramuskulären Ganglienzellen (cordons nerveux intramusculaires GUÉRIN) liegen eingebettet in

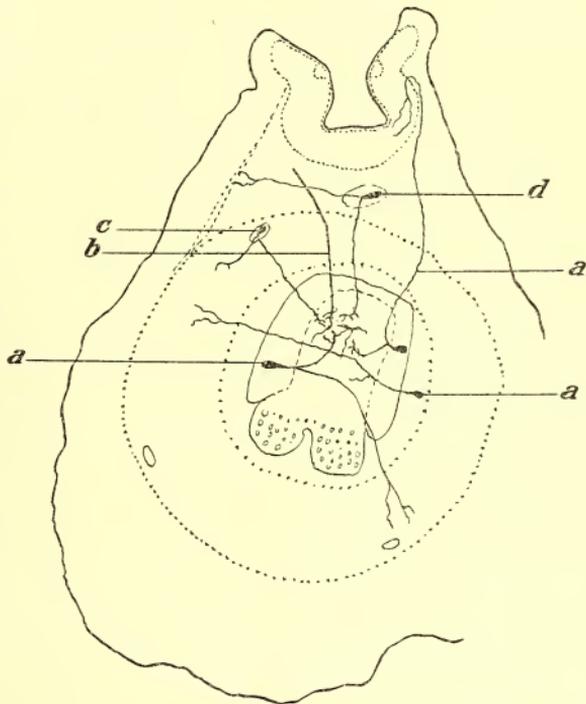


Fig. 8. Schematischer Querschnitt durch den Arm von *Octopus vulgaris* mit den durch Silberimprägnation dargestellten Nervenelementen. Nach GUÉRIN. Erklärung im Text.

der Längsmuskulatur, in ungefähr gleichen Abständen auf den Querschnitt verteilt (Fig. 8 c). Die Fortsätze ihrer Zellen verästeln sich in der benachbarten Muskulatur, ein längerer Fortsatz dringt in die Markmasse des Axenstranges ein.

Die Saugnapfganglien (ganglions sous-acétabulaires GUÉRIN) liegen zwischen Saugnapf- und Armmuskulatur eingebettet. Sie lassen eine Scheidung in einen peripheren und einen centralen Anteil erkennen. Ihre Zellen entsenden Fortsätze an die äußeren Saugnapfmuskeln und in das Mark des Axenstranges (Fig. 8 d). Der Zusammenhang dieser drei verschiedenen motorischen Elemente, der Zellen des Axenstranges, der intramuskulären Stränge und der Saugnapfganglien, mit den sensiblen Fasern wird vermutet (GUÉRIN p. 129).

In den großen Längsnervensträngen lassen sich zwei verschieden imprägnierbare Faserarten unterscheiden, welche GUÉRIN für sensible und motorische hält (p. 131). Feine Fortsätze dieser Fasern dringen allenthalben in die Markmasse des Axenstranges ein.

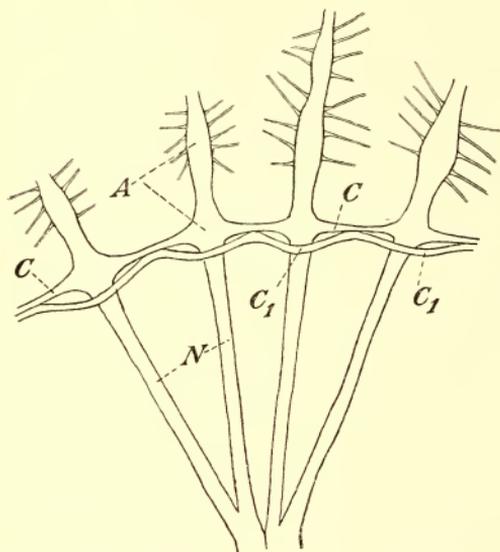


Fig. 9. Kommissuren zwischen den Armnerven. Schematisiert nach JATTA (publiziert von UEXKÜLL). *A* = seriale Anschwellungen der Armnerven, *C* = Hauptkommissur, *C*<sub>1</sub> = bogenförmige Kommissuren, *N* = proximaler Teil der Armnerven.

Wo der Axenstrang gegen die Bucca zu aus der Armmuskulatur heraustritt, verliert er die Ganglien und besteht nur aus Nervensträngen. Noch innerhalb der Armmuskulatur, und zwar von der letzten Anschwellung aus, geht eine Kommissur von Axenstrang zu Axenstrang, so daß ein geschlossener Ring gebildet wird (Fig. 9 *C*). Auf der Innenseite dieser Ringkommissur sitzen acht weitere feine Kommissuren (Fig. 9 *C*<sub>1</sub>) auf, die in Form von kleinen Brücken jede letzte Anschwellung überspringen (Fig. 9).

Das kleine rundliche Ganglion suprabuccale der Dekapoden (Fig. 11 *Gsb*) liegt der Bucca dorsal auf, und entsendet, wie das Ganglion buccale der Oktopoden, dem es nach CHÉRON (Titel oben p. 169) homolog ist, die Nerven der Lippenhaut. Durch zwei lange Kommissuren steht es mit dem Ganglion infrabuccale des Eingeweidennervensystems in Verbindung.

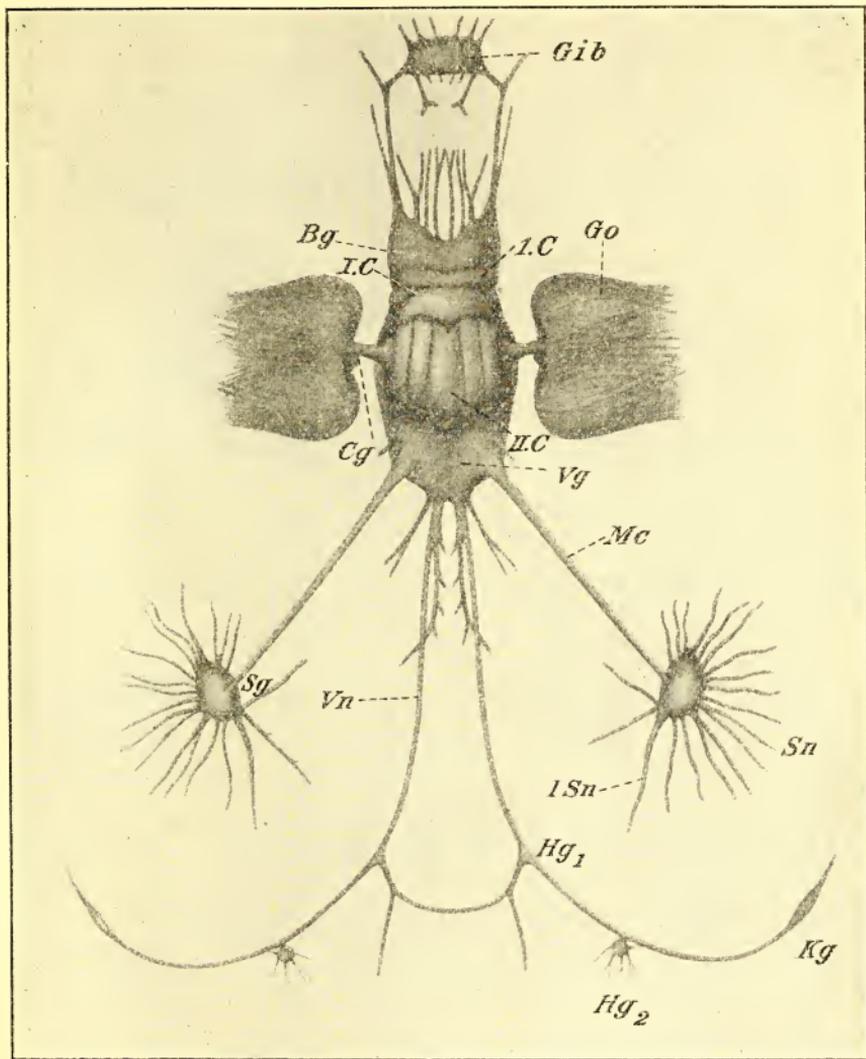


Fig. 10. Übersichtsbild des Nervensystems von *Eledone moschata*. Nach JATTA (publiziert von UEXKÜLL). *Bg* = Buccalganglion, *I.C* = 1. Centralganglion, *I.C*, *II.C* = 1. und 2. Cerebralganglion, *Cg* = Kolorationsganglion, *Gib* = Ganglion infrabuccale, *Go* = Ganglion opticum, *Hg<sub>1</sub>*, *Hg<sub>2</sub>* = 1. und 2. Herzganglion, *Kg* = Kiemenganglion, *lSn* = langer Stellarnerv, *Mc* = Mantelkonnektiv (Mantel-nerv), *Sg* = Stellarganglion, *Sn* = Stellarnerven, *Vg* = Visceralganglion, *Vn* = Visceralnerven.

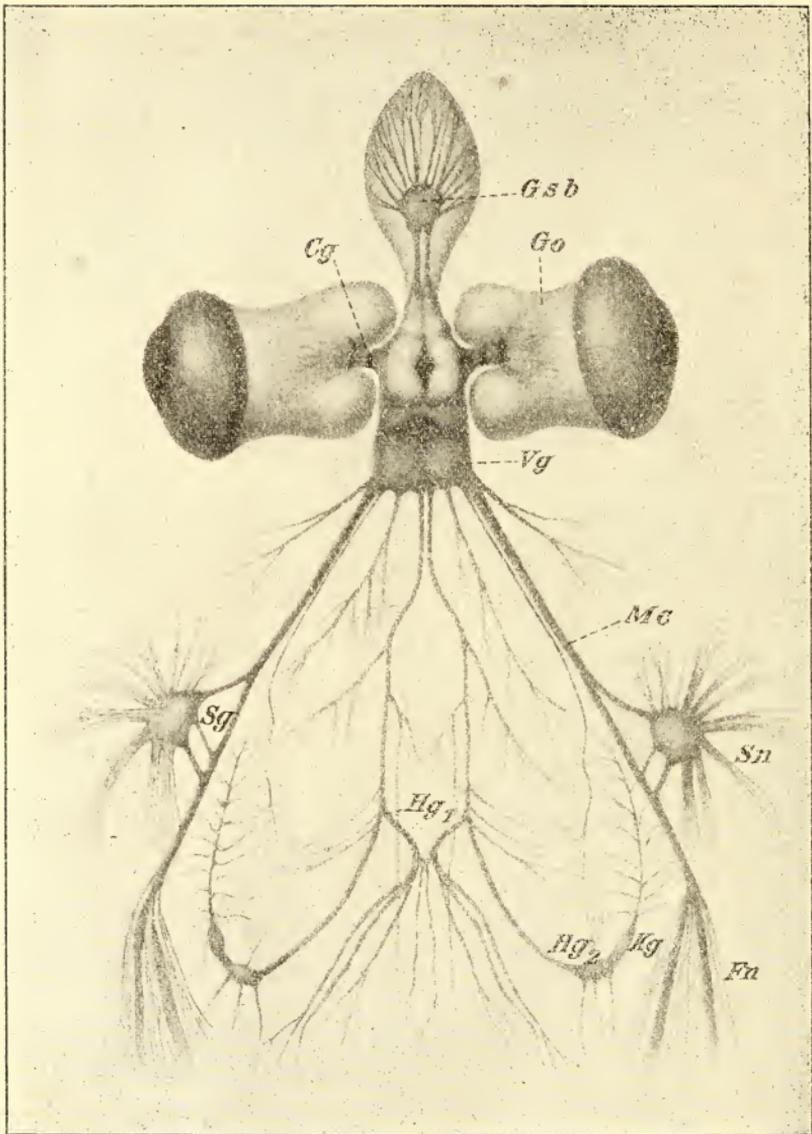


Fig. 11. Übersicht des Nervensystems von *Sepia officinalis*. Nach einer nachgelassenen Zeichnung von JATTA. *Cg* = Kolorationsganglion, *Fn* = Flossenerven, *Go* = Ganglion opticum, *Gsb* = Ganglion suprabuccale, *Hg<sub>1</sub>*, *Hg<sub>2</sub>* = 1. und 2. Herzganglion, *Kg* = Kiemenganglion, *Mc* = Mantelkonktiv, *Sg* = Stellarganglion, *Sn* = Stellarnerven, *Vg* = Visceralganglion.

## Literatur.

- Jatta, G.** (1887), Sopra il così detto ganglio olfattivo dei cefalopodi. in: Boll. Soc. Natural. Napoli. Vol. 1 p. 30—33.
- Kopsch, F.** (1895), Das Augenganglion der Cephalopoden. in: Anat. Anz. Vol. 11 p. 361—369.
- Lenhossék, M. von** (1896), Histologische Untersuchungen am Schlappen der Cephalopoden. in: Arch. mikr. Anat. Vol. 47 p. 45—120.
- Guérin, J.** (1908), Contribution à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. in: Arch. Zool. expér. (4) Vol. 8 p. 1—178.

## C. Die peripheren Nerven.

Folgende periphere Nerven sind in ihrem Verlauf näher untersucht (besonders von JATTA, handschriftlicher Nachlaß): die Nerven der Lippenhaut, des Trichters, die somatischen Nerven (Nerven der eigentlichen Körperwand), die Nerven des Mantels, der Arme und das periphere Nervengeflecht der Haut mit den Chromatophorenerven. Dazu kommen die im folgenden Kapitel behandelten Nerven der Sinnesorgane.

Die Lippennerven entspringen bei den Oktopoden aus dem Ganglion buccale, dem ersten Ganglion der Supraösophagealportion des Gehirns. Bei *Eledone* treten aus dem Vorderrand des Ganglions drei Nervenpaare aus, welche anfangs parallel verlaufen, sich dann in der Lippenhaut verästeln und auch die Papillen der kreisförmigen Lippe innervieren. Zwei weitere Lippennerven, welche vorwiegend den ventralen Teil der Mundhaut versorgen, spalten sich von den Stomato-cerebralkommissuren ab, welche die Buccal- und Infrabuccalganglien verbinden. Bei *Octopus vulgaris* treten vier Paar Lippennerven aus dem Vorderrand des Ganglions aus. Bei den Dekapoden entspringen die entsprechenden Nerven aus dem der Bucca aufliegenden Ganglion suprabuccale.

Die Trichternerven entspringen als zwei starke Stämme aus dem hinteren unteren Teil des Pedalganglions, durchbohren den Kopfknopf vor den Statocysten und zerfasern sich an der Basis des Trichters angelangt fächerförmig. Seitenäste, welche sich von dem Stamm ablösen, innervieren die benachbarten Kopfmuskeln.

Die somatischen Nerven nehmen zum Teil ihren Ursprung vom Visceralganglion des Gehirns (bei *Eledone* sind nur diese bekannt), zum Teil zweigen sie sich von den Mantelnerven und Vis-

ceralnerven ab. Bei *Octopus vulgaris* innervieren die aus dem Visceralganglion kommenden Fasern den vorderen Teil der Körperwand, zwei von den Mantelkonnektiven sich abspaltende Äste den mittleren Teil und drei weitere, die sich von den Visceralnerven abzweigen, den hinteren Teil. Bei *Sepia officinalis* ziehen zwei stärkere Nerven, welche zwischen den Mantelkonnektiven und den Visceralnerven vom Ganglion viscerales entspringen, zum mittleren Teil der Körperwand und zwei dünnere Äste, welche ihren Ursprung lateral von den Mantelkonnektiven nehmen, zum vorderen Teil. Andere Äste zweigen sich von den Mantelkonnektiven und Visceralnerven ab.

Die gewöhnlich als Mantelnerven bezeichneten Mantelkonnektive sind nicht als periphere Nerven aufzufassen, sie stellen vielmehr aus motorischen und sensibeln Bahnen gemischte Kommissuren zwischen Visceral- und Stellarganglien dar, welche den intracentralen Kommissuren gleichzusetzen sind. Doch hat sich der Name Mantelnerven eingebürgert. Sie entspringen als zwei dicke Stränge vom Visceralganglion und ziehen jederseits in schräger Richtung zu den Stellarganglien. Der Anfangsteil der Nerven ist nach dem Verlassen der Schädelkapsel in die Wand der Leibeshöhle eingebettet, von welcher er nur durch eine dünne Membran getrennt ist. Die mittlere Nervenstrecke ist in den Musculus lateralis eingelagert, der letzte Teil liegt, nur von einer dünnen Haut bedeckt, auf der Innenseite des Mantels. Bei *Octopus macropus* ist der Mantelnerv in seinem ganzen Verlauf von einer muskulösen Hülle umschlossen (BURIAN, oben p. 157).

Bei den Dekapoden (*Sepia*) spaltet sich vor dem Eintritt des Nerven in das Ganglion der Flossennerv ab, welcher dicht am Ganglion vorbeizieht und durch zwei Kommissuren, eine dünnere und eine dickere, mit ihm verbunden ist. Er wendet sich dorsal und tritt in die Basis der Flosse ein.

Nachdem sie das Ganglion passiert haben, teilen sich die Mantelkonnektive in zahlreiche Äste, welche als Stellarnerven nach kürzerem oder längerem Verlauf in die Muskulatur des Armes eindringen. Die dorsalen Stellarnerven sind die längeren; bei *Octopus macropus* verläuft ein besonders langer Nerv in der Furche zwischen Körperwand und Mantel bis zum Hinterende des Tieres (oben p. 158).

Von den Nerven der Arme wurden die sensiblen Fasern, sowie die motorischen, welche aus dem Axenstrang und den intramuskulären Ganglienleisten zur Längsmuskulatur ziehen, oben erwähnt. Die Muskulatur der Saugnäpfe wird bei den Oktopoden

durch kurze Nerven innerviert, welche aus dem Axenstrang und den Saugnapfganglien kommend einen Kegelmantel um die Ansatzstelle der Saugnäpfe bilden. Bei den Dekapoden läuft der Saugnapfnerv in der Axe des Stieles und zerfasert sich dann sternförmig. Die so entstehenden Faserbündel dringen zwischen dem Epithel des Saugnapfes und dem Hauptsphinkter ein und biegen um den Saugnapfrand nach außen herum (GUÉRIN).

Das periphere Nervengeflecht der Haut wurde von HOFMANN an den Flossen-, Hautmuskel- und Chromatophorennerven besonders bei *Loligo* untersucht. Aus den zur Muskulatur hinziehenden Nervenbündeln bildet sich durch Abschwenkungen und Teilungen der in ihnen enthaltenen Nervenfasern zunächst ein Nervengeflecht, der Grundplexus, dessen Fasern unabhängig von der Richtung der Muskelzüge verlaufen. Von ihm gehen kürzere oder längere Verbindungsstücke zum Endplexus, welcher die Muskelfasern dicht umspinnt. Aus den feinsten Färschen entsteht durch Schleifenbildung ein kontinuierliches Netzwerk ohne Ende.

### Literatur.

- Hofmann, F. B. (1907), Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. in: Arch. mikr. Anat. Vol. 70 p. 361—413.
- Guérin, J. (1908), Contribution à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. in: Arch. Zool. expér. (4) Vol. 8 p. 1—178.

### D. Das Visceralnervensystem.

Das Eingeweidennervensystem besteht aus zwei gesonderten Anteilen, welche beide mit dem Gehirn in Verbindung stehen. Der stomatogastrale Anteil versorgt in der Hauptsache den Darmkanal, der cardiobranchiale Anteil vorwiegend Herz und Kiemen.

Der stomatogastrale Anteil steht durch das paarige Stomatocerebralkonnektiv bei den Oktopoden mit dem Ganglion buccale des Gehirns, bei den Dekapoden mit dem Ganglion suprabuccale in Verbindung. Die beiden Bündel des Konnektivs treten in den hintern Rand des ersten Eingeweideganglions, des Ganglion infrabuccale ein (Fig. 12 *Gib*), welches in der Nische zwischen dem Ursprung des Ösophagus und dem Muskelwulst der Radula gelegen ist. Von ihm entspringen die Nerven zu den Organen der Bucca. Bei *Octopus* nehmen die Nerven der Unterkiefermuskulatur ihren

Ursprung von den Stomatocerebralkonnektiven selbst, kurz vor deren Einmündung in das Ganglion.

Vom Ganglion infrabuccale ziehen die Stomatogastralkonnektive

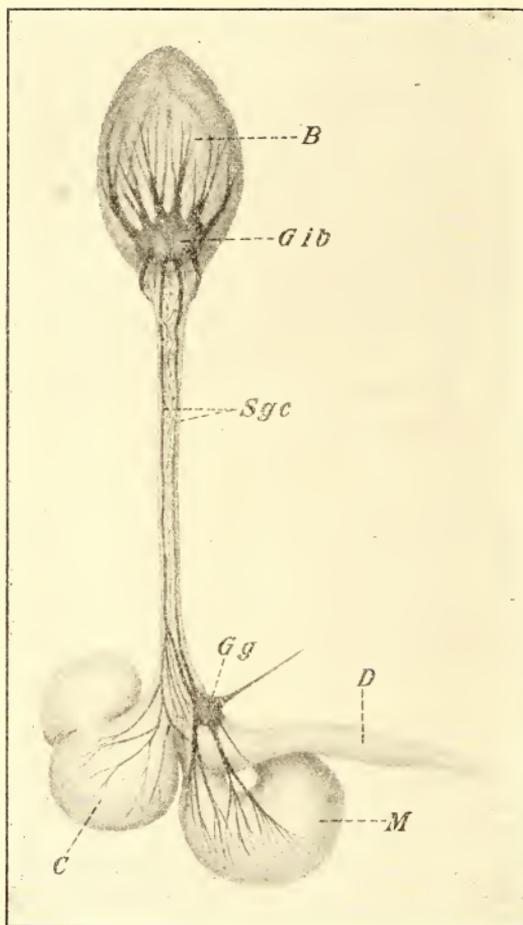


Fig. 12. Eingeweidennervensystem von *Sepia officinalis*. Nach einer nachgelassenen Zeichnung von JATTA. *B* = Bucca, *C* = Cöcum, *D* = Dünndarm, *Gg* = Ganglion gastricum, *Gib* = Ganglion infrabuccale, *M* = Magen, *Sgc* = Stomatogastralkonnektive.

(Fig. 12 *Sgc*) zum Ganglion gastricum. Bei *Octopus* vereinigen sich die getrennt entspringenden Konnektive hinter dem Kropf zu einem gemeinsamen Stamm, welcher in das Ganglion gastricum eintritt; bei *Sepia* bleiben beide Stämme während ihres ganzen Verlaufs getrennt. Von den Konnektiven zweigen sich eine große Menge feiner Nerven ab, welche an den Ösophagus treten und auf seiner Oberfläche ein dichtes Netz bilden. Bei *Sepia* tritt einer dieser Nerven auch auf den Magen über.

Das Ganglion gastricum (Fig. 12 *Gg*) ist dem Anfangsteil des Cöcums dorsal aufgelagert. Von ihm entspringen zahlreiche Nerven, welche den Magen, das Cöcum und den Darm innervieren.

Der zweite Anteil des Eingeweidennervensystems, zu welchem die Ganglien des Herzens und der Kiemen gehören, ist mit dem Gehirn durch die Visceralkonnektive (sog. Visceralnerven) verbunden.

Sie entspringen vom 3. Subösophagealganglion zusammen mit den Mantel»nerven«.

Bei *Octopus vulgaris* teilen sich die Konnektive gleich nach ihrem Ursprung in 2 Äste, von deren Anfangsteil Nerven zum *Musculus retractor pallii* entspringen. Die beiden inneren, stärkeren Äste verlaufen eine weite Strecke gerade, die äußeren biegen unter den inneren herum und liegen dann innerhalb derselben zu beiden Seiten der Vena cava, an die sie eine Reihe kurzer Nerven abgeben. Auf der Höhe der Harnblasen biegen sie wieder um und kommen unter den dickeren Ästen nach außen hervor, um die Peritonealhülle zu innervieren. Die inneren Äste laufen parallel bis zu den Harnblasen, biegen dann nach außen um und ziehen zu den Kiemen. In ihrem Verlauf bis zu den Harnblasen geben sie 2 Nerven ab, einen zur Körperwand, einen anderen zur Peritonealhülle. Wo sie gegen die Kiemen hin umbiegen, entsenden sie je einen Ast nach innen, der sich gabelt in einen äußeren Zweig zur Harnblase und einen inneren zu den Geschlechtsorganen. Die Konnektive enden jederseits im ersten Herzganglion (Fig. 10 *Hg*<sub>1</sub>); beide Ganglien stehen durch eine feine Kommissur miteinander in Verbindung, von welcher Nerven zu den Geschlechtsorganen entspringen.

Bei *Sepia officinalis* verlaufen die Visceralkonnektive eng zusammenhängend bis zum After, wo sie sich voneinander entfernen und auf der Höhe der Harnblasenmündungen in 2 Äste spalten. Die inneren nähern sich und sind durch eine feine Kommissur verbunden; sie innervieren die Geschlechtsorgane. Von der Kommissur entspringen feine Äste zu den Hüllen der Organe. Gleich nachdem die Konnektive sich voneinander entfernt haben, geben sie einen Nerven zur Körperwand ab und bald darauf einen andern, der nach innen zieht und sich in 2 Teile gabelt, von denen der eine das Rektum innerviert, der andere den Darm bis zu den Harnblasen begleitet und den Tintenbeutel innerviert. Ein weiterer Ast versorgt die Peritonealhülle. Zwischen den ersten Herzganglien (Fig. 11 *Hg*<sub>1</sub>) findet sich ebenfalls eine Kommissur. (Bis hierher nach hinterlassenen Notizen JATTA's).

Bei *Loligo Pealii* beschreibt CARLSON (Titel unten p. 250) eine Kommissur im Anfangsteil der Visceralkonnektive, dort wo sie Äste zum Tintenbeutel abgeben.

Vom ersten Herzganglion zieht eine Kommissur zum zweiten Herzganglion (Fig. 10 und 11 *Hg*<sub>2</sub>) und von diesem zu den Kiemen-

ganglien (Fig. 10 und 11 Kg). Über die Lage dieser Ganglien und ihre Beziehung zum Herzen (s. unten p. 249).

Eine Gesamtübersicht über das Nervensystem ist in Fig. 10 und 11 p. 175, 176 gegeben.

### Physiologie.

#### A. Lokalisation der Centren im Centralnervensystem.

(*Eledone moschata*)

Von den Cerebralganglien aus läßt sich weder durch Schnitt noch durch elektrische Reizung ein Effekt erzielen. UEXKÜLL (p. 597) fand nach ihrer Exstirpation eine Steigerung aller Reflexe und schließt auf das Vorhandensein von Hemmungscentren in ihnen. PHISALIX erhielt gesteigerte Erregbarkeit für Berührungsreize erst nach Verletzung der tieferen Partien der Supraösophagealportion (p. 96).

Die Centren für die rhythmischen Atembewegungen des Mantels liegen im 3. subösophagealen Ganglion, dem Visceralganglion, und zwar das Inspirationscentrum vorn und unten, das Expirationscentrum oben und hinten. Die Mantelatmung bleibt bestehen, wenn man das Visceralganglion von den benachbarten völlig isoliert. Beide Hälften des Ganglions antworten auf einseitige Reizung stets koordiniert. Die Trichteratmung ist nicht allein vom Pedalganglion sondern von diesem und dem Visceralganglion abhängig. Im 3. Centralganglion läßt sich ferner eine Erregungsstelle für die Einatmung und eine für die Ausatmung nachweisen. Bei elektrischer Reizung der ersteren nimmt der Mantel infolge übertriebener Einatmung »Ballonform«, bei Reizung der letzteren »Gurkenform« an (UEXKÜLL p. 591—596).

Vom Boden des 2. und 3. Centralganglions sowie von den Stielen der hinteren Kommissuren erhält man durch einen Schnitt oder durch elektrische Reizung andauernde Beschleunigung und Vertiefung der Atembewegungen, wie sie dem Tier zum Schwimmen dienen (UEXKÜLL p. 595).

Effekte auf die Arme erhält man bei elektrischer Reizung vom Brachialganglion anfangend einmal durch die vorderen Kommissuren bis zu den Centralganglien inklusive, und andererseits wieder vom Brachialganglion ausgehend durchs Pedalganglion und die hinteren Kommissuren gleichfalls bis in die Centralganglien hinein. Die Arme werden dabei stets als Ganzes erregt. Nach frontaler Durch-

schneidung der Supraösophagealportion zwischen den vorderen und den hinteren Kommissuren erhält man bei Reizung des vorderen Stumpfes heftiges Anfassen der dem Mund benachbarten Saugnäpfe verbunden mit Kaubewegungen. Von den beiden hinteren Centralganglien erhält man alle möglichen Armbewegungen, doch überwiegt das Loslassen der Saugnäpfe und Zurückziehen der Arme. In den Stielen der hinteren Kommissuren sind diese letzteren Bewegungen mit Schwimmbewegungen koordiniert. (UEXKÜLL p. 599—601).

Centren für das Chromatophorenspiel scheinen am Boden der beiden letzten Centralganglien zu liegen. Reizung dieser Partien durch Einschneiden oder Ausbrennen ruft Dunkelfärbung hervor (PHISALIX 1892, p. 216). Die Fasern durchziehen die hinteren Kommissuren und die subösophagealen Ganglien, wie aus Durchschneidungsversuchen hervorgeht (UEXKÜLL, p. 603—604). Zerstörung eines Pedalganglions bewirkt Lähmung der Chromatophoren auf der gegenüberliegenden Körperseite. Es kreuzen sich also hier augenscheinlich die Fasern der Chromatophorenerven (PHISALIX 1892, p. 215). PHISALIX nimmt ferner gesonderte Hemmungscentren für die Chromatophoren in der Supraösophagealportion an, da der Erblassungsreflex, welcher in einem Erschlaffen der Chromatophoren besteht (s. unten p. 189), durch Abtrennung dieser Partie von der Subösophagealportion zerstört wird. Wenn nur eine Hälfte abgetrennt wurde, ist der Reflex noch von beiden Körperseiten zu erhalten (1894, p. 98, 99).

Das Centrum für den Tintenwurf liegt in der Mitte des Stieles der hinteren Kommissuren etwas höher als die Eintrittsstelle des Tractus opticus. Der Tintenwurf ist mit Schwimmbewegungen und Braunfärbung koordiniert (UEXKÜLL p. 606).

Bei Reizung der oberen Hälfte des 3. Centralganglions beobachtet man Absonderung des nach Moschus riechenden Hautsekrets; es scheint also hier ein Centrum für die Hautdrüsen zu liegen (UEXKÜLL p. 605).

Bei Reizung hinter dem Ligament, welches das Gehirn beiderseits mit der Schädelkapsel verbindet, erhält man gelegentlich Drehung des Auges nach hinten, bei Reizung vor den Erweiterungsnerve der Pupille Drehung nach vorn (MAGNUS p. 633). Reizung der Oberfläche der Centralganglien ergab Aufwärtsbewegung des Bulbus (Ders. p. 631).

Bei Reizung in der Nähe der hinteren Kommissuren wurden ein Mal Bewegungen des vorderen Augenabschnittes und entsprechende

Linsenbewegungen beobachtet, die auf ein Akkomodationscentrum deuten. (MAGNUS p. 631 Anm.).

Das Centrum der Pupillenverengerung liegt in den Centralganglien etwas hinter dem Kolorationscentrum, das der Pupillenerweiterung an der Unterseite des dritten Centralganglions (MAGNUS, p. 631).

### Literatur.

- Phisalix, C.** (1892), Recherches physiologiques sur les chromatophores des Céphalopodes. in: Arch. Physiol. norm. path. (5) Vol. 4 p. 209—244.  
 — (1894), Nouvelles recherches sur les chromatophores des Céphalopodes. Centres inhibitoires du mouvement des tâches pigmentaires. ibid. Vol. 6 p. 92—100.
- Uexküll, J. von** (1895), Physiologische Untersuchungen an *Eledone mosehata*. 4. Zur Analyse der Funktionen des Centralnervensystems. in: Zeit. Biol. Vol. 31 p. 584—609.
- Magnus, R.** (1902), Die Pupillenreaktion der Oktopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 92 p. 623—643.

### B. Physiologie der peripheren Ganglien.

Die physiologische Bedeutung der einzelnen Elemente des Ganglion opticum ist nicht bekannt. Elektrische Reizung desselben gibt verschiedene Effekte, deren Reizstellen sich nicht lokalisieren lassen: Braunfärbung oder Ausbleichung der Haut, den Höckerreflex, bei dem die Haut des Mantels an bestimmten Stellen spitze Erhebungen bildet, Atem- resp. Schwimmbewegungen (UEXKÜLL 1895, p. 604), Schwarzfärbung des Augenflecks der zugehörigen Mantelhälfte (PHISALIX p. 99, 100; UEXKÜLL 1895, p. 604) und Seitwärtsbewegung der Linse (MAGNUS p. 635).

Die Funktion des ursprünglich als Riechganglion bezeichneten Kolorationsganglions wurde von KLEMENSIEWICZ erkannt. Seine Reizung hat Braunfärbung der zugehörigen Körperhälfte, bei Anwendung stärkerer Reize des ganzen Tiers zur Folge. Durchschneidung der Tractus optici proximal vom Ganglion zerstört die Reizwirkung. Im Moment der Durchschneidung färbt sich das Tier dunkel. Reizung des centralen Stumpfes gibt wiederum Braunfärbung (p. 38, 39).

Die Stellarganglien sind periphere motorische Ganglien. Sie vermitteln im allgemeinen keine Reflexe. Die reflektorischen Muskelkontraktionen, welche bei Reizung der sensiblen Bahnen in den Stellarnerven auftreten, hören nach Durchschneidung der Mantel-

konnektive auf; die zugehörigen Ganglien liegen also im Centralnervensystem. Ausnahmsweise konnten jedoch FRÖHLICH & LOEWI am nikotinisierten, stark erregbaren Präparat auch nach Durchschneidung des Mantelkonnektivs Zuckungen erhalten, wenn der Stumpf des langen Stellarnerven gereizt wurde (p. 276).

Auch ein Tonus der Mantelmuskulatur scheint von den Ganglien nicht auszugehen. Ein vom Tier isolierter mit Wasser gefüllter Mantel zeigt keine Differenz der Spannungsverhältnisse beider Körperseiten, wenn das eine Stellarganglion entfernt ist (UEXKÜLL 1894, p. 324).

UEXKÜLL nimmt an, daß die Stellarganglien eine Art Korrektur für die langsame Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Nerven liefern, indem sie die Muskulatur des Mantels befähigen, mehr synchrone und daher effektvollere Bewegungen auszuführen. Die Leitung in den kurzen Stellarnerven werde durch das Ganglion erschwert, so daß der Reiz zu gleicher Zeit wie durch die langen Nerven zu den Muskeln gelange (1894, p. 325).

Einen eigentümlichen Einfluß der Stellarganglien auf die Stellarnerven beschreiben FRÖHLICH & LOEWI. Aufpinselung von Nicotin auf das Ganglion hat eine Erhöhung der mechanischen Erregbarkeit der Stellarnerven zur Folge, die auch nach Exstirpation des Ganglions 2—3 Minuten anhält.

---

### Literatur.

- Klemensiewicz, R.** (1878), Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechsels der Cephalopoden. in: Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien math.-nat. Kl. 3. Abt. Vol. 78 p. 7—50.
- Phisalix, C.** (1894), Nouvelles recherches sur les chromatophores des Céphalopodes. Centres inhibitoires du mouvement des tâches pigmentaires. in: Arch. Physiol. norm. path. (5). Vol. 6 p. 92—100.
- Uexküll, J. von** (1894), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 3. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Nerven. in: Zeit. Biol. Vol. 30 p. 317—327.
- (1895), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 4. Zur Analyse der Funktionen des Centralnervensystems. *ibid.* Vol. 31 p. 584—609.
- Magnus, R.** (1902), Die Pupillenreaktion der Oktopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 92 p. 623—643.
- Fröhlich, A. & O. Loewi** (1907), Scheinbare Speisung der Nervenfasern mit mechanischer Erregbarkeit seitens ihrer Nervenzelle. in: Zentralbl. Physiol. Vol. 21 p. 273—276.
-

### C. Physiologie der Reflexe.

In den hochentwickelten centralen Ganglien sind alle Reflexe in hohem Grade koordiniert. Die isolierte Reizung eines sensorischen Endorgans hat daher in den meisten Fällen einen komplizierten Effekt, indem je nach der Stärke des Reizes, dem Allgemeinzustand des Tieres usw. wechselnde Effektoren mit in Leidenschaft gezogen werden.

#### Berührungsreflexe.

Die gesamte Körperoberfläche ist empfindlich für Berührungsreize und zwar die verschiedenen Teile in verschieden hohem Maße.

Berührung in der Umgebung der Augen ruft Kontraktion der als Lid fungierenden Hautfalte hervor. Bei den Oktopoden wird bei leichter Berührung des Mantels meist ein Arm in die Nähe der Berührungsstelle gebracht. Berührung einer Armspitze bewirkt Ausstrecken des Arms gegen den Fremdkörper hin, leichte Berührung der Saugnäpfe ein Zufassen derselben.

Auf eine mechanische Reizung der inneren Mantelfläche oder der Kiemen ist wahrscheinlich der von UEXKÜLL (1894, p. 327) beschriebene Reflex zurückzuführen, welcher bei starker Trübung des Atemwassers durch suspendierte Teilchen eintritt: In gewisse Pausen werden einzelne Einatmungsbewegungen derart übertrieben, daß die Kiemen frei aus der Mantelhöhle hervortreten und im Wasser flottieren. Über die Atmungsreflexe, welche auf mechanische Reizung eintreten s. unten p. 244.

Die Reaktion der Chromatophoren auf mechanische Reize ist p. 189 mit andern Chromatophorenreaktionen behandelt.

#### Lagereflex.

Bezüglich des Lagereflexes sei auf das unten p. 215 über die Statocystenfunktion Gesagte verwiesen. Die Lage Bauchfläche nach unten, Rückenfläche nach oben ist bei *Sepia* schon durch die Schwerpunktsverteilung gegeben und bleibt auch beim toten Tier erhalten.

#### Photoreflexe.

Die Photoreflexe sind entsprechend der hohen Entwicklung der Augen sehr komplizierter Natur. Es seien nur einige charakteristische hervorgehoben. Annäherung eines großen Gegenstandes (Feindes) hat bei den Dekapoden das Ausstoßen der Tinte und eine rückwärts gerichtete Fluchtbewegung zur Folge. Die Oktopoden zucken zusammen, ziehen den Kopf ein und richten den Trichter gegen den

Feind. Tinte spritzen sie erst bei wiederholter Reizung, oft erst bei heftiger (schmerzhafter?) Berührung. Gleichzeitig tritt dann meist ebenfalls die Fluchtbewegung ein.

*Octopus vulgaris* reckt, wenn seine Aufmerksamkeit z. B. durch das Herannahen eines Beutetieres erregt wird, den Kopf in die Höhe.

Eine zu hohe Gesamthelligkeit des Milieus veranlaßt die Oktopoden zu einer gerichteten Kriechbewegung in dunklere Gebiete, die Sepien zum Eingraben.

Die Helligkeit des Untergrundes bewirkt eine reflektorische Anpassung der Hautfärbung. Daß für diesen Reflex die Augen die Aufnahmeorgane sind, beweist die Durchschneidung der Tractus optici. Die Chromatophoren reagieren nach dieser Operation auf eine Änderung der Farbe und Beleuchtung des Untergrundes in keiner Weise mehr (KLEMENSIEWICZ p. 39). Weiteres über reflektorische Chromatophorenbewegungen s. unten p. 190.

STEINACH und HERTEL fanden jedoch auch eine direkte Erregbarkeit der Chromatophoren durch Licht. Nach STEINACH färben sich *Eledone* und *Octopus*, denen die Augen extirpiert werden, in Sonnenlicht oder auch helles diffuses Tageslicht gebracht dunkel. Auch nach Zerstörung der Kolorationscentren im Centralnervensystem tritt die Dunkelfärbung auf, wenn auch nicht so deutlich. Neben einer reflektorischen findet sich also eine direkte Beeinflussbarkeit der Chromatophoren. Die letztere tritt auch an ausgeschnittenen Hautstücken hervor und bleibt bei lokaler Belichtung auf den Reizort beschränkt. Von verschiedenen gefärbten Lichtern sind die grünen und blaugrünen am wirksamsten, die roten ganz unwirksam (STEINACH 1901 a, p. 29—35). Nach HERTEL reagieren bei *Loligo* auf blaue Strahlen (440  $\mu\mu$ ) zuerst und vorwiegend die gelben, auf gelbe Strahlen (558  $\mu\mu$ ) besonders die violetten Farbzellen. Ultraviolette Strahlen von 280  $\mu\mu$  Wellenlänge riefen außerdem oft eine Ausbreitung der Erregung auf das ganze Tier und Fluchtbewegungen hervor (p. 48, 49).

STEINACH (1901 b) erhielt Fluchtbewegungen, auch wenn geblendete Tiere dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt wurden. Abgeschnittene Arme färbten sich im Sonnenlicht dunkel, bewegten die Saugnäpfe und machten Kriechbewegungen. Die Übertragung der Erregung von den Chromatophoren auf die Saugnäpfe kommt nach seiner Ansicht auf muskulärem Wege durch anastomosierende Fasern zustande.

### Chemoreflexe.

Welche Rolle Chemoreflexe im Reflexleben der Cephalopoden spielen ist nicht genauer untersucht. Die Beutetiere werden jedenfalls vorwiegend mit Hilfe der Augen erkannt und erbeutet. Ob das Wiederfinden des »Nestes« bei den Oktopoden mit Hilfe eines Nestgeruchs erfolgt, ist bisher nicht untersucht, ebensowenig die Bedeutung der Chemoreflexe für das Sexualleben.

### Chromatophorenspiel.

Wohl sämtliche Reflexe, auf welchen Reiz auch immer sie erfolgen mögen, sind begleitet von einer reflektorischen Veränderung der Hautfärbung. Dieses immer wechselnde Spiel der Chromatophoren, welches auch die flüchtigste Erregung des Tiers wieder spiegelt, ist mit dem Mienenspiel der höheren Wirbeltiere verglichen worden.

Die anatomischen Grundlagen für diesen die Cephalopoden charakterisierenden Reflexapparat sind der Gegenstand zahlreicher histologischer Arbeiten. Eine umfassende historische Übersicht gibt RIJNBEEK (p. 359—393). Neuerdings ist der Bau und besonders die Innervation von HOFMANN eingehend untersucht worden.

Die Farbzellen sind elastische Bläschen, welche durch zahlreiche an ihrer Peripherie angreifende Radiärmuskelfasern ausgedehnt werden können. Die Kontraktion erfolgt nach HOFMANN (1907 b, p. 418) ohne Beteiligung von Muskelfasern durch Elastizität der Wand, vielleicht auch durch Oberflächenspannung. Auch Chromatophoren, deren Muskeln und Nerven durch Ammoniak vollständig abgetötet wurden, kontrahieren sich. Zwischen den Radiärfasern sich ausspannende Bogenfasern, welche CHUN für die Kontraktion in Anspruch nahm, kontrahieren sich nach HOFMANN mit den Radiärfasern zusammen bei der Expansion. Sie dienen vielleicht zur Versteifung des Randes der Chromatophoren, welche dadurch nicht in Zipfeln zu einer Sternfigur sondern als Ganzes zu einer Platte ausgedehnt werden (1907 b, p. 419). Die Nerven bilden an den Radiärfasern und in den Chromatophoren keine Endigungen (im Gegensatz zu älteren Anschauungen), sondern kontinuierliche Schleifen.

Die Hautmuskulatur, deren Kontraktion früher als Ursache der Chromatophorenbewegung aufgefaßt wurde, ist von der Chromatophorenmuskulatur unabhängig (STEINACH).

Physiologisch stellt das periphere Nervennetz in der

Haut- und Chromatophorenmuskulatur keine Einheit, sondern einen Komplex getrennter Innervationsgebiete dar. Wiederholte Reizung eines einzelnen Nervenastes bringt stets die gleiche Chromatophorengruppe zur Expansion bezw. erzeugt dieselbe Hautfalte. Dabei können von einem Nerven Inseln in einem andern Innervationsgebiet innerviert werden, auch übergreifen sich die einzelnen Innervationsgebiete, so daß ein und dieselbe Chromatophore von zwei verschiedenen Nerven aus erregbar ist (HOFMANN 1907a, p. 387—392). Bei Übergang von schwachen zu starken Reizintensitäten nimmt das innervierte Hautgebiet nicht kontinuierlich sondern sprungweise zu. Die physiologische Trennung der einzelnen Innervationsgebiete scheint daher nicht durch ein hohes Dekrement in der peripheren Leitung eines einheitlichen Netzes, sondern eher in einer substanzialen Trennung voneinander unabhängiger Geflechte begründet zu sein. Unter besonderen Bedingungen (HOFMANN 1907a, p. 392—401) tritt am absterbenden, durch Nervendurchschneidung gelähmten oder vergifteten Hautpräparat ein peripheres Wandern der Erregung auf (»Wolkenwandern«), welches wahrscheinlich durch mechanische Übertragung, nämlich durch Zerrung der der Einbruchsstelle des Reizes benachbarten nervösen oder muskulären Elemente zustande kommt. Die Zerrung der Nervengeflechte ist am Methylenblaupräparat sichtbar (HOFMANN 1907a, p. 401—411).

Über die Reflexbahnen ist zu sagen, daß sensible Bahnen von allen Körperteilen zu den centralen Ganglien führen, deren Reizung meist eine Kontraktion der Chromatophoren und Dunkelfärbung der Haut zur Folge hat. Zuweilen fand PHISALIX (1894) bei Reizung des centralen Stumpfes des Mantelkonnektivs ein Erbleichen der gegenüberliegenden Körperseite (p. 95). Von den Augenganglien und Tractus optici aus erhielt er bei Anwendung schwacher Ströme Ausbleichung, mit starken Strömen Dunkelfärbung. Wenn das Präparat erschöpft war, gaben auch starke Reize den schwachen Effekt. Die motorischen Fasern verlaufen in den Mantelkonnektiven (bei *Sepia*) in zwei gut abgrenzbaren Bündeln, von denen das eine in einem dorsalen Quadranten, das andere im äußeren ventralen Quadranten des Konnektivquerschnitts liegt. Jenes innerviert die Chromatophoren des oberen Drittels des Mantels, dieses die beiden unteren Drittel (PHISALIX 1892). In den Armen versorgen die beiden dorsal verlaufenden Nervenstämmen die Chromatophoren und zwar der linke die linke Seite, der rechte die rechte Seite des Arms (UEXKÜLL 1894a, p. 182).

Als häufigsten Reflex beobachtet man ein plötzliches Dunkelwerden des ganzen Tiers. Es tritt ein auf mechanische, chemische, thermische Reize sowie bei plötzlicher Beleuchtung und beim Erschrecken vor sich rasch nähernden Gegenständen.

Als Schreckreflex entsteht bei *Sepia* an symmetrisch auf beiden Seiten gelegenen rundlichen Stellen des Rückens (sog. Augenflecken) eine lokale Expansion der Chromatophoren. Häufig, besonders wenn sich zwei Sepien nähern, beobachtet man am Rücken eine Querbänderung von abwechselnd hellen und dunklen Streifen, welche schon am ruhenden Tier ausgebildet ist und zum Teil auf der bänderartigen Anordnung der unter den Chromatophoren liegenden Flikerzellen beruht. Ruhende Tiere zeigen häufig eine quer über die zusammengelegten Fangarme laufende dunkle Binde. Manchmal beobachtet man über den Augen einen nach vorn und nach den Seiten scharf abgesetzten weißen Fleck, welcher gewöhnlich koordiniert mit einer fünfeckigen hellen Stelle auf der Mitte des Rückens oder auch einer sattelartig quer über den Rücken verlaufenden Bleichung auftritt (HOFMANN).

Auch am ruhenden Tier beobachtet man meistens fortwährende leichte, sog. spontane Chromatophorenbewegungen. STEINACH glaubt, daß sie reflektorisch von den Saugnäpfen ausgehen und Veränderungen im Grade des Ansaugens der letzteren entsprechen. Diesen Saugnapf-Chromatophorenreflex suchte er nachzuweisen, indem er *Eledone* alle Arme und auch die in der Umgebung des Mundes befindlichen Saugnäpfe abschnitt. Die Tiere, welche diese Operation gut vertragen, nehmen darauf nach einiger Zeit eine fahlgelbe bis silberweiße Färbung an und zeigen keine spontane Veränderung der Chromatophoren, reagieren dagegen auf mechanische Reize mit Dunkelfärbung. Es genügt dem Tier einen einzigen Arm zu lassen, um die typische Färbung und den spontanen Farbenwechsel aufrecht zu erhalten.

Untersuchungen über den peripheren Tonus der Chromatophoren hat HOFMANN angestellt. Nach Isolierung vom Centralnervensystem (Durchschneidung der Mantelkonnective) geraten die Chromatophoren allmählich in einen Zustand gleichmäßiger mittlerer Erregung. Die mechanische Erregbarkeit ist nach Eintritt des Tonus erhöht und zwar spricht die sprungweise Ausbreitung des Reizes für eine Erregbarkeitssteigerung in den Nervenverzweigungen vor dem Endplexus (1907 b, p. 422). Bei der Einwirkung nervenlähmender Gifte zeigt sich, daß gleichzeitig mit der indirekten Reiz-

barkeit der Nerven die gesteigerte mechanische Erregbarkeit vernichtet wird (p. 434). Die Ursache dieses peripheren Tonus ist vielleicht in einer Kohlensäurevergiftung zu suchen. Bedingung für sein Zustandekommen ist die Gegenwart von Sauerstoff. Licht und Temperatur haben dagegen geringen Einfluß.

### Literatur.

- Klemensiewicz, R.** (1878), Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechsels der Cephalopoden. in: Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien math. nat. Kl. 3. Abt. Vol. 78 p. 7—50.
- Phisalix, C.** (1892), Recherches physiologiques sur les chromatophores des Céphalopodes. in: Arch. Physiol. norm. path. (5) Vol. 4 p. 209—224.
- (1894), Nouvelles Recherches sur les chromatophores des Céphalopodes. Centres inhibitoires du mouvement des tâches pigmentaires. *ibid.* Vol. 6 p. 92—100.
- Uexküll, J. von** (1894 a), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 2. Die Reflexe des Armes. in: Zeit. Biol. Vol. 30 p. 179—183.
- (1894 b), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 3. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Nerven. *ibid.* p. 317—327.
- Steinach, E.** (1901 a), Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 87 p. 1—37.
- (1901 b), Über die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden. *ibid.* p. 38—41.
- Hertel, E.** (1906), Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. in: Zeit. allg. Physiol. Vol. 5 p. 44—70.
- Rijnberk, G. van** (1906), Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion). in: Ergeb. Physiol. Vol. 5 p. 347—571.
- Hofmann, F. B.** (1907 a), Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervenetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? I. Untersuchungen an Cephalopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 118 p. 375—412.
- (1907 b), Über einen peripheren Tonus der Cephalopoden-Chromatophoren und über ihre Beeinflussung durch Gifte. *ibid.* p. 413—451.

### D. Physiologie der koordinierten Bewegungen.

Die Fortbewegung erfolgt bei den drei hier besonders berücksichtigten Formen nach drei ganz verschiedenen Typen.

Bei *Loligo* läuft über die breiten Seitenflossen eine fortwährende sehr ausgiebige peristaltische Wellenbewegung, welche, je nachdem die Welle am vorderen oder hinteren Rande der Flosse beginnt, das Tier vor- oder rückwärts treibt. Als Steuer dienen die zu einer

Platte fest aneinander geschmiegt 8 kurzen Fangarme, von denen die beiden seitlichen flossenartig verbreitert sind. Die ruhige Fortbewegung erfolgt meist geradlinig vor- oder rückwärts. Bei seitlichen Wendungen wird die aus den Armen gebildete Steuerplatte als Ganzes zur Seite gebogen. Zum Aufsteigen mit dem Hinterende voran werden die Arme genau in der Verlängerung des Körpers ausgestreckt und ebenso der Trichter, so daß der durch den Expirationsstrom entstehende Rückstoß in die Richtung der Körperaxe fällt. Die aufsteigende Bewegung beruht dann auf der Anordnung der nach unten wirkenden Flossen in der Nähe des hinteren Körperpols, also am vorderen Teil des sich bewegenden Systems. Zum Aufsteigen mit dem Kopf voran werden die Arme an ihrer Basis nach oben abgelenkt und an der Spitze leicht nach unten gebogen, die Trichteröffnung wird nach unten und hinten gekehrt. Die Unterseite der Arme wirkt so als schiefe Ebene und hebt das Vorderende. Der Expirationsstrom unterstützt die Bewegung nach oben und vorn. Die erste Art des Aufsteigens ist ergiebiger und wird augenscheinlich bevorzugt. Das Absteigen geschieht vorwiegend oder vielleicht ausschließlich mit dem Kopf voran. Die Arme werden dabei in der Längsaxe ausgestreckt oder auch ganz schwach nach unten gekrümmt, der Trichter nach hinten gerichtet. Die Fluchtbewegung kommt allein durch den Rückstoß des heftig durch den nach vorn gerichteten Trichter ausgestoßenen Atemwassers zustande; die Flossen werden dabei ventral an den Körper gepreßt. Über die feinere Anordnung der Muskulatur, deren Innervation und die zentrale Koordination ist nichts bekannt.

Bei *Sepia* hat der Flossensaum in erster Linie die Bedeutung, durch fortwährende undulierende Bewegungen das Tier im Wasser in der Schwebelage zu erhalten. Ferner bringt stärkeres Aufwärtsschlagen der Flossen das Tier in die Tiefe, Abwärtsschlagen an die Oberfläche. Die Fortbewegung mit Hilfe des Flossensaumes ist eine langsame. Zur Steuerung dient sowohl Seitwärtsbiegung der Arme als seitliches Ausstoßen des Atemwassers aus dem sehr beweglichen Trichter. Die Fluchtbewegung erfolgt ähnlich wie bei *Loligo* durch den Rückstoß des heftig ausgespritzten Atemwassers. Die Flossenmuskulatur wurde von HOFMANN untersucht. Vom Ansatz der Flosse zum freien Rand ziehen Radiärmuskelzüge, welche in regelmäßiger Weise mit transversalen, senkrecht zur Oberfläche der Flosse gestellten Muskelschichten abwechseln. Daneben kommen im Innern der Flosse noch longitudinal verlaufende Fasern vor. Die radiären Muskelschichten

anastomosieren sehr häufig miteinander durch schräg verlaufende Muskelzüge (p. 380). Das Wandern der Kontraktionswelle in der Flosse von *Sepia* beruht nicht auf Erregungsleitung in der Peripherie, sondern auf einer centralen Koordination. Reizung eines einzelnen der in der Mehrzahl in die Flosse eintretenden Flossennerven gibt immer nur eine Teilkontraktion. Durchschneidung eines Astes gibt eine partielle Lähmung, und die Wellenbewegung setzt sich auf die gelähmte Partie nicht fort (HOFMANN p. 381—383). Die Armmuskulatur ist besser im Anschluß an die der Oktopoden zu besprechen.

Bei den Oktopoden tritt das Schwimmen gegenüber der kriechenden Bewegung zurück. Es ist eine reine Rückstoßbewegung. Erstens wird wieder das Atemwasser heftig aus dem Trichter ausgestoßen. Dazu kommt dann ein scharfes Zusammenschlagen und Vorstrecken der Arme. Dadurch wird das Wasser aus dem glockenförmigen Raum, der von den an ihrer Basis durch eine Haut verbundenen Armen gebildet wird, nach vorn herausgetrieben. Die so aus einer doppelten Quelle resultierende Rückstoßbewegung ist sehr heftig und treibt das Tier mit großer Kraft rückwärts durch das Wasser. Diese Bewegungsform ist die seltene; sie dient dem Tier zur Flucht und zum Ergreifen schwimmender Beutetiere. Die weitest häufigste Art der Fortbewegung ist ein Kriechen mit Hilfe der langen, mit Saugnäpfen besetzten Arme. Mit beliebig vielen Armen, an denen eine wechselnde Zahl von Saugnäpfen in Tätigkeit sein kann, kriecht das Tier in jeder beliebigen Richtung. Ein oder mehrere Arme werden in der Bewegungsrichtung vorgestreckt, und nachdem die Saugnäpfe zugefaßt haben, kontrahiert. Dabei kann ohne Regel zuerst die Spitze, die Mitte oder die Basis der Arme zufassen, und die Kontraktion kann eine peristaltisch fortschreitende oder eine lokale sein.

Die Armmuskulatur besteht bei den Oktopoden in der Hauptsache aus 6 Längsmuskelzügen, einem ventralen, einem dorsalen und 2 Paar seitlichen (Fig. 13 *Lm*). Der dorsale ist am mächtigsten. Diese Muskelstreifen werden durch transversale muskulöse Septen (Fig. 13 *Tm*), welche an der Scheide des nervösen Axenstranges entspringen, in parallele Platten gespalten. Zwischen den beiden seitlichen Längsmuskelzügen und zu ihren beiden Seiten liegen endlich schräge Muskelzüge (Fig. 14 *Sm*). Ihre Fasern ziehen bei dem mittleren Bündel von innen vorn nach außen hinten, bei dem inneren und äußeren umgekehrt. Die Muskulatur der Haut, welche sich zwischen den Armen ausspannt, besteht aus quer von Arm zu Arm

ziehenden Fasern und aus dazu senkrecht stehenden, den ersteren aufgelagerten Längsfasern.

Bei den Dekapoden (*Sepia*) sind die Längsmuskelzüge in der Mehrzahl vorhanden; zwei von ihnen sind wieder besonders stark entwickelt (Fig. 14 *Lm*). Wie bei den Oktopoden werden sie durch muskulöse Septen mit quer verlaufenden Fasern (Fig. 14 *Tm*) ge-

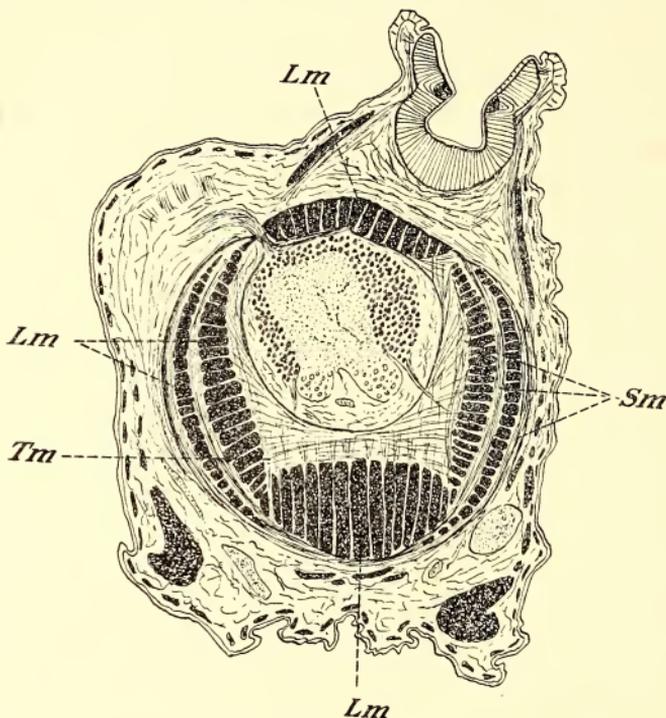


Fig. 13. Querschnitt durch den Arm von *Octopus vulgaris*.  
Nach GUÉRIN. Erklärung im Text.

trennt. (In den langen Fangarmen sind diese Fasern im Gegensatz zu allen andern Muskeln deutlich quergestreift; Fig. 2, p. 156). Nach außen umgibt die Längsmuskeln eine doppelte Hülle von schräg verlaufenden Fasern (Fig. 14 *Sm*). In der inneren Schicht ziehen diese von innen vorn nach außen hinten, in der äußeren umgekehrt. Von dieser Muskulatur durch eine bindegewebige Hülle geschieden liegt ferner ganz zu äußerst eine Längsmuskelschicht, welche einen vollständigen Mantel um die erstere bildet (Fig. 14 *Lm*<sub>1</sub>), ein Homologon der bei den Oktopoden zwischen den Armen sich ausspannenden Muskelhaut.

Über das Fortbewegen von Steinen, welche die Oktopoden zu ihrem Nestbau verwenden, macht KOLLMANN einige Angaben. Kleinere Steine werden wie ein Beutetier umklammert, dann lösen sich ein Paar Arme, stemmen sich gegen den Boden und drücken den Körper mit seiner Last zurück. Größere Stücke werden an der schmalsten Ecke gefaßt und gegen die Mundöffnung gedrückt. Gleichzeitig schiebt sich der Körper unter die Last; sie wird emporgehoben und balanciert, und wenn das Gleichgewicht hergestellt ist,

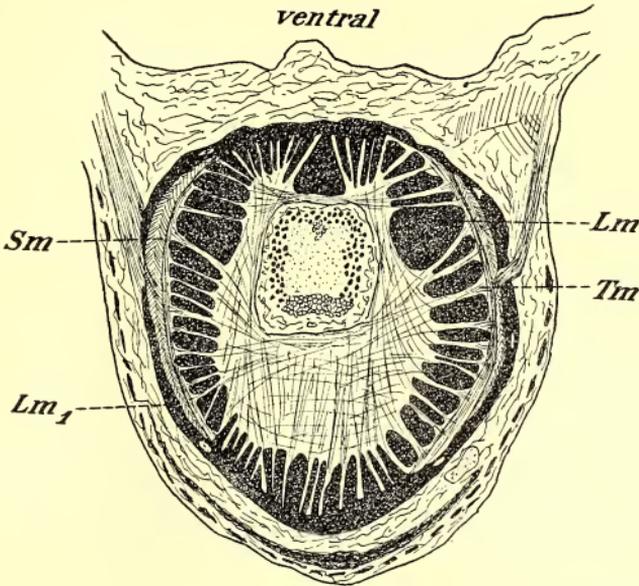


Fig. 14. Querschnitt durch den Arm von *Sepia officinalis*.  
Nach GUÉRIN. Erklärung im Text.

lösen sich wiederum ein Paar Arme und drücken die Masse von Stein und Tier weiter (p. 15).

Das Eingraben der Sepien ist genauer nicht untersucht. Beteiligt sind dabei der Flossensaum und die Arme.

Die Funktion der Saugnäpfe, soweit sie sich aus ihrem anatomischen Bau ergibt, ist am eingehendsten von GUÉRIN untersucht worden. Bei den Oktopoden besteht die innere Muskulatur der Saugnäpfe zunächst aus cirkulären Fasern (Fig. 15 C), welche den anhaftenden Teil des Saugnapfs (Fig. 15 Sn) und die Saugkammer (Fig. 15 Sk) umkreisen. An der Grenze zwischen beiden liegt ferner ein

starker Sphinkter (Fig. 15 *Sp*). Diese Ringmuskeln werden durchsetzt von radiären Fasern (Fig. 15 *r*), welche vom inneren Epithel des Saugnapfs zur äußeren bindegewebigen Hülle ziehen. In der Umgebung des Sphinkters gehen die radiären Fasern in bogenförmige über (Fig. 15 *b*). Die Radiärmuskeln werden im Bereich der Saugkammer wiederum durchsetzt von Längsfaserzügen (Fig. 15 *l*). Von der Außenseite der Muskelmasse des Saugnapfs ausgehend

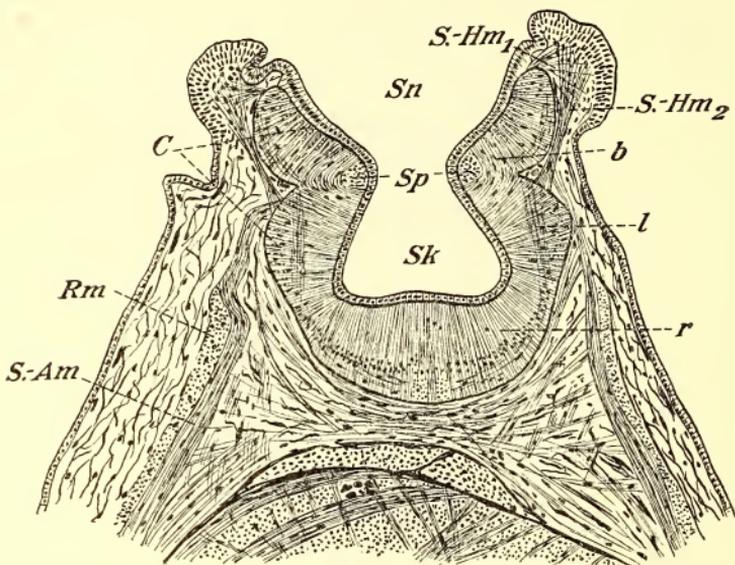


Fig. 15. Längsschnitt durch den Saugnapf (Querschnitt durch den Arm) von *Octopus vulgaris*. Etwas schematisiert nach GUÉRIN. Erklärung im Text.

strahlen zwei Arten von Muskelbündeln in den Hautwulst aus, welcher die Mündung des Saugnapfs und seinen anhaftenden Teil umgibt (Fig. 15 *S-Hm<sub>1</sub>* und *S-Hm<sub>2</sub>*). Die Verbindung jedes Saugnapfs mit dem Arm wird durch 4 Muskelbündel bewerkstelligt, deren Lage aus Fig. 16 und 17 hervorgeht. Die in einer Reihe angeordneten Saugnapfe bei *Eledone* zeigen in der Muskulatur eine Übereinstimmung mit den zweireihig angeordneten bei *Octopus*, aus denen man sie sich in der Weise hervorgegangen denken kann, daß die eine Reihe alternierend in die andere eingeschoben wurde. Das Bündel dieser bogenförmig verlaufenden Saugnapf-Armmuskeln

(Fig. 15 *S.-Am*) wird durch eine äußere Ringmuskelschicht (Fig. 15 *Rm*) zusammengefaßt (GUÉRIN p. 48—57).

Bei den Dekapoden (*Sepia*) finden sich dieselben 3 Arten von Fasern. Ein starker Sphinkter (Fig. 18 *Sp*) liegt zwischen dem anhaftenden mit Horn überzogenen Teil des Saugnapfs (Fig. 18 *Sn*)

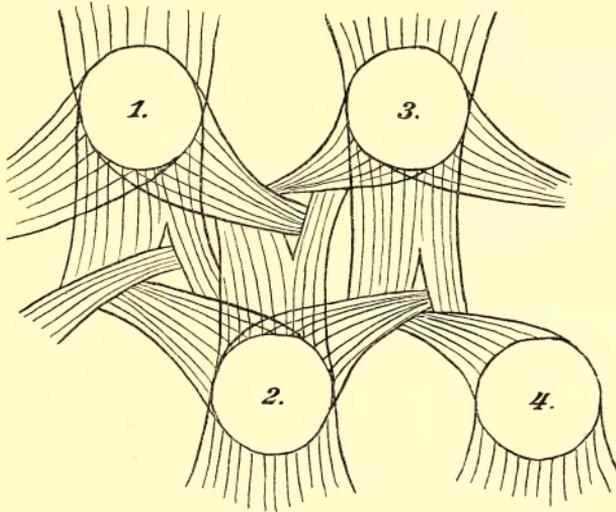


Fig. 16. Saugnapf-Armuskulatur von *Octopus vulgaris*, schematisiert. Nach GUÉRIN.

und der Saugkammer (Fig. 18 *Sk*), an deren Grunde ebenfalls Ringfasern (Fig. 18 *C*) verlaufen. Der hornige Teil besitzt dagegen keine solchen. Zu beiden Seiten des großen Sphinkters liegen ferner

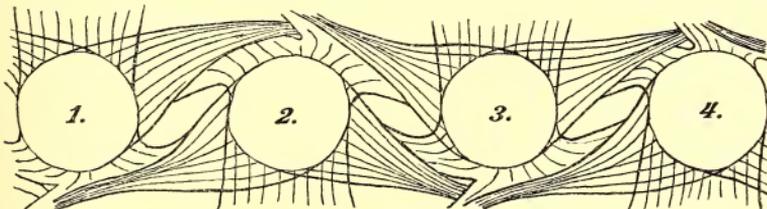


Fig. 17. Saugnapf-Armuskulatur von *Eledone moschata*, schematisiert. Etwas modifiziert nach GUÉRIN.

Bündel von radiären Fasern, von denen diejenigen am Grunde des Saugnapfes am stärksten entwickelt sind (Fig. 18 *r* und *r*<sub>1</sub>). Endlich ziehen bogenförmige Fasern an der Innenseite des Sphinkters entlang, welche die Radiärfasern quer durchsetzen (Fig. 18 *l*).

Die Saugnapfe der kurzen und langen Arme besitzen im allgemeinen den gleichen Bau. Nur kommen bei den letzteren zu den genannten Muskeln noch cirkuläre Fasern, welche den Grund der

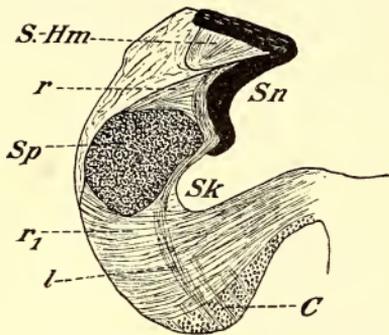


Fig. 18. Längsschnitt durch einen Saugnapf eines kurzen Armes von *Sepia officinalis* (nur die linke Hälfte ausgezeichnet), schematisiert. Nach GUÉRIN. Erklärung im Text.

Saugkammer an der Innenseite, gegenüber der Ansatzstelle des Stiels umkreisen. In die den Rand des Saugnapfs umgebende Haut strahlen radiäre Fasern aus, welche an dem Hornring ihren Ursprung nehmen (Fig. 18 *S.-Hm*). Die Muskulatur des Saugnapfstiels besteht aus Längsfaserbündeln, zwischen die sich Querfasern einschieben. Die ersteren inserieren an der bindegewebigen Hülle, welche die innere Armmuskulatur umgibt (GUÉRIN p. 89—105).

Die Funktion der einzelnen Muskeln beim Ansaugen wird von GUÉRIN aus ihrem Verlauf in folgender Weise interpretiert. Zur Erzeugung des Vakuums, welches das Festhaften des Saugnapfs bewirkt, wird zunächst der Hohlraum auf ein Minimum zusammengepreßt (1. Phase) und dann, nachdem der feste Kontakt mit der Unterlage hergestellt ist, ausgedehnt (2. Phase). In der 1. Phase kontrahieren sich alle Sphinkteren, sowie die Längsfaserzüge in der Wand der Saugkammer (Fig. 15 *Sp*, *C* und *l*). Dadurch wird das Lumen der letzteren sowohl im Durchmesser wie in der Längsaxe verkleinert. Ferner wird der anhaftende Teil des Saugnapfs durch die Kontraktion der von der Saugkammer in die Haut ausstrahlenden Faserzüge (Fig. 15 *S.-Hm*<sub>2</sub>) zu einer breiten Haftscheibe abgeflacht, während der häutige Rand der Saugnapföffnung sich durch Kontraktion seiner Radiärfasern (Fig. 15 *S.-Hm*<sub>1</sub>) fest gegen die Unterlage preßt. In der 2. Phase erschlaffen die bisher kontrahierten Muskeln außer den zuletzt erwähnten Fasern des häutigen Saumes, der den hermetischen Verschluss bildet, und es kontrahiert sich die von der Außenseite des Saugnapfs zum Arm ziehende Muskulatur, indem sie einen Zug auf die Wand der Haftscheibe und der Saugkammer ausübt. Die bindegewebige Hülle des Saugnapfs, an welcher diese Muskeln angreifen, wird dadurch zum fixen Punkt für die Radiärfasern, deren Kontrak-

tion eine Verdünnung der Saugnapfwand und damit eine weitere Vergrößerung des inneren Hohlraums bewirkt (GUÉRIN p. 71—81, 110—114).

Die Ringmuskulatur des Stiels (Oktopoden) bewirkt nach UEXKÜLL das Vorstrecken des Saugnapfs. Elektrische Reizung des nervösen Axenstrangs zwischen zwei Saugnäpfen ergibt ein Hinneigen derselben zum Reizort.

### Literatur.

- Kollmann, J.** (1875), Die Cephalopoden in der zoologischen Station des Dr. DOHRN. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 26 p. 1—23.
- Uexküll, J. von** (1894), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 2. Die Reflexe des Armes. in: Zeit. Biol. Vol. 30 p. 179—183.
- Hofmann, F. B.** (1907), Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? in: Arch. ges. Physiol. Vol. 118 p. 375—412.
- Guérin, J.** (1908), Contribution à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. in: Arch. Zool. expér. (4) Vol. 8 p. 1—178.

### E. Physiologie des Eingeweidenervensystems.

Von der Funktion der visceralen Ganglien und der Eingeweidenerven ist wenig bekannt. Nach UEXKÜLL macht die herausgeschnittene Bucca noch koordinierte Kaubewegungen. Mechanische oder kurze elektrische Reizung der Muskulatur an beliebiger Stelle oder Reizung der Stomatocerebralkonnective ruft stets dieselben koordinierten Bewegungen hervor: auf Bewegungen der Kiefer und der Zunge (Kaubewegungen) folgen Längsstreckung der Bucca und Schluckbewegungen. Sitz dieser Koordination ist wahrscheinlich das Ganglion infrabuccale (Bucco-Intestinalganglion nach UEXKÜLL). Reizung der Stomatogastralkonnective (Intestinalnerven nach UEXKÜLL) ruft gleichfalls Bewegungen der Bucca hervor, die aber einen andern Charakter tragen, nach UEXKÜLL dem Speichelaustritt zu dienen scheinen (p. 602, 603).

Der Einfluß des Eingeweidenervensystems auf die Herztätigkeit ist unten p. 253 abgehandelt.

### Literatur.

- Uexküll, J. von** (1895), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 4. Zur Analyse der Funktionen des Centralnervensystems. in: Zeit. Biol. Vol. 31 p. 584—609.

## VI. Physiologie der Sinnesorgane.

Physiologisch untersucht sind nur Augen und Gleichgewichtsorgane; die physiologische Bedeutung der Geruchsorgane hat man aus ihrem anatomischen Bau erschlossen. Als Geschmacksorgan sind Schleimhautfalten unter der Zunge angesprochen worden, doch sind diese nicht einmal histologisch untersucht. Tast- und Temperatursinnesorgane sind nicht bekannt.

### A. Die Geruchsorgane.

Unter diesem Namen wurden zwei hinter den Augen gelegene Gruben beschrieben, welche von einem besonderen Nerven versorgt werden.

#### Anatomisches.

Bei *Sepia* und *Loligo* liegen die Geruchsorgane auf der Mitte einer Linie, welche vom hinteren Augenwinkel zur Trichteröffnung gezogen wird, bei *Eledone* etwas hinter dieser Linie in dem Winkel, wo sich der Mantel abhebt. Das Organ hat die Form einer flachen Tasche mit abgerundetem Boden, deren Öffnung nach vorn gegen die Arme gerichtet ist. Seine Größe beträgt mehrere Millimeter. Bei *Sepia* ist es an der gelblichen Färbung des Epithels kenntlich (ZERNOFF). Der in der Tiefe des Organs eintretende Nerv entspringt nach JATTA aus dem 1. Cerebralganglion. In der Nähe des Kolorationsganglions, welches er peripher berührt ohne von ihm Fasern zu beziehen, löst sich der Nerv vom Tractus opticus ab und begibt sich zum Sinnesorgan. Zugleich mit dem Nerv tritt die Arterie ein.

#### Histologisches.

Das Epithel der Grube besteht aus Epithelzellen und Sinneszellen. Die ersteren sind kolbenförmig und tragen bei *Sepia* und *Loligo* lange Flimmerhaare, welche bei *Eledone* zu fehlen scheinen. Die in tieferer Schicht gelegenen Sinneszellen enthalten einen optisch verschiedenen Inhaltkörper, welcher peripher vor dem Kern gelegen ist, und laufen in eine feine starre Spitze aus, die sich über die Oberfläche des Epithels erhebt (ZERNOFF).

### Literatur.

- Zernoff, D. (1869), Über das Geruchsorgan der Cephalopoden. in: Bull. Soc. Natural. Moscou Vol. 42 p. 71—90.  
 Jatta, G. (1887), La vera origine del nervo olfattivo nei Cefalopodi in: Boll. Soc. Nat. Napoli Vol. 1 p. 92—93.

## B. Die Augen.

Die beiden an den Seiten des Kopfes stehenden Augen zeichnen sich durch bedeutende Größe und hohe Ausbildung ihres Baues aus. Bei den Dekapoden sind sie besonders groß und stehen fast genau horizontal, so daß sie bei der Ansicht von oben im Profil erscheinen. Bei den Oktopoden sind sie durchschnittlich kleiner und mehr nach der Rückenseite zugewandt.

### Anatomisches und Histologisches.

Die Orbita wird zum Teil von Knorpel, zum Teil von einer häutigen Kapsel gebildet. Der Orbitalknorpel umfaßt besonders von hinten und innen schüsselförmig das Auge. Sein vorderer unterer Rand gibt einen langen schmalen Knorpelstiel ab, welcher in besonderer, nicht ermittelter Beziehung zu den Augenbewegungen zu stehen scheint, da Muskeln quer von ihm abgehen (HENSEN).

Die Augenkapsel entspringt rings vom Orbitalknorpel und spaltet sich in ein parietales und ein viscerales Blatt (Fig. 19 *Ka*); jenes bildet die eigentliche Kapsel, in welcher sich der Bulbus frei bewegt. Außer dem Bulbus umfaßt sie nach innen zu das Augenganglion (oben p. 169), zu dem der Opticus vor seinem Eintritt in die Retina anschwillt, und die als Blutdrüsen, früher als Fettpolster gedeuteten sog. weißen Körper (unten p. 259). Die Kapsel besteht aus einer Muskelhaut, schließt sich nach außen an das subkutane Bindegewebe an und ist innen von einem Pflasterepithel bekleidet. Die Muskelhaut setzt sich zusammen aus inneren radiär verlaufenden, mittleren schrägen, und äußeren queren Fasern; die drei Schichten sind durch Bindegewebe voneinander getrennt (HENSEN).

Vorn wird die Kapsel auf einer runden, ovalen oder nierenförmigen Stelle durchsichtig und bildet das innere Blatt der Cornea oder Pseudocornea (SCHOEBL), deren äußeres Blatt kontinuierlich in die Cutis übergeht.

Die Haut erhebt sich um diese Stelle herum zu Falten, die in sich einen starken Kreismuskel bergen und die Funktion eines ringförmigen Augenlides haben. Das viscerales Blatt der Kapsel oder die *Argentea externa* entspringt vom Orbitalknorpel dünn beginnend und verläuft bis zum Rande der Cornealklappe (s. u.), wo es an dem herabhängenden Lappen derselben verdickt aufhört. Es besteht aus fibrillärem Bindegewebe und verdankt seinen Metallglanz feinen, senkrecht gestellten Plättchen. Es ist mit Pflasterepithel bekleidet.

Die Sklera besteht aus einer von der Argentea interna überzogenen Knorpelhaut. Sie enthält den ringförmigen Knorpel der Cornealklappe (Fig. 19 *Rk*), den äquatorialen Knorpelring (Fig. 19 *Ak*), welche beide nur durch Muskelfasern und Bindegewebe verbunden sind, und hinter der Ansatzstelle der Augenkapsel einen huf-

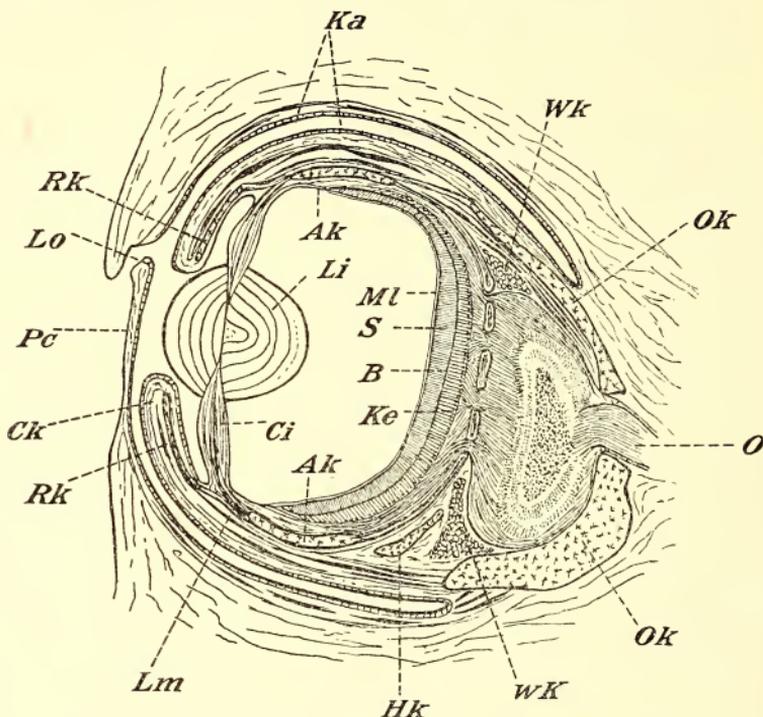


Fig. 19. Horizontaler Meridianschnitt durch den Augapfel von *Sepia*, schematisch. Etwas modifiziert nach HENSEN und LANG. *Ak* = Äquatorialknorpel, *B* = Basalmembran der Retina, *Ci* = Ciliarkörper, *Ck* = Cornealklappe, *Hk* = Hufeisenknorpel, *Ka* = parietales und viscerales Blatt der Augenkapsel, *Ke* = Kernregion der Retina, *Li* = Linse, *Lm* = LANGERSCHER Muskel, *Lo* = Loch in der vorderen Augenkammer, *Ml* = Membrana limitans der Retina, *O* = Opticus, *Ok* = Orbitalknorpel, *Pe* = Pseudocornea, *Rk* = Ringknorpel der Cornealklappe, *S* = Stäbchenschicht der Retina, *Wk* und *wk* = »weißer Körper« (Blutdrüse?).

eisenförmigen Knorpel (Fig. 19 *Hk*), welcher die Stelle freiläßt, wo der oben erwähnte Knorpelstreifen von der Orbitawand hervorragt. Die Argentea interna ist dünner als die externa und erstreckt sich von der Gegend des Ganglion opticum bis zum Rande der Cornealklappe, wo sie mit der externa zusammenhängt. Auf ihrer hinteren Partie ist die Sklera in einer langen, zungenförmigen, horizontal

gelegenen Region für den Durchtritt der Nervenfasern siebartig durchlöchert.

Die Cornealklappe oder physiologische Iris bildet den vorderen Abschnitt der Sklera als Homologon der Wirbeltier-Cornea (SCHOEBL). Sie enthält den erwähnten Ringknorpel und besitzt einen häutigen Lappen, welcher über die Pupille herabhängt (Fig. 19 *Ck*).

Die in der Sklera und Cornealklappe enthaltenen Knorpel dienen außer dem Hufeisenknorpel, welcher wohl nur den Zweck der Festigung hat, zum Ansatz von Muskeln. Vom vorderen Rande des Äquatorialknorpels ziehen radiäre, kreisförmige und schiefe Fasern zum vorderen Augenpol. Die Radiärfasern oder der LANGERSche Muskel (Fig. 19 *Lm*) liegen am weitesten nach innen. Sie ziehen mit vielem Bindegewebe gemischt zum Corpus ciliare und zur inneren Fläche des Cornealklappenknorpels. Nach außen von ihnen folgt der Ringmuskel, der ein wenig schräg gerichtet und nicht kontinuierlich ist mit einem am Vorderrand des Cornealklappenknorpels sich anheftenden Ringmuskel. Zu äußerst endlich liegt der Schrägmuskel, der weiter nach der Cornealklappe zu fast radiär wird und sich an der Kante derselben befestigt. Vom Äquatorialknorpel nach hinten zu liegt eine starke Quermuskelschicht der Sklera rings auf.

MUSKENS citiert eine mündliche Angabe JATTAS, nach der sich bei *Eledone* 3 äußere Augenmuskeln unterscheiden lassen, ein oberer, ein unterer und ein lateraler, von denen der obere am stärksten, der laterale am schwächsten entwickelt ist (p. 50, Titel unten p. 213).

Die vordere Augenkammer steht durch eine feine Öffnung (Fig. 19 *Lo*) mit dem umgebenden Seewasser in Verbindung und kann einen wechselnden Füllungsgrad zeigen. Entsprechend ist die Cornea verschieden stark gewölbt.

Die längsovale Linse (Fig. 19 *Li*) wird durch eine Membran in zwei völlig gesonderte Abschnitte geteilt, einen vorderen kleineren, und einen hinteren größeren. Die Membran ist am Rande dicker und verliert sich allmählich gegen das Centrum hin. Sie wird von Zellausläufern des Corpus ciliare gebildet. Im Innern ist die Linse hart, gegen den Rand hin von weicherer Konsistenz. Jede Linsenhälfte besteht aus einer großen Menge feinsten halbkugeligem Blättern.

Das die Linse tragende Corpus ciliare (Fig. 19 *Ci*) besteht aus zwei Abteilungen, dem Strahlenkranz oder der Corona ciliaris, welche viele gefäßreiche radiäre Falten bildet, und der zwischen ihr und der Chorioidea liegenden glatten Zona ciliaris.

Als rudimentäre Iris bezeichnet SCHOEBL einen zarten schmalen, gefäßreichen Saum in der Linsenfurche.

Die Chorioidea (SCHOEBL) oder »Retina externa« (HENSEN) besteht aus lockerem Bindegewebe, in welches ein arterielles und venöses Wundernetz eingelagert ist und welches von den Nervenfasern in schräger Richtung durchzogen wird.

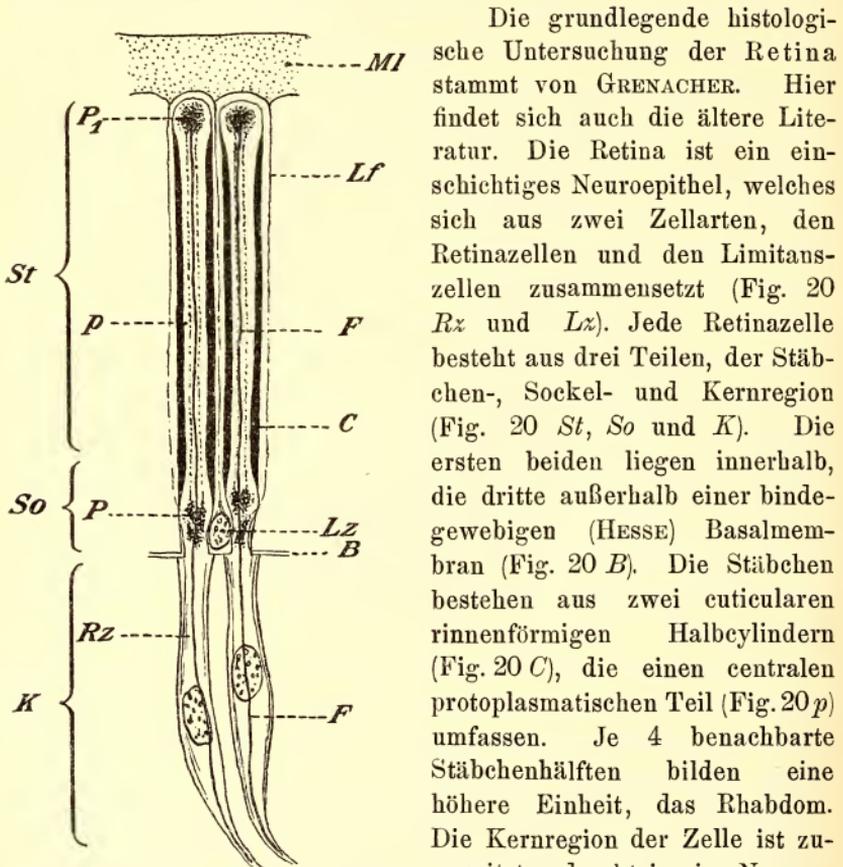


Fig. 20. Retinaelemente von *Octopus vulgaris*, schematisch. Nach GRENACHER. Erklärung im Text.

Die grundlegende histologische Untersuchung der Retina stammt von GRENACHER. Hier findet sich auch die ältere Literatur. Die Retina ist ein einschichtiges Neuroepithel, welches sich aus zwei Zellarten, den Retinazellen und den Limitanzzellen zusammensetzt (Fig. 20 *Rx* und *Lx*). Jede Retinazelle besteht aus drei Teilen, der Stäbchen-, Sockel- und Kernregion (Fig. 20 *St*, *So* und *K*). Die ersten beiden liegen innerhalb, die dritte außerhalb einer bindegewebigen (HESSE) Basalmembran (Fig. 20 *B*). Die Stäbchen bestehen aus zwei cuticularen rinnenförmigen Halbcylindern (Fig. 20 *C*), die einen centralen protoplasmatischen Teil (Fig. 20 *p*) umfassen. Je 4 benachbarte Stäbchenhälften bilden eine höhere Einheit, das Rhabdom. Die Kernregion der Zelle ist zugespitzt und geht in eine Nervenfasern über. Im Innern der Zelle läuft diese Faser in eine Fibrille aus (Fig. 20 *F*), die im Stäbchen meist einen geschlängelten Verlauf hat und am Ende desselben zu einem Knopf anschwillt (HESSE). HESSE sieht in ihr das lichtrezipierende Element (p. 462 ff.) und hält die von GRENACHER als lichtrezipierende Einheit angesehenen Rhabdome für Stützsubstanz. MERTON konnte die Nervenfasern bis in den Sockelteil der Retinazelle

verfolgen, leugnet jedoch das Vorhandensein der Fibrille und hält das entsprechende Gebilde für die retikuläre Grundlage des Pigments (p. 365—386). Pigment findet sich in der Sockelregion und (nach HESSE nicht bei allen Formen) um die Fibrille und ihren Endknopf herum (Fig. 20 *P*, *P*<sub>1</sub>). Die Limitanzellen sind in der Sockelregion zwischen die Retinazellen eingesprenzt. Sie entsenden Ausläufer (Fig. 20 *Lf*) zwischen die Stäbchen, welche mit der die Retina innen überziehenden Membrana limitans oder hyaloidea (Fig. 20 *Ml*) verschmelzen. Sie enthalten ebenfalls Pigment. Die histologische Auffassung der Netzhaut im Vergleich mit der Wirbeltierretina erörtert besonders LENHOSSÉK (doch s. auch GRENACHER p. 254).

Die Gefäßversorgung des Auges ist von SCHOEBL (für *Sepia officinalis*) ausführlich dargestellt worden.

Die mächtige Arteria ophthalmica entspringt von je einem der großen Arterienstämme, in welche sich die Aorta cephalica in der Gegend des Kopfkorpels spaltet. Sie streicht in einer Bucht zwischen zwei Anschwellungen des Ganglion opticum zur Dorsalwand der Sklera, und teilt sich, an deren Äquator angelangt, in 3 Äste, die Arteria ciliaris postica longa, welche als Fortsetzung der Hauptarterie geradlinig bis zur Regio ciliaris zieht und die beiden Arteriae coronariae sclerae anterior und posterior, welche kranzförmig längs des Äquators der Sklera streichen.

Die A. coronaria sclerae anterior gibt an der Innenseite der Sklera die A. ciliaris postica brevis ab, welche rückläufig an der siebartigen Eintrittsstelle der Nerven entlangläuft, ferner kleinere Zweige zu den beiden Blättern der Augenkapsel und löst sich dann im weißen Körper auf.

Die viel stärkere A. coronaria sclerae posterior versieht ebenfalls die beiden Blätter der Kapsel und den weißen Körper. Außerdem geben beide Koronararterien Äste an die Muskeln ab.

**Die hinteren Blutbahnen des Bulbus.** Die A. ciliaris postica brevis löst sich während ihres Verlaufs an der Außenfläche der Lamina cribrosa sclerae in 12—15 Arteriolae ciliares posticae breves auf. Diese dringen durch die Lamina cribrosa sclerae in die Chorioidea und erreichen, immer feiner werdend, deren innere Oberfläche, wo sie ein zierliches arterielles Wundernetz bilden.

Aus diesem Wundernetz entwickeln sich zahllose Kapillaren, welche die Chorioidea senkrecht nach außen durchsetzen und an deren Außenfläche in ein dichtes venöses Wundernetz einmünden.

Aus diesem entwickeln sich zahlreiche Venulae ciliares posti-

cae breves, welche die Lamina cribrosa durchsetzen, sich zur Vena ciliaris postica brevis vereinigen und in die Vena ophthalmica einmünden.

Einzelne Äste der Arteriolae ciliares posticae breves erreichen die Grenze der Chorioidea und anastomosieren hier mit den aus der Arteria ciliaris postica longa stammenden Gefäßen des vorderen Bulbusteils.

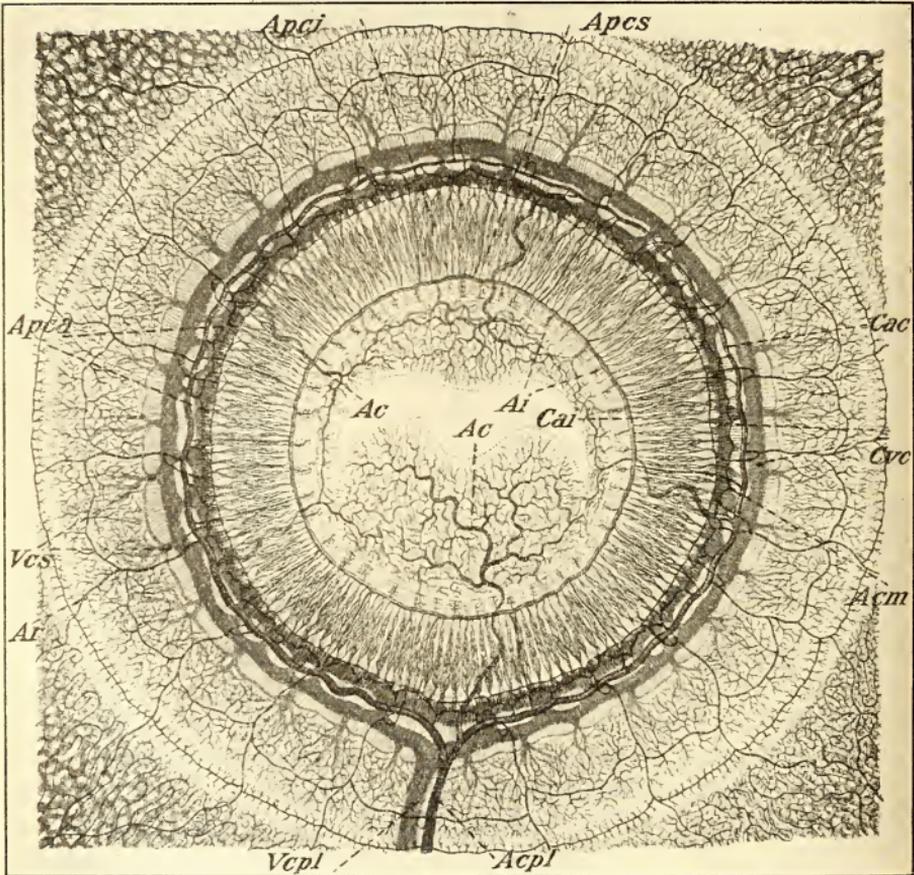


Fig. 21. Gefäßversorgung des vorderen Augenpols, schematisch. Nach SCHOEHL. Erklärung im Text.

**Die vorderen Blutbahnen des Bulbus.** Die A. ciliaris postica longa (Fig. 21 *Acpl*) läuft, von der gleichnamigen Vene (Fig. 21 *Vcpl*) begleitet, an der Außenfläche der Sklera bis zur Regio ciliaris, durchbohrt hier dieselbe und spaltet sich in 2 Äste, welche

nach kranzförmigem Verlauf auf der gegenüberliegenden Seite anastomosieren und den *Circulus arteriosus ciliaris* (Fig. 21 *Cac*) bilden.

Zu beiden Seiten desselben verläuft eine geschlossene Ringvene: *Circulus venosus ciliaris internus* und *externus* (Fig. 21 *Cvc*). Beide anastomosieren häufig, und aus der äußeren entspringt die *Vena ciliaris postica longa*, welche die gleichnamige Arterie begleitet und sich in die *Vena ophthalmica* ergießt.

Vom *Circulus arteriosus ciliaris* entspringen 6 Arten von Arterien: 1. 15—20 *Aa. communicantes* (Fig. 21 *Acm*), welche zwischen den Ciliarfalten verlaufen und an der Basis der Iris den *Circulus arteriosus iridis* (Fig. 21 *Cai*) bilden; 2. *Aa. plicarum ciliarium inferiores* (Fig. 21 *Apci*). Sie verästeln sich baumförmig in den Falten des Ciliarkörpers und anastomosieren mit den aus dem *Circulus arteriosus iridis* stammenden *Aa. plicarum ciliarium superiores*. Die entsprechenden *Venae plicarum ciliarium* ergießen sich in den inneren Venenring; 3. *Aa. plexus ciliaris annuliformis* (Fig. 21 *Apca*). Sie bilden in dem nicht gefalteten Teil des Ciliarkörpers ein Geflecht, aus dem sich die in den äußeren Venenring mündenden *Venae ciliares stellatae* (Fig. 21 *Vcs*) entwickeln 4. *Aa. recurrentes* (Fig. 21 *Ar*). Sie ziehen, sich bogenförmig verbindend, zum Rand der Chorioidea, wo sie die erwähnte Anastomose mit den *Arteriolaes ciliares breves* bilden; 5. mehrere (5—6) *Aa. corneales* (Fig. 21 *Ac*). Sie verbreiten sich in den Lappen der Cornealklappe; eine dieser Arterien entspringt direkt aus der *A. ciliaris postica longa* in der Nähe ihrer Bifurkation. Die Venen der Cornealklappe münden in den inneren Venenring; 6. *Aa. ciliares musculares* zu den Muskeln der Sklera. Die entsprechenden Venen ergießen sich in den innern Venenring.

Vom *Circulus arteriosus iridis* (Fig. 21 *Cai*) entspringen die erwähnten *Aa. plicarum ciliarium superiores* (Fig. 21 *Apcs*) und die in die Iris eindringenden *Arteriolaes iridis* (Fig. 21 *Ai*). Die Venen der Iris münden, ohne einen Ring zu bilden, in das Geflecht des Ciliarkörpers ein (SCHOEBL p. 226—232).

Von Nerven treten an den *Bulbus*, außer den die *Lamina cribrosa sclerae* in zahlreichen Bündeln durchsetzenden *Opticusfasern*, 3 *pupillomotorische* und die Färbung der Cornealklappe (Iris) regulierende Nerven.

Der Erweiterungsnerve der Pupille (oben p. 165 Fig. 5 *E*) ent-

springt vor dem Ligament (Fig. 5 L), welches beiderseits das Gehirn mit der Schädelkapsel verbindet.

Hinter diesem Ligament tritt der Verengerungs- und Entfärbungs-nerv aus (Fig. 5 V). Er enthält motorische Fasern zu den Ringmuskeln der Cornealklappe und Hemmungsfasern für die Chromatophoren derselben. Vor seinem Eintritt in den Bulbus passiert er ein kleines Ganglion.

Zwischen dem Ligament und dem Opticus liegt der Kolorationsnerv (Fig. 5 C), welcher das Dunkelwerden der physiologischen Iris durch Kontraktion der Chromatophoren-muskeln bewirkt.

### Literatur.

- Hensen, V.** (1865), Über das Auge einiger Cephalopoden. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 15 p. 155—242.
- Schoebl, J.** (1878), Über die Blutgefäße des Auges der Cephalopoden. in: Zeit. mikr. Anat. Vol. 15 p. 215—243.
- Grenacher, H.** (1886), Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. in: Abh. nat. Ges. Halle. Vol. 16 p. 207—256.
- Lenhossék, M. von** (1894), Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 58 p. 636—660.
- Hesse, R.** (1900), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 68 p. 379—477.
- Merton, H.** (1905), Über die Retina von *Nautilus* und einigen dibranchiaten Cephalopoden. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 79 p. 325—396.

### Physiologie.

Entsprechend dem Fehlen scharf gesonderter äußerer Augenmuskeln sind die Augenbewegungen schwer zu analysieren, nach BEER (p. 568) jedoch, namentlich bei den Oktopoden recht ausgiebig. Beide Augen werden unabhängig voneinander bewegt. (Über Centren im Gehirn für Bulbusbewegungen s. oben p. 183 MAGNUS). MUSKENS beschreibt bei den Oktopoden kompensatorische Augenbewegungen, welche fast ausschließlich in der vertikalen, mit der Längsaxe des Tieres zusammenfallenden Ebene zustande kommen. Die Pupillen behalten, wenn die Tiere kriechen, in jeder Stellung des Kopfes die horizontale Lage bei. Die kompensatorische Rotation des Bulbus beträgt bis 90°. Beim Schwimmen macht sich ein Unterschied bei der Aufwärts- und Abwärtsbewegung geltend. Während bei nahezu senkrechter Abwärtsbewegung der Horizontalstand

der Pupillen festgehalten wird, ist dies in der Richtung von unten nach oben nur für einen Winkel von 30—40° der Fall. Nach Exstirpation der Statocysten treten keine kompensatorischen Augenbewegungen mehr auf. Die Pupillenschlitze nehmen statt der normalen bisquitförmigen Gestalt die einer langgezogenen Ellipse an, deren Vorderende nach oben gewandt ist. Einseitige Zerstörung der Statocyste zerstört nur die Kompensationsbewegungen derselben Seite. Die freie Beweglichkeit der Augen bleibt nach der Operation anscheinend unverändert.

Als Lid wirkt der ringförmige Hautwulst, welcher den sichtbaren Teil des Auges umgibt; er kann einen vollständigen Verschluss bewirken. Bei rascher Annäherung eines Gegenstandes, z. B. der geballten Hand, tritt reflektorischer Lidschluß ein. Als Mitbewegung wurde Erweiterung der Pupille beobachtet. Zum Schutz gegen von oben einfallendes Licht wird bei manchen Formen (*Loligo*) der obere Teil der Cornealklappe vorhangartig heruntergezogen, so daß nur Licht von oben oder von der Seite her einfallen kann.

Physiologisch als Iris wirkt die Cornealklappe, während die von SCHOEHL beschriebene rudimentäre Iris funktionslos zu sein scheint. Die Pupillarreaktion ist ein Reflex, welcher durch optische Reize, Verdunkelung und Belichtung ausgelöst wird. »Willkürliche« Kontraktion der Pupille wurde von BEER beobachtet (p. 571), von MAGNUS geleugnet (p. 627). Der Pupillarreflex ist auf ein Auge beschränkt, eine konsensuelle Bewegung am andern Auge tritt nicht ein. An beiden Augen kann die Pupille verschieden weit sein. Die centripetale Erregung der in den Centralganglien gelegenen pupillomotorischen Centren geschieht durch den Opticus. Durch Reizung seines centralen Stumpfes kann man sowohl reflektorische Erweiterung, wie auch Verengung erzielen. Wenn im Versuch die Erweiterung überwiegt, so kann man nach Durchtrennung der Erweiterungsfasern Verengung erhalten. Die wichtigsten centrifugalen Bahnen sind die oben p. 207, 208 erwähnten Verengungs- und Erweiterungsnerve der Pupille. Außerdem verlaufen motorische Fasern für die untere Hälfte der Cornealklappe (Iris) in der unteren Orbitalwand und für die ganze Iris im Opticus selber. Die Verengung der Pupille wird durch die vor und hinter dem Cornealklappenknorpel liegenden Ringmuskeln, die Erweiterung durch die am Äquatorialknorpel ansetzenden Radiärfasern bewirkt. Die Funktion der letzteren tritt nach Durchschneidung der Ringmuskeln deutlich hervor. Eine be-

merkwürdige elektive Empfindlichkeit der Pupillarmuskeln und -nerven für Gifte ließ sich nicht feststellen (MAGNUS).

Die Iris des enukleierten Bulbus reagiert nach NEPVEU auf direkte Lichtreize. Die Iris-Chromatophoren dehnen sich gleichzeitig mit der Erschlaffung des Iris Muskels aus, wobei sich ihre Radiärfasern kontrahieren, reagieren also umgekehrt wie jener (p. 50).

Die Akkomodation wurde von BEER skiaskopisch nachgewiesen: Wiederholte Prüfung desselben Auges ergab wechselndes Verhalten des Schattens. HEINE fand für *Eledone* Einstellung auf vorgehaltene Beutetiere, konnte aber bei *Sepia* und *Octopus* unter denselben Bedingungen keine Änderung der Refraktion nachweisen. In der Ruhe nimmt BEER mehrere Dioptrien Myopie, HEINE Emmetropie oder schwache Myopie an. BEER fand bei elektrischer Reizung des enukleierten Bulbus Abnahme der Refraktion (= Einstellung auf die Ferne) und Retraktion der Linse. Eine Formänderung der Linse ergab sich bei Beobachtung der Linsenbildehen nicht. HEINE fand, daß die Linse aus einer mittleren Ruhelage sowohl zurück- wie vortreten kann, je nach der Stärke des angewendeten elektrischen Reizes; und zwar trat bei schwächeren Strömen Vor-, bei stärkeren Rückwärtsbewegung der Linse ein und entsprechende Einstellung auf die Nähe bzw. auf größere Entfernung (p. 327). Danach besitzen die Cephalopoden eine doppelsinnige aktive Akkomodation.

Den Mechanismus der Akkomodation glaubte LANGER in der Abrundung des in der Richtung der Sehaxe abgeplatteten Bulbus zur Kugelgestalt durch Kontraktion der von ihm beschriebenen radiären Muskelfasern (oben p. 203) zu sehen; dadurch würde die Entfernung der Linse vom Augenhintergrund vergrößert. Er nahm dementsprechend ein Vortreten der Linse bei der Akkomodation an. Dieselbe Auffassung vertreten HENSEN (p. 180; Titel oben p. 208) und LEUCKART (s. Citat bei BEER p. 574). BEER fand, daß bei dem von ihm beobachteten Zurücktretten der Linse die hintere Bulbuswand sich ausbuchtet. Der hintere Teil des Bulbus allein nähert sich der Kugelgestalt, während er in seinem vorderen Teil starr und unnachgiebig ist. Durch die Ausbuchtung der hinteren Bulbuswand trete allerdings die Netzhaut etwas zurück, indes überwiege die Retraktion der Linse so viel, daß doch eine beträchtliche Annäherung derselben an die Netzhaut zustande komme (p. 576).

Partielle Reizung ergab Seitwärtsbewegung der Linse. BEER glaubt, es könne durch diese Beweglichkeit der Linse das Blickfeld vergrößert werden (p. 579).

Eine Koordination der Linsen- und Irisbewegung besteht nicht (BEER p. 577).

Die Nerven des Akkomodationsmuskels treten mit den Opticus-faserbündeln aus dem Ganglion opticum aus und durch die Lamina cribrosa sclerae in den Bulbus ein. Reizung eines Teils dieser Bündel ergab seitliche Linsenbewegungen (BEER p. 578). Der Akkomodationsmuskel und seine Funktionsweise ist noch hypothetisch. (Vgl. HEINE p. 330).

Schpurpur wurde von HESS nachgewiesen. Er ist schwer sichtbar, da sich selbst nach längerer Verdunklung noch große Mengen von Pigment an der vitralen Oberfläche der Netzhaut finden und weil eine mechanische Trennung der Stäbchen vom Pigment wie im Wirbeltierauge nicht möglich ist. Eine zarte Trübung der Retina mit Formol läßt die Purpurfärbung deutlicher hervortreten (am deutlichsten bei *Loligo*). Die im Dunkeln gehaltene Netzhaut ist schön dunkelrot bis purpurfarbig und wird, an die Sonne gebracht, rasch (oft in weniger als einer Minute) ungesättigt bräunlich-gelb ohne Spur von Rot, allmählich mehr strohgelb. Die Purpurfärbung hält sich in Formol geraume Zeit, oft mehrere Tage lang; die Lichtempfindlichkeit wird durch das Formol abgestumpft. In Chlornatrium hält sich der Purpur unverändert, dagegen nicht in Alaun und Ammoniak; (der letztere löst auch das Retinapigment). Die Löslichkeit des Purpurs in taurocholsaurem Natron ist nicht festzustellen, da sich auch das Pigment mit löst (HESS p. 395—409).

In der Retina findet sich eine von der Belichtung abhängige Pigmentwanderung. Das Pigment der inneren Zone, welches im Innern der Stäbchen die Fibrille umgibt, zieht sich gegen das äußere Pigment der Sockelregion zurück (RAWITZ). Die in Formol fixierte Netzhaut erscheint nach vorausgegangener Belichtung braun bis schwarz, nach Aufenthalt im Dunkeln grau. Die Wanderung des Pigments erfolgt über die innere Oberfläche der Netzhaut hinaus in die Hyaloidea, so daß es sich bei Konservierung oft leichter von der Netzhaut als von jenem Häutchen trennt (HESS p. 410—421). Die Geschwindigkeit der Wanderung ist bei den verschiedenen Arten verschieden. HESSE stellt zwei Gruppen von Arten auf, solche mit innerem Pigment und dunkler Retina und solche mit heller Retina, denen das innere Pigment fehlt. Die ersteren sind litorale Formen (*Sepia*, *Octopus*, *Eledone*), die letzteren pelagisch (*Loligo*). Die litoralen Tiere haben eine nächtliche Lebensweise, und entsprechend faßt HESSE das die Fibrillen umhüllende innere Pigment als Licht-

schutz auf. Nur die im hellen Streifen (s. u.) liegenden Zellen, bei denen das Pigment die Fibrillen nicht ganz umhüllt (*Eledone*), sollen bei Tage Licht rezipieren können. Dieser Auffassung wird von HESS widersprochen, der den Unterschied zwischen pelagischen und litoralen Formen mit heller und dunkler Retina leugnet.

Als Stelle des deutlichsten Sehens faßt HESS einen horizontalen, etwas über dem Äquator gelegenen Streifen auf, welcher an der fixierten Netzhaut bald heller, bald dunkler als die Umgebung erscheint. Er entspricht nicht, wie früher angenommen wurde, der Eintrittsstelle des Sehnerven. Im Gebiete des Streifens sind die Stäbchen viel schmaler und länger als im Umkreis und stehen etwa doppelt so dicht (HESS berechnet ca. 105000 Stäbchen auf den qmm im Streifengebiet und ca. 40000 außerhalb desselben). Die Pigmentwanderung im Streifengebiet erfolgt bei Verdunklung rascher, bei Belichtung langsamer als im übrigen Netzhautgebiet. Der Streifen ist nicht nachweisbar purpurärmer als seine Umgebung. Bei *Loligo* scheint der Streifen zu fehlen; die Netzhaut erscheint hier überall gleichmäßig dick (HESS p. 421—438).

Die Aktionsströme der Netzhaut wurden zuerst von BECK untersucht. Er kam zu wechselnden Resultaten bezüglich der Stromrichtung. PIPER fand dann bei erneuter Untersuchung, daß sich stets der vor der Netzhaut gelegene Bulbusteil, bzw. die Netzhaut selbst negativ zu dem dahinter gelegenen Teil, Sklera, Ganglion usw. verhielt. Dunkeladaptation bewirkte auch am enukleierten (übrigens sehr widerstandsfähigen) Bulbus eine Erregbarkeitszunahme für Lichtreize. Beim Verschwinden des Lichtes ließ sich keine Schwankung des Ruhestromes nachweisen. Versuche mit verschiedenen gefärbten spektralen Lichtern zeigten für *Eledone moschata* die größte Empfindlichkeit im Grünblau von etwa 500  $\mu$  Wellenlänge, entsprechend der Färbung des Meerwassers in dickerer Schicht.

### Literatur.

- Langer, C. (1850), Über einen Binnenmuskel des Cephalopodenauges. in: Sitzber. Akad. Wiss. Wien 2. Abtheil. p. 324—326.
- Leuckart, R. (1876), Organologie des Auges. in: GRAEFE-SÄEMISCH, Handb. d. ges. Augenheilk. Leipzig. Vol. 2, 2. Theil.
- Beer, Th. (1897), Die Akkomodation des Cephalopodenauges. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 67 p. 541—586.
- Beck, A. (1899), Über die bei Belichtung der Netzhaut von *Eledone moschata* entstehenden Aktionsströme. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 78 p. 129—162.

- Rawitz, B.** (1891), Zur Physiologie der Cephalopodenretina. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt. Vol. 10 p. 367—372.
- Magnus, R.** (1902), Die Pupillenreaktion der Oktopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 92 p. 623—643.
- Muskens, L. J. J.** (1904), Über eine eigentümliche kompensatorische Augenbewegung der Oktopoden mit Bemerkungen über deren Zwangsbewegungen. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt. Jahrg. 1904 p. 49—56.
- Piper, H.** (1904), Das elektromotorische Verhalten der Retina bei *Eledone moschata*. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt. Jahrg. 1904 p. 453—473.
- Hess, C.** (1905), Beiträge zur Physiologie und Anatomie des Cephalopodenauges. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 109 p. 393—439.
- Nepveu, A.** (1907), Sur des mécanismes nouveaux de photo-irritabilité iridienne. in: C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 63 p. 49—51.
- Heine, L.** (1907), Über die Verhältnisse der Refraktion, Akkomodation und des Augenbinnendruckes in der Tierreihe. in: Med. nat. Arch. Berlin & Wien Vol. 1 p. 323—344.

### C. Die Gleichgewichtsorgane.

#### Anatomisches.

Die Statocysten liegen eingesenkt in den Kopfknochen an dessen Ventralseite, dicht nebeneinander, nur durch eine dünne Scheidewand getrennt. Sie sind am frischen Tier an der weißlichen Färbung kenntlich. Bei den Dekapoden füllen sie den entsprechenden Hohlraum des Knorpels ganz aus, bei den Oktopoden liegt zwischen Knorpel und Cystenwand ein perilymphatischer Raum. Er wird von Bindegewebssträngen durchsetzt, welche Nerv und Blutgefäße zuführen. Der innere Hohlraum zeigt bei den Oktopoden wenige bindegewebige Wülste und ist im übrigen glatt, bei den Dekapoden wird er durch Vorsprünge der Knorpelkapsel verengt, welche vielleicht den Statocysten in seiner Lage erhalten helfen.

Zwischen den Zapfen spannt sich die bei den Dekapoden dreiteilige, bei den Oktopoden einfache Crista statica aus. An der oralen Fläche der Cyste befindet sich die Macula statica princeps, welcher der Statolith fest aufliegt. Außerdem finden sich zwei kleinere accessorische Maculae (M. neglecta anterior und posterior HAMLYN-HARRIS); die erstere liegt ungefähr in dem Winkel, den die Scheidewand der beiden Statocysten mit deren dorsaler Wand bildet, die letztere auf der Scheidewand selbst mehr ventral. Die accessorischen Maculae sind von Statioconien, kleinen Körpern von der Art des Statolithen bedeckt, welche durch eine Gallerte zu einem Haufen verbunden sind.

In der Nähe der Hauptmacula entspringt aus der Statocystenhöhle der sog. KOELLIKER'sche Gang, welcher nach kurzem Verlauf

blind zu enden scheint. Der Statocystennerv nimmt seinen Ursprung aus dem mittleren Unterschlundganglion nach außen vom Trichternerven. Er durchbohrt sofort die Cystenwand und spaltet sich in zwei Hauptäste, welche zur Macula princeps und zur Crista ziehen.

#### Histologisches.

Die Statocyste wird von einem einfachen Epithel ausgekleidet, welches in den Maculis in ein Sinnesepithel übergeht. Sie ist von einer serösen Flüssigkeit erfüllt.

Die Macula princeps besteht aus einem einschichtigen Epithel, das sich aus Sinneszellen und Stützzellen zusammensetzt. Im allgemeinen sind beide Zellarten über die ganze Ausdehnung der Macula gleichmäßig gemischt. Nur in der Mitte auf der Eintrittsstelle des Nerven fehlen die Sinneszellen. Die Stützzellen sitzen mit einem verbreiterten Basalteil der Wand auf und stehen durch flügelartige Fortsätze miteinander in Verbindung, so daß ein Netz entsteht, in dessen Maschen die Sinneszellen liegen. Das freie Ende der Stützzellen verbreitert sich und bildet durch Zusammenfließen mit benachbarten eine Lamina terminalis. Die großen Sinneszellen laufen in eine Nervenfasern aus und tragen auf der Oberfläche Cilien. Unter dem Sinnesepithel lassen sich bei *Octopus* Ganglienzellen nachweisen.

Die accessorischen Maculae zeigen denselben Bau wie die Macula princeps.

Der Statolith besteht aus einer organischen Grundsubstanz mit eingelagerten Kristallen aus kohlensaurem Kalk. An der Macula ist er durch eine Anhäufung der organischen Grundsubstanz befestigt. Die Wimperbüschel einer jeden Sinneszelle treten hier in ein Loch dieser Substanz ein.

Die Statoconien sind nadel- und spindelförmige kleine Körper von derselben Zusammensetzung wie der Statolith.

Die Crista ist mit Sinneszellen von zweierlei Größe besetzt. Eine mittlere Reihe großer Zellen wird auf beiden Seiten von kleineren Nebenzellen begleitet; sie tragen ebenfalls Cilien. Zwischen den Sinneszellen sind Stützzellen eingestreut.

Der KOELLIKER'sche Gang ist von einfachem Flimmerepithel ausgekleidet (HAMLYN-HARRIS).

### Physiologie.

FRÖHLICH hat die Ausfallserscheinungen nach halbseitiger oder beiderseitiger Statolithenexstirpation unter ausführlicher Berücksichtigung der einschlägigen Literatur erörtert. Das operierte Tier rollt um seine Längsaxe bald im Sinne des Uhrzeigers, bald umgekehrt; und zwar unabhängig davon, ob die linke oder die rechte oder beide Statocysten entfernt wurden. Außerdem treten, besonders bei beiderseitiger Exstirpation, Rollungen um die Queraxe (Überpurzeln) auf. Zuweilen nimmt das Tier dauernd die sog. Turmstellung ein. Der Körper hat dabei durch Kontraktion der Ringmuskeln des Mantels Gurkenform, und die Arme bilden einen regelmäßigen Quirl. Sie sind gegen die Seite, welche keine Saugnäpfe trägt, eingerollt, und setzen der Streckung Widerstand entgegen. Bei der Lokomotion wird nur der Anfangsteil der Arme bis zum Beginn der Spiralrollung benutzt. Die motorische Kraft ist stark herabgesetzt. Die Saugnäpfe vermögen nicht ordentlich festzuhalten. Auf Dehnungsreize durch Belastung mit Gewichten kehren die Arme nicht wie beim normalen Tier zu der Anfangslänge zurück, sondern werden allmählich länger. Die Reflexerregbarkeit ist erheblich gesteigert. Tintenwurf, Moschussekretion und Chromatophorenspiel werden nicht merklich beeinflußt. Die Atmung wird im Sinne einer Abnahme der Frequenz und Ausbildung eines Plateaus auf der Höhe der einzelnen Expirationen verändert.

Die physiologische Bedeutung der einzelnen Teile des Statocystenapparates, der Macula princeps, der accessorischen Maculae und der Crista ist ungewiß.

Über den Zusammenhang der Statocysten mit kompensatorischen Augenbewegungen (MUSKENS) s. oben p. 209.

Zur Exstirpation der Statolithen wird das Tier in üblicher Weise gefesselt, und darauf am bequemsten zuerst die Statocyste der linken Seite eröffnet. Ein 3—4 cm langer Schnitt auf der Ventralseite neben dem Trichter, der bis auf den Kopfknochen geführt wird, läßt die durchscheinende Statocyste erkennen. Eröffnung von Blutgefäßen muß sorgfältig vermieden werden. Die Statocyste wird aufgeschnitten, ausgekratzt und mit einem in 3—5% iger Cocainlösung getränkten Wattebausch tamponiert. Die Statocyste der rechten Seite ist von der linken aus durch Spaltung der dünnen Scheidewand zwischen beiden Cysten zugänglich. Die Tiere (*Eledone*) überleben eine Reihe von Tagen, nehmen jedoch keine Nahrung zu sich (FRÖHLICH).

## Literatur.

- Hamlyn-Harris, R.** (1903), Die Statocysten der Cephalopoden. in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 18 p. 327—358.
- Fröhlich, A.** (1904), Studien über die Statocysten. I. Versuche an Cephalopoden und Einschlägiges aus der menschlichen Pathologie. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 102 p. 415—472.

## VII. Physiologie des Verdauungsapparates.

### A. Nahrungsaufnahme.

Die Oktopoden vermögen ihre Beute schwimmend zu ergreifen, indem sie sich ihr rückwärts nähern und sie dann mit einer plötzlichen Bewegung der Arme umschlingen; oder sie kriechen auf das Beutetier zu und stürzen sich zuletzt mit einem Sprung darüber her. Darauf bildet das Tier durch Ausspannen der Haut, welche die Arme an ihrer Basis verbindet, eine Glocke und spritzt in diesen abgeschlossenen Raum Gift aus, welches lähmend auf das Nervensystem des Beutetieres wirkt. Den Dekapoden dienen die langen Fangarme zum Ergreifen der Beute. Sie sind für gewöhnlich in einer taschenförmigen Vertiefung am Kopf verborgen und können blitzschnell vorgeschleudert werden. Nach GUÉRIN (Titel oben p. 160) enthalten sie im Gegensatz zu den kurzen Armen quergestreifte Fasern (Fig. 2 oben p. 156). Die Zerkleinerung und die Aufnahme des Bissens geschieht mit Hilfe der Lippen, der Kiefer und der Zunge.

### Anatomisches.

Die in der Mitte der Fangarme gelegene Mundöffnung ist von einer kreisförmigen, mit Zotten besetzten Lippe umgeben, welche in der Ruhe die beiden Kiefer verbirgt, bei der Nahrungsaufnahme sich jedoch erweitert und die Kiefer hervortreten läßt.

Die beiden Kiefer haben die Form eines Papageischnabels; der ventrale ragt über den dorsalen hervor. Ihre starken Muskeln bilden den größten Teil der Buccalmasse. Sie umschließen einen Hohlraum, in dem sich die Zunge mit der Radula, die Submandibulardrüse, der vorstülpbare Conus mit Mündung der Giftdrüsen und faltige, Papillen tragende Massen von unbekannter Bedeutung befinden. Nach hinten zu ist die Buccalmasse durch starke Rückziehmuskeln an den Kopfknopel befestigt.

Die Oberkiefermuskulatur besteht aus paarigen Muskelblättern, die in der Mediane durch eine Raphe vereinigt sind. Die dach-

ziegelförmigen Bündel stoßen in der Mitte der Seitenflächen des Muskelwulstes zusammen. An der Unterkiefermuskulatur hat die innere Faserschicht dieselbe Anordnung, die äußere zieht bogenförmig nach hinten (HEINRICH).

Die Zunge wird bewegt durch zwei paarige und einen unpaaren Retraktor und ebensoviele Protraktoren und gestützt durch paarige Stützmuskeln, welche eine Knorpelmasse eingelagert enthalten (HEINRICH). Sie trägt die mit mehreren Reihen nach hinten gerichteter Zähne besetzte Radula.

Die Submandibulardrüse (LIVON) liegt im ventralen Teil der Buccalmasse (Fig. 22 *Dr*). Mehrere kurze Ausführungsgänge (Fig. 22 *As*) münden in den Anfangsteil des Ösophagus.

Unter der Zunge öffnet sich auf einem vorstülpbaren Kegel der Ausführungsgang der Giftdrüsen (sog. »hinteren Speicheldrüsen«), welcher den Kopfknorpel mit dem Ösophagus durchbohrt.

Die Innervation (nach hinterlassenen handschrift-

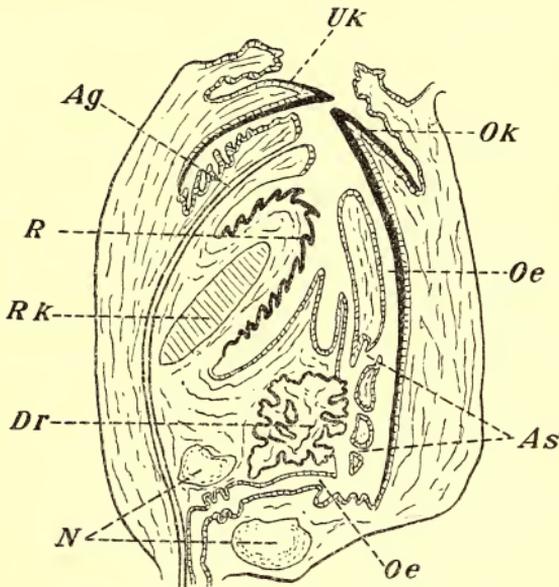


Fig. 22. Schematischer Längsschnitt durch die Bucca von *Sepia officinalis*. Nach BOUTAN. *Ag* = Ausführungsgang der Giftdrüsen, *As* = Ausführungsgänge der Submandibulardrüse, *Dr* = Submandibulardrüse, *N* = Centralnervensystem, *Oe* = Ösophagus, *Ok* = Oberkiefer, *R* = Radula, *Rk* = Radulaknorpel, *Uk* = Unterkiefer.

lichen Notizen von JATTA) der Lippen und der umgebenden Mundhaut geschieht durch die Lippennerven, welche bei den Dekapoden vom Ganglion suprabuccale, bei den Oktopoden vom 1. supraösophagealen Ganglion entspringen. Bei *Sepia officinalis* entstehen zahlreiche feine Nerven aus dem Vorderrand des Ganglions und bilden ein zartes Geflecht in der Mundhaut, aus dem sich feine Äste bis in die Zotten der Mundhaut verfolgen lassen. Bei *Octopus vulgaris* ziehen acht Lippennerven in zwei Gruppen zu je vier von beiden Lobi des Ganglions

anfänglich parallel zu den Lippen, durchbohren bald die Mundhaut und bilden ebenfalls ein Geflecht, aus dem die Ästchen zu den Zotten der Lippen entspringen. Der ventrale Teil der Lippenhaut enthält seine Nerven von zwei besonderen Ästen, welche von der Stomatocerebralkommissur abgehen, kurz nachdem diese aus dem 1. supraösophagealen Ganglion ausgetreten ist. Sie ziehen zur Buccalmasse, gewinnen bald deren ventrale Seite und verästeln sich im ventralen Gebiete der Mundhaut. Bei *Eledone moschata* entspringen drei Paar Lippennerven vom Vorderrand des 1. supraösophagealen Ganglions, die bald anastomosieren und ein Geflecht bilden. Die Nerven der Buccalmasse kommen bei *Octopus vulgaris* z. T. ebenfalls vom 1. supraösophagealen Ganglion. Von jeder Seite desselben entspringen zwei Äste, welche sich bald zu einem gemeinsamen Trunkus vereinigen und in die Buccalmasse eindringen. Die übrigen nehmen vom Ganglion infrabuccale ihren Ursprung. Vom Vorderrande desselben entspringen zahlreiche feine Äste, von denen zwei etwas stärkere die Zunge umgreifen. Vom Hinterrande ziehen vier Nerven zur Buccalmasse und dringen besonders in deren ventralen Teil ein. Bei *Sepia officinalis* treten aus dem Ganglion infrabuccale vier Nerven aus, zwei aus dem Vorderrande, zwei stärkere aus der Seite. Die ersteren geben die Muskeläste für den Oberkiefer, die letzteren die für den Unterkiefer ab.

Die Arterien der Mundteile kommen aus der Aorta cephalica und durchdringen gemeinsam mit dem Ösophagus den Kopfknochen. Die Venen sammeln sich in dem Ringsinus (s. unten p. 256).

#### Histologisches.

Die Lippe ist von einem einfachen Epithel überzogen. Ihre Muskulatur besteht aus einer starken Ringfaserlage und spärlicheren Radiärfasern. Die faltigen Papillen gelten für »Geschmacksorgane«, doch ist ihre histologische Struktur nicht genauer untersucht, speziell nicht auf das Vorkommen von besonderen Nervenendigungen. Die Drüsenatur der Submandibulardrüse wurde von LIVON (p. 104, 105) durch histologische Untersuchung sichergestellt.

#### Physiologie.

Zum Festhalten der Beute während ihrer Zerkleinerung dienen die dem Mund benachbarten großen Saugnäpfe der Arme. Die Funktion der Lippe, Kiefer und Zunge ist am lebenden Tier schwer zu beobachten. Die Zunge mit den nach hinten gerichteten Zähnen

der Radula ist offenbar sehr geeignet, die abgebissenen kleinen Nahrungsteile in den Ösophagus zu befördern, vorausgesetzt daß ihre Bewegung ähnlich der bei andern Mollusken beobachteten ist. Die Kiefer dienen eher zum Festhalten als zum Zerkleinern (HEINRICH). Große Bissen werden nicht aufgenommen. Genauere Beobachtungen über die Funktion der einzelnen Teile und ihre Koordination fehlen.

### Literatur.

- Livon, C. (1881), Recherches sur la structure des organes digestifs des Poulpes.  
in: Journ. Anat. Physiol. Paris Vol. 17 p. 97—122.  
Heinrich, H. (1904), Über den Schlundkopf einiger dibranchiaten Cephalopoden.  
in: Zeit. Naturw. Stuttgart Vol. 77 p. 1—40.

### B. Darmbewegung und Defäkation.

Der Darmkanal besteht in der Hauptsache aus einem geraden Ösophagus, der bei den Oktopoden eine kropfartige Erweiterung besitzt, einem einfachen Kaumagen mit Blinddarmanhang, in den die Ausführungsgänge der Leber und des Pankreas gemeinsam münden, und dem Dünndarm, welcher nur wenige Biegungen macht, um zu dem unter dem Trichter gelegenen After zu gelangen.

#### Anatomisches.

Der Ösophagus (Fig. 23 O) zieht in gerader Richtung neben der Aorta cephalica zum Magen. Bei den Oktopoden bildet er dicht hinter dem Kopf eine kropfartige Erweiterung (Fig. 23 K), welche nach vorn umbiegt und parallel zum Ösophagus bis zur vorderen Wand der Leibeshöhle verläuft. Ösophagus und Kropf sind sehr erweiterungsfähig und zeigen zahlreiche Längsfalten, die bei starker Füllung verstreichen. An der Einmündung der Speiseröhre in den Magen befindet sich ein Sphinkter.

Der Magen (Fig. 23 M) ist bei den Dekapoden ein Sack mit etwa überall gleich dicken Wänden. Bei den Oktopoden besteht die Vorder- und Hinterwand aus sehr dicken Muskelbalken, welche innen eine starke längsgestreifte Cuticula tragen. Die seitlichen Wände sind dünne Sehnenspiegel. Dadurch gewinnt der Magen Ähnlichkeit mit dem Kaumagen körnerfressender Vögel. Cardia- und Pylorusöffnung liegen nahe beieinander.

Gleich hinter der letzteren mündet in den Darmkanal der Blindsack (Fig. 23 C) ein. Bei *Sepia* ist er ein einfacher, weiter, ziemlich dünnhäutiger Sack, bei *Loligo* lang und spitz, bei den

Oktopoden muskulös und an seinem Ende spiralgewunden. In den Grund des Blindsacks münden die beiden gemeinsamen Ausführungsgänge der Leber und des Pankreas (Fig. 23

*L, P*). Das letzte Stück derselben verläuft in der Axe der Spiralwindungen des Blinddarms.

Der Dünndarm (Fig. 23 *D*) ist von ziemlich gleichbleibender Dicke. Bei *Loligo* verläuft er fast ganz gerade auf dem kürzesten Wege zum After, bei *Sepia* bildet er eine kleine, bei *Eledone* und *Octopus* eine große, tief herabreichende Schlinge.

Der After (Fig. 23 *A*) liegt median dicht hinter der Einmündung des Trichters in die Mantelhöhle. Bei *Sepia* können vier blattförmige Anhänge, von denen die seitlichen größer sind, die Afteröffnung verschließen.

Die Nerven des Ösophagus zweigen sich von den Stomatogastralkonnektiven auf ihrem Wege vom Ganglion infrabuccale zum Ganglion gastricum ab und bilden ein reiches Netz in seiner Wandung. Der Magen erhält seine Nerven bei *Sepia officinalis* von einem Trunkus, der vom rechten Konnektiv entspringt; bei den Oktopoden treten sie aus dem Ganglion gastricum aus. Von diesem entspringen auch die

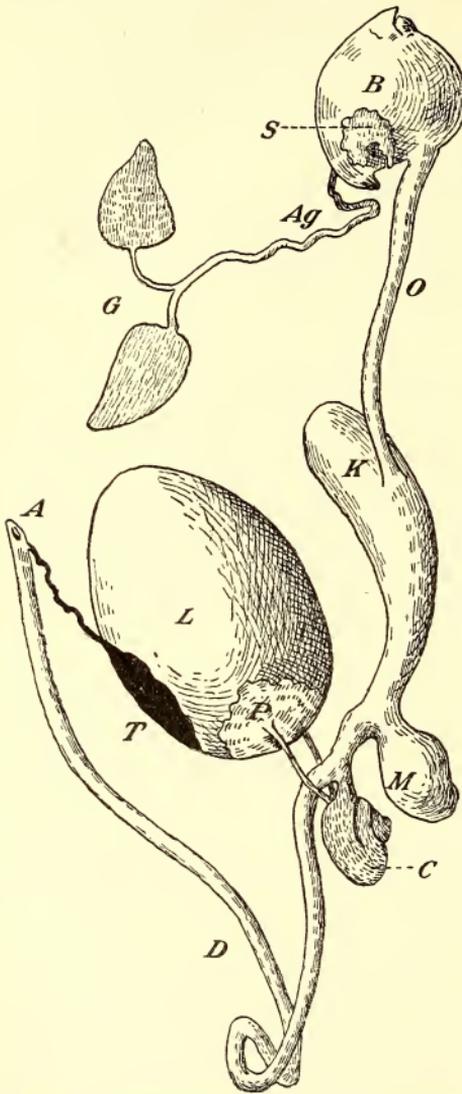


Fig. 23. Darmkanal von *Eledone moschata*, schematisch. Nach JAMMES. *A* = After, *Ag* = Ausführungsgang der Giftdrüsen, *B* = Bucca, *C* = Spiralecüm, *D* = Darm, *G* = Giftdrüsen, *K* = Kropf, *L* = Leber, *M* = Magen, *O* = Ösophagus, *P* = Pankreas, *S* = Speicheldrüse, *T* = Tintendrüse.

aus dem Ganglion gastricum aus. Von diesem entspringen auch die

Nerven des Cöcums und des Darms, in dessen Wandung sie ebenfalls ein Geflecht bilden.

#### Histologisches.

Ösophagus und Kropf sind von einem einfachen Epithel ausgekleidet, welches eine mehr oder weniger dicke Cuticula trägt. Vom Blinddarm an bis zum After findet sich Flimmerepithel. Drüsenzellen kommen in der Wand des Darmtractus nicht vor. Die Muscularis besteht aus einer äußeren Ringfaserlage und inneren Längsmuskelzügen.

#### Physiologie.

Peristaltische Bewegungen sind am isolierten Kropf durch Füllung mit Seewasser auslösbar (s. oben p. 159, die Untersuchung von DE VARIGNY). Spezielle Untersuchungen über die Bewegungen des Magens und des Darmes fehlen. Die aus dem After austretenden Kotmassen werden vom Expirationsstrom durch den Trichter ausgetrieben.

#### C. Verdauung und Resorption.

Da sich in der Darmwand keine Drüsenzellen finden, kommt für die Verdauung nur das Sekret der Anhangsdrüsen in Betracht. Das sind 1. die unpaare Submandibulardrüse, 2. ein Paar Speicheldrüsen, welche der Buccalmasse anliegen und 3. die Leber mit dem histologisch differenten, provisorisch als Pankreas bezeichneten Anteil. Ferner mündet in die Mundhöhle der Ausführungsgang der Giftdrüsen (sog. »hinteren Speicheldrüsen«).

Die Submandibulardrüse ist weder auf ihren Bau, noch auf ihre Funktion untersucht. Ob in der Mundhöhle eine Verdauung stattfindet, und welche Rolle das Sekret der Submandibulardrüse spielt, ist unbekannt.

Die (vorderen) Speicheldrüsen liegen zu beiden Seiten der Buccalmasse unter dem Anfangsteil des Ösophagus. Sie sind flachgedrückt und lappig eingeschnitten. Die kurzen Ausführungsgänge münden getrennt in den vorderen Teil des Ösophagus ein. Gefäßversorgung, Innervierung und der feinere Bau dieser Drüsen ist nicht bekannt. Ihr Sekret besitzt nach JOUSSET DE BELLESME keine verdauende Wirkung und spielt nur eine Rolle bei der Deglutition.

Ob der Kropf die Bedeutung eines Vormagens hat, ist bisher nicht sichergestellt.

Die Rolle der hinteren Speicheldrüsen bei der Verdauung ist zweifelhaft. (Vgl. darüber FÜRTH p. 215 ff., Titel oben p. 151.)

Wahrscheinlich sind es nur Giftdrüsen zur Lähmung der Beutetiere. (s. unten p. 229).

Die Leber ist ein verhältnismäßig voluminöses Organ, welches im vorderen Teil der Leibeshöhle zwischen Kopfknochen und Magen gelegen, bei den Oktopoden eine länglich-runde, bei den Dekapoden eine zweilappige Masse darstellt. Sie ist von hellbrauner Farbe und von einer dünnen irisierenden Hülle fest umschlossen. An jeder Seite nahe der Mittellinie entspringt ein Ausführungsgang, bei den Oktopoden am Hinterende, bei den Dekapoden etwa in der Mitte des Organs. Beide Gänge vereinigen sich, den Darm umfassend, zu einem kurzen Endstamm, welcher als Axe zwischen den Windungen des Blindsacks verläuft, wo derselbe spiralig gewunden ist, und am Ende in diesen eintritt. Die Leberarterien zweigen von der Kopfaorta ab, die Venen sammeln sich im großen Blutsinus. Über das Detail der Gefäßversorgung, sowie über die Innervierung finden sich keine Angaben.

Histologisch ist die Leber von FRENZEL, ENRIQUES und CUÉNOT untersucht. Sie besteht aus fest zusammengepreßten acinösen Drüsenläppchen. Das Leberepithel enthält in der Hauptsache zwei Arten von Zellen: 1. Körnerzellen, welche saphranophile Körner, Fettkugeln und zuweilen eine gelbe kristallinische Masse enthalten, 2. Vacuolenzellen, welche weniger zahlreich sind und eine oder mehrere Vacuolen mit eingeschlossenen Konkretionen enthalten. Beide Zellarten werden periodisch abgestoßen. Eine 3. basal gelagerte Zellart, welche die Oberfläche des Epithels nicht erreicht und von VIGELIUS und FRENZEL als Kalkzellen bezeichnet wird, enthält lichtbrechende Körnchen, die ENRIQUES für ein Kohlehydrat hält. Außerdem lassen sich Ersatzzellen nachweisen.

Die physiologische Bedeutung der Leber ist noch keineswegs geklärt. Ihr Volumen macht große jahreszeitliche Schwankungen durch. Im Sommer wird das Organ ganz klein, schlaff und von breiiger Konsistenz. Die Sekretion des Lebersekrets, dem sich das Sekret des sog. Pankreas (s. u.) beimischt, ist eine kontinuierliche, während der Verdauung jedoch erheblicher als in den Nahrungspausen (FALLOISE). Das Sekret ist sauer, reich an Eiweißkörpern, im nüchternen Zustand braun gefärbt, während der Verdauung farblos. Die Braunfärbung wird bedingt durch Massen von Zelldetritus, welche in den Pausen der Nahrungsaufnahme an den Darm abgegeben werden. Diese bestehen 1. aus Zelltrümmern mit (bei *Sepia* großen, bei *Octopus* kleineren) Vacuolen, welche eine bräunliche oder

rötliche Flüssigkeit, und meist lebhaft braun oder rot gefärbte Koncretionen enthalten, 2. aus ovoiden Massen, die in einer farblosen Hülle alle Arten von farblosen, gelben oder roten Körnchen und Kugeln und nadelförmige Kristalle enthalten. Die Vacuolen entstammen den Vacuolenzellen der Leber, die braunen kristallinischen Massen den Körnerzellen. FRENZEL und ENRIQUES halten diese Substanzen für noch ungebrauchte Fermente. CUÉNOT schließt aus dem Umstand, daß sie zwischen den Perioden der Nahrungsaufnahme im nüchternen Zustand abgesondert werden, während zur Zeit der Verdauung sich nur dünnflüssiger farbloser Saft in den Darm ergießt, auf eine exkretive Tätigkeit der Leber (s. unten p. 238). Das Sekret enthält ein proteolytisches Ferment, eine Amylase, eine Lipase und ein Erepsin. Die Wirksamkeit der Fermente wird durch Zusatz von Darmextrakt nicht erhöht. Die relative Menge des Ferments im Sekret ist unabhängig vom Verdauungszustand. Eine Adaptation der Sekretbeschaffenheit an die Art der Nahrung ließ sich nicht nachweisen. Die Dauer der Verdauung im Magen beträgt etwa sechs bis acht Stunden. Nach 18 Stunden ist der ganze Darm leer (FALLOISE).

Daß die Leber eine Bedeutung für die Resorption der Nahrung habe, ist unwahrscheinlich, da der Magen chymus nicht, wie bei andern Mollusken in ihre Hohlräume eindringt. Feste Bestandteile gelangen mit Sicherheit nicht in die Leber (ENRIQUES, CUÉNOT), auch wenn man die Verdauungsorgane durch Reizung ihrer Nerven zu lebhafter mechanischer Tätigkeit zwingt (FALLOISE). CUÉNOT glaubt jedoch, daß gelöste Stoffe von den Leberzellen absorbiert werden, da er verfüttertes Indigocarmin in den Vacuolenzellen fand. Aus dem Blut kann dieses nicht in die Zellen gelangt sein, da der Farbstoff in den Nieren, welche ihn lebhaft aus dem Blut ausscheiden, nicht nachweisbar war. Der Stoff wird also auch von den Leberzellen nicht an das Blut abgegeben, sondern zurückgehalten und mit den abgestorbenen Vacuolenzellen aus dem Darm entfernt. COHNHEIM glaubt auch die Resorption gelöster Stoffe in der Leber bestreiten zu können, da dem isolierten Darm injiziertes Jodnatrium die Darmwand passierte, in der Leber jedoch sich nicht nachweisen ließ.

Die Angabe BOURQUELOT's bezüglich des Vorkommens von Glykogen als Reservematerial in der Leber wird von FRENZEL und HENZE (1905) bestritten.

DASTRE & FLORESCO zogen aus der Leber zwei verschiedene gelbe oder rötliche Pigmente aus, ein eisenhaltiges, wasserlösliches

und ein eisenarmes, alkohol- und chloroformlösliches. HENZE (1901) konnte ein kupfer- und phosphorsäurehaltiges schwarzes Pigment isolieren.

DEFLANDRE weist (p. 89, 90) auf die engen anatomischen Zusammenhänge zwischen Leber und Genitaldrüsen hin, und hält das in der Leber nachweisbare Fett für ein zur Zeit der Geschlechtsreife aktiviertes Reservematerial.

Chemisch wurde das Fett von HENZE (1908) untersucht.

BOURQUELOT gewann das Verdauungssekret der Leber und des Pankreas, indem er verdauenden *Octopus* die Ausführungsgänge der Leber unterband. Im Laufe weniger Minuten füllten sich dieselben prall an. Die Flüssigkeit wurde durch Anschneiden gewonnen. Allerdings erhielt er auf diese Weise nur geringe Mengen: etwa 10 Tropfen.

HENRI legte eine Leberpankreasfistel in der Weise an, daß er in den gemeinsamen Endteil der Ausführungsgänge eine Kanüle einband, die mit einer Kautschukblase in Verbindung stand.

FALLOISE verschloß einen der Ausführungsgänge durch eine Ligatur und führte in den anderen eine Kanüle ein, die mit einem etwa 6—8 ccm fassenden Kautschukballon verbunden wurde. Als besonders zweckmäßig erwies sich vom Rücken her zu operieren, da die Tiere dann besser überleben. Die Wunde muß durch eine gute mehrfache Naht verschlossen werden. *Eledone* läßt sich nach dieser Operation 4—5 Tage am Leben erhalten, während *Octopus* nach 12—24 Stunden stirbt. Die erhaltene Sekretmenge betrug  $\frac{1}{2}$ —5 ccm.

Das sog. Pankreas ist eine kleine weißliche Drüsenmasse, welche bei den Oktopoden an der Austrittsstelle der Ausführungsgänge in das Leberparenchym eingebettet ist, bei *Sepia* die Gänge selbst in Form traubiger Anhänge besetzt, bei *Loligo* der Lebergangswand ein stark verdicktes drüsiges Aussehen gibt. Histologisch setzen sich die Drüsenläppchen aus zahlreichen Follikeln zusammen, welche aus einer innern Drüsenzellschicht, aus Kapillargefäßen, die diese Schicht umspinnen, und aus einem äußeren Cylinderepithel bestehen. Die Drüsenzellen werden periodisch abgestoßen. Die Kapillaren gehen von der Aorta cephalica aus und sammeln sich zur großen Eingeweidevene (VIGELIUS). Das Sekret ist schwach proteolytisch. Auf die Wirksamkeit der Fermente des Lebersekrets ist es ohne Einfluß (FALLOISE).

Im Spiralecöum findet nach ENRIQUES und CUÉNOT Resorption von Fett statt. Das Eindringen fester Nahrungspartikel in das Cöcum verhindert der anatomische Bau der Einmündungsstelle. Doch läßt sich durch Fütterung mit gefärbter Nahrung nachweisen, daß ein Teil des Magenichmus in den Blinddarm eintritt (FALLOISE).

## Literatur.

- Jousset de Bellesme** (1879), Recherches sur la digestion chez les Mollusques céphalopodes. in: C. R. Ac. Sc. Paris Vol. 88 p. 428, 429.
- Vigelius, W. J.** (1881), Über das sogenannte Pankreas der Cephalopoden. in: Zool. Anz. Vol. 4 p. 431—433.
- Bourquelot, E.** (1882), Recherches relatives à la digestion chez les Mollusques céphalopodes. in: C. R. Ac. Sc. Paris Vol. 95 p. 1174—1176.
- Frenzel, J.** (1886), Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. in: Nova Acta Ac. Leopold. Vol. 48 p. 81—296.
- Dastre, A. & N. Floresco** (1898), Pigments du foie en général. II. Pigments hépatiques chez les Invertébrés. in: Arch. Phys. (5) Vol. 10 p. 289—303.
- Henze, M.** (1901), Über den Kupfergehalt der Cephalopodenleber. in: Zeit. physiol. Chem. Vol. 33 p. 417—425.
- Enriques, P.** (1901), Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. in: Mitth. z. Stat. Neapel Vol. 15 p. 281—407.
- Cohnheim, O.** (1902), Der Mechanismus der Darmresorption bei den Oktopoden. in: Zeit. physiol. Chem. Vol. 35 p. 416—418.
- Henri, V.** (1903), Étude des ferments digestifs chez quelques Invertébrés. in: C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 55 p. 1316—1318.
- Deflandre, C.** (1904), La fonction adipogénique du foie dans la série animale. in: Journ. Anat. Physiol. Paris Vol. 40 p. 73—110.
- Henze, M.** (1905), Beiträge zur Muskelchemie der Oktopoden. in: Zeit. physiol. Chem. Vol. 43 p. 477—493.
- Falloise, A.** (1906), Contribution à la physiologie de la digestion. in: Arch. intern. Physiol. Vol. 3 p. 282—305.
- Cuénot, L.** (1907), Fonctions absorbante et exérétrice du foie des Céphalopodes. in: Arch. Z. expér. (4) Vol. 7 p. 227—245.
- Henze, M.** (1908), Chemische Untersuchungen an Oktopoden. in: Zeit. physiol. Chem. Vol. 55 p. 433—444.

## VIII. Physiologie der Drüsen.

Die bei den hier berücksichtigten Formen vorkommenden Drüsen sind in folgender Reihenfolge behandelt: Hautdrüsen, Giftdrüsen, Tintendrüse, Trichterdrüsen und Exkretionsdrüsen. Über die provisorisch als Blutdrüsen bezeichneten Organe s. unten p. 259 ff., über die Anhangsdrüsen des Darmkanals oben p. 221 ff., über die des Genitalapparates unten p. 264.

### A. Die Hautdrüsen.

#### Anatomisches.

Einzellige Hautdrüsen kommen überall im Körperepithel zerstreut vor, besonders zahlreich auf der Dorsalseite des Mantels. Die stärkste Ausbildung haben sie bei *Eledone moschata* erfahren.

### Histologisches.

Bei *Eledone moschata* sind die Drüsen flaschentörmig, oft von bedeutender Größe, und haben einen bräunlichen Inhalt, der sich färberisch wie Fett verhält. Sie stehen so dicht im Epithel, daß sie das glasige Aussehen der Haut dieser Art im Vergleich mit verwandten Arten bedingen (Joubin p. 315 Fig. 1, Rabl p. 350).

### Physiologie.

Das Sekret der Hautdrüsen wird auf mechanische und chemische Reizung der Haut entleert. Bei *Eledone moschata* besitzt es einen intensiven Moschusgeruch. Über das Innervationscentrum im Gehirn s. oben p. 183.

Die physiologische Bedeutung des Hautsekrets ist unbekannt.

### Literatur.

- Joubin, L. (1892, 93), Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. in: Arch. Z. expér. (2) Vol. 10 p. 277—330.  
Rabl, H. (1900), Über Bau und Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Haut dieser Tiere. in: Sitz.-Ber. Akad. Wien 3. Abt. Vol. 109 p. 341—404.

## B. Die Giftdrüsen.

### Anatomisches.

(*Octopus macropus*). Die Drüsen sind verhältnismäßig groß, ihr Gewicht beträgt mehrere Gramm (das höchste beobachtete 16,6 gr.). Sie liegen jederseits dicht hinter dem Kopfknochen, eingebettet in den venösen Kopfsinus. Der Ausführungsgang jeder Drüse tritt aus dem Drüsenhilus, welcher sich an der ventralen Fläche im oberen Drittel befindet, hervor. Die beiderseitigen Ausführungsgänge vereinigen sich bald, der gemeinsame Gang durchbohrt mit dem Ösophagus zusammen den Kopfknochen und mündet ventral von diesem auf einem vorstülpbaren Conus.

Die die Drüse versorgenden Arterien kommen aus dem Stamm der Aorta cephalica oder aus einem ihrer Hauptäste. Die beiden dünnen Gefäße wenden sich, eingebettet in eine Falte der Leibeshöhlenwand rückwärts, erreichen das vordere Ende der Drüse und treten in die Drüsenhili ein. Ein noch feinerer Zweig, der jederseits quer von der Aorta zur Drüse zieht, ist inkonstant. Innerhalb der Drüse spaltet sich sehr bald die Arterie, und ihre feinsten Zweige gehen in wandungslose Räume über, die zwischen den Drüsentubuli gelegen sind. Kapillaren lassen sich nicht nachweisen. Injiziert man die Drüse in situ, so erfüllt die Injektionsmasse sogleich den die Drüsen umgebenden venösen Blutraum.

Die Nerven der Giftdrüse kommen aus dem Ganglion infra-buccale, legen sich sehr bald dem Ausführungsgang sehr innig an, umflechten ihn und gelangen mit seinen beiden Zweigen in den Hilus der Drüsen (KRAUSE 1897).

#### Histologisches.

Die Drüse besteht aus einem dichten Gewirr von Drüsen-schläuchen, welche blind enden. In der ruhenden Drüse stellen die Tubuli überall etwa gleich weite Schläuche dar. Die Drüsen enthalten eine peripher gelegene dünne Protoplasmaschicht, in der sich der plattgedrückte Kern befindet; der centrale Teil besteht aus einem zarten Reticulum mit eingebetteten Granulis. In manchen Zellen finden sich wenige kleine Granula, in andern zahlreiche große, manche sind geradezu vollgepfropft mit häufig zusammengebackenen Granulationen, wieder andere erscheinen leer. Die kleinen Granula färben sich mit BIONDI'scher Lösung lebhaft rot, die großen orange. Selten kommen kleine undifferenzierte Zellen vor, die wahrscheinlich Ersatzzellen sind. Die Tubuli werden von Muskelfasern umspinnen.

Erhebliche Unterschiede zeigen sich, wenn vor der Fixierung der Drüsennerv eine Zeitlang gereizt wurde. In der gereizten Drüse weisen die Tubuli an verschiedenen Stellen ein ungleiches Kaliber auf und erscheinen häufig stark eingeschnürt. Das Lumen ist fast überall durch Höhenabnahme der Zellen weiter geworden. In den letzteren selbst hat die periphere protoplasmatische Zone an Mächtigkeit zugenommen. Die Granulationen, welche den centralen, an das Lumen grenzenden Teil erfüllen, sind fast völlig verschwunden. Die Kerne haben durchgängig an Volumen zugenommen und sind mehr gegen den centralen Teil der Zellen gerückt. Wurden die Drüsen im Tier oder in einer Schale mit Blut gereizt, so findet man die Zwischenräume zwischen den Tubuli mit Blutgerinnsel erfüllt. Darin eingebettet liegen sehr zahlreiche Blutkörperchen, die acidophile Granula enthalten.

Der Ausführungsgang ist von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet und besitzt eine kräftige Muscularis, die aus äußeren und inneren longitudinalen Bündeln und einer mittleren Ringfaserlage besteht. Die Fasern zeigen deutliche Querstreifung. Zwischen die Muskelbündel eingelagert trifft man die mächtigen Nervenstämme. Am Drüsenhilus verliert der Gang immer mehr seine Muskulatur, mit jeder dichotomischen Teilung werden die Muskelschichten schwächer, bis schließlich nur noch eine einfache Lage sehr platter

Muskelfasern übrigbleibt, die die Drüsenröhrchen ringförmig umfassen und an denen eine Querstreifung sich nicht mehr nachweisen läßt. In den Zweigen mittlerer Größe schieben sich zwischen die cylindrischen Epithelzellen, welche peripher eine deutliche radiäre Streifung erkennen lassen, knospenartige Gebilde ein, von denen man vier bis sechs auf einem Querschnitt trifft. Sie enthalten einen Hohlraum, welcher mit einem Porus nach außen mündet. Die ganze Knospe ist ausgefüllt von feinsten Fäserchen, welche strahlenförmig vom Porus nach der Peripherie ziehen. In dünner Methylenblaulösung färben sich die Fasern und der das Lumen auskleidende Cuticularsaum, in den dieselben übergehen, metachromatisch rot (RAWITZ, KRAUSE 1897).

#### Physiologie.

Das Sekret der Giftdrüsen dient zur Lähmung der Beutetiere bei der Nahrungsaufnahme.

Elektrische Reizung des Ausführungsganges bewirkt Kontraktion desselben, sowie der Drüse selbst, wodurch diese eine körnig trockene Oberfläche bekommt und zu Beginn der Reizung auch ihre Form ändert (HYDE).

Unter dem Mikroskop sieht man die Drüsentubuli sich ruckweise zusammenziehen, zuweilen peristaltische Wellen über sie hingleiten (KRAUSE 1897). Dadurch wird das Sekret aus den Zellen herausgedrückt. Aus dem Ausführungsgang strömt es mit starkem Druck (durchschnittlich 20—30 cm Hg., HYDE) aus.

Die isolierte und trocken gehaltene Drüse gibt nicht so viel und nicht so lange Sekret ab wie die im Tier gereizte. Reizt man eine Drüse in einer Schale mit Blut, so wird dieses wie von einem Schwamm aufgesaugt und geht zum Teil in das Sekret über. Die Analyse ergab, daß in der Hauptsache Wasser durch die Drüse filtriert wird (KRAUSE 1897 p. 1096). In situ entnimmt die Drüse das funktionelle Blut dem venösen Sinus, in den sie eingebettet ist. Die schwache Arterie ist nur ernährendes Gefäß. BOTAZZI & ENRIQUES schließen aus der Wasseraufnahme bei Nervenreizung auf eine durch den Reiz eintretende Erhöhung des osmotischen Druckes in den Drüsenzellen und machen die Annahme von Spaltungsprozessen während der Drüsentätigkeit, durch welche die Zahl der osmotisch wirksamen Teilchen zunehme.

Bei *Octopus macropus* ist das Sekret flüssig, bei *O. vulgaris* und *Eledone moschata* fadenziehend und mucinhaltig, besonders bei letzterer Art (HYDE p. 465). Die bei Reizung des Ausführungsganges zuerst

abfließenden Tropfen des Sekrets sind klar, dann wird es allmählich trübe.

Das Sekret ist ein rasch wirkendes Nervengift für Krebse, Fische usw. (KRAUSE 1895, BRIOT, LIVON & BRIOT, VIGIER).

BAGLIONI findet das Vergiftungsbild bei Injektion des von HENZE isolierten Giftes ähnlich dem bei Injektion von Phenolderivaten.

Die giftige Substanz ist nach HENZE wahrscheinlich ein Alkaloid. Außerdem enthält das Sekret noch zwei andere ebenfalls stickstoffhaltige Substanzen. Die eine ist das auch im Muskel in großer Menge vorhandene Taurin, die andere eine organische Base wie das Gift (s. auch unten p. 239).

Zur Gewinnung des Sekrets wird das Tier durch Umwicklung der Arme bewegungslos gemacht. Dann führt man zwischen den Augen einen Schnitt bis auf den Ösophagus, neben dem der Ausführungsgang verläuft. In diesen läßt sich peripher eine Kanüle einbinden. Um den Drüsenerven zu reizen, faßt man am besten den Ausführungsgang selbst zwischen die Elektroden, dem der Nerv sich dicht anschmiegt. Wenn nach einiger Zeit der Reizung das Sekret zu fließen aufhört, kann man eine Pause machen und dann noch eine Portion gewinnen. Die im Tier oder in Blut gereizte Drüse liefert etwa 25%, die trocken gereizte etwa 10% ihres Gewichtes an Sekret (HYDE).

### Literatur.

- Rawitz, B.** (1892), Über den feineren Bau der hinteren Speicheldrüsen der Cephalopoden. in: Arch. mikr. Anat. Vol. 39 p. 596—611.
- Krause, R.** (1895), Die Speicheldrüsen der Cephalopoden. in: Zentralbl. Phys. Vol. 9 p. 273—277.
- (1897), Über Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Oktopoden. in: Sitz.-Ber. Akad. Berlin Vol. 35 p. 1085—1098.
- Hyde, Ida** (1897), Beobachtungen über die Sekretion der sog. Speicheldrüsen von *Octopus macropus*. in: Zeit. Biol. Vol. 35 p. 459—477.
- Bottazzi, F. & P. Enriques** (1900), Sulle proprietà osmotiche delle glandole salivari posteriori dell' *Octopus macropus*. Milano.
- Briot, A.** (1905 a), Sur le rôle des glandes salivaires des Céphalopodes. in: C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 58 p. 384—386.
- (1905 b), Sur le mode d'action du venin des Céphalopodes. *ibid.* p. 386.
- Vigier, P.** (1905), Sur le rôle des glandes salivaires des Céphalopodes. *ibid.* p. 429—430.
- Livon, Ch. & A. Briot** (1905), Le suc salivaire des Céphalopodes est un poison nerveux pour les Crustacés. *ibid.* p. 878—880.
- Henze, M.** (1905), Chemisch-physiologische Studien an den Speicheldrüsen der Cephalopoden: Das Gift und die stickstoffhaltigen Substanzen des Sekrets. in: Zentralbl. Physiol. Vol. 19 p. 986—990.
- Baglioni, S.** (1908), Zur Kenntnis der physiologischen Wirkung des Cephalopodengiftes. in: Zeit. Biol. Vol. 52 p. 130—138.

Ältere Literatur, besonders auch über die früher angenommene verdauende Wirkung des Sekrets, s. bei **Fürth** (Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903) p. 215 ff.

### C. Das Tintenorgan.

Das Tintenorgan besteht aus der Tintendrüse, dem Tintenbeutel, welcher mit einem Ausführungsgang in das Rektum mündet, und der sog. Terminaldrüse, welche in den Endteil des Ausführungsganges eingebettet ist.

#### Anatomisches.

Der Tintenbeutel liegt auf der Ventralfläche der Leber, bei den Oktopoden etwa in die Mitte derselben eingebettet (Fig. 23 *T*),

bei *Sepia* bis zum Hinterende des Eingeweidesackes zurückreichend, bei *Loligo* in der Nähe des Anus. Bei den Oktopoden ist der Tintenbeutel mit der Leber von einer gemeinsamen Kapsel umschlossen, welche der Ausführungsgang durchbricht, um an die Oberfläche der Membran zu gelangen. Entsprechend der verschiedenen Lage des Beutels erreicht der Ausführungsgang eine sehr verschiedene Länge. Er mündet in den Endteil des Rektums dicht vor dem After aus. Der Inhalt des Beutels beträgt bei *Sepia officinalis* 20—30 ccm, bei *Loligo vulgaris* etwa 4 ccm, am geringsten ist er bei den Oktopoden. Bei *Sepia* und *Loligo* besteht der Beutel aus folgenden Teilen: 1. einem birnförmigen Reservoir, in welches die Höhle der Tintendrüse einmündet, 2. dem Ausführungsgang, welcher anfangs von etwa gleicher Weite ist und sich dann auf eine kurze Strecke bedeutend verengt und 3. einer daran anschließenden ampullenartigen Erweiterung, die mit einer feinen Öffnung in das Rektum einmündet (Fig. 24). Diese Öffnung kann durch mehrere Wülste, die in das Innere vorspringen und sich bei der Kontraktion fest aufeinander legen, vollkommen geschlossen werden. Bei den Oktopoden besteht der Beutel aus einem kleinen Hohlraum, in dessen Hinterende die Drüse central einmündet, und der nach vorn allmählich in den Ausführungsgang übergeht. Verengung und Terminalampulle sind nicht so deutlich ausgeprägt wie bei den Dekapoden.

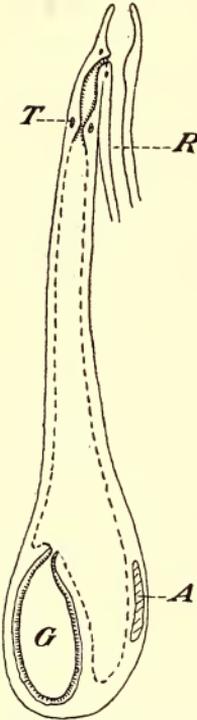


Fig. 24. Schematischer Sagittalschnitt durch das Tintenorgan von *Sepia officinalis*. Nach GIROND. A = muskulöse Anschwellung der Tintenbeutelwand gegenüber der Tintendrüse G, R = Rektum, T = Terminaldrüse.

Die Tintendrüse liegt bei *Octopus* und *Eledone* direkt hinter

dem Beutel und ist von ihm durch eine Art Diaphragma getrennt. Bei *Sepia* ist die Drüse in den Tintenbeutel eingesenkt (Fig. 24 G), so daß ihre Oberfläche mit der Hülle desselben verstreicht; bei *Loligo* hebt sie sich deutlicher heraus.

Die Terminaldrüse, besonders ausgebildet bei den Dekapoden (Fig. 24 T), besteht aus einer Anzahl von Drüsenschläuchen, die in der Wand des Ausführungsganges des Tintenbeutels liegen, an der Stelle, wo dieser sich verengt, und die mit einem Porus in das Lumen des Ganges einmünden.

Die Arterien des Tintenorgans entstammen der Aorta cephalica. Am hinteren Ende des Tintenbeutels spaltet sich ein großer Ast dieser Arterie in eine Arterie der Drüse und eine Arterie des Beutels. Die erstere löst sich in der Drüse in ein reiches Kapillarnetz auf. Aus ihm sammeln sich die Venen zu einem peripheren Geflecht, und aus diesem nimmt die Hauptvene der Drüse ihren Ursprung, welche die Drüsenarterie begleitet und sich in die Vena cava ergießt. Die Venen des Beutels bilden ein tiefes, an der Innenseite der Wandung gelegenes, und ein oberflächliches Geflecht, aus dem sich bei den Oktopoden eine, bei den Dekapoden zwei Hauptvenen sammeln, welche zu beiden Seiten des Ausführungsganges gelegen rückwärts zur Vena cava ziehen.

Die Nerven des Tintenorgans entstammen zum Teil den Visceralnerven, zum Teil dem Ganglion gastricum. Bei *Sepia* und *Loligo* zweigen sich etwa auf der Höhe des Afters zwei Äste von den Visceralnerven ab, umfassen den Ausführungsgang des Tintenbeutels und ziehen auf der Dorsalseite desselben bis etwa zu der Stelle, wo er sich zum Beutel erweitert. Hier vereinigen sich die beiden Äste zu einem unpaaren Nerven, welcher am Hinterende des Beutels in die Tiefe dringt und die Drüse innerviert. Bei *Octopus* und *Eledone* geben die Visceralnerven etwa an der Stelle, wo der Ausführungsgang in den Beutel mündet, ein Paar Äste an den letzteren ab. Ein weiteres Paar entspringt weiter hinten und vereinigt sich bald zu einem Stamm, welcher auf der Ventralseite des Beutels nach hinten zieht und in die Drüse eindringt. Der vom Ganglion gastricum kommende Nervenast wurde bisher nur bei *Sepia* sicher nachgewiesen. Er entstammt dem das Rektum versorgenden Nerv, welcher von der vorderen Spitze des länglichen Ganglions entspringt. (Monographische Darstellung der Anatomie des Tintenorgans von GIROD).

## Histologisches.

(*Sepia officinalis*.) Die Tintendrüse ist von einer Kapsel eingeschlossen, welche aus Bindegewebe mit eingestreuten, regellos verlaufenden Muskelzügen besteht. Fortsätze dieser Membran durch-

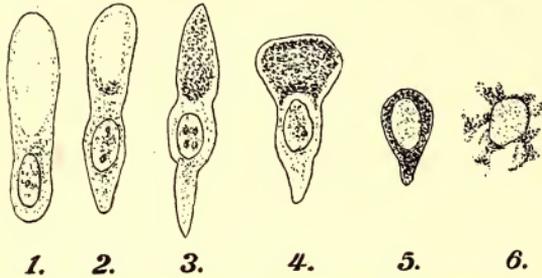


Fig. 25. Bildung des Tintensekrets. Formveränderung der Drüsenzellen von der Bildungsstätte bis zum Drüsenporus (*Sepia*). Nach GIROD.

setzen den inneren Hohlraum in Form von Bälkchen und zerlegen ihn in zahlreiche unregelmäßige Kavernen. Das Balkenwerk enthält die Gefäße und Nerven und dient den Drüsenzellen als Stützgerüst, welche als ein gleichmäßiger Belag die Hohlräume auskleiden. Die Zellen gehen bei der Tätigkeit der Drüse zugrunde und werden von einer bestimmten Stelle aus neu gebildet. In dieser Bildungszone, die durch ihre weißliche Färbung kenntlich ist, hat das Drüsengewebe das Aussehen eines mehrschichtigen Cylinderepithels. Gegen den Drüsenporus hin tritt in den Zellen zunächst eine Sonderung in einen basalen trüben protoplasmatischen Teil, der den Kern enthält, und einen peripheren hellen Teil auf. Gleichzeitig werden die bindegewebigen Bälkchen erkennbar und zwischen ihnen bilden sich Hohlräume aus. In dem peripheren Teil der Zellen, der allmählich birnförmig anschwillt, wird dann der Farbstoff gebildet. Zuletzt ist die ganze Zelle von Sekret erfüllt, ihr Kern degeneriert, und sie löst sich ab. Gegen die Ausmündung der Drüse in den Tintenbeutel hin sind alle Zellen degeneriert und die Hohlräume mit Sekret strotzend angefüllt. Die isolierten Kerne, an denen kleine Protoplasmaresten haften, sind in der Tinte nachweisbar (Fig. 25).

Der Tintenbeutel ist von einem flachen, pigmentierten Epithel ausgekleidet. Seine Wand besteht aus Bindegewebe. Gegen den engen Teil des Ausführungsganges hin wird das Epithel cylindrisch. In die dicke bindegewebige Wand ist hier die Terminaldrüse eingebettet (Fig. 24 T).

Sie besteht aus gewundenen Drüsenschläuchen, welche besonders zahlreich an der dem Enddarm gegenüberliegenden Seite des Ausführungsganges sind und an der dem Darm zugewandten Seite fehlen. Die kubischen Drüsenzellen secernieren ein farbloses Sekret.

Drüse und Tintenbeutel sind von einer gemeinsamen Hülle überzogen, welche aus einem inneren Epithel, dessen Zellen irisierende Flitter enthalten, einer Muskelschicht und einer äußeren bindegewebigen Hülle besteht. Die Muskelschicht setzt sich zusammen aus einer inneren Längs- und einer äußeren Querfaserlage. Auf der Ventralseite des Beutels, gegenüber der Drüse ist die Muskulatur am stärksten entwickelt (Fig. 24 A) und bildet hier eine deutliche Anschwellung (GIROD).

#### Physiologie.

Die Sekretion besteht in der Ablösung der mit Sekret beladenen Drüsenzellen, welche dabei aufplatzen. Von einem Bildungsherd aus findet der Ersatz der abgestoßenen Zellen statt.

Aus der Drüse strömt das Sekret wahrscheinlich durch die *Vis a tergo* der kontinuierlichen Sekretion in den Beutel, was sich verfolgen läßt, wenn man den letzteren eröffnet und ausspült. Bei peripherer mechanischer oder elektrischer Reizung des Tiers strömt das Sekret stärker, wohl infolge des Drucks der muskulösen Hüllen, über welche Kontraktionswellen hinlaufen, und deren Anschwellung gerade über der Drüse liegt.

Der Beutel kontrahiert sich auf periphere Reize. Man sieht bei starker Reizung des Tiers Kontraktionswellen von hinten nach vorn über ihn hinlaufen, welche das Sekret in dem Ausführungsgang vor dem engen Teil desselben stauen, der anfangs sphinkterartig geschlossen bleibt. Dann erweitert sich dieser Teil und läßt die Tinte in die Endanschwellung des Ganges eintreten, während der Sphinkter an der Mündung derselben noch geschlossen ist. Endlich erweitert sich auch dieser und läßt das Sekret in die Mantelhöhle treten. Dabei kontrahiert sich der Analsphinkter und verschließt den Enddarm. Das mit dem Atemwasser vermischte Sekret wird darauf durch eine krampfhaftige Expiration durch den Trichter ausgestoßen.

Durchschneidung der Nerven des Tintenorgans hat ebenfalls Kontraktionswellen zur Folge, welche eine Zeit lang andauern. Reizung des peripheren Stumpfes bewirkt eine starke Zusammenziehung des Beutels, wobei sich die muskulöse Anschwellung über der Drüse so stark kontrahiert, daß eine sternförmige Kontraktionsfigur entsteht. Dementsprechend wird durch den Druck dieser Partie eine große Menge Sekret aus der Drüse in den Beutel gepreßt.

Über den normalen Tintenwurf-Reflex und das Centrum für den Tintenwurf im Gehirn s. oben p. 183.

Das Sekret besitzt nach Versuchen GIROD's keine Giftwirkung auf Beutetiere. Man faßt die Entleerung des Tintensekrets als Schutzmittel gegen Feinde auf. Sie sollen erschreckt und von der Verfolgung abgelenkt werden.

YUNG (1880 p. 238) glaubt, daß die Tintendrüse der Exkretion, z. B. der Elimination von Giften (Strychnin, Nicotin) diene, da die in Seewasser zerriebene Drüse vergifteter Tiere auf andere Tiere giftig wirkt. GIROD (p. 74) konnte das nicht bestätigen, und glaubt die irrtümliche Angabe YUNG's darauf zurückführen zu können, daß es kaum gelingt, die Drüse frei von Blut und Lebersubstanz zu erhalten. YUNG (1882 p. 8) fand jedoch auch das Tintensekret vergifteter Tiere giftig.

### Literatur.

- Yung, E. (1880), Sur l'action des poisons chez les Céphalopodes. in: C. R. Acad. Sc. Paris Vol. 91 p. 306—308.  
Girod, P. (1882), Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. Paris.  
Yung, E. (1882), De l'action des poisons chez les Mollusques. in: Arch. Sc. phys. nat. Genève Vol. 7 p. 5—18.

## D. Die Trichterdrüse.

### Anatomisches.

Die Drüse liegt hier als ein niedriger Belag der Innenwand des Trichters auf. Sie besteht meist aus vier Stücken, von denen 2 ventral, 2 dorsal liegen. Bei *Sepia* und *Loligo* sind die dorsalen Stücke mit ihren Vorderenden vereinigt, bei *Octopus* und *Eledone* außerdem die dorsalen und ventralen mit ihren Hinterenden, so daß die Form eines W entsteht (Fig. 26).

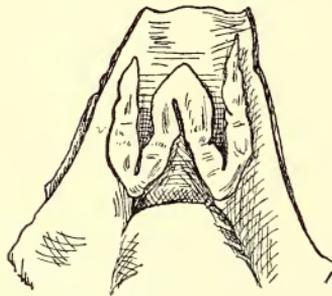


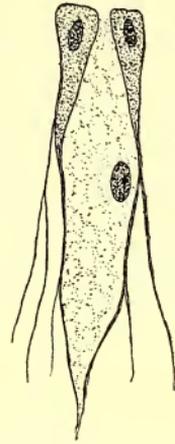
Fig. 26. Der aufgeschnittene Trichter mit der Trichterdrüse von *Octopus vulgaris*. Nach JATTA.

Über Gefäßversorgung und Innervation der Drüse fehlen genauere Angaben.

### Histologisches.

Das Drüsenepithel besteht aus dicken länglichen Drüsenzellen und schmalen Stützzellen mit feinen basalen Ausläufern. Die

ersteren nehmen ihren Ursprung aus Ersatzzellen, welche in dem Geflecht der basalen Ausläufer der Stützzellen liegen, und rücken allmählich an die Oberfläche, indem sie sich zwischen die peripher verbreiterten Stützzellen schieben. In sekretgefülltem Zustande haben sie ein vollkommen homogenes Aussehen; wenn das Sekret entleert ist, wird ein feines protoplasmatisches Wabenwerk erkennbar (Fig. 27). Das Sekret verhält sich färberisch wie Mucin.



#### Physiologie.

Das Sekret der Trichterdrüse überzieht die Innenseite des Trichters mit einer Schleimschicht. Die Bedeutung derselben, sowie die Art der Sekretion, die Innervierung usw. ist nicht bekannt.

#### Literatur.

Jatta, G. (1893), Sopra l'organo dell'imbuto nei Cefalopodi. in: Boll. Soc. Nat. Napoli (1) Vol. 7 p. 45—60.

Fig. 27. Funktionierende Schleimzelle mit 2 Stützzellen aus der Trichterdrüse von *Sepia officinalis*. Nach JATTA.

### E. Die Exkretionsorgane.

Die Ausscheidung findet in erster Linie durch die sog. Venenanhänge statt, deren Sekret sich in den Nierensäcken sammelt. Außerdem finden sich Angaben über eine vermutlich sekretorische Funktion der Kiemenherzen, ihrer Anhänge, der Leber und der Giftdrüsen.

#### a. Venenanhänge und Nierensäcke.

##### Anatomisches.

Die beiden Äste, in welche sich die große Körpervene spaltet, und welche bogenförmig zur Kiemenbasis ziehen, wo sie in die Kiemenherzen einmünden, sind dicht besetzt mit den sog. Venenanhängen oder Nierenanhängen und führen daher den Namen Nierenvenen. Sie sind eingebettet in zwei große, dünnwandige, median zusammenstoßende Blasen, die Nierensäcke oder Harnblasen, an deren Hinterwand sie sich dicht anschmiegen.

Diese Säcke bedecken den größten Teil der Eingeweide an

der Ventralseite des Tiers und greifen seitlich bis auf die Rücken-  
seite über. Bei *Sepia* besteht der Nierensack aus drei Teilen, welche  
mit einem gemeinsamen Stiel zusammenhängen. Der eine liegt dorsal  
und legt sich dicht gegen den Rückenschulp, die beiden andern liegen  
ventral. Außer an der Einmündungsstelle des dorsalen Teils sind  
diese noch durch einen queren Kanal verbunden, welcher hinter  
der Durchtrittsstelle des Enddarms und der Aorta gelegen ist. Der  
gemeinsame Teil der Nierensäcke steht mit der Pericardialhöhle  
und Visceralhöhle in Verbindung (Fig. 28). Die Nierensäcke  
münden durch zwei kurze papillenförmige, mit einem Sphinkter ver-  
sehene Ausführungsgänge oder Ureteren in die Mantelhöhle ein.

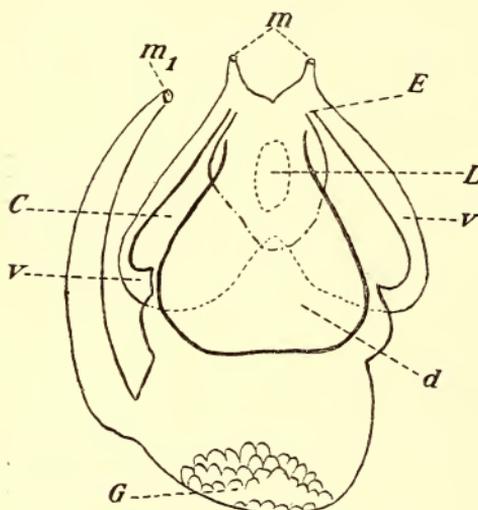


Fig. 28. Harnblasen und Cölohmöhle von *Sepia officinalis* vom Rücken her gesehen, schematisch. Nach BOUTAN. C = Cölohmöhle, d = dorsaler Nierensack, E = Einmündung der Cölohmöhle in die Harnblasen, G = Geschlechtsdrüsen, L = Loch zum Durchtritt der Aorta und des Enddarms, m = Mündungen der Harnblasen,  $m_1$  = Mündung des Genitalapparats, v = ventrale Harnblasen.

Die Nierenanhänge sind bei den Oktopoden auf die Schenkel der großen Vene beschränkt und bilden dort ziemlich zerstreut stehende, rundliche, vielfach auf ihrer Oberfläche gefaltete Zotten. Bei *Sepia* stehen sie dicht gedrängt, sind schwammförmig und viel massiger und bedecken außer den Nierenvenen auch die Endstämme der Venen, die von den hinteren Eingeweiden kommen. Die Anhänge sind bläschenförmige Ausstülpungen, die an der Vene mit einem kleinen Loch oder Spalt beginnen und sich zu einem rundlichen Raum erweitern, in dessen Wand wieder vielfache kleinere Ein- und Ausstülpungen

vorhanden sind. Die Bläschen sind in steter Bewegung, indem sie sich zusammenziehen und ausdehnen und hin und her undulieren. Sie sind gelb bis gelbbraun gefärbt.

Fast regelmäßig findet sich im Inhalt der Nierensäcke ein Parasit in zahlreichen Exemplaren, das etwa 1 cm lange *Dicyema paradoxum* Köll.

Die Innervierung des Exkretionsapparates ist im Einzelnen nicht untersucht.

#### Histologisches.

Die Wand der Nierensäcke besteht aus bindegewebiger Grundlage mit wenigen eingestreuten Muskelfasern. An der Innenseite sind sie mit einem Pflasterepithel überzogen, welches im Bereich der Venenanhänge in ein Cylinderepithel übergeht. Die Exkretionszellen enthalten kleine Hohlräume, Sekretbläschen, in denen gelblich oder violett gefärbte, verschieden gestaltete Konkremeute ausgeschieden werden. An der Basis weisen sie eine Streifung auf. Der große Kern enthält zuweilen Konkretionen. Feine Intercellularlücken stehen mit dem centralen Hohlraum in Verbindung (MAYER & RATHERY p. 38—43).

#### Physiologie.

Die Physiologie der Harnausscheidung ist ausführlich untersucht unter Berücksichtigung aller älteren Angaben von O. von FÜRTH. (Kurze Darstellung in: Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903 p. 278—285).

Die Harnentleerung ist eine intermittierende, indem von Zeit zu Zeit die Sphinkteren der Ausführungsgänge erschlaffen und der Inhalt der Harnsäcke, anscheinend unter Mitwirkung der Mantelmuskulatur, ausgetrieben wird. Die täglich ausgeschiedene Harnmenge beträgt bei großen *Octopus* 15—80 ccm.

Die Harnflüssigkeit enthält keinen Harnstoff. Harnsäure findet sich höchstens in Spuren, dagegen in beträchtlicher Menge Hypoxanthin und ziemlich viel Eiweiß.

In wechselnder Menge, am reichlichsten bei gut genährten Tieren, kommen verschieden geformte Konkremeute im Harn vor, die zum größten Teil aus Harnsäure, bzw. harnsauren Salzen bestehen.

Nach SOLGER wird subkutan injiziertes indigenschwefelsaures Natron durch die Nierenanhänge ausgeschieden.

MAYER & RATHERY stellten fest, daß nach Injektion von NaCl, Glukose oder Harnstoff, welche Polyurie zur Folge haben, das Protoplasma der Zellen blasig und der Hohlraum der Bläschen bedeutend erweitert wird (p. 43—45). Injektion von Coffein, Theobromin, Phloridzin und Pilocarpin sind ohne Einfluß auf die Tätigkeit der Nierenanhänge (MAYER & RATHERY p. 36).

FÜRTH spaltete zur Gewinnung größerer Harnmengen den Mantel rechts und links vom medianen Musculus retractor pallii, zog die Ureteren mit der Pincette vor und unterband sie. Darauf wurden die Schnitte vernäht. Es

empfiehlt sich, die Einschnitte in den Mantel nicht vom Mantelrand anfangend, sondern derart auszuführen, daß ein dicker Muskelring am Rande des Mantels intakt bleibt. Die Atmung wird dann durch die Operation nicht gestört. Nach 1—3 Tagen sind die Säcke prall gefüllt und müssen entleert werden, da sie sonst an der Unterbindungsstelle bersten. Die so gewonnene Harnmenge beträgt bei großen *Octopus* bis 140 ccm. MAYER & RATHERY banden zur Harn-gewinnung in die Ureteren eine Kanüle ein, welche durch einen Schlauch mit einem kleinen Gummiball verbunden wurde.

### Literatur.

- Fürth, O. von (1900), Über den Stoffwechsel der Cephalopoden. in: Zeit.physiol. Chem. Vol. 31 p. 353—380. (Enthält die ältere Literatur.)  
Solger, B. (1881), Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge der Cephalopoden. in: Zool. Anz. Vol. 4 p. 379—380.  
Mayer, A. & F. Rathery (1907), Études sur le corps fungiforme du Poulpe (*Octopus vulgaris*). in: Journ. Anat. Phys. Paris Vol. 43 p. 25—47.

### b. Die übrigen Exkretionsorgane.

KOWALEVSKY fand, daß Carmin von den Zellen der Kiemenherzen absorbiert und in Form großer roter Blasen in ihrem Protoplasma gespeichert wird. Die Zellen reagieren sauer (Lackmus). CUÉNOT bestätigt diese Angabe (p. 72). Er hält die gefärbten Konkretionen in den Zellen, welche die dunkle Färbung der Kiemenherzen bewirken, für Ausscheidungsprodukte. Neuerdings fanden auch CUÉNOT, GONET & BRUNTZ bei Extraktion der Kiemenherzen von *Octopus vulgaris* mit Alkohol Ammoniaksalze, bei Extraktion mit Kalilauge Reaktion auf Xanthinbasen.

CUÉNOT hielt die Kiemenherzanhänge ursprünglich für Organe zur Bildung der Blutkörperchen (s. unten p. 262). Später (1899 p. 73) kommt er auf Grund von Injektionsversuchen mit Säurefuchsin und Carmin zu der Ansicht, daß die Anhänge exkretorische Funktion haben. Die injizierten Farbstoffe lagern sich in den großen Zellen ab, die er als Bindegewebszellen bezeichnet. Diese sollen, um in die Hohlräume des Organs und aus diesem in die Pericardialhöhle und nach außen zu gelangen, das Epithel durchbrechen, welches die Hohlräume auskleidet. Andererseits nimmt er aber auch für die Epithelzellen eine exkretorische Funktion an. Jedenfalls werden Epithelzellen und »Bindegewebszellen« fortwährend abgestoßen und neugebildet, wie die häufigen Mitosen zeigen.

CUÉNOT hält auch die von der Leber an den Darm abgegebenen Zelltrümmer mit Einschlüssen von Vacuolen, Konkretionen und Kristallen für Exkretionsprodukte. Er konnte ferner nachweisen, daß in die Cölomhöhle injiziertes Jodgrün oder Echtrot E nach 24 Stunden

außer in den Harnblasen sich in den Vacuolenzellen der Leber findet (1907 p. 234). MAYER & RATHERY stellten fest, daß nach intravenöser Injektion von Glukose, Harnstoff oder NaCl der Gefrierpunkt der Leber sinkt, und schließen daraus auf eine Aufnahme dieser Stoffe durch die Leber (p. 33).

Der Mangel an Stickstoff in der Harnflüssigkeit bringt HENZE zu der Vermutung, daß die Giftdrüsen, in deren Sekret drei einfache stickstoffhaltige organische Verbindungen nachgewiesen wurden, Organe der Stickstoffausscheidung seien. Dazu stimmt, daß sie in den venösen Blutsinus eingebettet liegen, wodurch günstige Bedingungen für den Austausch von Stoffwechselprodukten zwischen Blut und Drüse gegeben sind.

### Literatur.

- Kowalevsky, A.** (1889), Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. in: Biol. Centralbl. Vol. 9 p. 33—47, 65—76, 127, 128.
- (1894), Études expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. in: Mélang. Biol. Pétersbourg Vol. 13 p. 457—459.
- Cuénot, L.** (1899), L'excrétion chez les Mollusques. in: Arch. Biol. Vol. 16 p. 49—96.
- Henze, M.** (1905), Chemisch-physiologische Studien an den Speicheldrüsen der Cephalopoden: Das Gift und die stickstoffhaltigen Substanzen des Sekrets. in: Zentralbl. Physiol. Vol. 19 p. 986—990.
- Cuénot, L.** (1907), Fonctions absorbante et excrétrice du foie des Céphalopodes. in: Arch. Z. expér. (4) Vol. 7 p. 227—245.
- Mayer, A. & F. Rathery** (1907), Études sur le corps fungiforme du Poulpe (*Octopus vulgaris*). in: Journ. Anat. Phys. Paris Vol. 43 p. 25—47.
- Cuénot, Gonet & Bruntz** (1908), Recherches chimiques sur les cœurs branchiaux des Céphalopodes. Démonstration du rôle excréteur des cellules qui éliminent le carmin ammoniacal des injections physiologiques. in: Arch. Z. expér. (4) Vol. 9 Notes p. 49—53.

## IX. Physiologie der Atmung.

### Anatomisches.

Der Hohlraum, in welchem die Kiemen aufgehängt sind, und dessen Inhalt durch wechselnde Kontraktion und Erschlaffung des Mantels rhythmisch entleert wird, ist die Mantelhöhle; sie wird begrenzt durch die Innenseite des Mantels und die Oberfläche des Eingeweidesacks. Beide sind dorsal verwachsen, bei den Oktopoden in der ganzen Länge, bei den Dekapoden bis auf eine Furche hinter dem Kopf.

Die spaltförmige Öffnung, welche die Mantelhöhle mit dem umgebenden Wasser in Verbindung setzt, wird durch den Trichter, der ihre mediane Fortsetzung bildet, in einen rechts und links von diesem liegenden Teil geschieden. So kommen neben dem Trichter zwei

getrennte Inspirationsöffnungen zustande. Durch ein Paar Hautfalten, rechts und links am Trichtereingang, werden zwei gegen die Mantelhöhle zu konkave Klappen gebildet, welche bei der Expiration gebläht werden und sich so an den Mantelrand anlegen, daß die Inspirationsöffnungen verschlossen werden. Die Expiration erfolgt durch den Trichter.

Eine Hautduplikatur, welche die Afteröffnung zwischen sich faßt, zieht quer über den Trichtereingang vom Eingeweidesack zum Mantel. Bei den Oktopoden ist sie muskulös und wird als Retractor pallii bezeichnet. In der Trichterwand befinden sich (besonders ausgebildet bei den Dekapoden) zwei Gruben, in welche zwei knorpelige Knöpfe des Mantels eingreifen und so beide Teile miteinander verheften. Beide Einrichtungen, der Retractor pallii und der Knopfverschluß, bewirken eine feste Vereinigung zwischen Trichterwand und Mantel. Vom Trichtereingang nach hinten ziehen auf dem Eingeweidesack zu beiden Seiten der Medianlinie zwei starke Muskeln, die Depressores infundibuli. Zwei kräftige Muskelbalken, die Adductores pallii oder Musculi laterales, durchziehen die Mantelhöhle in schräger Richtung.

Die Muskulatur des Mantels besteht (Oktopoden) aus einer kräftigen Ringfaserlage und einer äußeren und inneren Längsfaserschicht (Fig. 3 oben p. 158). Gegen das Hinterende zu nehmen die Züge beider Schichten einen mehr schrägen bezw. spiralförmigen Verlauf. Dazu kommen quer durch den Mantel verlaufende Fasern, deren Kontraktion eine Verdünnung und Ausdehnung des Mantels bewirkt. Während der Mantel der Oktopoden einem fast zu jeder beliebigen Formveränderung befähigten Sack gleicht, ist die Beweglichkeit bei den Dekapoden durch den Rückenschulp begrenzt, welcher in die dorsale Körperwand eingelagert dem ganzen Körper eine starre Festigkeit gibt.

Die Kiemen haben die Gestalt eines schlanken Kegels, dessen Basis hinten liegt und dessen Spitze der Mantelspalte zugekehrt ist. Die Spitzen beider Kiemen divergieren. An der Basis stehen sie durch die Kiemengefäße mit dem Eingeweidesack in Verbindung. Von der Dorsalseite der Kieme entspringt eine lockere Membran, durch welche sie flottierend am Mantel aufgehängt ist. In dieses Aufhängeband eingeschleudert liegt die Kiemendrüse. Zwei Reihen von dreieckig-zipfelförmigen Kiemenblättchen sind mit den Ecken ihrer Basis an den beiden großen Kiemengefäßen aufgehängt (Fig. 29). In der Axe der Kieme zwischen diesen beiden Gefäßen verläuft ein Kanal, welcher zwischen je zwei Blättchen durch eine Öffnung mit

der Mantelhöhle kommuniziert und also vom Atemwasser durchströmt werden kann. Die Oberfläche der Blättchen ist durch Faltenbildung vergrößert. Bei den Dekapoden ist jedes Blättchen auf beiden Flächen alternierend gefaltet und jede Falte wieder quer gerunzelt. Bei den Oktopoden stehen auf beiden Seiten alternierende Lamellen, die selbst wieder ebenso angeordnete Lamellen 2. Ordnung, diese solche 3. Ordnung und so fort bis zu Lamellen 7. Ordnung tragen.

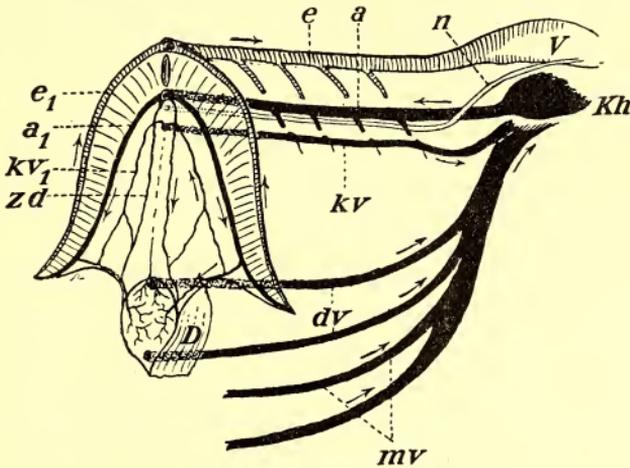


Fig. 29. Schema des Gefäßverlaufs in der Kieme. Nach JOUBIN. *a, a<sub>1</sub>* = afferente Kiemengefäße, *D* = Kiemenendrüse, *dv* = Venen der Kiemenendrüse, *e, e<sub>1</sub>* = efferente Kiemengefäße, *Kh* = Kiemenherz, *kv, kv<sub>1</sub>* = Eigenvene der Kieme und ihrer Aufhängebänder, *mv* = Mantelvenen, *n* = Kiemenerv, *V* = Vorhof, *zd* = zuführende Gefäße der Kiemenendrüse, welche aus der Kiemenarterie *a* kommend venöses Blut führen.

Der Gefäßverlauf in den Kiemen (Fig. 29) ist folgender (JOUBIN, SCHAEFER): Aus den Gabelästen der Vena cava tritt das Blut in das Kiemenherz und aus diesem zwischen Semilunarklappen hindurch in das zuführende Gefäß, die Kiemenarterie (Fig. 29 *a*). Diese verläuft zwischen Kiemenkanal und Aufhängeband und gibt Vasa afferentia (Fig. 29 *a<sub>1</sub>*) an den inneren Rand der Blättchen ab, die sich in einen oberen und einen unteren Ast gabeln. Beide Äste entsenden Gefäße in die Blättchen, welche wieder Zweige in deren Querfalten und -fältchen 2., 3. Ordnung etc. abgeben. In ähnlicher Weise sammeln sich aus dem Kapillarnetz die ausführenden Gefäße, wobei arterielle und venöse Zweige miteinander alternieren. Die feineren Äste ergießen sich in die am äußeren Rande verlaufenden Vasa efferentia der Blättchen (Fig. 29 *e<sub>1</sub>*), welche in das auf der freien Oberfläche der Kieme liegende abführende Gefäß, die

Kiemenvene (Fig. 29 *e*) münden. Diese zieht dann zur Herzkammer. In der Oktopodenkieme verlaufen die venösen Äste und ihre Verzweigungen an der Oberfläche, die arteriellen im Innern der Blättchen und deren Falten und Fältchen. Auch das Vas efferens jedes Blättchens liegt in dessen medianer bindegewebiger Membran. Erst die Kiemenerterie liegt an der dorsalen Oberfläche der Kieme. Es gelangt nicht alles venöse Blut, das durch die Kiemenerterie der Kieme zugeführt wird, in die Kiemtblättchen und zur Atmung, sondern ein Teil desselben durchströmt die Blutdrüse (Fig. 29 *xd*), um wieder ungeatmet zum venösen Kiemherzen zurückzukehren (Fig. 29 *dv*).

Die ernährenden Gefäße der Kieme und ihrer Aufhängemembran entspringen aus den zuführenden Kiemengefäßen; ihr Blut kehrt durch eine besondere Vene (Fig. 29 *kv*), die der Kiemenerterie parallel läuft, zum venösen Sinus zurück.

Die Innervation der Kieme erfolgt durch den Endausläufer des Visceralnerven, der aus dem zweiten Herzganglion austretend zur Kiemebasis zieht und hier das Kiemenganglion bildet (Fig. 10 und 11 *Kg*; oben p. 175, 176). Von diesem Ganglion aus durchzieht ein Hauptnervenstamm die Kieme in der Längsaxe (Fig. 29 *n*), in dem Muskel zwischen Kiemkanal und Kiemendrüse gelegen und bildet eine Reihe den Kiemtblättchen entsprechender gangliöser Anschwellungen, von denen feine Äste in die Blättchen eintreten.

### Literatur.

- Joubin, L.** (1885), Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. in: Arch. Zool. expér. (2) Vol. 3 p. 75—150.
- Schaefer, P.** (1904), Über die Atmungsorgane der tetra- und dibranchiaten Cephalopoden. Inaug.-Diss. Leipzig.

---

### Physiologie.

Die Mechanik der Atmung ist bei den verschiedenen Ordnungen eine verschiedene.

#### 1. Oktopoden.

Inspirationsphase: Die Klappen, welche bisher die Inspirationsöffnungen verschlossen haben, kontrahieren sich; durch Kontraktion des Trichterrandes schließt sich die Trichteröffnung bis auf einen schmalen Spalt; der Mantel erweitert sich bauchig und saugt Wasser

durch die Inspirationsöffnungen an; durch die Saugwirkung werden die Trichterwände fest auf einander gepreßt, so daß ein vollständiger Verschuß entsteht.

Expirationsphase: Die Klappen erschlaffen; der Mantel kontrahiert sich und bläht die Klappen auf, so daß deren freie Ränder sich fest gegen den Mantelrand legen und die Inspirationsöffnungen verschließen; der Trichter wird zunächst durch den zunehmenden Wasserdruck ausgedehnt, dann erschlafft die Muskulatur des Trichterandes und läßt den Wasserstrom austreten. Inwiefern sich bei der Verengerung der Mantelhöhle außer dem Mantel andere Muskeln beteiligen, etwa die *Adductores pallii* und *Depressores infundibuli*, ist nicht untersucht.

## 2. Dekapoden.

Inspirationsphase und Expirationsphase sind nicht scharf zu trennen. Die Kontraktion der großen Klappen bewirkt wohl in der Hauptsache die Erneuerung des Atemwassers; sie erfolgt ruckartig, die Erschlaffung langsamer. Durch die Kontraktion wird das in der Mantelhöhle befindliche Wasser gegen die Kiemen getrieben und findet seinen Ausweg durch den Trichter. Gleichzeitig strömt durch die Inspirationsöffnungen neues Wasser nach. Der Trichter bleibt geöffnet und wird nur durch den austretenden Wasserstrom etwas ausgedehnt. Der Mantel scheint bei der Atmung nicht wesentlich beteiligt.

Über den Zusammenhang zwischen Atemrhythmus und Herzschlag gehen die Meinungen auseinander (vgl. darüber FUCHS p. 190). UEXKÜLL (1894) gibt an, daß durch Eintreiben von Seewasser in die Kiemengefäße eine Einatmungsbewegung künstlich hervorgerufen werden kann (p. 326). Bei einem Tier mit aufgeschnittener Mantelhöhle genügt ein einzelner Puls nicht, um Inspiration hervorzurufen, sondern erst die Summierung mehrerer (RANSOM).

Der motorische Nerv für die Atembewegungen, soweit sie vom Mantel ausgeführt werden, ist der Mantel»nerv« (Mantelkonnektiv), welcher auch die Haut des Mantels sensorisch innerviert. Durchschneidung eines Mantelnerven hebt die Respirationsbewegungen der betreffenden Mantelhälfte vollständig auf. Reizung des peripheren Stumpfes hat eine kräftige Inspirationsbewegung im Gefolge, Reizung des centralen Stumpfes scheint dem Tier Schmerz zu verursachen: es sucht zu entfliehen, wechselt die Farbe und macht krampfartige Expirationsbewegungen mit der andern Mantelhälfte. Werden beide Mantelnerven durchschnitten, so hören die Atembewegungen des

Mantels völlig auf, während Trichter und Klappen dieselben fortsetzen (FREDERICQ).

Nach Durchschneidung beider Visceralnerven sistiert die Atmung vollständig. Reizung des centralen Stumpfes derselben hat außer lebhaften Schmerzäußerungen des Tieres auch energische Atembewegungen, die also reflektorisch ausgelöst werden, im Gefolge; sie überdauern meist die Reizung eine Zeit lang. Damit dieser Effekt eintritt, müssen die Reize eine gewisse Stärke haben; dann folgt aber jedesmal eine ganze Reihe rhythmischer Atembewegungen und es gelingt nie, die Reize so abzustufen, daß nur eine einzige erfolgt (FREDERICQ p. 568). Reizung anderer sensibler Nerven, z. B. der Arme wirkt ebenso. Auch kann nach Durchschneidung der Visceralnerven wieder eine Zeit lang rhythmisches Atmen einsetzen. Außer durch die Visceralnerven wird daher die Atmung auch durch andere Nerven reflektorisch reguliert, wenn auch in der Hauptsache durch erstere (RANSOM). Die normalen Impulse durch die Visceralnerven scheinen vom Ventrikel auszugehen, da Durchschneidung der Kommissur zwischen beiden Herzganglien kaum einen störenden Einfluß auf die Atmung hat (RANSOM).

Wenn das Atemwasser unrein ist, wird die Atmung schwächer, weil die Impulse von dem schwächer arbeitenden (erstickenden) Herzen geringer werden.

Reizung der intakten Visceralnerven bewirkt einen Stillstand der Atmung in der Inspirationsstellung, also Inspirationskrampf; an Stelle der rhythmischen Impulse ist ein dauernder Reiz getreten (RANSOM p. 278).

UEXKÜLL (1892 p. 563) nimmt eine Selbststeuerung der Atmung an. Durch Drücken der Kiemen mit einer Pincette erhielt er Inspirationsbewegungen, durch Zug am Mantelrand Exspiration. Normalerweise soll der im Mantelraum bei der Exspiration steigende Druck den Inspirationsreiz abgeben, das bei der Inspiration am Mantelrand vorbeiströmende Wasser den Exspirationsreiz.

Mit der vielleicht vorhandenen Selbststeuerung der Atmung bringt HOFMANN die krampfartige Inspiration in Zusammenhang, welche eintritt, wenn man das Tier aus dem Wasser nimmt. Er glaubt, daß normal durch das bei der Inspiration eindringende Wasser sensible Nerven gereizt werden, durch deren Erregung die Füllung des Mantels angezeigt wird, welche zur Exspiration führt. Fällt diese Erregung fort, so dehnt sich anscheinend die Einsaugstellung der Mantelmuskulatur so lange aus, wie die Inspirationsbewegung

beim Säugetier etwa bei doppelseitigem Pneumothorax (p. 378 Anm.).

Der Schluß des Trichters bei der Inspiration geschieht nach UEXKÜLL (1895 p. 594) passiv, nur seine Öffnung und Streckung kann durch Reizung eines oder beider Trichternerven hervorgerufen werden und ist mit der Ausatmung des Mantels eng verknüpft.

Über die Atemcentren im Centralnervensystem s. oben p. 182.

Die Dekapoden kann man auf einem Stativ fixiren, indem man sie mit dem über den Kopf hervorragenden Teil des festen, den Rückenschulp enthaltenden Mantels und ebenso mit dem Hinterende in eine Klemme befestigt. In den Trichter läßt sich eine Glaskanüle einbinden oder ein Häkchen einhaken. In die Klappen kann man ebenfalls Häkchen einhaken und ihre Bewegung mit einem leichten Schreiblebel verzeichnen.

Die Oktopoden sind schwer in genügender Weise zu fixieren. Doch konnte FRÖHLICH (p. 428 ff.) die Atmung bei *Eledone* verzeichnen, indem er in den Trichter eine Kanüle einband, die mit einer MAREYSchen Kapsel in Verbindung stand, und in den Mantel ein Häkchen einhakte.

### Literatur.

- Fredericq, L.** (1878), Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (*Octopus vulgaris*). in: Arch. Z. expér. Vol. 7 p. 535—583.
- Ransom, W. B.** (1884), On the cardiac rhythm of Invertebrata. in: Journ. Physiol. Cambridge Vol. 5 p. 261—341.
- Uexküll, J. von** (1892), Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. 1. in: Zeit. Biol. Vol. 28 p. 550—566.
- (1894), Idem. 3. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven. ibid. Vol. 30 p. 317—327.
- (1895), Idem. 4. Zur Analyse der Funktionen des Centralnervensystems. ibid. Vol. 31 p. 584—609.
- Fuchs, S.** (1895), Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 60 p. 173—204.
- Fröhlich, A.** (1904), Studien über die Statocysten. 1. Versuche an Cephalopoden und Einschlägiges aus der menschlichen Pathologie. ibid. Vol. 102 p. 415—472.
- Hofmann, F. B.** (1907), Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? I. Versuche an Cephalopoden. ibid. Vol. 118 p. 375—412.

### X. Physiologie der Blutbewegung.

Der Blutkreislauf der Cephalopoden zeigt gegenüber allen andern Mollusken einen hohen Grad der Vervollkommnung. Während nämlich bei jenen ein einziges, in den arteriellen Teil des Kreislaufs eingeschaltetes Herz das Blut bis in die Kiemen treibt, wird bei den

Cephalopoden (wenigstens bei den hier allein behandelten dibranchiaten) außerdem die Bewegung des venösen Blutes durch besondere Kiemenherzen reguliert. Ein arterielles und zwei venöse Herzen, welche nervös miteinander in Verbindung stehen, setzen hier den Pulsationsapparat zusammen.

Das Blutgefäßsystem ist ferner beinahe vollkommen geschlossen. Nur ein venöser Sinus, welcher einen Teil der Eingeweide umspült, ist in das übrigens hoch entwickelte Venensystem eingeschaltet. Ein reiches Kapillarnetz, welches nur in einigen Drüsen nicht nachweisbar ist und in ein System von intracellularen Lücken übergeht, verbindet das arterielle und venöse Gefäßsystem.

Im Gegensatz zu den andern Molluskenfamilien findet also bei den Cephalopoden keine Mischung von arteriellem und venösem Blut statt, sondern beide Blutarten bewegen sich wie bei den höheren Vertebraten in vollkommen gesonderten Bahnen.

#### A. Physiologie des Blutes.

Die Blutflüssigkeit der Cephalopoden ist dünnflüssig, in arteriellem Zustand hellblau, in venösem Zustand farblos. Bei Sistierung der Atmung wird das Blut sehr schnell venös.

Die Blaufärbung wird bedingt durch das von FREDERICQ so benannte Hämocyanin. Dieses ist kupferhaltig und wahrscheinlich Sauerstoffüberträger nach Art des Hämoglobins. HENZE berechnete das Sauerstoffbindungsvermögen des Hämocyanins und fand es etwa viermal geringer als das des Hämoglobins. Genaue Angaben über die Eigenschaften des Hämocyanins sind zusammengestellt von O. v. FÜRTH in der »Vergleichenden chemischen Physiologie der niederen Tiere« (Jena 1903) auf p. 63—67 (s. ferner HENZE 1904).

Nach NOLF (1905) besteht bei Fällung der Eiweißkörper durch Halbsättigung mit Ammoniumsulfat (nach HOFMEISTER) 90,3 % (*Eledone moschata*) bis 95,9 % (*Octopus macropus*) des Bluteiweißes aus Globulin (p. 110).

Das Blut gerinnt nicht (CUÉNOT); es enthält kein Fibrinogen. Dagegen bringt es Fischblut zur Gerinnung (NOLF 1906), und zwar müssen dabei Plasma und Blutkörperchen zusammenwirken. Plasma allein und ebenso mit Seewasser ausgewaschene Blutkörperchen allein haben keine Wirkung. NOLF (1906) glaubte daher, es müsse ein Plasmothrombin mit einem Leucothrombin zu einem Thrombin zusammentreten. Doch zeigte sich bei einer Nachuntersuchung mit Fibrinogen statt mit Fischblut keine gerinnende Wirkung des Cephalopodenbluts

(mündl. Mitt.). Bei längerem Stehenlassen des Blutes agglutinieren die Blutkörperchen, ein Vorgang, der auch durch Zusatz von Pepton (in nicht zu großen Mengen) nicht verhindert werden kann (BOTTAZZI).

Die Blutkörperchen der Cephalopoden sind alle von einer Art und ähneln den weißen Blutkörperchen des Menschen. Ihre Größe beträgt ungefähr  $15 \mu$  im Durchmesser. Das Protoplasma enthält zahlreiche farblose, stark lichtbrechende Körnchen und sendet feine amöboide Fortsätze aus. Der Kern ist meist zwei- bis dreilappig oder besteht aus zwei Teilen. Seltener hat er eine ovale Form und die Zellen sind dann ganz erfüllt von Körnchen. CUÉNOT hält diese Stadien für junge Zellen. Kernteilungsfiguren wurden nicht beobachtet. Hier und da finden sich Zellen mit ganz wenig Protoplasma, die das Aussehen nackter Kerne haben. Sie stellen nach CUÉNOT (p. 21, 22) absterbende Zellen dar.

Zur Blutentnahme bedient man sich am besten der zuerst von FREDERICQ angewandten Methode. Dem Tier werden die Arme mit einem Tuch umwickelt, und in die Mantelhöhle wird zur Unterhaltung der Atmung Seewasser geleitet. Dann durchschneidet man, hinter dem Kopf beginnend, durch einen Längsschnitt Haut und Mantel des Tieres, bis die große Kopfaorta freiliegt. Wenn man diese ein Stück weit freipräpariert hat, läßt sie sich weit genug herausziehen, um eine Kanüle einzubinden. Eine große *Eledone* liefert bis zu 10 ccm Blut, große *Octopus* entsprechend mehr.

Venöses Blut kann man ebenso aus der nach Spaltung des Mantels leicht zugänglichen Vena cava entnehmen.

### Literatur.

- Fredericq, L.** (1878), Sur l'hémocyanine, substance nouvelle du sang de Poulpe. in: C. R. Acad. Sc. Paris Vol. 87 p. 996—998.
- Cuénot, L.** (1891), Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. Invertébrés. in: Arch. Z. expér. (2) Vol. 9 p. 13—123.
- Henze, M.** (1901), Zur Kenntnis des Hämocyanins. in: Zeit. Physiol. Chem. Vol. 33 p. 370—384.
- (1904). — 2. Mitteilung. *ibid.* Vol. 43 p. 290—298.
- Bottazzi, F.** (1902), Contribution à la connaissance de la coagulation du sang de quelques animaux marins et des moyens pour l'empêcher. in: Arch. ital. Biol. Vol. 37 p. 1—15.
- Nolf, P.** (1905), Quelques observations concernant le sang des animaux marins. in: Arch. internat. Physiol. Vol. 4 p. 98—116.
- (1906), La coagulation du sang des poissons. *ibid.* p. 216—259.

## B. Physiologie des Herzens.

### Anatomisches.

Das Herz bildet nicht ein einheitliches, durch Vereinigung des arteriellen und venösen Teils entstandenes Organ, sondern durch die Einschaltung der Kiemen sind diese Teile auch räumlich von-

einander getrennt. Dementsprechend ist ein abgeschlossener, als Herzbeutel zu bezeichnender Teil der Leibeshöhle nicht ausgebildet.

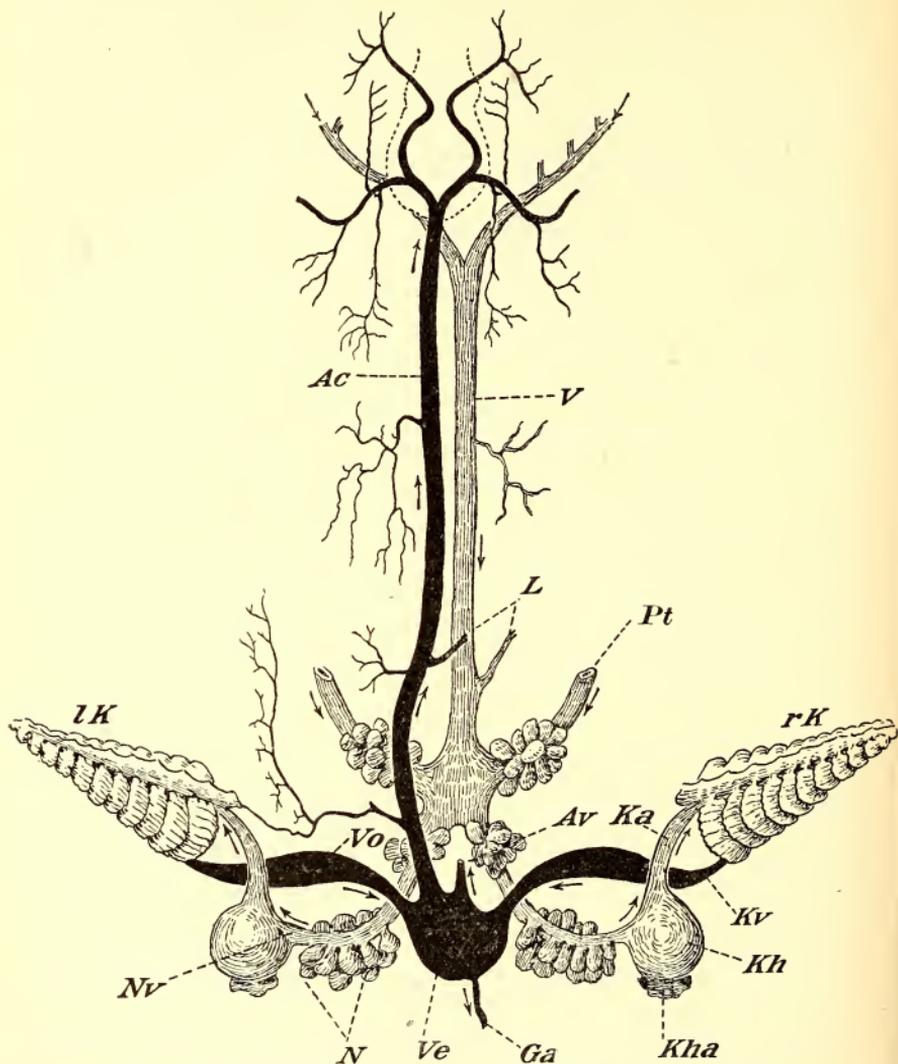


Fig. 30. Herz und große Gefäße von *Eledone moschata* (vom Rücken gesehen). Nach JAMMES. *Ac* = Aorta cephalica, *Av* = Aorta ventralis, *Ga* = Genitalarterie, *Ka* = Kiemenarterie, *Kh* = Kiemenherz, *Kha* = Kiemenherzanhäng, *Kv* = Kiemenvene, *L* = Lebergefäße, *lK* = linke Kieme, *N* = Nierenanhänge der Nierenvenen *Nv*, *Pt* = Peritonealtuben, *rK* = rechte Kieme, *V* = Vena cava, *Ve* = Ventrikel, *Vo* = Vorhof.

Der venöse Teil setzt sich zusammen aus den Nierenvenen und Kiemenherzen, der arterielle aus den Vorhöfen und dem Ventrikel.

Die parallel zum Darm auf der Ventralseite der Leber verlaufende Vena cava (Fig. 30 *V*) spaltet sich auf der Höhe des Vorderendes des Ventrikels in zwei Äste, die Nierenvenen (Fig. 30 *Nv*), welche mit Drüsenanhängen bedeckt und in die Harnblasen eingebettet sind (s. oben p. 236). Sie ziehen im Bogen zu den Kiemen und münden an deren Basis in das Kiemenherz (Fig. 30 *Kh*). Von diesem nimmt die Kiemenarterie ihren Ursprung. Die efferenten Kiemengefäße sammeln sich zu den Vorhöfen (Fig. 30 *Vo*), die in den Ventrikel (Fig. 30 *Ve*) münden. An der Einmündungsstelle befinden sich paarige Klappen. Der Ventrikel ist durch eine unvollkommene mediane Scheidewand, welche den Blutstrom aus dem rechten Vorhof zur Aorta cephalica lenkt, in zwei Teile geschieden; das Lumen durchsetzt ein Netz von Muskelbalken. Vom Ventrikel entspringen drei Arterien, die Aorta cephalica, Aorta ventralis und Arteria genitalis (Fig. 30 *Ae*, *Av* und *Ga*). Die Eigenarterien der Vorhöfe entspringen von der Aorta ventralis. Aus dem Ventrikel nehmen Kapillaren ihren Ursprung, die den Herzmuskel durchsetzen und sich zu mehreren kleinen Venen sammeln, welche in die Nierenvenen einmünden (WILLIAMS). Alle Arterien haben an ihrem Ursprung halbmondförmige Klappen.

Innerviert wird das Herz durch die Visceralkonnective oder sog. Visceralnerven (s. oben p. 181). Der linke liegt bei beiden Geschlechtern zwischen dem linken Geschlechtsdrüsengang und der Vena cava, der rechte beim Weibchen zwischen dem Darm und dem rechten Ovidukt, beim Männchen rechts vom Darm. Jeder Nerv stellt einen doppelten Strang dar. Der das Herz innervierende Teil endet bei den Oktopoden im ersten Herzganglion, das vor dem Vorhof liegt. Von diesem entspringt unter andern ein Nerv zum Vorhof, welcher an diesen einen Zweig entsendet und dann den Ventrikel innerviert. Eine starke Kommissur, die dorsal vom Vorhof verläuft, verbindet das erste Herzganglion mit dem zweiten. Von diesem gehen Nerven an die Substanz des Kiemenherzens und ein kurzer Ast an die Nierenvene. Der Hauptstamm tritt in die Kieme ein, an deren Basis er zu dem ersten Branchialganglion anschwillt. In seinem weiteren Verlauf bildet er eine Reihe den Kiemenblättchen entsprechender Ganglienanschwellungen, von welchen feine Nerven in die Kiemenblättchen ziehen. Ähnlich entspringen wahrscheinlich die Herzäste bei den Dekapoden. CARLSON beschreibt bei *Loligo Pealii* einen feinen Nerven, der vom ersten Herzganglion zum Vorhof zieht und da, wo er diesen erreicht, eine kleine Anschwellung bildet

(p. 147). Vom zweiten Herzganglion, welches bei *Sepia* an der Kiemenbasis dicht neben dem ersten Kiemenganglion liegt, geht ein Nerv an das Kiemenherz (CARLSON).

#### Histologisches.

Alle Teile außer dem Kiemenherzen sind von Endothel ausgekleidet. Die Muskelfasern des Ventrikels bilden um die Einmündung der Vorhöfe Ringe und im übrigen ein dichtes Netzwerk mit wenig eingestreutem Bindegewebe. Sie zeigen eine zarte Querstreifung. Die Fibrillen sind größer als bei den Vertebraten; ihre Bestandteile lassen sich schwerer differenzieren. (Genauerer, auch Unterschiede bei verschiedenen Arten s. bei RANSOM p. 266 und MARCEAU). Die Vorhöfe bestehen aus Bindegewebe mit ziemlich viel eingestreuten glatten Muskelfasern. Am Übergang zum Ventrikel enden die längsverlaufenden Fasern bis auf einzelne, die mit den Klappen in Verbindung zu stehen scheinen, so daß die Übergangsstelle fast nur aus lockerem Bindegewebe besteht. Vena cava und Nierenvenen bestehen zum großen Teil aus Bindegewebe, in welches wenige glatte Muskelfasern eingestreut sind. Am Übergang in die Kiemenherzen werden die Fasern kürzer, dicker und deutlich quergestreift. Die Kiemenherzen besitzen eine dicke Wand und nur ein verhältnismäßig enges unregelmäßiges Lumen. Sie bestehen zum größten Teil aus Drüsenzellen und sind nur äußerlich von einer dünnen Muskelhülle mit quergestreiften Fasern umgeben, die hier und da Balken in das Drüsengewebe entsendet (s. auch oben p. 238). Die Kiemenarterien zeigen den Bau der Venen.

Ganglienzellen lassen sich in keinem Teil des Herzens trotz guter histologischer Untersuchung (vgl. RANSOM p. 268) nachweisen. Ein stecknadelkopfgroßes, rhythmisch schlagendes Stück der Nierenvenen z. B. war mit Sicherheit vollkommen ganglienfrei. Über Nervennetze im Herzmuskel liegen keine Untersuchungen vor.

#### Literatur.

- Ransom, W. B. (1884), On the cardiac rhythm of Invertebrata. in: Journ. Physiol. Cambridge Vol. 5 p. 261—341.
- Williams, L. W. (1902), The vascular system of the common Squid, *Loligo Pealii*. in: Amer. Natural. Vol. 36 p. 787—794.
- Marceau, F. (1904), Sur la structure du cœur chez les Céphalopodes. in: C. R. Acad. Sc. Paris Vol. 138 p. 1177—1178.
- Carlson, A. J. (1905), Comparative Physiology of the Invertebrate heart. 1. The innervation of the heart. in: Biol. Bull. Woods Hole Vol. 9 p. 123—159.

## Physiologie.

### 1. Der Rhythmus.

Eine in den Peritonealtuben auftretende Kontraktionswelle läuft über die Vena cephalica gegen die Nierenvenen hin und macht sich an diesen durch eine Runzelung der sie bedeckenden Drüsen bemerkbar. Kurz darauf kontrahieren sich die Kiemenherzen. Dann geht die Welle von den efferenten Kiemengefäßen auf die Vorhöfe über, und wenn diese mit Blut erfüllt sind, kontrahiert sich der Ventrikel kurz und heftig. Das Spiel der Klappen ist bisher nicht untersucht. Die Anzahl der Herzkontraktionen beträgt ungefähr 35 in der Minute (*Octopus*). Jede Pulsation greift in die folgende über, und zwar so, daß eine neue Welle an den Peritonealtuben beginnt, wenn die vorhergehende an den Kiemenvenen angelangt ist.

Mantelhöhle und Ventrikel kontrahieren sich normaler Weise annähernd im selben Rhythmus; die Angaben darüber widersprechen sich. Am Tier mit eröffneter Mantelhöhle wird der Puls jedoch rasch schneller und überwiegt über den Rhythmus des Mantels. Weiteres über Koordination von Puls und Atmung s. oben p. 244.

Verminderung des Blutdrucks, die z. B. durch Abschneiden der Arme oder Eröffnung der Vena cava oder Aorta rasch eintritt, bringt eine Verlangsamung des Pulses hervor, die besonders den Ventrikel betrifft. Es kommt vor, daß Nierenvenen und Kiemenherzen den regulären Rhythmus von etwa zwölf Schlägen pro Minute (*Octopus*) beibehalten, während der Ventrikel in dieser Zeit nur dreimal schlägt (RANSOM p. 271—272). Nach CARLSON (1906 a p. 64) schlägt auch der leere Ventrikel, nur langsamer als der gefüllte. Bei *Loligo* wird die Koordination schon durch Eröffnung der Mantelhöhle erheblich gestört (Ventrikel 8—12, Kiemenherz und Nierenvenen 60—80 mal pro Minute, die Vorhöfe schneller als der Ventrikel; CARLSON 1905 p. 37, 1906 a p. 56).

### 2. Sitz des Rhythmus.

Der rhythmische Impuls zu den Kontraktionen liegt nicht in extracardialen Centren: Durchschneidung der Visceralnerven, Abtrennung des Herzens von den centralen Ganglien bringt sie nicht zum Erlöschen. Ein ausgeschnittenes Stück der Nierenvenen schlägt rhythmisch weiter, ebenso der Ventrikel und das Kiemenherz, auch nach Abtragung der Herzganglien (FREDERICQ, RANSOM p. 272).

RANSOM hält den Rhythmus für myogen (s. oben p. 250).

Der Rhythmus des isolierten Ventrikels ist rascher als der der Kiemenherzen. Bei *Loligo* beobachtete CARLSON (1906 p. 37) zuweilen rückläufige Peristaltik an den efferenten Kiemengefäßen.

Die Koordination der einzelnen Teile erfolgt nicht durch Fortleitung der Kontraktionswelle in der Muskulatur oder dem vielleicht vorhandenen intramuskulären Nervennetz, sondern teils durch den Dehnungsreiz der fortschreitenden Pulswelle, teils durch die äußeren Herznerven. Eine Ligatur zwischen Ventrikel und Vorhöfen über einer eingeschobenen Kanüle stört die Koordination nicht; die von den Vorhöfen in den Ventrikel eintretende Pulswelle bewirkt daher wohl durch Dehnung die nachfolgende Kontraktion desselben (RANSOM p. 275). Nervös stehen Ventrikel und Vorhof in keiner Verbindung (CARLSON 1905 p. 44).

Im Übrigen verbinden Nerven die einzelnen Teile. Schneidet man Nierenvenen und Kiemenherz, die physiologisch isoliert sind, d. h. deren Muskelfasern histologisch in keinem Zusammenhang stehen, (RANSOM p. 274) zusammen aus, so überträgt sich die spontane oder durch Reizung hervorgerufene Kontraktion der ersteren auf das letztere. Diese Verbindung hört auf, sobald man das Ganglion vom Kiemenherzen abträgt. Normalerweise werden durch dieses Ganglion dem Kiemenherzen rhythmische Erregungen vom Ventrikel zugeführt, welche den Eigenrhythmus des ersteren überwiegen (RANSOM p. 284). Durchschneidung der Kommissur zwischen beiden Herzganglien bewirkt daher, daß das Kiemenherz mit dem eigenen langsamen Rhythmus weiterschlägt, während der regelmäßig arbeitende Ventrikel alles Blut in die Venen treibt, bis er, dadurch selbst entleert, zu schlagen aufhört. Reizt man nach Durchschneidung das Nervenstück, welches mit dem Kiemenherzen in Zusammenhang steht, so fängt dieses von neuem rascher zu schlagen an. Andererseits beeinflusst das Kiemenherz den Ventrikel durch Nerven, die zum ersten Herzganglion ziehen und zwar im Sinne der Hemmung (RANSOM p. 283). Nach RANSOM (p. 285) ist die Koordination so aufzufassen: Da der Ventrikel nur bei genügender Füllung schlägt, ist in das Venensystem das Kiemenherz eingeschaltet, welches reflektorisch reguliert wird, so zu schlagen, daß im rechten Augenblick die zur normalen Füllung des Ventrikels nötige Blutmenge in ihn einströmt. Umgekehrt übt das Kiemenherz reflektorisch eine verzögernde Wirkung auf den Ventrikel aus. Reizung der Kiemennerven wirkt durch das

Kiemenganglion hindurch hemmend auf das Kiemenherz (RANSOM p. 283, CARLSON 1905 p. 43, 49).

### 3. Regulierung durch extracardiale Nerven.<sup>1)</sup>

Die Visceralnerven wirken in der Hauptsache inhibitorisch. Nach Durchschneidung tritt sofort eine Vermehrung der Herzkontraktionen ein; bei schwacher Reizung des peripheren Stumpfes eine Verminderung. Starke Reizung hat diastolischen Stillstand zur Folge. Die Hemmungsfasern sind nach FUCHS (p. 199) in beständiger, aber schwacher tonischer Erregung. Der Tonus ist ein centraler, von den periösophagealen Ganglien ausgehender. Bei Reizung eines Visceralnerven steht der Ventrikel in Diastole still, ebenso der Vorhof derselben Seite; das Kiemenherz und die Kiemengefäße derselben Seite verharren scheinbar in maximaler Systole. Die Vorhöfe und das Kiemenherz der andern Seite schlagen unregelmäßig, die Nierenvenen kommen ebenfalls zum diastolischen Stillstand (RANSOM p. 280, BOTTAZZI & ENRIQUES p. 134, CARLSON 1905 p. 39). RANSOM führt die Störung der nicht gereizten Seite auf Überfüllung in Folge von Insufficienz zurück. Den scheinbaren systolischen Stillstand der Kiemenherzen, aus welchem BOTTAZZI & ENRIQUES (p. 134) auf das Vorkommen von motorischen Fasern neben den hemmenden in den Visceralnerven schließen, führt CARLSON (1905 p. 45) auf Kontraktion der die Kiemen und die Kiemenherzen überziehenden kontraktilen Hüllen zurück. Wird die Hülle abpräpariert, so stehen die Kiemenherzen bei Reizung der Visceralnerven in Diastole still. Die Hemmung ist bei Ventrikeln und Kiemenherzen mit hohem Tonus von einem Sinken des Tonus begleitet (CARLSON 1905 p. 40, 45). RANSOM glaubt, daß die hemmenden Fasern alle aus dem ersten Herzganglion austreten (p. 281). Reizung vor und hinter dem Ganglion hat den gleichen Effekt (p. 289). Nach dem Aufhören des Reizes schlägt zuerst der Ventrikel, dann Vorhof, Kiemenherz und Nierenvenen. Hemmung ist auch reflektorisch durch Durchschneidung des Mantelnerven (RANSOM p. 272) oder Spaltung des Mantels bei der Präparation (CARLSON 1905 p. 51) zu erzielen.

FREDERICQS Angaben über Acceleransfasern in den Visceralnerven beruhen nach RANSOM (p. 279) auf Irrtum. CARLSON beobachtete in einigen Fällen unter besonderen Bedingungen am Ventrikel und an den Kiemenherzen Acceleranserscheinungen (1905 p. 40—43). Nach Aufhören der Reizung der Visceralnerven sind

<sup>1)</sup> Vgl. den Nachtrag auf p. 267.

die ersten Pulse des Ventrikels und der isolierten Kiemenherzen größer, und das Tempo ist beschleunigt; ein zum Stillstand gekommenes Herz schlägt nach Reizung der Visceralnerven wieder eine Zeit lang (RANSOM p. 281, 282, CARLSON 1905 p. 38, 48). RANSOM nennt diesen Einfluß der Herznerven einen trophischen, zumal Erlahmung des isolierten Herzens nach vorangegangener Nervenreizung später eintritt. BOTTAZZI & ENRIQUES (p. 136) erhielten eine Beschleunigung des schlagenden und erneutes Schlagen des ruhenden Herzens durch Reizung des Ganglion gastricum, des Ösophagus oder der Verbindungsfasern zwischen diesem und der Aorta cephalica. Durchschneidung der Aorta macht die Reizung über dem Schnitt unwirksam, während Reizung des Magenganglions noch wirkt; letztere wirkt auch dann noch, wenn das erste Herzganglion narkotisiert wurde. CARLSON (1905 p. 50) konnte diese Beobachtung nicht bestätigen.

#### 4. Direkte Muskelreizung und chemische Einflüsse.

Direkte Induktionsreizung des Ventrikels gibt den Erfolg der Nervenreizung: Stillstand mit nachfolgender Beschleunigung (RANSOM p. 289 ff.). Starke Reizung gibt ganz kleine rasche Kontraktionen. Die nachfolgende Beschleunigung beruht nach RANSOM (p. 297) bei direkter Reizung auf Muskelerregung (die Muskeln ermüden schneller), während sie bei Reizung der Visceralnerven länger arbeiten (trophischer Einfluß). Curarisierte Ventrikel sind nicht zum Stillstand zu bringen (RANSOM p. 296). Induktionsreizung der Nierenvenen wirkt nie hemmend, sondern nur beschleunigend (RANSOM p. 286, 287).

Starke Dosen Curare auf den Ventrikel gebracht, wirken beschleunigend (RANSOM p. 300). Atropin bewirkt tonische Kontraktion und hat keinen Einfluß auf die Nerven: diastolischer Stillstand und trophischer Einfluß bei Nervenreizung bleiben bestehen (RANSOM p. 301, 303). Muscarin schädigt den Muskel ohne auf die Nerven zu wirken (RANSOM p. 306). Einzelschläge wirken wie beim Froscherzen. Das Alles-oder-nichts-Gesetz gilt nach RANSOM (p. 313). Nach CARLSON (1906 c p. 96) antwortet das *Octopus*herz auf wachsende Reizintensitäten mit Kontraktionen von abnehmender Größe (besonders bei ermüdeten Tieren). Für (Öffnungs)-Induktionsschläge ist der Ventrikel während der Systole, und namentlich zu Beginn derselben weniger erregbar, wenn auch nicht vollkommen refraktär (RANSOM p. 313, CARLSON 1906 a p. 14). Starke Einzelschläge zu Beginn der Systole vergrößern dieselbe bei *Lobigo*, verkleinern sie bei *Octopus* (CARLSON 1906 b p. 78, 1906 d p. 104). Schließung des

absteigenden und Öffnung des aufsteigenden konstanten Stromes wirken als Reiz. Während der Schließungsdauer wirkt der aufsteigende Strom hemmend auf den schlagenden Ventrikel, der absteigende Strom bewirkt Dauerkontraktion oder Verminderung der Kontraktionen, keine Hemmung (RANSOM p. 515).

Zur Freilegung des Herzens wird das Tier auf den Rücken gelegt, nachdem die Arme fest mit einem Tuch umwunden sind, der *Musculus retractor pallii* durchtrennt und der Mantel median gespalten (Vorsicht gegen das Hinterende zu!). *Vena cava*, Nierenvenen, Kiemenherz und Vorhöfe sind ohne weiteres sichtbar, der Ventrikel wird von den Nierenvenen verdeckt. Um ihn freizulegen, müssen die Harnblasen eröffnet und die Nierenvenen zur Seite gelegt werden. Der normale Rhythmus bleibt stundenlang unverändert. Die Visceralnerven sind leicht erkennbar und lassen sich unschwer auf eine weite Strecke hin freipräparieren, besonders bequem derjenige der linken Seite.

Um Kurven vom Ventrikel zu schreiben, bindet man Vorhöfe, Genitalgefäße und *Aorta ventralis* ab und führt in die *Aorta cephalica* eine Kanüle ein. Füllung mit Seewasser. Ausschläge bis 5 cm. Will man gleichzeitig Reizungen des Visceralnerven ausführen, so kann man diesen 3—4 cm weit freipräparieren und muß ein Stück des Vorhofs am Ventrikel lassen, da durch diesen der Nerv eintritt. Um Vorhofkurven mit zu verzeichnen, führt man auch in diesen ein Glasrohr ein und kann die Verbindung zwischen Vorhof und Ventrikel ohne Schaden abbilden.

### Literatur.

Die älteren Beobachtungen von **Paul Bert** (an *Sepia*), **Léon Fredericq** (an *Octopus vulgaris*) und **Dew-Smith** (an *Sepia*) sind von **Ransom** ausführlich berücksichtigt. Die citierten Angaben **Ransoms** beziehen sich auf *Octopus vulgaris*, die **Carlsons** auf *Loligo*, wenn nichts besonderes erwähnt ist.

**Bert, P.** (1867), Mémoire sur la physiologie de la Seiche. in: Mém. Soc. scient. Bordeaux Vol. 5 p. 115—138.

**Foster, M. & A. G. Dew-Smith** (1875), On the behavior of the heart of Molluscs under the influence of electric currents. in: Proc. roy. Soc. London Vol. 23 p. 318—343.

**Fredericq, L.** (1878), Recherches sur la physiologie du poulpe commun (*Octopus vulgaris*). in: Arch. Z. expér. Vol. 7 p. 535—583.

**Ransom, W. B.** (1884), On the cardiac rhythm of Invertebrata. in: Journ. Physiol. Cambridge Vol. 5 p. 261—341.

**Fuchs, S.** (1895), Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 60 p. 173—204.

**Bottazzi, F. & P. Enriques** (1900), Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral des Aplysies et de quelques Céphalopodes. in: Arch. ital. Biol. Vol. 34 p. 111—143 (an *Octopus macropus* und *Eledone moschata*).

**Carlson, A. J.** (1905), Comparative Physiology of the Invertebrate heart. 3. Physiology of the cardiac nerves in Molluscs (continued). in: Amer. Journ. Physiol. Vol. 14 p. 16—53.

— (1906 a), Idem. 5. The heart rhythm under normal and experimental conditions. ibid. Vol. 16 p. 47—66.

- Carlson, A. J.** (1906 b), Comparative Physiologie of the Invertebrate heart. 6. The excitability of the heart during the different phases of the heart beat. in: Amer. Journ. Physiol. Vol. 16 p. 67–84.
- (1906 c), Idem. 7. The relation between the intensity of the stimulus and the magnitude of the contraction. *ibid.* p. 85–99.
- (1906 d), Idem. 8. The inhibitory effects of the single induced shock. *ibid.* p. 100–109.

### C. Physiologie der Gefäße.

#### Anatomisches.

Die von der rechten Seite des Ventrikels entspringende Aorta cephalica (Fig. 30 *Ac*) läuft in gerader Richtung zum Kopfknorpel hin und gibt unterwegs Äste an den Mantel, die Leber, das Tintenorgan, die Speicheldrüsen und den Trichter ab. Dicht hinter dem Kopfknorpel teilt sich die Aorta in zwei Äste, welche durch besondere Löcher desselben nach vorn, zu den Armen dringen. Von diesen entspringt jederseits eine Arteria ophthalmica. Über deren weiteren Verlauf s. oben p. 205 ff. Einige kleinere Zweige treten mit der Speiseröhre durch den Knorpel und versorgen die Mundmasse. Die beiden Hauptäste verlaufen jederseits halbringförmig an der Wurzel der Arme und schicken in die Axe jedes derselben einen starken Zweig.

Die Aorta ventralis oder abdominalis (Fig. 30 *Av*) entspringt bei den Oktopoden ebenfalls am Vorderende des Ventrikels, gibt kleine Äste an die Vorhöfe, die Kiemen und den Mantel ab und versorgt dann den Darm. Die Mantelarterie ist besonders stark entwickelt bei den Dekapoden und versorgt hier die Flossen. Bei den Dekapoden entspringt die Aorta abdominalis auf der hinteren Seite des Ventrikels gemeinsam mit der Arteria genitalis (Fig. 30 *Ga*). Bei den Oktopoden nimmt die letztere ihren Ursprung getrennt am Hinterende des Ventrikels. Sie versorgt die Geschlechtsdrüsen mit ihren Adnexen.

Aus einem Kapillarnetz sammeln sich die Venen der Arme in je zwei an den einander zugekehrten Seiten der Arme liegende Armvenen. Diese vereinigen sich an der Wurzel der Arme und ergießen sich in einen Ringsinus, welcher die Mundteile umgibt und auch die von diesen herkommenden tiefen Venen aufnimmt. Aus dem Ringsinus entsteht die große, auf der Medianlinie der Bauchfläche verlaufende Vena cava (Fig. 30 *V*) welche sich etwas vor dem Magen in die beiden Nierenvenen (Fig. 30 *Nv*) spaltet, die bogenförmig zu den Kiemenherzen ziehen. Die Vena cava nimmt in ihrem Verlauf Venen aus dem

Trichter und Mantel auf. Andere Mantelvenen und solche vom hinteren Teil des Eingeweidetasches münden kurz vor den Kiemenherzen direkt in die Nierenvenen. Ein großer Kopf- und Rückensinus sammelt ferner das Blut aus tieferen Eingeweidevenen und ergießt sich bei den Oktopoden durch zwei große Venen, die sog. Peritonealtuben (Fig. 30 *Pt*) nicht weit vor dem Herzen in die Vena cava. Bei den Dekapoden beschränkt sich dieser Sinus auf den Raum um die Mundmasse, und mündet gleich beim Beginn der Leibeshöhle in die Hohlvene.

Daß die Cephalopoden ein geschlossenes Kapillarnetz besitzen, wurde durch LANGER mit Hilfe von Injektionen und durch direkte Beobachtung nachgewiesen. Besonders deutlich ist es am Blinddarm zu beobachten.

### Literatur.

Milne-Edwards, H. (1849), Observations et expériences sur la circulation chez les Mollusques. in: Mém. Acad. Sc. Paris Vol. 20 p. 443—483. [Gute Abbildungen.]

### Histologisches.

Arterien und Venen sind von einem Endothel ausgekleidet und bestehen ferner aus einer inneren Bindegewebsschicht, der Muscularis und einer äußeren Bindegewebsschicht. Die Muskelschicht der Venen ist schwächer ausgebildet und kann ganz zurücktreten. Die glatten Muskelfasern bilden eine lockere Ringfaserlage, die an den feineren Gefäßen so locker werden kann, daß diese bei der Kontraktion abwechselnd Einschnürungen und Ausbuchtungen zeigen (WILLIAMS).

### Physiologie.

Die Aorta, die großen Arterien, sowie alle größeren Venen pulsieren bis in ihre feinsten Verzweigungen, was besonders gut an den Kiemen- und Armvenen zu beobachten ist. Diese Bewegungen zeigen keinerlei Rhythmus und erinnern am meisten an die peristaltischen Bewegungen des Darms; sie dauern fort, wenn das Herz bereits zum Stillstand gekommen ist.

Der Blutdruck ist sehr hoch; FREDERICQ und FUCHS geben ihn mit 25—80 mm Hg an (Mittelwert bei *Octopus* und *Eledone* ca. 40 mm). FUCHS fand eine konstant auftretende Periodik der arteriellen Blutdruckkurve derart, daß nach mehreren bis zum Druckmaximum zunehmenden Elevationen ein etwas tieferes systolisches Absinken folgt, darauf wieder eine niedrige Systole, allmähliches

Ansteigen u. s. f. (p. 187). Die Periodik ist unabhängig von der Atmung und liegt wahrscheinlich in den Gefäßnerven begründet. Der Blutdruck ist in hohem Maße abhängig von dem Binnendrucke im Gefäßsystem und von der Arterialisierung des Blutes (FUCHS p. 188).

Die bei jeder Systole ausgeworfene Blutmenge bestimmte FREDERICQ in zwei Versuchen auf 52 resp. 33 Centigramm.

Innervation. Zerstörung der Visceralganglien bringt die Kontraktionen der Vena cava zum Stillstand. Durchschneidung der Vene hat zur Folge, daß der hintere Teil gewöhnlich zum Stillstand kommt, während der vordere weiterschlägt (CARLSON p. 37, an *Loligo*). FUCHS findet bei Durchschneidung der Visceralnerven ein vorübergehendes Absinken des Blutdrucks, bei Reizung des peripheren Stumpfes eine Erhöhung, die er vasomotorischen Fasern zuschreibt (p. 194 ff.); über deren mutmaßlichen Verlauf s. p. 198, 199). CARLSON macht darauf aufmerksam, daß die Erhöhung des Druckes auch der Kontraktion des muskulösen Eingeweidesackes zugeschrieben werden kann (p. 37, an *Loligo*). Von der Atembewegung ist der Tonus der Gefäße nach FUCHS nicht abhängig, dagegen von der Arterialisierung des Blutes; »er wird also wohl einen centralen (d. h. in den subösophagealen Ganglien gelegenen) Ursprung haben« (p. 197).

Zur Immobilisierung der Tiere hält FUCHS das Verfahren UEXKÜLLS (festes Einbinden der Arme in einen Sack) für nicht besonders geeignet bei Untersuchungen über den Blutdruck, da die Circulation gestört wird und das Allgemeinbefinden des Tieres leidet. Er nagelte jeden Arm dicht an der Ursprungsstelle mit einem Nagel auf einem Brett fest, so daß die mit den Saugnäpfen besetzte Fläche auf das Brett zu liegen kommt. Dann wurde ein festes Leinentuch so über die nach oben sehende Fläche der Arme geschlagen, daß es diese bedeckte und auch noch ein gutes Stück über den Rand des Brettes hinüber reichte. Das Tuch wurde hierauf dicht am Ursprung der Arme unter der ventralen Fläche des Tieres hindurchgezogen, soweit, daß der rechte Zipfel desselben ganz nach links, der linke aber nach rechts zu liegen kam und es ziemlich straff gespannt war. In dieser Lage wurde es dann durch eine Reihe weiterer Nägel sowohl an der Oberfläche des Brettes als auch an den schmalen Seiten fixiert.

Zur Verzeichnung des Blutdrucks wurde der Mantel in der hinteren Hälfte des Tieres eröffnet und in die Aorta cephalica eine T-förmige Kanüle eingebunden, die mit einer MAREYSchen Trommel in Verbindung stand. Die Wunde in der Mantelmuskulatur wurde durch Nähte geschlossen, damit der Druck in der Mantelhöhle normal blieb. Unmittelbar nach Einführung der Kanüle ist die Atmung flach und selten, das Blut venös (farblos). Die Erholung wird befördert durch reichliche Bespülung der Kiemen.

Zur Freilegung der Visceralnerven wurde ungefähr in der Höhe der Augen die Haut und weiter nach hinten der Mantel gespalten, so daß der

Eingeweidesack freilag. Dieser wurde nun unter sorgfältigster Schonung seiner Wände, deren Zerreißung wegen des großen venösen Sinus, den sie umgrenzen, stets eine starke venöse Blutung im Gefolge hat, nach hinten geschoben und dann jene Stelle aufgesucht, an welcher die beiden Nn. viscerales nach vorn vom vorderen Leberrand einander sehr nahe liegend, jederseits medialwärts den zur Mantelmuskulatur ziehenden Ast abgeben, um sich hierauf an die ventrale Leberfläche zu begeben. Die lateralen, viel stärkeren Nerven, die eigentlichen Herznerven, wurden sehr vorsichtig ein Stück weit freipräpariert und um jeden eine doppelte Fadenschlinge gelegt, die aber vorläufig nicht zugezogen wurde. Darauf wurde die Wunde vernäht, die Aorta mit der Kanüle armiert und bis zur Erholung des sehr herabgekommenen Tieres gewartet ( $1/4$ — $1/2$  Stunde) unter starker Bespülung der Kiemen. Zeigte der Blutdruck die normale Höhe, so wurden die Fäden zugezogen und die Nerven zwischen den Knoten durchschnitten. Zur Reizung der Nerven wurde das Wasser in Bassin so weit abgelassen, daß der Rücken des Tieres trocken lag.

### Literatur.

- Langer, C.** (1850), Über das capillare Blutgefäßsystem der Cephalopoden. in: Sitz.-Ber. math. nat. Kl. Akad. Wiss. Wien Vol. 5 p. 488—492.
- Fredericq, L.** (1878), Recherches sur la physiologie du poulpe commun (*Octopus vulgaris*). in: Arch. Z. expér. Vol. 7 p. 535—583.
- Fuchs, S.** (1895), Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. in: Arch. ges. Physiol. Vol. 60 p. 173—204.
- Williams, L. W.** (1902), The vascular system of the common Squid, *Loligo Pealii*. in: Amer. Natural. Vol. 36 p. 787—794.
- Carlson, A. J.** (1905), Comparative Physiology of the Invertebrate heart. 3. Physiology of the cardiac nerves in Molluscs (continued). in: Amer. Journ. Physiol. Vol. 14 p. 16—53.

### D. Physiologie der Blutdrüsen.

Als Organe der Blutbildung sind die sog. weißen Körper, die Kiemendrüsen und die Anhänge der Kiemenerzen in Anspruch genommen worden, ohne daß bisher eine Klärung der widersprechenden Anschauungen eingetreten wäre. Ferner ist daran zu erinnern, daß auch die Kiemenerzen einen drüsigen Charakter haben.

#### 1. Die weißen Körper.

##### Anatomisches.

Die weißen Körper liegen in Form eines ringförmigen Bandes um den Augapfel herum, hinter seinem Äquator, und füllen den Zwischenraum zwischen Augapfel und Augenganglion bis zur Austrittsstelle der Nervenfasern aus dem letzteren aus (Fig. 19 *wK* und *Wk*, oben p. 202). Sie schmiegen sich dicht an die Augenmuskeln an und umbüllen sie stellenweise vollständig, so daß die Muskeln sie gleichsam durchbohren. Bei *Octopus* sind sie von hell gelblich-grauer Farbe, die

von der Färbung des Ganglion opticum abweicht, und übertreffen dieses an Masse bei weitem. Bei *Sepia* sind sie kleiner, weiß gefärbt und heben sich von dem gelben Ganglion stark ab. Bei *Loligo* sind sie von gallertiger Konsistenz und ganz glashell durchsichtig, wenig in die Augen fallend.

Innervierung und Gefäßversorgung sind nicht untersucht.

#### Histologisches.

Das Organ zerfällt isoliert leicht in eine Masse kleiner, freier unregelmäßig-rundlicher Zellen, welche wie die Blutzellen des Tieres aussehen. Diese Zellen werden durch ein feines bindegewebiges Reticulum zusammengehalten. Das ganze Organ ist mit Blut durchtränkt. Charakteristisch ist das regelmäßige Vorkommen zahlreicher Mitosen.

#### Physiologie.

Das Organ wurde ursprünglich für Fettgewebe gehalten. FAUSSEK hält es seinem Bau nach, und besonders wegen des zahlreichen Vorkommens von Mitosen und der Ähnlichkeit seiner Zellen mit den Blutzellen des Tieres für eine blutbildende lymphoide Drüse. Auffallend erscheint seine Entwicklung aus dem Ektoderm im engen Zusammenhang mit dem Nervensystem.

#### Literatur.

Faussek, V. (1893), Über den sogenannten »weißen Körper« sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. in: Mém. Acad. imp. Sc. St.-Pétersbourg (7) Vol. 41. 28 pgg.

---

## 2. Die Kiemendrüsen.

#### Anatomisches.

Die Kiemendrüsen sind längliche, in das Aufhängeband der Kiemen eingebettete Gebilde von rötlicher Farbe. Sie sind von einer muskulösen Hülle überzogen: bei *Octopus* liegt ihrer freien Oberfläche ein starker, in der Längsrichtung verlaufender Muskel auf. Das Organ besitzt weder einen centralen Hohlraum noch einen Ausführungsgang.

Besonderes Interesse bietet die Blutversorgung. Ein Teil des venösen Blutes, welches durch die Kiemenarterie der Kieme zugeführt wird, strömt ungeatmet der Kiemendrüse zu und gelangt in das venöse Kiemenherz zurück, ohne die Kieme zu passieren. Außer-

dem erhält die Kiemendrüse noch Blut, welches arterialisiert aus den Kiemenblättchen zurückkehrend den dicken Teil des Aufhängebandes der Kieme durchströmt hat. Es mischt sich also innerhalb der Drüse nicht arterialisiertes mit arterialisiertem Blut; doch mag letzteres wohl innerhalb des Aufhängebandes einen Teil seines Sauerstoffs wieder verloren haben. Bei *Octopus* verästelt sich auch noch eine Arterie, welche aus dem Herzen entspringt, an der Oberfläche der Kiemendrüse. Sie dient wahrscheinlich zur Ernährung des die Drüse bedeckenden Muskels (Joubin p. 115).

Über die Innervierung der Kiemendrüse ist nichts bekannt.

#### Histologisches.

Das Organ besteht ausschließlich aus polygonalen Zellen mit großen Kernen, welche ein schwammiges Gewebe bilden. Das Blut erfüllt die intracellularen Lücken. Weder Kapillaren, noch ein die Spalträume auskleidendes Endothel sind nachweisbar. Die Zellen imprägnieren sich stark bei Behandlung mit Goldchlorid (Joubin p. 116, 117).

#### Physiologie.

Joubin hält das Organ hypothetisch per exclusionem für eine Bildungsstätte der Blutzellen. Die Gründe, welche gegen die Annahme einer exkretorischen Funktion oder der Anhäufung von Reservestoffen sprechen, sind auf p. 117—118 erörtert. Cuénot widerspricht (p. 27) der Deutung Joubins, da die Zellen des Organs größer sind als die Blutzellen, und keine amöboide Bewegung zeigen, der Kern außerdem ein ganz differentes Aussehen hat. Kowalevsky hält die Kiemendrüse für ein Stützorgan der Kiemen nach Art eines Stützknorpels. Experimentelle Untersuchungen liegen nicht vor.

#### Literatur.

- Joubin L.** (1885), Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. in: Arch. Z. expér. (2) Vol. 3 p. 75—150.
- Cuénot, L.** (1891), Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. Invertébrés. ibid. Vol. 9 p. 13—123.
- Kowalevsky, A.** (1894), Études expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. in: Mélang. Biol. St.-Pétersbourg Vol. 13 p. 437—459.

### 3. Die Kiemenherzanhänge.

#### Anatomisches.

Die Anhänge der Kiemenherzen sind relativ kleine Gebilde von weißlicher oder schwach violetter (*Eledone moschata*) Farbe und runzlicher Oberfläche, welche den Kiemenherzen dicht anliegen (Fig. 30 *Kha*) und durch einen kurzen Stiel mit ihnen in Verbindung stehen. Von den Kiemenherzen aus läßt sich im Innern der Drüse ein System von Spalträumen injizieren, welches nach GROBBEN auch mit dem das Herz umgebenden Teil der Peritonealhöhle communiciert. CUÉNOT bestritt diesen Zusammenhang, doch besteht er nach FAUSSEK mit aller Deutlichkeit.

Über die Innervierung der Drüse ist nichts bekannt.

#### Histologisches.

Das Organ besteht aus Anhäufungen von unregelmäßig runden oder polygonalen Zellen, welche in faserige Bindegewebsmaschen eingelagert sind. Sie sind bedeutend größer als die Zellen der »weißen Körper«. Mitosen finden sich nicht selten, doch nicht so häufig wie in jenen. Peripher ist die Drüse von einem Epithel überzogen, das Unterbrechungen zeigt, wo sich spaltförmige Anastomosen zwischen den Hohlräumen der Drüse und der Pericardialhöhle finden. CUÉNOT beschreibt die Umwandlung der Drüsenzellen in amöboide, die sich lösen und vom Blut fortgeschwemmt werden. Die in den Hohlräumen beobachteten freien Zellen haben jedoch noch ovale Kerne, die erst später die lappige Form annehmen sollen (CUÉNOT p. 24, 25, FAUSSEK).

#### Physiologie.

Die Erzeugung von Blutzellen in den Kiemenherzanhängen wird von CUÉNOT aus histologischen Bildern erschlossen. Später läßt er diese Ansicht wieder fallen (s. oben p. 238). Experimentelle Untersuchungen fehlen.

#### Literatur.

- Grobbs, C. (1884), Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. in: Arb. z. Inst. Wien. Vol. 5 p. 1—74.
- Cuénot, L. (1891), Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. Invertébrés. in: Arch. Z. expér. (2) Vol. 9 p. 13—123.

**Faussek, V.** (1893), Über den sogenannten »weißen Körper« sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. in: *Mém. Acad. imp. Sc. St.-Pétersbourg* (7) Vol. 41 28 pgg.

## XI. Physiologie der Begattung und Eiablage.

### Anatomisches und Histologisches.

#### 1. Die weiblichen Geschlechtsorgane.

Das Ovarium liegt im hintersten Teil der Cölomhöhle, der Gonadenhöhle, und ist an deren Hinterwand festgewachsen. Die Cölomhöhle oder Visceropericardialhöhle besteht außer der Gonadenhöhle aus den Harnsäcken, und der mit diesen kommunizierenden Pericardialhöhle. Bei den Dekapoden steht die Gonadenhöhle mit der Pericardialhöhle breit in Verbindung, bei den Oktopoden durch enge Wasserkanäle, welche aus der Pericardialhöhle in der Gegend der Kiemenherzanhänge entspringen.

Aus der Gonadenhöhle führen bei den Oktopoden paarige Ovidukte in die Mantelhöhle, wo sie zwischen dem After und den Harnblasenöffnungen münden, bei den Dekapoden ist nur der Eileiter der linken Körperseite entwickelt. Bei den Oktopoden etwa in der Mitte des Verlaufs, bei den Dekapoden dicht an der Mündung des Eileiters, mündet in ihn die rundliche Eileiterdrüse ein, welche aus vielen, radial zum Lumen gestellten Blättern zusammengesetzt ist.

In der Nähe der Öffnung des Eileiters mündet außerdem bei den Dekapoden eine umfangreiche, paarige Drüse, die Nidamentaldrüse, mit ebenfalls blättrigem Bau. Die einzelnen Lamellen bestehen aus einer bindegewebigen Grundlage, und sind beiderseits mit Drüsenepithel überzogen. Unter und vor den Nidamentaldrüsen liegen kleine accessorische Drüsen von gelbroter Färbung, welche aus verschlungenen Kanälchen gebildet sind. Den Oktopoden fehlen sowohl die Nidamentaldrüsen, wie die accessorischen (Brock). Bei den Oktopoden ist der Endteil des Eileiters erweitert und faltig, und dient nach BERGMANN als Receptaculum seminis.

#### 2. Die männlichen Geschlechtsorgane.

Der Hoden liegt an derselben Stelle, wo sich beim Weibchen der Eierstock befindet und ist ebenso von einer Peritonealkapsel, der Hodenkapsel, umgeben. An der linken Seite führt aus dieser Kapsel ein mit komplizierten Anhangsgebilden versehener Gang nach außen in die Mantelhöhle, wo er vor den Kiemengefäßen ausmündet.

Der Anfangsteil des knäuelartig aufgewundenen Leitungsapparates ist ein Längsfalten tragender, mit Flimmerepithel ausgekleideter Kanal, welcher unvermittelt in einen zweiten Teil mit stark verdickten drüsigen Wänden, die Spermatophorendrüse, übergeht. Diese besteht wieder aus drei histologisch differenten Abschnitten.

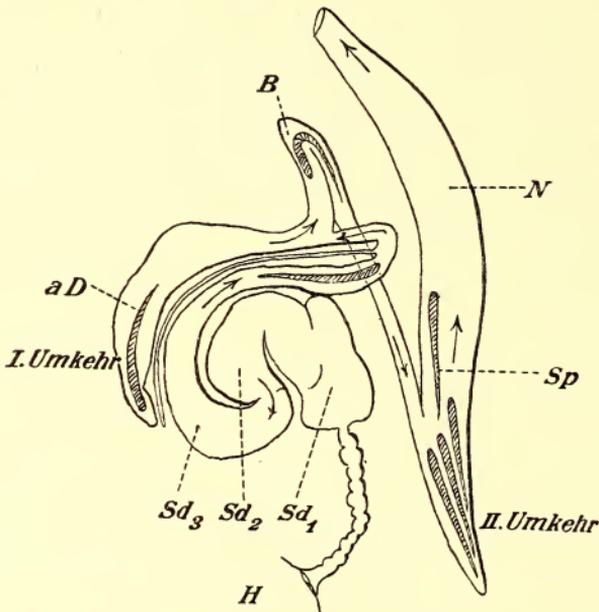


Fig. 31. Schematische Darstellung des Weges der Spermatophoren im Leitungsapparat. Nach MARCHAND. *aD* = accessorische Drüse, *B* = Blindsack, *N* = NEEDHAMSCHE Tasche, *Sd*<sub>1,2,3</sub> = 1.2.3. Abschnitt der Spermatophorendrüse, *Sp* = Spermatophore.

Der erste (Fig. 31 *Sd*<sub>1</sub>) ist durch starke, in das Lumen vorspringende, drüsige Falten ausgezeichnet, der zweite (Fig. 31 *Sd*<sub>2</sub>) wird durch einen faltigen Längswulst verengt. Der eigentliche Leitungsweg ist nur ein kleiner Teil des Lumens; er bildet eine auf der einen Seite des Wulstes gelegene, von diesem überdachte Rinne. Im dritten Abschnitt (Fig. 31 *Sd*<sub>3</sub>) setzt sich der Wulst fort, trägt jedoch keine Falten mehr und besitzt ein Drüsenepithel von anderm Habitus. Auch hier zieht der Leitungsweg in Gestalt einer flimmernden Rinne an der einen Seite des Wulstes entlang. Ziemlich abrupt geht die Spermatophorendrüse in den dritten Teil des Leitungsapparates, den Ausführungsgang über, der wieder einen einfachen Kanal mit Flimmer-

epithel darstellt. Er tritt in Verbindung mit dem Lumen einer accessorischen Drüse (Fig. 31 *aD*), bildet dann einen kleinen spitzen Blindsack (Fig. 31 *B*) und öffnet sich endlich in die NEEDHAMSche Tasche, das Reservoir für die fertigen Spermatophoren, welche mit einer penisartigen Verlängerung ausmündet. Bei den Oktopoden erweitert sich diese Verlängerung seitlich zu einem Penisdivertikel. Die Spermatophoren müssen auf dem Wege zur NEEDHAMSchen Tasche eine doppelte Umkehr durchmachen (s. Fig. 31).

Die in der Spermatophorendrüse gebildeten Spermatophoren sind kleine schlauchförmige, mit einem besonderen Ejakulationsapparat versehene Reservoirs für das Sperma. Sie bestehen aus zwei in einer gemeinsamen Hülle, dem Etui, eingeschlossenen Schläuchen, deren einer, der Spermaschlauch, mit Spermatozoen angefüllt ist, während der andere als projektile Schlauch bezeichnet wird. Beide hängen an ihrer Berührungsstelle miteinander zusammen. Der projektile Schlauch ist an seinem Ende mit dem Etui verbunden, so daß seine Wand sich in die des Etuis fortsetzt; der Spermaschlauch hängt frei im Hohlraum des Etuis. Wo der projektile Schlauch mit dem Etui zusammenhängt, besitzt er einen Verschuß, welcher sich öffnet, sobald nach Entleerung der Spermatophore der Innendruck durch Quellung steigt. Dadurch explodiert die Spermatophore, der projektile Schlauch stülpt sich wie ein Handschuhfinger um und der Spermaschlauch kommt in sein Inneres zu liegen, indem er so ein sekundäres Spermareservoir bildet, das sich von dem leeren Etui ablöst (MARCHAND).

Im Dienste der Begattung steht ferner einer der Arme, welcher zur Zeit der Geschlechtsreife eine besondere Umgestaltung erfährt und dann Hectocotylusarm genannt wird. Bei *Octopus* und *Eledone* ist es der dritte Arm der rechten, bei *Sepia* und *Loligo* der vierte Arm der linken Seite. Bei den Oktopoden besteht die Veränderung des Arms in einer Verdickung und Verkürzung. Ferner ist der Endteil zu einer löffelartigen Platte umgewandelt, welche durch eine Rinne längs der Dorsalseite des Arms mit dessen Wurzel in Verbindung steht. Die Rinne wird durch eine umgerollte Hautfalte teilweise bedeckt, so daß ein Halbkanal entsteht. Bei *Loligo* sind die Saugnäpfe an der Spitze des Arms in cylindrische Papillen umgewandelt. Bei *Sepia* ist die Basis des Arms verbreitert und mit einem regelmäßigen Maschenwerk von Hautfalten besetzt. Statt der vier Reihen großer Saugnäpfe finden sich drei Reihen kleinerer.

### Physiologie.

Zur Zeit der Geschlechtsreife erfahren die Anhangsdrüsen des weiblichen Geschlechtsapparates eine starke Massenzunahme und die Gonadenhöhle ist von Eiern prall erfüllt. Beim Männchen bilden sich die Spermatophoren aus und treten in den hectocotylierten Arm ein, indem sie wahrscheinlich in der rinnenförmigen Hautfalte gleiten.

Bei der Begattung führt das Männchen den Hectocotylusarm in die Mantelhöhle des Weibchens ein, wobei sich meistens ein heftiger Kampf entspinnt (BERGMANN p. 107), der von lebhaftem Chromatophorenspiel begleitet ist. Die Befruchtung ist bei den Dekapoden eine äußere, indem die Spermatophoren an der Innenfläche des Mantels, häufig sogar an der Buccalmembran angeheftet werden. Sie besitzen besondere Haftapparate oder Klebstoffe, welche das Anhaften erleichtern. Bei den Oktopoden wird die Spermatophore in den vorderen Teil des Ovidukts eingeführt, wo sich die Wand des sekundären Spermareservoirs (s. o.) bald auflöst. Der ausströmende Samen bleibt in den Falten des Ovidukts hängen, der so in seinem Endteil die Funktion eines Receptaculum seminis hat.

Die befruchteten Eier werden rasch hintereinander in großer Menge abgelegt. Bei den Dekapoden sind sie beim Austreten von dem Sekret der Nidamentaldrüsen umhüllt, welches bald erhärtet und eine feste Kapsel bildet. Bei *Loligo* ist stets eine Gruppe von Eiern in einer cylindrischen gelatinösen Masse vereinigt, welche an Steinen, Holzstücken usw. befestigt wird. *Sepia* heftet die großen gestielten Eier eins neben dem andern mit Vorliebe an untergetauchten Zweigen von *Pistacia* an (was von den Fischern zum Fang der Tiere ausgenützt wird). Die verhältnißmäßig kleinen Eier von *Octopus* sind in großer Menge an einem Faden aufgereiht. Eine Anzahl solcher Fäden werden nebeneinander befestigt, so daß ein im Wasser flottierendes Büschel entsteht. Die sehr großen, länglichen, gestielten Eier von *Eledone moschata* werden in Gruppen nebeneinander an Steine geklebt.

Bei *Octopus vulgaris* kann man eine Art Brutpflege beobachten, indem das Weibchen die abgelegten Eier häufig mit den Armen betastet und von Zeit zu Zeit aus dem Trichter einen heftigen Wasserstrom hineinbläst.

### Literatur.

- Brock, J.** (1878), Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 32 p. 1—116.
- Bergmann, W.** (1903), Über ein Receptaculum seminis bei *Octopus de filippii* und einige biologische Beobachtungen (Vortrag). in: Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin Jahrg. 1903 p. 104—109.
- Marchand, W.** (1907), Studien über Cephalopoden. 1. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. in: Zeit. wiss. Zool. Vol. 86 p. 311—415.

### Nachtrag zu p. 253.

Während der Drucklegung erhielt ich Einblick in das Manuskript einer Arbeit von H. J. B. FRY, welche demnächst unter dem Titel »The influence of the visceral nerves upon the heart in Cephalopods« erscheinen wird.

Der Einfluß der Visceralnerven auf das isolierte schlagende Herz von *Eledone moschata* wurde mit Induktionsströmen und Einzelschlägen untersucht. Beim Weibchen wirken beide, beim Männchen nur der linke (übrigens auch dickere) Visceralnerv hemmend auf den Ventrikel. Einzelschläge haben in jeder Kontraktionsphase des Ventrikels Effekt. Während der Hemmung ruft direkte Muskelreizung in jedem Moment eine Extrasystole hervor. FRY schließt daraus, daß die Hemmung des Ventrikels nicht in einer Verlängerung der Refraktärperiode bestehe.

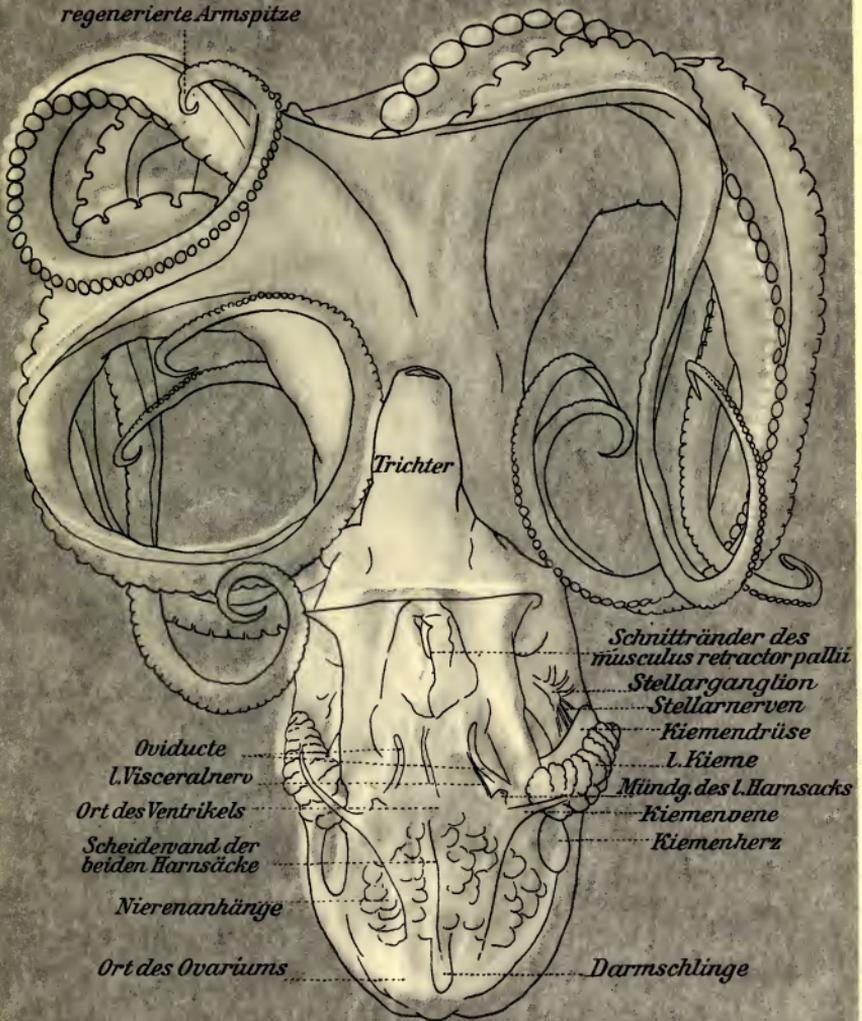
Der Vorhof kontrahiert sich bei Reizung des Visceralnerven derselben Seite mit Einzelschlägen wie ein gewöhnlicher Hohlmuskel; bei tetanisierender Reizung gerät er in Tetanus (im Gegensatz zu den bisherigen Angaben).

Als Nachwirkung der Nervenreizung wurde in Übereinstimmung mit älteren Angaben am Ventrikel eine Erhöhung des Tonus, Vergrößerung der Kontraktionen und zuweilen Vermehrung des Rhythmus beobachtet, am Vorhof eine Verminderung des Tonus. Bei Anwendung starker und langdauernder Reize und am ermüdeten Präparat trat die Nachwirkung stärker hervor, kam event. schon während der Reizung und im extremsten Fall sogar allein zur Geltung.

Um gleichzeitig Kurven vom Ventrikel und beiden Vorhöfen zu schreiben, bediente sich FRY einer großen Kammer aus Hartgummi, deren Vorder- und Hinterwand aus Glasscheiben bestanden und zum bequemeren Einbringen des Präparates abnehmbar waren. An den Seitenwänden waren Elektroden für die

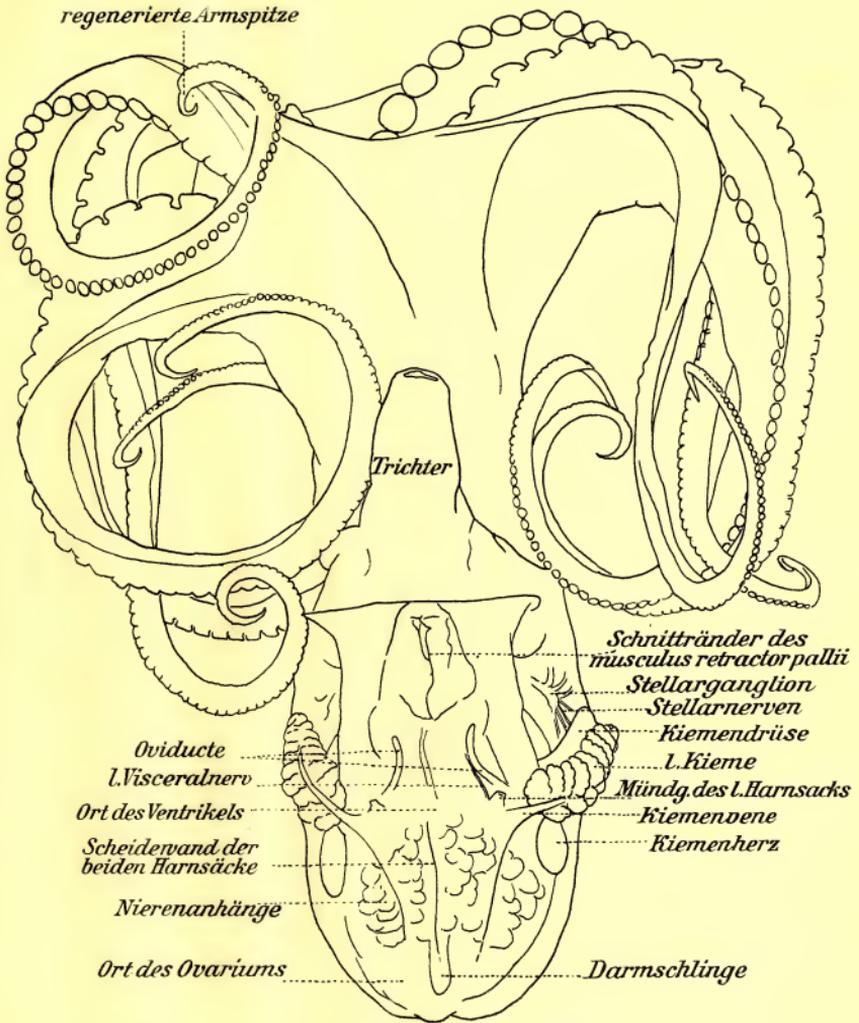
Visceralnerven und Rollen für die Fäden von den beiden Vorhöfen angebracht. Im Boden der Kammer war die Rolle für den Faden vom Ventrikel und eine Kanüle zur Durchleitung von Sauerstoff befestigt. Nach der Einbringung des Präparates wurde die Kammer mit einer modifizierten RINGER-Lösung gefüllt, die auch zur Füllung des Herzens benutzt wurde. Die drei Schreibhebel befanden sich übereinander an einem gemeinsamen Halter.

---

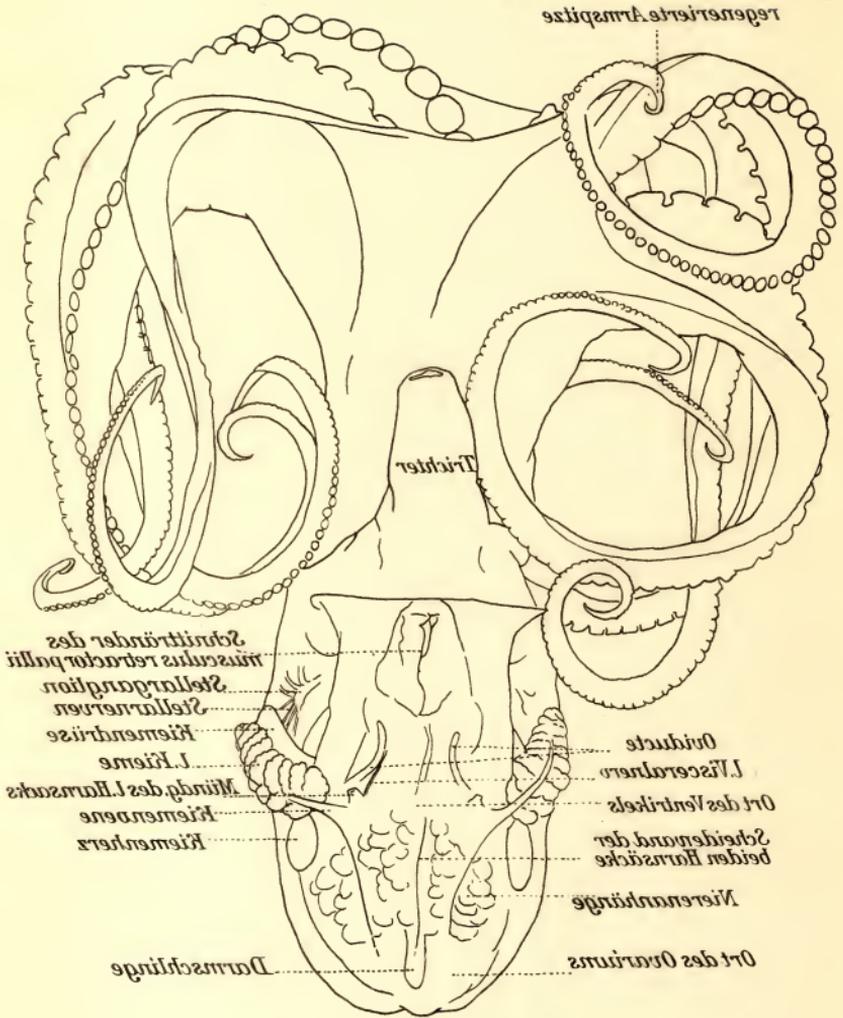


*Eledone moschata* Lam. ♀

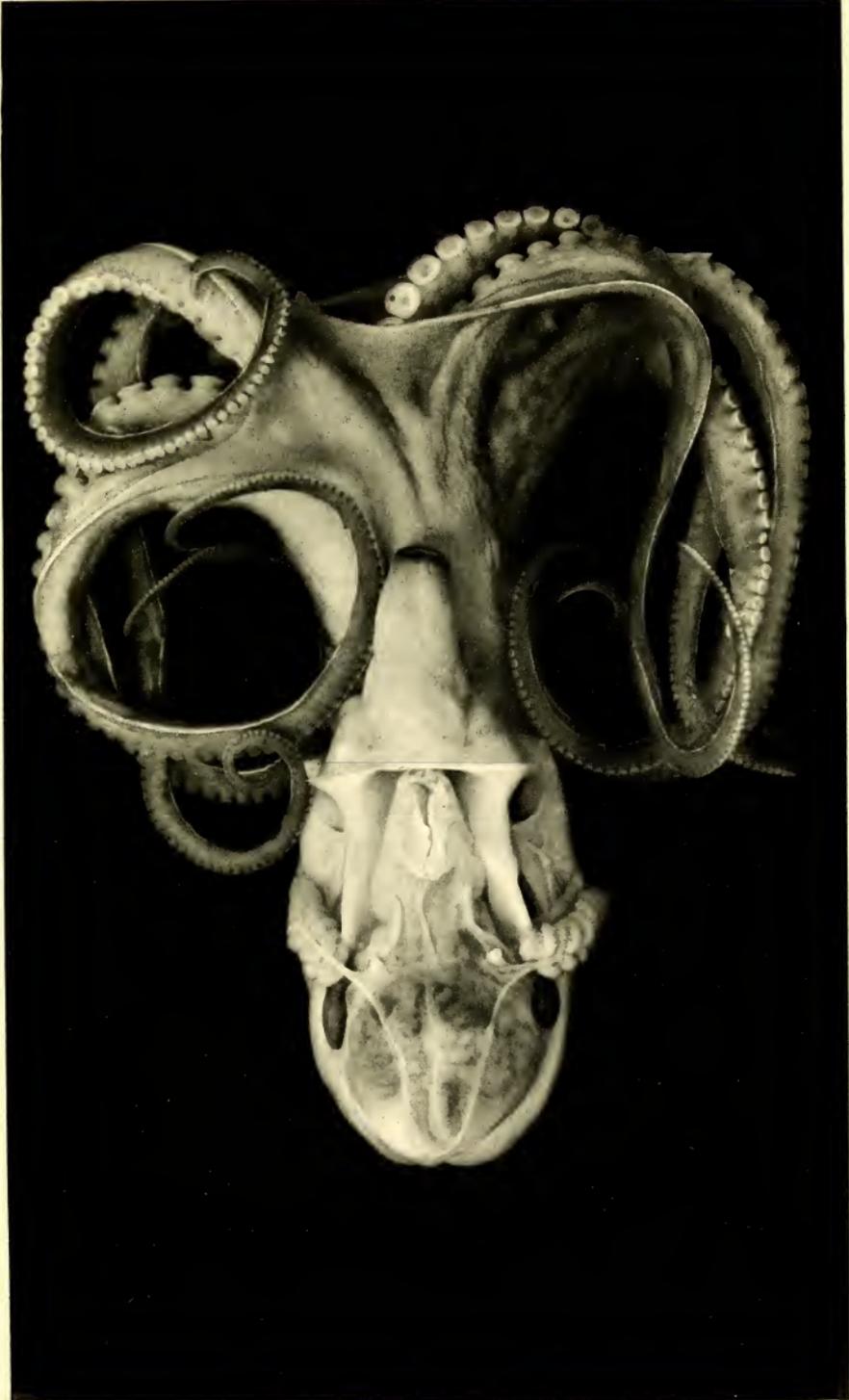




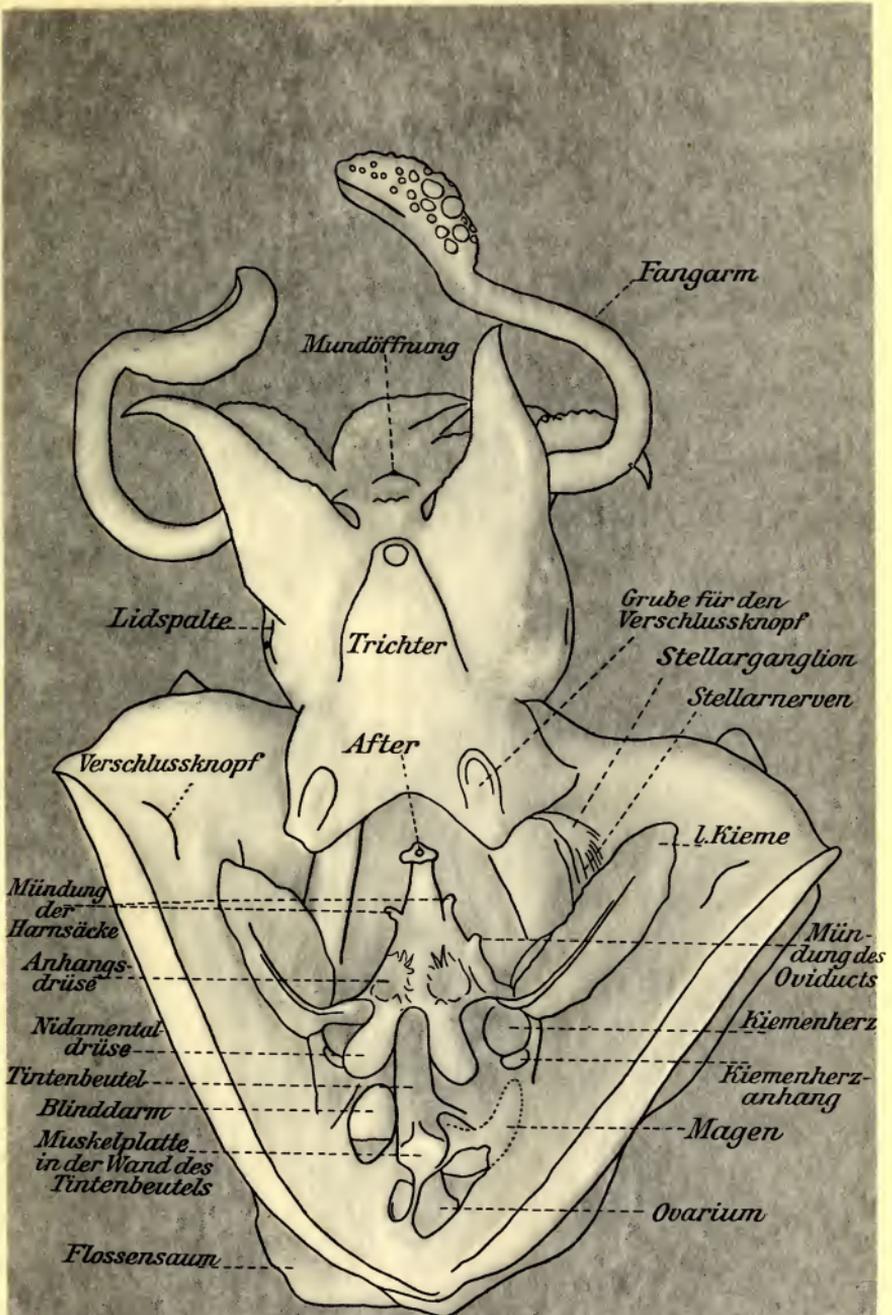
*Eledone moschata* Lam. ♀



Eledone moschata Lam. ♀

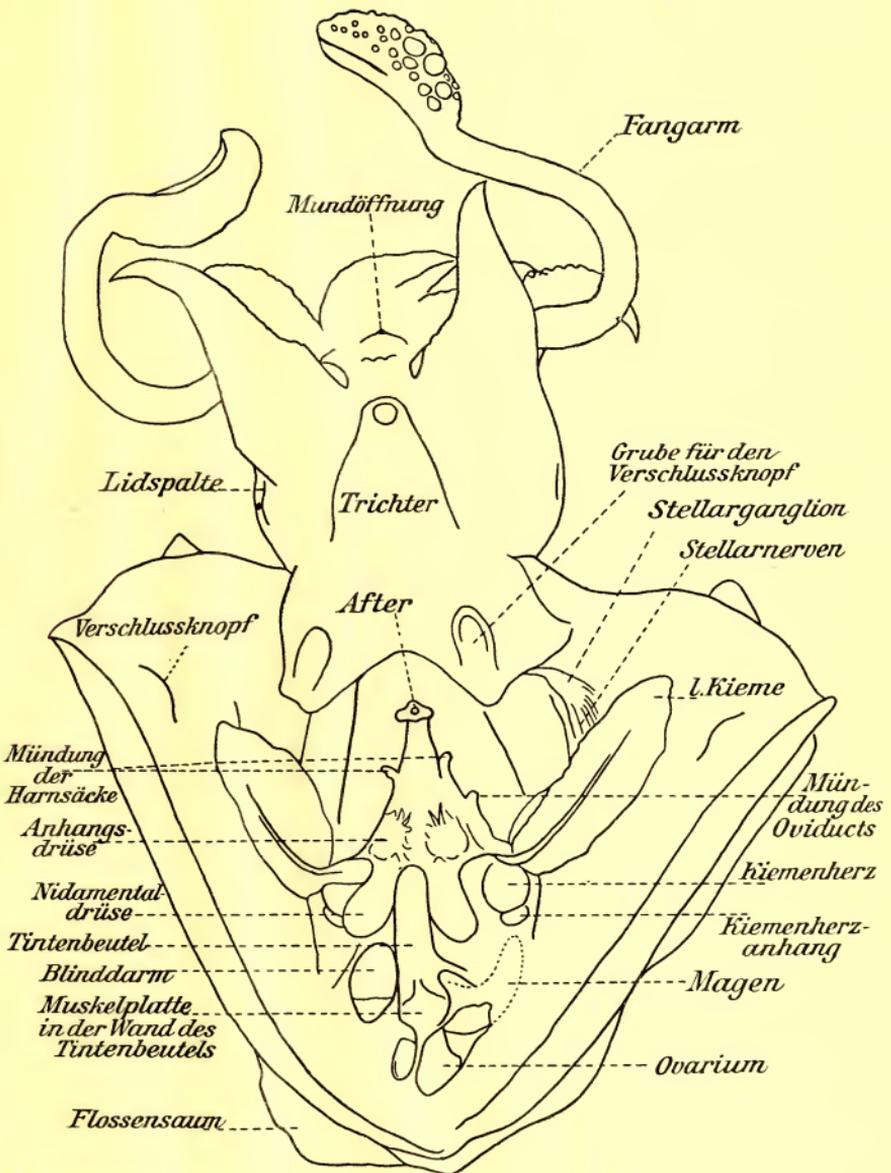




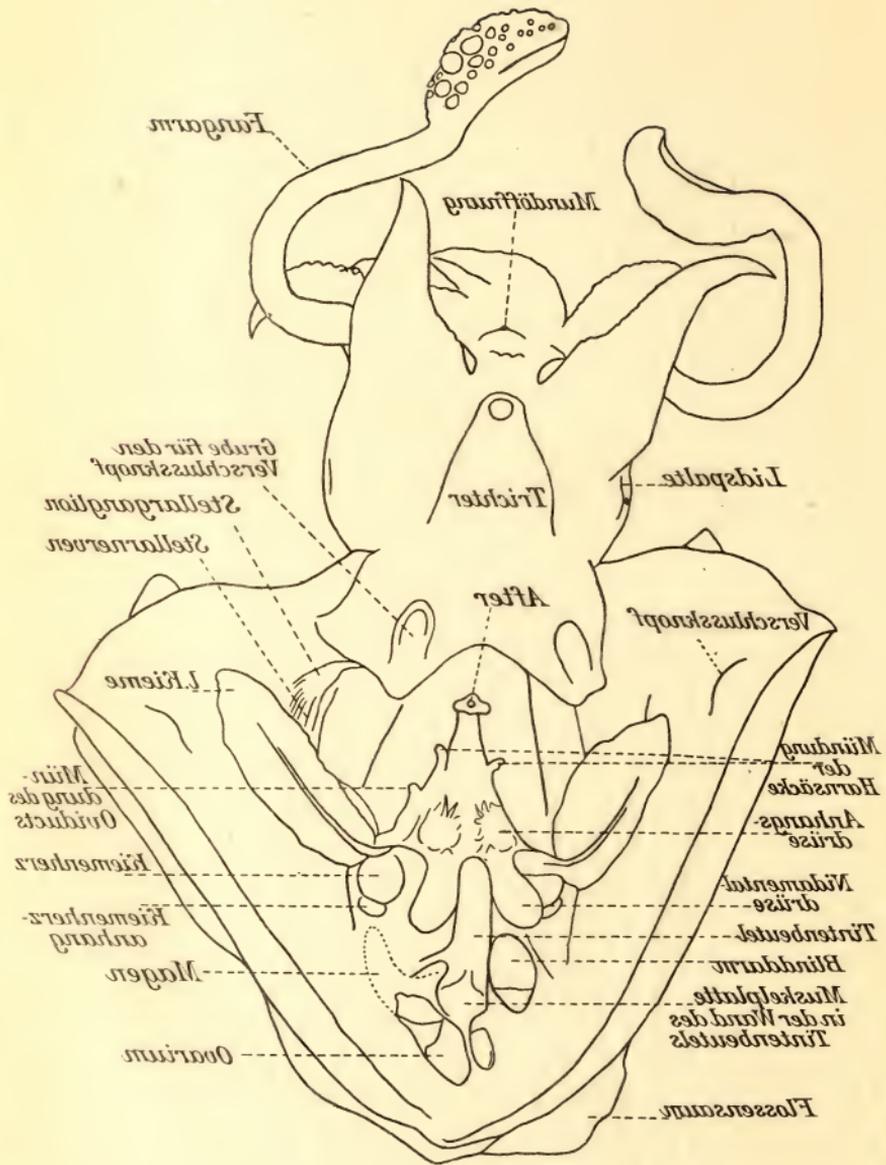


*Sepia officinalis* L. ♀

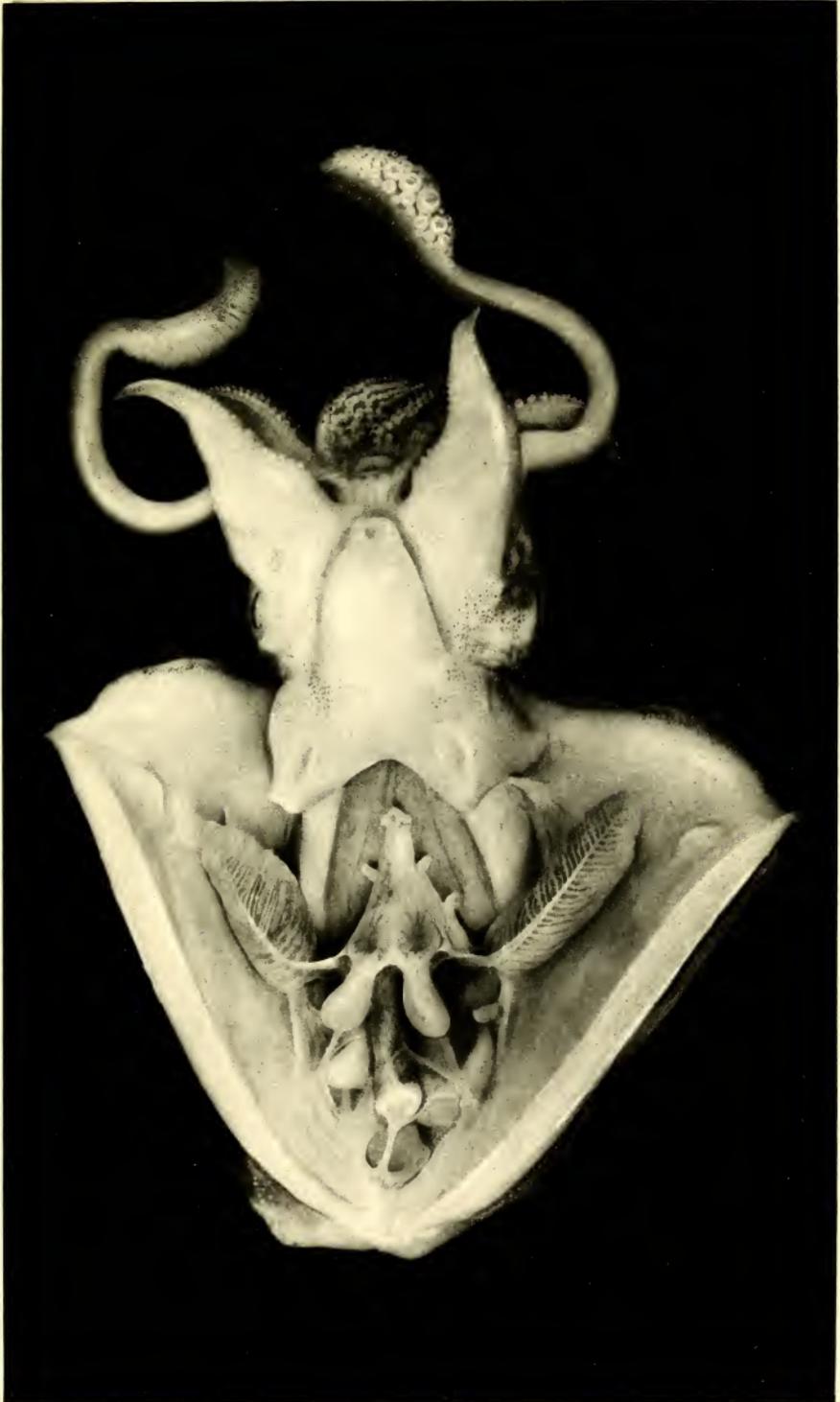




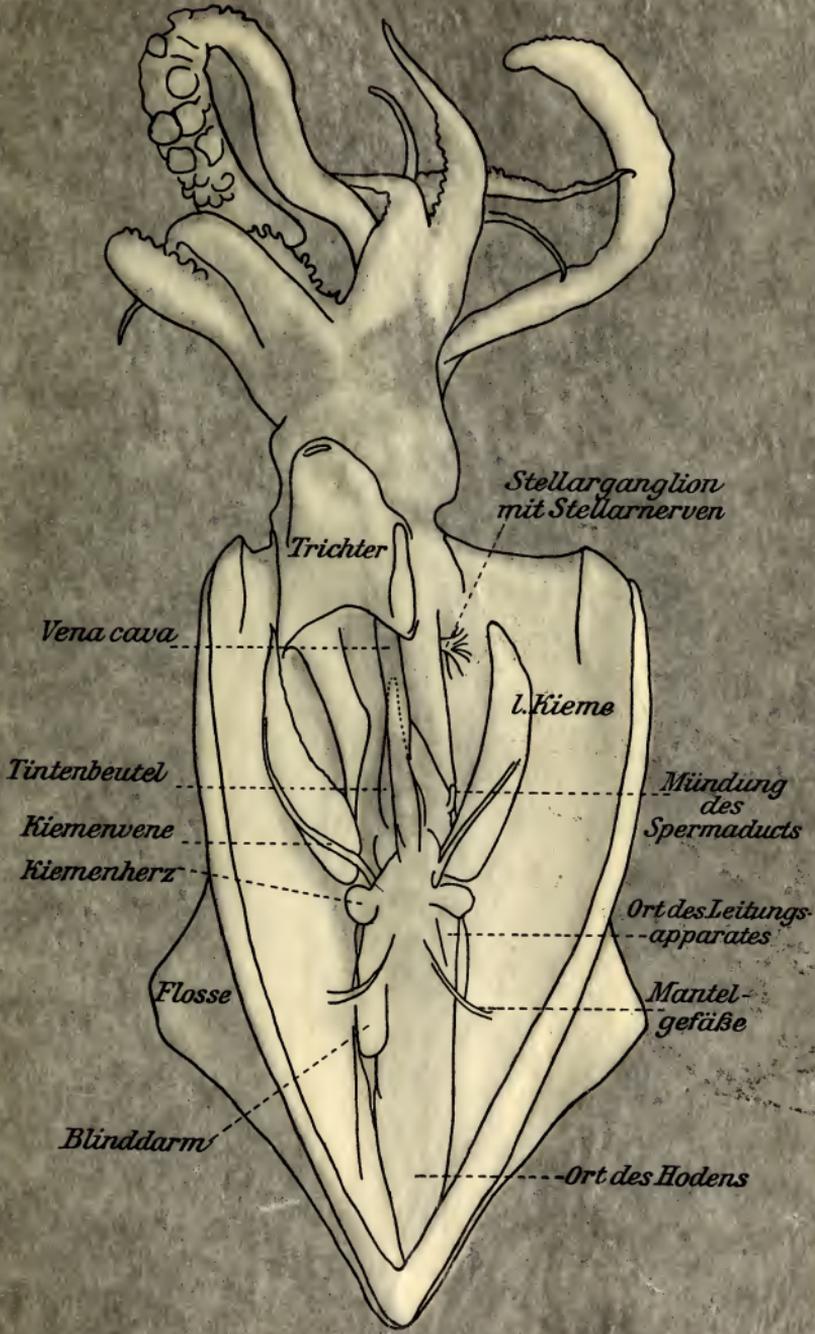
*Sepia officinalis* L. ♀



♀ *Sepia officinalis* L.

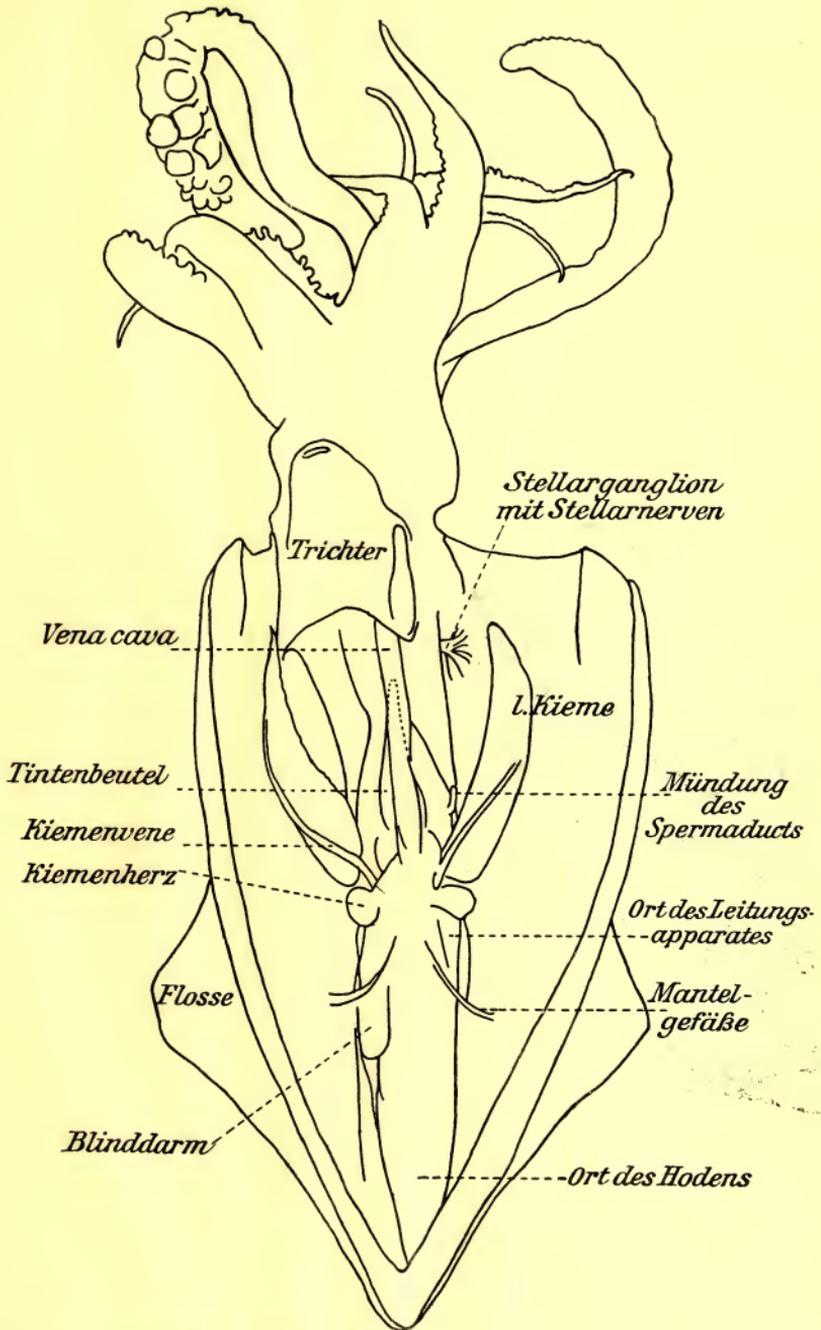




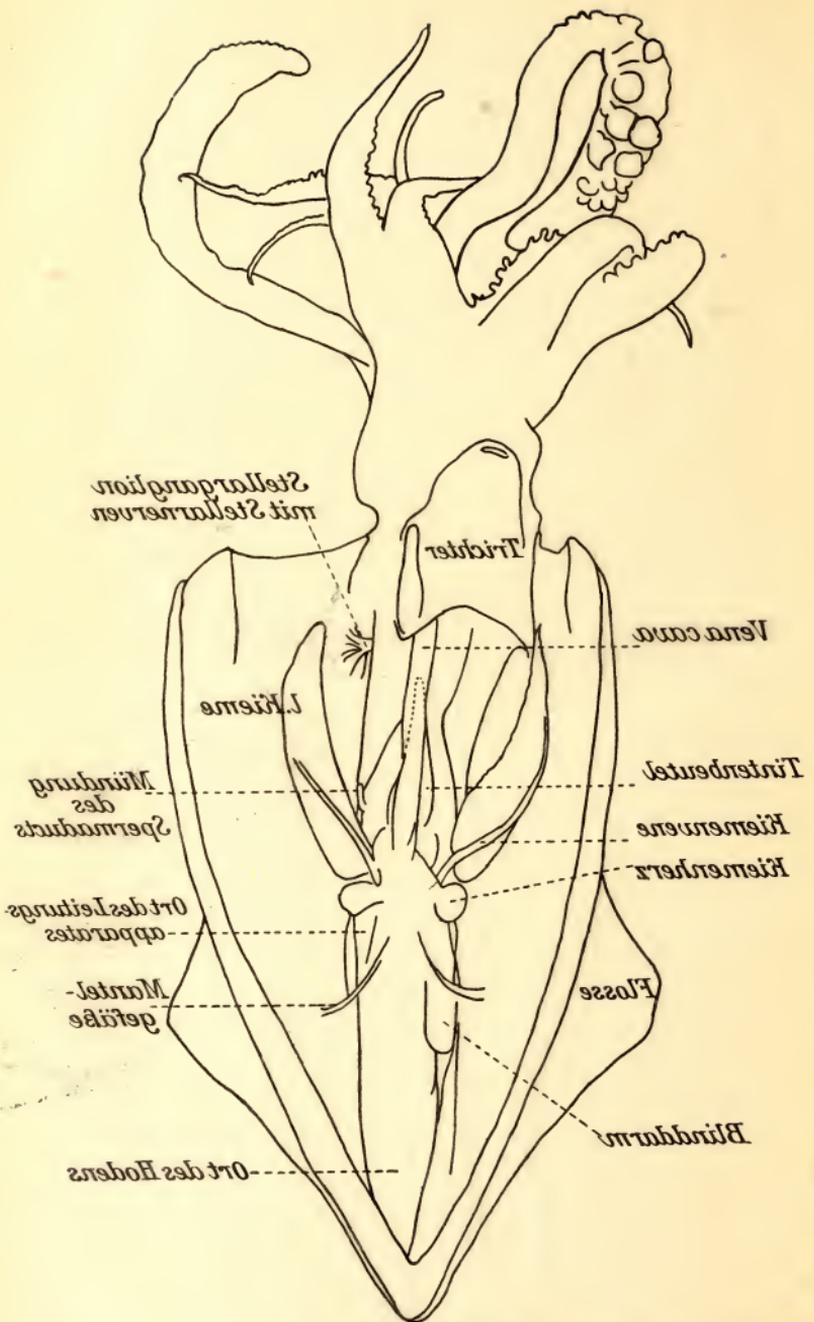


*Loligo vulgaris* Lam. ♂





*Loligo vulgaris* Lam. ♂



*Loligo vulgaris* Linn. ♂

