

2. Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Cephalopoden.

Von Ad. Naef, Zürich-Neapel.

(Mit 5 Figuren.)

eingeg. 20. August 1910.

Die vorliegende kleine Arbeit stellt eine Fortsetzung und Ergänzung meiner Untersuchungen über die Organogenese von *Loligo* dar (Lit.-Verz. Nr. 9) und ist im wesentlichen die Frucht eines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel im letzten Frühjahr. Da ich mich seither dauernd hier festgesetzt habe, um eine monographische Bearbeitung der Cephalopoden für die Fauna und Flora des Golfes von Neapel zu übernehmen, konnte ich manche Punkte noch weiter vervollständigen, um so mehr, als mir durch das Entgegenkommen der Station ein außerordentlich reiches und wertvolles Material zur Verfügung steht; darunter sind wichtig eine größere Zahl erträglich konservierter *Nautilus*-Exemplare, sowie embryologische Stadienreihen von *Sepia*, *Sepiolo*, *Octopus*, *Argonauta*, *Loligo* und einem unbekanntem Oegopsiden.

In dieser vorläufigen Darstellung des Themas muß ich mich freilich an den Rahmen einer gedrängten Skizze halten, da die vollständige embryologische und anatomische Bearbeitung der Monographie vorbehalten werden soll. Diese Publikation dürfte mir immerhin Gelegenheit geben, eine Gruppe von gesammelten Beobachtungen zu übersehen und zu ordnen; ich glaube damit aber auch einem allgemeinen Bedürfnis zu entsprechen, indem eine morphologisch durchdachte Darstellung des Gefäßsystems der Cephalopoden aussteht¹. Über das Venensystem konnte ich für meine oben genannte Arbeit nur bei Vigelius brauchbare Angaben finden (Lit.-Verz. Nr. 10), während die so oft abgedruckte Figur von Hunter weder instruktiv noch richtig ist (siehe Claus-Grobbe neueste Auflage S. 665).

Bevor ich an die Darstellung gehe, will ich in Kürze meine Voraussetzungen und ein paar orientierende Daten über die phylogenetische Morphologie der Cephalopoden vorausschicken:

1) Die dibranchiaten Cephalopoden leiten sich von tetrabranchiaten Vorfahren ab; das Zeugnis hierfür bildet die gesamte Organogenese der untersuchten Formen.

2) Der Vergleich der Dibranchiatenembryonen mit *Nautilus* erweist sich auch für diesen als eine Quelle morphologischen Verständnisses — vor allem muß man annehmen, daß die Metamerie des Pericardial-

¹ Daraus läßt es sich zum Teil verstehen, daß in manchen Arbeiten die größere Zahl der Gefäße falsch bezeichnet und aufgefaßt sind.

komplexes der Urtetrabranchiaten noch vollständiger und die Cölo-
verhältnisse einfacher gewesen seien.

3) Die *Nautilus*-Charaktere der Dibranchiatenembryonen sind
meinen Erfahrungen nach besonders deutlich im Cölo- und Gefäß-
system. Das Cölo- eines differenzierten *Sepia*-Embryos (vgl. Fig. 3) hat
die Topographie und Ausdehnung, die für *Nautilus* charakteristisch ist.
Es überlagert Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der Mitteldarm ragt
nach oben weit in dasselbe hinein und ist an der dorsalen Leibeswand
durch ein Mesenterialband befestigt, durch das die Genitalgefäße laufen
und in dessen oberster Partie die Gonadenanlage hängt. Man hat sich
vorzustellen, daß der ganze Komplex zwischen den jetzt teilweise ver-
schmolzenen paarigen Cölomsäcken liegt und korrigiere dahin auch die
eigenartige Darstellung von Haller für *Nautilus*. (Lit.-Verz. Nr. 5.
Vgl. auch Fig. 14, Taf. 22 meiner Arbeit über *Loligo*.)

4) Die Nierenanlagen der Myopsiden zeigen jederseits Spuren einer
ursprünglichen Zweiteiligkeit und entsprechen beiden Nierenpaaren von
Nautilus, die sehr früh paarig, später auch in der Medianebene ver-
schmelzen. Dies dokumentiert sich besonders auffallend im Besitz von
jederseits zwei renopericardialen Verbindungen, einer vorderen (unteren)
und einer hinteren (oberen). Die letztere obliteriert, während die erstere
in Funktion bleibt (vgl. Fig. 2). Die oberen Nierentrichter sind mir bei
meinen Untersuchungen an *Loligo* keineswegs entgangen (vgl. meine
Arbeit S. 240), aber ich glaubte zu einer Deutung im obigen Sinne nicht
genügend berechtigt zu sein, da auf meinen Präparaten die Mündung
im Cölo- nicht deutlich war. Seither habe ich sie sowohl bei *Sepia* als
bei *Loligo* aufs schönste konstatieren können. Auf Fig. 9, Taf. 22
meiner Arbeit wäre also der mit *N* bezeichnete äußere Nierenzipfel
gegen das Cölo- offen zu zeichnen; er entspricht der hinteren Nieren-
spritze. — Diese Erscheinungen sind um so auffallender, als *Nautilus*
nur ein Paar umgebildeter Nierenspritzen, und zwar eben diese hinteren
in umgeänderter Form als nach außen führende Gänge erhalten hat.
Die vorderen dürften im Zusammenhang mit der Ausbildung der
Gonoducte verloren gegangen sein. Ich möchte auf die Verhältnisse
in einer zusammenfassenden Arbeit über die Cölo- verhältnisse der
Mollusken zurückkommen und die Tatsachen einer etwas sorgfältigeren
Prüfung unterziehen. Für jetzt will ich nur noch betonen, daß die
Ausführungen von Thiele über dieses Thema jeder Stütze entbehren.
(Zool. Anz. Bd. 35 Nr. 22. 1910.)

Gefäßsystem von *Sepia*.

Beistehende Fig. 1 zeigt in natürlicher Größe und Lage, im Inter-
esse des morphologischen Verständnisses etwas schematisiert, die Gefäß-

verhältnisse im Eingeweidesack von *Sepia*. Dieselben sind für die Myopsiden in den meisten Beziehungen typisch und werden uns auch die Zustände bei Oegopsiden und Octopoden erläutern. Die Figur dürfte somit eine gute Wegleitung für die Präparation geben. Bezüglich der Gefäße des Kopffußes kann ich auf die älteren Darstellungen verweisen; die Gefäße sind so weit eingezeichnet, als sie dem Eingeweidesack zugehören; wie man sieht, wird die Verbindung mit dem Kopffuß nur durch 2 Gefäße, die Arteria und Vena cephalica hergestellt. Meine Darstellung folgt der Circulationsrichtung.

Die Vena cephalica (*v. ceph.*) läuft median, vom Enddarm'bedeckt

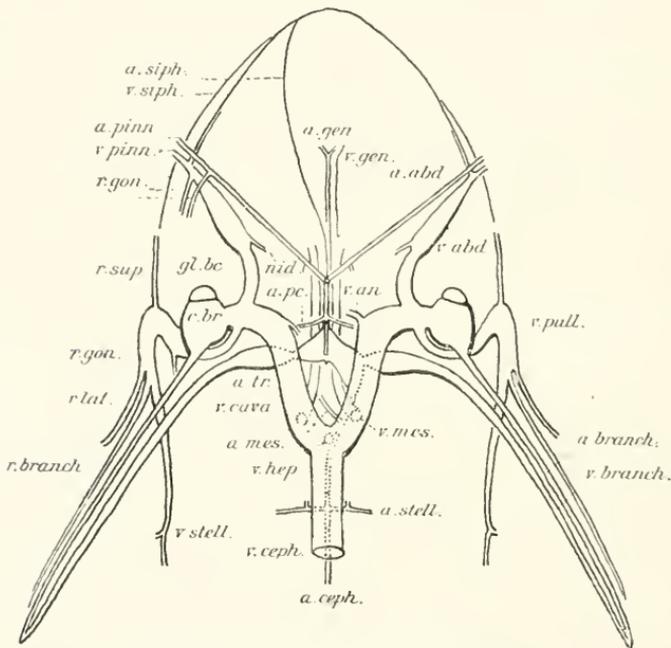


Fig. 1. Gefäße des Eingeweidesackes bei *Sepia officinalis*.

nach oben und teilt sich dann in die beiden Hohlvenen (*v. cav.*; vgl. Fig. 3), die durch die Niere nach oben ziehen und von den »Venenanhängen« bedeckt sind.

An der Gabelungsstelle wird von vorn-unten die Vena hepatica (*v. hep.*) aufgenommen, etwas weiter nach oben jederseits eine starke Vene aus der Tiefe des Eingeweidesackes (*v. mes.*); es handelt sich um ein paar vollkommen symmetrisch angelegter Gefäße des Mitteldarmes, die ich Venae mesentericae nennen will. Jede derselben nimmt Äste von Magen, Blindsack, Leber und Gallengängen auf; die letzteren mit ihren Anhängen, dem sogenannten Pancreas, sind besonders reich vascularisiert. Die rechte Vena mesenterica nimmt in der Magen-

gend außerdem die Vena genitalis (*v. gen.*) auf. Im Embryo liegen die beiden sinösen Mitteldarmvenen symmetrisch zu beiden Seiten und kommunizieren gemeinsam mit der Genitalvene, die median verläuft (Fig. 3). Später, mit der Verlagerung der Eingeweide, kommt die linke auf die Schalseite, die rechte auf die Mantelseite zu liegen. Beide werden zum großen Teil durch das Pancreas verdeckt. Das venöse Blut des Mitteldarmes dürfte sich ursprünglich in einem Abdominalsinus gesammelt haben, in den auch die Genitalvene führte und von da durch die kurzen Mitteldarmvenen in die Hohlvenen zurückgeführt worden sein (vgl. *Octopus* und *Nautilus*). Weiter oben rechts wird die Vene des Tintenbeutels (*v. an*) aufgenommen, während links eine Vene vom Enddarm die Symmetrie herstellt. Es handelt sich wieder um ein Paar im Embryo gleichwertiger Gefäße der Analgegend (*»Vv. anales«*), die eine Arbeitsteilung, im Zusammenhang mit der Verlagerung des Tintenbeutels, eingegangen sind. Bei andern Myopsiden sind sie gleichartig und gehen weiter unten ab. Ein Gefäßstamm von besonderem morphologischen Interesse ist die Vena abdominalis (*v. abd.*), die das venöse Blut aus der oberen Partie des Eingeweidesackes sammelt. Sie nimmt Äste von der Haut und den Nidamentaldrüsen (*nid.*), dem Geschlechtsleiter (*gon.*) von der Gegend des rudimentären Siphon (*siph.*) aus dem Mantel und den Flossen (*pinn.*) auf. Ihr proximaler Teil verläuft in der Niere und trägt Venenanhänge wie die Hohlvene selbst; der distale liegt zwischen Haut und Cölom und kann spindelförmig anschwellen. Dicht bei der Mündung der Hohlvene in das Kiemenherz wird jederseits die Vena pallialis aufgenommen (*v. pall.*). Sie zieht vorn um Kiemenherz und Kiemenarterie herum und nimmt Blut aus dem Gonoduct und äußeren Geschlechtsorgan (*gon.*) und in 4 Ästen aus dem Mantel auf (sup. lat. branch. stell.). Der eine derselben verläuft im Kiemenband und versorgt die daselbst ausgebildete »Blutdrüse«. Er wird nach Hunter immer als Kiemenarterie bezeichnet, da die wirkliche Kiemenarterie leicht übersehen wird. (Vgl. die gebräuchlichen Lehrbücher, wo die schlechte Huntersche Figur regelmäßig abgedruckt ist. Bei Lang [S. 333] ist die Bezeichnung absichtlich vermieden; dort [S. 147] findet man auch genaueres über die Gefäßversorgung der Kieme.) Man beachte, daß das aus der Blutdrüse stammende Blut wieder direkt in den Kiemenkreislauf zurückgeführt wird.

Fig. 2 stellt einen morphologischen Querschnitt durch die hintere Partie des Eingeweidesackes eines *Sepia*-Embryos dar. Die beiden einfachen Längsstämmchen, die die erste Anlage des Venensystems bildeten, haben bereits ihre wesentliche Differenzierung erfahren; die obere Partie, den Wurzeln der Abdominalvenen entsprechend, ist im Wachstum zurückgeblieben, während die untere die Hohlvenenschenkel darstellt.

Diese vereinigen sich kopfwärts zur Vena cephalica, die auf diesem Stadium noch sehr weit ist und eine sinöse Beschaffenheit zeigt; nach der Seite gehen sie zu den Kiemenherzen. Die letzteren erweisen sich als ins Cölom hineindrängende Aussackungen der Kiemenarterie und sind durch Klappen gegen den Vorraum abgesetzt. Die distale, enge Partie der Kiemenarterien führt über einen winkelförmigen kleinen Kiemensinus in die Kiemenvene und den Vorhof zurück. Kiemen-capillaren fehlen noch völlig. Von morphologischer Bedeutung sind die Kommunikationen, die zwischen den Hohlvenenschenkeln bestehen; außer der Vereinigungsstelle derselben unter dem Tintenbeutel, der nach vorn reicht, bestehen solche zwischen diesem und dem Enddarm, und über diesem. Letztere ist, wie wir sehen werden, der Ausgangs-

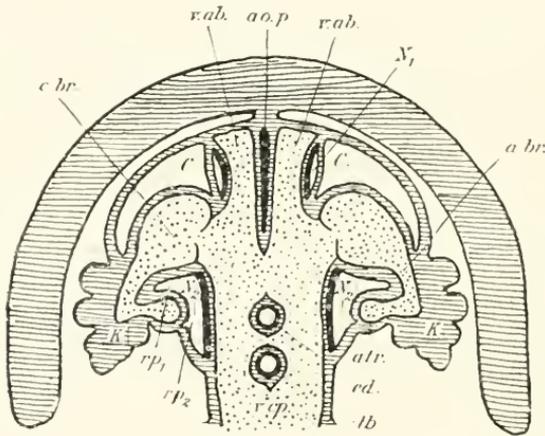


Fig. 2. Querschnitt durch den hinteren Teil des Eingeweidesackes eines *Sepia*-Embryos. *C*, Cölom; *N*, Niere; *rp*₁, *rp*₂, obere und untere Nierenspritze; *ed*, Enddarm; *Zb*, Tintenbeutel; *aop*, Aorta post.; *vep*, V. cephalica; *ver*, V. cava; *vab*, V. abdominalis; *cbr*, Kiemenherz; *atr*, Herzvorhof.

punkt für die Umbildung der Venen bei Octopoden und Oegopsiden. Bei *Sepia* verschwindet sie in späteren Entwicklungsstadien spurlos. — Besonderes Interesse beanspruchen die Lagebeziehungen zwischen der embryonalen Niere und den Venenanlagen. Dieselbe stellt jetzt jederseits einen flachen Sack dar, der von hinten der ganzen Länge der Venenstämmchen aufliegt, also sowohl die Abdominalvenenwurzeln als die untere Partie der Hohlvenen bedeckt. Dabei legen sich die äußeren Ränder der Säckchen um die ersteren sowohl wie um die letzteren seitlich herum, so daß sie auf der Figur angeschnitten werden. Das den Venen zugekehrte Epithel der Nierensäckchen ist verdickt und stellt in dieser Form die Anlage der Venenanhänge dar. Noch weiter nach vorn dringt der zwischen Kiemenarterie und -vene liegende Nierenzipfel

(rp_1). Er stellt die obere (hintere) Renopericardialverbindung her. Die untere (bleibende) umgibt ebenso den Vorhof des Herzens von unten (vorn) und ist auf der Figur nur als Einbuchtung (rp_2) angeschnitten. Was aus der Figur nicht deutlich wird, ist, daß die obere Nierenspritze zur oberen, der Abdominalvene anliegenden, die untere zu der der Hohlvene anliegenden Nierenpartie gehört. Wenn man die spätere weitgehende Umbildung der Nierensäcke und ihrer Beziehungen zu den Hohlvenen bedenkt, so wird man hier die Reminiscenz eines älteren Zustandes sehen müssen. Ich vergleiche die Wurzeln der Abdominalvenen auf Grund ihrer Beziehungen zu den Nieren mit der hinteren (nun oberen) Kiemenarterie von *Nautilus* und nehme an, daß die hinteren *Nautilus*-Kiemen während der Umbildung der Mantelhöhle an der Stelle verschwunden sind, wo die Abdominalvenen in die Nieren eintreten. Für die nähere Beleuchtung dieser Auffassung ist es wichtig, daß (nach meinen Beobachtungen) schon bei *Nautilus* die zuführenden Kiemengefäße Beziehungen zum Mantel und dem Kiemenband mit seiner Blutdrüse besitzen und daß die Vena pallialis genetisch und topographisch die engsten Beziehungen zum Kiemenherzen hat. Ich sehe demnach in dem distalen Teil der Vena abdominalis ein der V. pallialis entsprechendes Gebilde, das zu dem zuführenden Gefäß der verschwundenen Kieme dasselbe Verhältnis zeigte, wie die V. pallialis zum Kiemenherzen und seinem Vorraum. Es würde sich empfehlen, dies auch in der Bezeichnung auszudrücken (V. pallialis sup. und inf.). Für meine Auffassung spricht auch die topographische Ähnlichkeit. Man erinnere sich (Fig. 1), daß jede von ihnen Äste aus dem Mantel, den Flossen, dem Gonoduct, dem Schalsack und dem Tapetum aufnimmt; vielleicht sind auch die Beziehungen der V. abdominalis zu den Nidamentaldrüsen denen der V. pallialis zu den Eileiterdrüsen an die Seite zu stellen.

Für das topographische Verständnis wäre es wichtig, einen Vergleich des Mantelkomplexes von *Nautilus* und *Sepia* mit Einbeziehung embryonaler Verhältnisse anzustellen; ich muß mich hier auf das Nötigste beschränken: Man hat anzunehmen, daß bei den Dibranchiaten (bzw. ihren Vorfahren) die Mantelhöhle spaltförmig hinter den Organen nach oben vordrang, wodurch das »Tapetum«, das bei *Nautilus* das Dach der Mantelhöhle bildet, senkrecht gestellt und dem Eingeweidesack angedrückt wurde. Daher kommen die hinteren Teile immer nach oben zu liegen (vgl. auch das Arteriensystem). Bei Sepioliden und Octopoden ist dieser Prozeß weniger weit (oder zurück-)gegangen, wodurch eine (vielleicht nur scheinbare) Ursprünglichkeit der Topographie bedingt wird. Die Paarigkeit der oberen Teile der Mantelhöhle dürfte immerhin als sicher ursprünglich gelten.

Durch die Kiemencapillaren gelangt das Blut in die Kiemenvenen (*v. branch*). Schon der distale Teil derselben kann stark anschwellen und das Blut durch peristaltische Kontraktionen weiter treiben. Der proximale ist bei *Sepia* spindelförmig angeschwollen (*atr*) und wird als Vorhof des Herzens bezeichnet; doch liegt nur das innere Ende im Pericard, während die äußere Partie von der Niere umschlossen wird. Das Herz selbst liegt median und zeigt noch deutlich seine symmetrisch-paarige Anlage. Die hintere Aorta geht median nach hinten oben ab (vgl. das oben über die Topographie der Mantelhöhle Gesagte) und teilt sich bald nach ihrem Austritt in mehrere Äste auf. Vorn unten geht ebenfalls median die Art. genitales ab und steigt, die Vena gen. begleitend (*v. gen*), in den Eingeweidesack empor. (Ich vernachlässige ein kleines im Herzmesenterium nach unten verlaufendes Gefäß.) Von der rechten Herzhälfte zieht ein kräftiger Zipfel nach vorn und unten und gibt die Art. cephalica ab. Eine ähnliche Bildung auf der linken Seite, die dem Embryo zukommt, ist spurlos(?) verschwunden, wodurch der Grund für eine weitere asymmetrische Entwicklung des Herzens gelegt ist. Die Arteria cephalica läuft um die Darmschlinge herum, die den Mitteldarm mit Vorder- und Enddarm verbindet und erreicht dann ihre definitive Lage vor (über) dem Oesophagus. Auf diesem Wege gibt sie 2 Arterien zum Mitteldarm ab, von denen die eine, dicht am Herzen entspringende, die der V. mes. dextra zugeordnet ist, auf der Figur vernachlässigt ist; die 2. Art. mes. verläuft mit der linken Mitteldarmvene nach oben und dürfte von Haus aus der verschwundenen linken Aortenwurzel zugehören, vielleicht auch Teile derselben enthalten. Vor dem Oesophagus angelangt, gibt die Art. cephalica zuerst einen Ast zum Schalensack, dann ein paar starke Seitengefäße ab, die kreuzförmig über der Leber abgehen. Jedes derselben spaltet sich in eine Leberarterie (*a. hep.*), die in die Tiefe dieses Organs versinkt und eine Stellararterie (*a. stell.*), die in der Gegend des Stellarganglions ihr Ausbreitungscentrum hat; sie versorgt die vordere Körperwand und die Schalenmuskulatur. Die weitere Fortsetzung der Art. cephalica ist reine Kopffußarterie. Ihre Äste versorgen den Trichter, die Arme, die Augen, das Gehirn, die Buccalmasse und die Speicheldrüsen.

Unter den Ästen der Aorta posterior sind zu nennen: 1) Eine Art. analis profunda, auf der Figur median am Herzen herablaufend, und eine Art. analis superficialis (vernachlässigt); beide senden je einen Zweig zum Enddarm und Tintenbeutel; seitliche Äste der ersteren versorgen Nieren, Hohlvenen und Kiemenherzgegend (*pc*).

2) Eine Art. pallialis; sie tritt median in den Mantel ein und gabelt sich daselbst in 2 Äste. (Auf der Figur am Ursprung abgeschnitten.)

3) Eine Art. abdominalis; sie löst sich bei *Sepia* und *Loligo* sofort

in 2 Seitenäste auf, während sie bei *Sepiola* und Oegopsiden zuerst ein Stück weit median am Eingeweidessack hinaufläuft. Ihre direkte Fortsetzung bildet ein mehr oder minder median ausgebildetes Gefäß, das nach dem Rudiment des Siphos zieht.

Die Gabeläste der Art. abdominalis (*a. abd.*) entsprechen in ihrem Verbreitungsgebiet den gleichnamigen Venen. Ihre Zweige gehen zu den Nidamentaldrüsen (bzw. der Haut), dem Gonoduct und der oberen Partie des Mantels, der Flossen und des Schalensackes.

Fig. 3 gibt einen Überblick über die Lagebeziehungen des arteriellen Systems zu den übrigen Organen. Die centralen Teile desselben

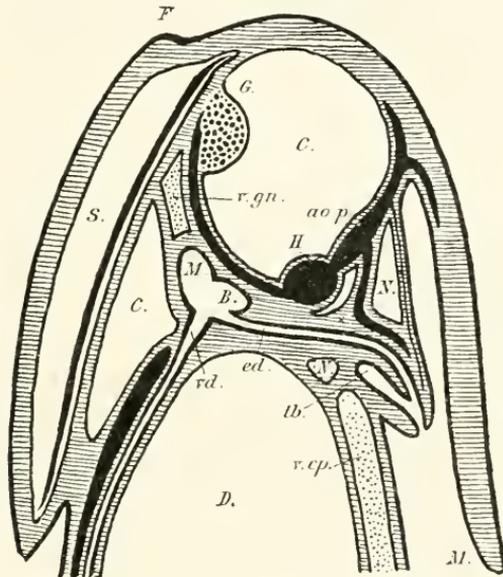


Fig. 3. Medianschnitt durch den Eingeweidessack eines *Sepia*-Embryos. Die eingezeichneten Teile des Arteriensystems sind: Herz, Aorta posterior und deren Äste, Art. cephalica, Art. genitalis. — C, Cölon; N, Niere; G, Gonade; S, Schalensack mit Schale; F, Flossenansatz; M, Magen; B, Blindsack; rd, Vorderdarm; ed, Enddarm; Zb, Tintenbeutel; D, Dotter; vgn, V. genitalis; vcp, V. cephalica.

fasse ich auf als ein Rückengefäß, dargestellt durch das Herz, eine hintere und eine aufgelöste vordere Aorta, der letzteren vergleiche ich gemeinsam die Art. genitalis als medianen und die Arteriae cephalicae als paarigen Ästen. Man muß annehmen, daß die Art. cephalica auch über dem Vorderdarm paarig gewesen sei, was den Befunden bei *Nautilus* und bei den Embryonen von Myopsiden entspricht. Ich mache aufmerksam auf den Verlauf der Anal- und der Pallialvenen. Das Vordringen des Mantels hat diese Partie augenscheinlich in der Weise verschoben, daß das Hinterende des Herzens aufgerichtet und die Gefäße in einem Winkel nach oben ausgebogen werden. Das Cölon

ist bei der Umwachsung des Herzens auch hinter demselben und unter der hinteren Aorta zusammengestoßen und durchgebrochen. Diese verläuft also ein Stück weit frei durch dasselbe, morphologisch aufgefaßt im dorsalen Mesenterium. Dies ist wesentlich, um den Verlauf der homologen Gefäße bei *Nautilus* zu verstehen. Vom Mesenterium ist außer dem Genitalband noch ein Stückchen erhalten geblieben, das das Herz in der ventralen Mittellinie befestigt. Ausnahmsweise kommt es vor, daß das Mesenterium auf differenzierten Stadien in ganzer Ausdehnung erhalten bleibt, was von einigem morphologischen Interesse ist. Die Figur ist insofern von den tatsächlichen Verhältnissen abgewichen, als die Art. genitalis und die Analarterien verfrüht eingetragen sind. Auf einem späteren Stadium würde die Darstellung aber wesentlich komplizierter gewesen sein.

Vergleichender Überblick des Herzens und der Hauptarterien der Cephalopoden.

Wie ich in meiner Arbeit über die Organogenese von *Loligo* gezeigt habe, entsteht das Herz aus 2 Anlagen, die in der Medianebene des Körpers verschmelzen. Dieser Bildungsmodus ist für die ganze Klasse typisch und hat auch bei andern Mollusken seine Analogien, denen nachzugehen sich vielleicht lohnen dürfte. Immerhin glaube ich, daß der ganze Apparat eine ursprünglich unpaare Anlage erfahren hat. Für Cephalopoden ist freilich die bilaterale Teilung der Herzanlagen fixiert, und ihre Verfolgung in vergleichend-anatomischer Richtung wird mich im folgenden wesentlich beschäftigen. Dabei dürfte es wichtig sein, daß sowohl *Nautilus* als die Oegopsiden und Octopoden in ihrer Weise denselben Bauplan verraten, den ich für *Loligo* und die Myopsiden konstatiert habe.

Figur 4 gibt die Ausbildung des Herzens und der Hauptarterien bei verschiedenen Typen der Cephalopoden wieder. Besonderes Interesse dürften die Verhältnisse von *Nautilus* beanspruchen: dieselben sind so dargestellt, daß das Herz von hinten gesehen wird und die Vorhöfe demnach hintereinander zu liegen kommen. Auch das Herz von *Nautilus* ist in der Querrichtung ausgezogen, wie schon aus den älteren Figuren zu ersehen ist; die Art. cephalica entspringt ebenso wie bei andern Cephalopoden von einem nach vorn-unten ausgezogenen seitlichen Herzzipfel; dieser liegt aber links, und die Art. cephalica umzieht den Mitteldarm auf der linken Seite. Daraus geht hervor, daß sie nicht dem gleichnamigen Gefäß der Dibranchiaten entspricht, sondern der im Embryo bereits obliterierenden Kopfarterie derselben homolog ist. Dies ist am besten aus dem Vergleich mit einem Sepiolidenherzen (*Rossia*) zu ersehen, wo die allgemeine Lage der Teile noch eine ähnliche ist.

Die Aorta posterior teilt sich bei *Nautilus* ebenfalls bald nach dem Austritt aus dem Herzen in 3 Arterien auf: Die Art. pallialis geht, wie aus dem früher Gesagten verständlich ist, ohne erst nach oben auszubiegen in den Mantel über; mit ihr vereinigt ist eine Strecke weit auch die Analarterie. Als ein 3. Ast geht gleich an der Wurzel die Art. abdominalis nach vorn und oben ab. Ihre direkte Fortsetzung geht zum

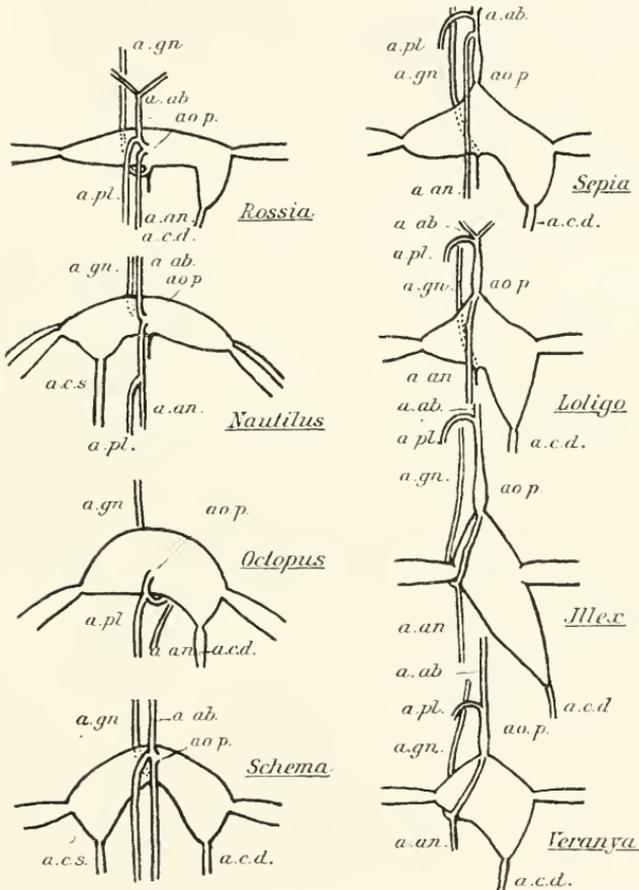


Fig. 4. Übersicht der Herzverhältnisse verschiedener Cephalopodentypen.

Sipho, während seitliche Äste wie bei Dibranchiaten die oberen Teile des Mantels versehen. Die Genitalarterie ist sehr kurz, da die Gonade (wie bei Dibranchiatenembryonen) dicht vor dem Herzen liegt.

Das Herz von *Rossia* zeigt, abgesehen vom Fehlen der hinteren Vorhöfe, als wesentlichsten Unterschied die Ausbildung einer rechtsseitigen Kopfarterie. Außerdem ist die Wurzel der Mantelarterie nicht mit der Analarterie sondern mit der Art. abdominalis vereinigt.

Das Herz von Sepioliden ist besonders stark in der Querrichtung

ausgezogen, und der Zipfel der Kopfarterie biegt fast rechtwinkelig gegen dasselbe ab.

Die Herzbildung von *Sepia* ist bereits aus dem früher Gesagten verständlich. Sie charakterisiert sich gegenüber dem von *Rossia* durch eine vollständige Aufrichtung des Hinterendes unter Mitverschiebung des Ursprunges von Art. pallialis und analis profunda. Außerdem ist die Art. abdominalis in ihrem unpaaren Teil vollkommen verkürzt, so daß die Seitenäste derselben (fast) zugleich mit der Mantelarterie entspringen.

Loligo schließt sich eng an *Sepia* an; doch nähert sich der ganze Habitus dem der Oegopsiden; das Herz ist mehr in der Längsachse des Körpers gestreckt, kompakter, und der Urprung der Art. analis ist dicht an die Wurzel der Aorta posterior gerückt.

In der angedeuteten Richtung ist *Veranya* noch einen Schritt weitergegangen. Das Herz hat eine vollkommen kompakte einheitliche Ausbildung erlangt: die linke Herzhälfte tritt gänzlich zurück, und der Rest ist der rechten angeschmolzen². Ein besonders eigentümliches Verhalten zeigt die Arteria genitalis. Während sie bisher in der morphologischen Mittellinie direkt aus dem Herzen entsprang, hat sie jetzt mit der vorbeistreichenden Art. analis eine Verbindung erhalten. Aus dem Herzen entspringen somit die Arterien nur noch an den beiden Polen, wodurch eine größere Einheitlichkeit und wohl auch Leistungsfähigkeit erzielt wird. Das Endglied dieser Entwicklungsreihe stellen die schlanken Oegopsidenformen, wie *Illex* und *Ommatostrephes* dar, wo das Herz einen spindelförmigen Schlauch von enormer Kräftigkeit und Größe darstellt, was im Zusammenhang mit der schwimmenden ruhelosen Lebensweise dieser Tiere stehen mag.

Ich glaube genügend gezeigt zu haben, daß die schließliche Einfachheit der Herzbildung von Oegopsiden das Resultat langer Umgestaltung ist; wir werden etwas ähnliches im Venensystem wiederfinden.

Nach einer andern Richtung zeigen sich die für Myopsiden charakteristischen Verhältnisse bei den Octopoden modifiziert. Bei diesen Formen sind im Zusammenhang mit dem Verlust der Flossen die Abdominalgefäße reduziert. Die Aorta posterior gibt also nur 2 Hauptstämme ab, die Art. analis und pallialis. Die letztere geht direkt in den Mantel über, ohne nach oben auszubiegen, während die erstere im Zusammenhang mit dem Enddarm eine Schlinge nach rechts-vorn beschreibt. Die Herzkammer selbst stellt einen querliegenden, gebogenen

² Es ist für die Auffassung des Oegopsidenherzens wichtig, daß es ebenso paarig angelegt wird wie das der Myopsiden und embryonal eine fast noch stärkere Ausdehnung in der Querrichtung zeigt.

Schlauch dar, der im Innern noch deutlich eine ursprüngliche Zweiteiligkeit erkennen läßt (vgl. Bronns K. u. O. S. 1382).

Zum Schluß möchte ich die gewonnenen Resultate in einem Schema zusammenfassen. Dasselbe zeigt das Herz als einen quer ausgezogenen Schlauch, in den von beiden Seiten die Vorhöfe (Kiemenvenen) einmünden. Von da geht jederseits eine Aussackung nach vorn und unten, um eine Art. cephalica zu entsenden. Da dies die stärksten Gefäße sind, die vom Herzen ausgehen, sind die zugehörigen Hälften desselben stark herausgehoben, wodurch eine Art Zweikammerigkeit zustande kommt. An der Stelle, wo die beiden Kammern zusammentreten, gehen nach vorn die Art. genitalis, nach hinten die Aorta posterior ab. Diese teilt sich gleich nach dem Austritt in die Arteria abdominalis, pallialis und analis.

Vergl. Übersicht der Hauptvenen.

Fig. 5 gibt einen Überblick des Venensystems verschiedener Cephalopodentypen. Die Verhältnisse sind direkt aus den bereits früher (Fig. 2) dargelegten Zuständen beim Embryo von *Sepia* zu verstehen, mit denselben stimmen die anderer Cephalopodenembryonen, *Lotiga*, *Sepiolo*, *Octopus*, *Agonauta* und wohl auch die Oegopsiden überein. Aus dieser Betrachtungsweise geht hervor, daß die bisherige Auffassung eine unzutreffende war, indem gleichbenannte und -beschriebene Gebilde ungleichwertig sind und umgekehrt. So zeigt die Gleichartigkeit der embryonalen Verhältnisse, daß auch den Octopoden Venae mesentericae zukommen. Ihre Wurzel ist etwas nach oben verschoben, ihre sonstige Topographie stimmt mit der der gleichen Gefäße von Decapoden überein. Es sind dies die sogenannten Peritonealtuben, deren Ausbreitung in Form eines weiten Sinus stattfindet; dieser nimmt auch die Genitalvene auf.

Ähnliche Verhältnisse scheinen bei *Nautilus* vorzuliegen. — Bei der Untersuchung des mir anvertrauten Materiales ergab sich, daß die älteren Angaben, betreffend die Venen von *Nautilus* (vgl. die Figur von Haller), die Übereinstimmung dieser Form mit den Dibranchiaten verdeckten. Es ist nicht richtig, zu sagen, daß die Vena cephalica sich bei ihr in 4 Äste gabelt, während bei den letzteren nur zwei vorhanden seien. Vielmehr teilt sich auch bei *Nautilus* die Vena ceph. unter dem Enddarm gabelig in die beiden Hohlvenen, die dann hinter dem Herzen wieder zusammentreten. Erst von dieser Stelle gehen dann die zuführenden Kiemengefäße ab. Die Pericardialdrüsen tragende Partie des letzteren ist den Kiemenerzen zu vergleichen, wobei, wie mir scheint, die Anhänge wohl den Ausgangspunkt für die Bildung derselben darstellten.

Die Hohlvenen der Sepioliden (*Rossia*) weichen insofern von *Sepia* ab, als die obere Kommunikation derselben sich dauernd erhält. *Loligo* stimmt mit Ausnahme einer asymmetrischen Verschiebung der Teile mit *Sepia* überein. Bei Octopoden zeigt das Venensystem der Erwachsenen große Regelmäßigkeit und Symmetrie. Die Entwicklung zeigt aber, daß die letztere unecht ist. Der rechte Hohlvenenschenkel obliteriert nämlich früh, während der linke sich in die Medianebene schiebt und den Darm aus dieser Lage verdrängt. Dieser bildet dann eine nach rechts-vorn ausweichende Schlinge. Daß die auf diese Weise vorgetäuschte Ähnlichkeit mit *Sepia* unecht ist, hätte man schon daraus

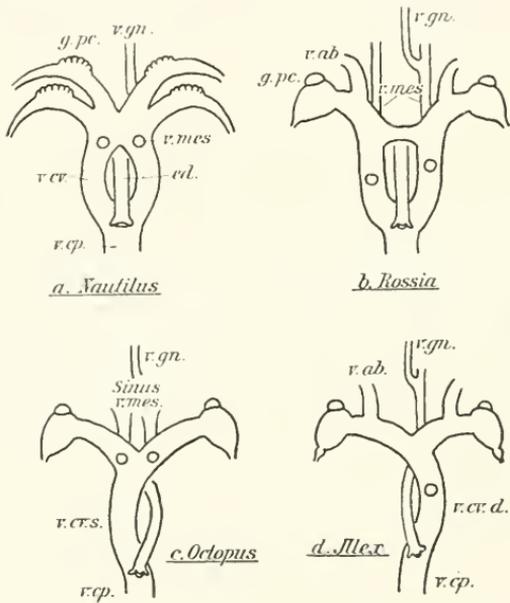


Fig. 5. Übersicht der Hauptvenen verschiedener Cephalopodentypen.

sehen können, daß die Gabelungsstelle der Hohlvene über dem Enddarm liegt, statt unter demselben. Durch diese Beobachtung, die man auch bei Oegopsiden macht, bin ich überhaupt darauf gebracht worden, der Entwicklung des Venensystems nachzugehen. *Illex*, und mit ihm alle untersuchten Oegopsiden, verhalten sich in der Ausbildung der Hohlvene umgekehrt; es verschwindet die linke, während die rechte die Fortsetzung der Vena cephalica herstellt.

Schlußbemerkungen.

- 1) Aus der vorliegenden Darstellung ergeben sich mehrfache Anhaltspunkte für die Ableitung der Dibranchiaten von Tetrabranchiaten.
- 2) Die Embryonalentwicklung der Dibranchiaten weist einen ge-

meinsamen Bauplan des Gefäßsystems auf, der den Schlüssel zum Verständnis der anatomischen Verhältnisse bildet.

3) Die Octopoden und Decapoden und unter den letzteren die Myopsiden und Oegopsiden zeigen im ausgebildeten Gefäßsystem typische Verschiedenheiten und erweisen sich somit auch in dieser Richtung als wohlcharakterisierte Gruppen.

4) Unter denselben haben die Myopsiden im Blutgefäßsystem (wie in vielen andern Punkten) die ursprünglichsten Zustände bewahrt. (In dieser Richtung legen auch meine Beobachtungen über die Embryonalentwicklung der *Sepia*-Schale beredtes Zeugnis ab.)

5) Unter den Myopsiden haben die Sepioliden mehrfache primitive Charaktere erhalten.

Literaturverzeichnis.

- 1) Bronn, H. G., Die Klassen und Ordn. d. Tiere. Bd. III (Keferstein) 1862.
- 2) Claus-Grobben, Lehrbuch d. Z. II. (VIII.) Aufl. Marburg 1910.
- 3) Chiaje, Delle, St., Memorie su Cefalopodi. Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli: 1829.
- 4) Cuvier, S., Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817.
- 5) Haller, B., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von *Nautilus pomp.* Semon, Zool. Forschungsreisen in Austr. Bd. 5. 1895.
- 6) Lang-Hescheler, Mollusca in Langs Lehrbuch. Bd. IIIc. Jena 1900.
- 7) Milne-Edwards, Observations expér. sur la circulation chez les Mollusques. Mém. Acad. Paris. T. 20. 1849.
- 8) — Leçons sur la Physiologie et l'Anat. comp. Paris 1857. T. III.
- 9) Naef, Ad., Die Organogenese des Cölomsystems und der centr. Blutgefäße von *Loligo*. Jen. Z. Bd. 45. 1909.
- 10) Vigelius, W. J., Über das Excretionssystem der Cephalop. Niederl. Arch. f. Z. Bd. 5. 1880.

3. Über ein Extremitätenorgan zur Regelung der Blutcirculation bei *Lepidodora kindtii* (Focke).

Von Willy Gerschler, z. Z. an der Biol. Station Plön (Holstein).

(Mit 6 Figuren.)

eingeg. 22. August 1910.

In der Gruppe der Crustacea treten die Kreislaufsorgane in allen Stufen der Entwicklung auf: vom völligen Mangel eines Herzens und arterieller und venöser Gefäße bis zur Ausbildung eines fast geschlossenen Gefäßsystems. Bei den Phyllopora ist zwar ein in der Körpermitte dorsal gelegenes Centralorgan zur Regelung der Blutcirculation vorhanden, aber in morphologisch sehr verschiedener Gestalt. Bei *Branchipus schäfferi* Fischer (= *stagnalis*) verläuft es als gestrecktes Dorsalgefäß durch Brust und Hinterleib und besitzt zahlreiche, paarige, segmentweise auftretende Spaltöffnungen. Auch bei *Sida crystallina* O. F. Müller zeigt es Schlauchform und erinnert somit an das Rückengefäß

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [36](#)

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

Artikel/Article: [Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. 316-329](#)