

### 3. Teuthologische Notizen.

Von Dr. Ad. Naef, Neapel.

(Mit 3 Figuren.)

eingeg. 27. Juli 1912.

#### 11. Zur Morphologie des Cölomsystems.

In meiner Untersuchung über die Organogenese des Cölomsystems<sup>1</sup> von *Loligo* sind einige Punkte von wesentlichster Bedeutung unerledigt geblieben oder falsch beleuchtet worden infolge der Beschränktheit des mir damals vorliegenden Materiales. Dasselbe erlaubte mir nur eine einzige Form (*Loligo vulgaris*) zu berücksichtigen, und es fehlten mir auch von dieser, wie es sich allmählich herausstellte, wichtige Übergangsstadien. Seither konnte ich vollständige Stadienreihen einer großen Zahl von Cephalopoden untersuchen, was mich in den Stand setzt, die angedeuteten Lücken auszufüllen und eine einwandfreie morphologische Betrachtung durchzuführen. Dies scheint mir um so nötiger zu sein, als neuerdings Thiele eine andre Anschauungsweise für den vorliegenden Tatbestand zum Ausdruck gebracht hat<sup>2</sup>. — Bei meiner Darstellung muß ich freilich die knappste Fassung anwenden und auf Belege meiner Angaben vollständig verzichten. Ich verweise für die letzteren auf meine spätere Cephalopodenmonographie und für eine eingehendere theoretische Betrachtung auf den demnächst erscheinenden zweiten Teil meiner »Studien zur generellen Morphologie der Mollusken«<sup>3</sup>.

Vorausgehend einige Bemerkungen über die morphologische Orientierung des Cephalopodenkörpers. Ich stehe im allgemeinen nicht an, den letzteren so zu stellen wie es das physiologische Verhalten des Tieres verlangt, d. h. mit der Mantelseite nach unten gekehrt. Für den in Frage stehenden Organkomplex ist aber eine topographische Verschiebung zu berücksichtigen, welche für typische Mollusken charakteristisch ist und die ich als Retroflexion bezeichnet habe<sup>3</sup>. Wir bringen die Teile in eine mit denen anderer Cölomaten vergleichbare Lage, wenn wir das Tier auf den Kopf stellen, und diese Orientierung soll darum an dieser Stelle gelten. Ich möchte aber betonen, daß dieselbe für andre Partien des Körpers, so für den ganzen Kopffuß keine Berechtigung hat.

<sup>1</sup> Ad. Naef, Die Organogenese des Cölomsystems und der centralen Blutgefäße von *Loligo*. Jen. Z. f. Nat. Bd. 45. 1909.

<sup>2</sup> Joh. Thiele, Über die Auffassung der Leibeshöhle von Mollusken und Anneliden. Zool. Anz. Bd. 35. 1910.

<sup>3</sup> Ad. Naef, Studien z. generellen Morphologie der Mollusken. 1. Teil. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 3. 1911.

Die Cephalopoden besitzen unter den lebenden Mollusken das bestausgebildete Cölomsystem und erweisen sich durch die Beziehungen seiner Teile zu den centralen Gefäßen, Kiemen, Nieren, Osphradien, Nerven usw. als die ursprünglichsten, d. h. dem Typus am nächsten stehenden Mollusken, die wir kennen. Es ist nämlich ganz unzweifelhaft, daß in den primären topographischen Verhältnissen dieses Komplexes, wie sie in großen Zügen bei *Nautilus* erhalten sind, eine echte Metamerie, ähnlich derjenigen typischer Cölomaten, vorliegt, eine Ansicht, die ich an anderer Stelle auf Grund sorgfältiger Studien eingehend begründen will<sup>4</sup>. Obwohl nämlich *Nautilus* mit der metameren Wiederholung einer größeren Zahl von Bildungen unter den lebenden Vertretern der Klasse allein dasteht, müssen wir diese Form doch als maßgebend für die Morphologie derselben ansehen, weil nunmehr die ganze Anatomie und Entwicklungsgeschichte der dibranchiaten Cephalopoden nur in Beziehung auf dieselbe verständlich wird. In weiterem Sinne gilt dies sogar für die ganze Abteilung der Mollusken, innerhalb welcher andre Formen als in den Hauptzügen typische überhaupt nicht in Frage kommen können. Wir müssen dann freilich von einigen spezifischen Eigentümlichkeiten der Klasse absehen.

1. Das Cölom. Die Leibeshöhle bildet bei Cephalopoden einen geräumigen Spaltraum, der typischerweise den ganzen oberen Teil des Eingeweidetasches einnimmt und von einem äußerst zarten Epithel ausgekleidet wird. Dasselbe ist mit Ausnahme der Cölomoducte allseitig geschlossen und überzieht auch die hereinragenden Organe (Fig. 1), nämlich Herz, Kiemenherzen, Pericardialdrüsen, Gonade und Mitteldarm, sowie bei *Nautilus* gewisse Teile des Enddarmes. Die Leibeshöhle ist von excrethaltiger Flüssigkeit erfüllt und nimmt beim reifen Tier auch die Geschlechtsprodukte auf, die von ihr aus weitergeleitet werden. Sie entsteht durch Spaltung des Mesoderms in Form paariger Säckchen, welche in der Medianebene des Körpers unter Bildung eines dorsalen Mesenteriums zusammenstoßen. Von letzterem bleiben ein ventrales Mesocardium und das Gastrogenitalligament erhalten, welches Magen und Gonade an der dorsalen Seitenwand befestigt, während der größere Teil sehr früh einreißt. Ein ventrales Mesenterium kommt nicht zustande, weil die Cölomsäcke unter dem Darne nie zur Vereinigung kommen. Nach der medianen Verschmelzung ist das Cölom vorerst stets völlig einheitlich, durch keine queren Septen gegliedert. Erst später, im Zusammenhang mit der Ausbildung der Gonoducte, kommt durch einspringende Falten eine unvollkommene Abgrenzung des hinteren pericardialen vom vorderen und oberen gonadialen

<sup>4</sup> Als vorläufige Darstellung der Anatomie von *Nautilus* vergleiche man meinen Artikel Cephalopoden im Handwörterbuch d. Naturw. Bd. 3. S. 245—64.

Zustände, beim weiblichen *Nautilus* außerdem eine solche der Keimbezirke in Form eines besonderen Ovarialsackes. Bei Embryonen und jungen Larven der Octopoden ist das Cölom bedeutend enger als bei Decapoden; es umschließt das Herz nur von der Oberseite und die Kiemenherzen nur in der den Pericardialdrüsen benachbarten Partie (Fig. 1 *c* und *d*). Der Darm bleibt völlig außerhalb desselben. Im übrigen zeigt es dieselben topographischen Verhältnisse wie bei den jungen Stadien der Decapoden und entsteht wie bei diesen. Später reduziert sich auch der dem Herzen anliegende Teil des Pericards weiter zu den Wasserkanälen, die den gonadialen Abschnitt mit den Kiemenherztaschen verbinden (Fig. 2 *a*, *b*, *c*). Natürlich ist der Ovarialsack der Octopoden dem von *Nautilus* nicht homolog, sondern dem jungen gonadialen Cölom von Decapoden und Tetrabranchiaten.

2. Die Cölomoducte. Die Leibeshöhle der Cephalopoden besitzt typischerweise zwei Paare von Ausgängen, welche bei *Nautilus* in der Zuordnung zu den Herzvorhöfen, Kiemengefäßen, Pericardialdrüsen usw. sich als durchaus homonome Gebilde erweisen, wenn sie auch, vermutlich erst in postembryonaler Zeit, eine recht verschiedene Ausbildung erlangen. Die ursprünglichen Verhältnisse sind noch an dem hinteren Paare zu erkennen, welches ich als Pericardialtrichter bezeichnen will. Es sind dies bei *Nautilus* einfach seitliche Zipfel des Pericards, welche dicht am hinteren Herzvorhof vor und außerhalb desselben die Mantelhöhle erreichen. Ganz entsprechend verhält sich ihre Anlage bei Dibranchiaten (Fig. 1); dicht vor und außerhalb des Herzvorhofes (der dem hinteren von *Nautilus* in all seinen topographischen Beziehungen entspricht) sehen wir einen Cölomtrichter mit stark verdicktem (kubischem) Epithel, der nach der Mantelhöhle zieht und mit deren Epithel eine Verbindung eingeht. Eine wirkliche Öffnung entsteht hier noch lange nicht, doch ist das Epithel der Mantelhöhe an der Berührungsstelle stets eigentümlich geschwächt und die Kerne beiseite gedrängt, wie für den späteren Durchbruch vorbereitet, ein Verhalten, das bei Octopoden (Fig. 1 *d*) und Decapoden (Fig. 1 *b*) mit gleicher Deutlichkeit auftritt. Diese Stelle entspricht der späteren Nierenpapille oder weiten Nierenöffnung, welche demnach von Rechts wegen als Öffnung des Pericardialtrichters morphologisch bewertet werden muß, und erst durch topographische Verschiebungen, welche ich unten darstellen will, als Nierenmündung erscheint.

Ebenso dürften sich bei *Nautilus*-Embryonen die Anlagen von Pericardialtrichter und Gonoduct verhalten, die letztere auch in gleicher Weise dem vorderen, wie hier der Pericardialtrichter dem hinteren Vorhof zugeordnet sein. Bei Dibranchiaten ist der entsprechende Vorhof spurlos verschwunden (ebenso wie die vordere Niere, Pericar-

dialdrüse und Kieme); der zugehörige Cöloconduct, der später als Gonoduct in voller Ausbildung steht, ist auf den entsprechenden Stadien ebenfalls nicht aufzufinden, sondern entsteht erst in postembryonaler Zeit, und zwar da, wo wir ihn erwarten müssen, nämlich etwas nach vorn, aber, da die zwischenliegenden Organe ausgefallen sind, in nächster Nähe des Pericardialtrichters. Dies führte mich seinerzeit zu der Annahme, der Gonoduct hätte sich ursprünglich von diesem abgespalten, eine Ansicht, die sich nach dem Studium der Anatomie von *Nautilus* als völlig hinfällig erweist.

Die Anlage des Gonoductes bei Dibranchiaten stellt, wie die des Pericardialtrichters, eine kleine Aussackung des Cöloms dar, welche

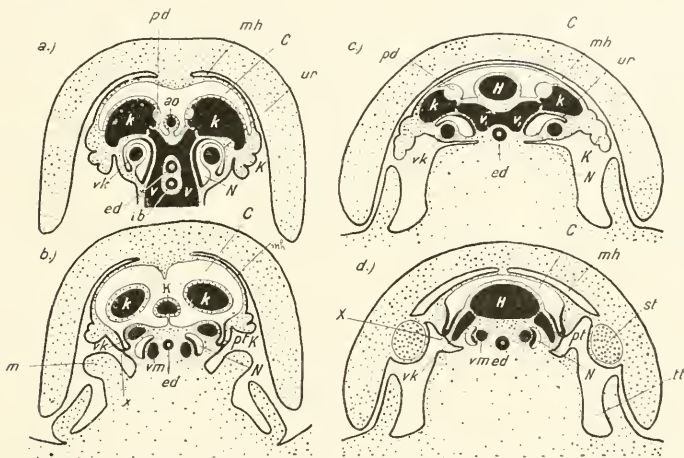


Fig. 1. Morphologische Querschnitte durch den Eingeweidetasack von Cephalopodenembryonen. *a* und *b* von *Sepia officinalis*, *c* und *d* entsprechend von *Argonauta argo*. Die Schnitte sind je nach einer Serie in schematisierter Darstellung gezeichnet, die oberen in der Gegend des primären Ureters, die unteren weiter vorn in der des Pericardialtrichters geführt. Die Punkte bedeuten Mesenchymkerne, die Striche Epithelien, die Bluträume sind schwarz gehalten, das Cölo- und Nierenlumen weiß. C. Cölo; N, Niere; pt, Pericardialtrichter; ur, Ureter; H, Herz; K, Kiemen; k, Kiemenherzen; v, Venenschenkel; v<sub>1</sub>, distaler Teil desselben dem hinteren Paar zuführender Kiemengefäße von *Nautilus* homolog; rk, Vorkammer links; vm, Vena mesenterica (Peritonealtube); ed, Enddarm; tb, Tintenbeutel; ao, hintere Aorta; m, Retractor infundibuli; tt, Trichtertaschen; st, Stellarganglion; mh, Mantelhöhle; pd, Pericardialdrüse; x, Stelle, wo der Pericardialtrichter die Mantelhöhle erreicht (spätere Nierenpapille). Man beachte besonders die Lagebeziehung zwischen Vorhof, Pericardialtrichter und Ureter.

von verdicktem Epithel gebildet wird und mit dem Ectoderm in Verbindung tritt. Die betreffende Ectodermstelle gehört aber hier einer Einstülpung an, die im weiblichen Geschlecht die Eileiterdrüse und deren Mündung, im männlichen die Hauttasche erzeugt, welche den aufgeknäuelten Gonoduct umgibt. Der ganze männliche Geschlechts-



apparat der dibranchiaten Cephalopoden, mit Ausnahme der Hauttasche, entsteht aus der mesodermalen Anlage. Die ursprüngliche Mündung (in die Hauttasche) bleibt bei Decapoden im Canalis ciliaris erhalten, bei Octopoden obliteriert sie; bei beiden entsteht aus einem Blindsack vor dieser Mündung ein sekundärer Geschlechtsweg. Bei *Nautilus* fehlt dieser; der Hauttasche der Dibranchiaten entspricht der distale Teil des Geschlechtsleiters selbst (Artikel Cephalopoden<sup>1</sup>, Fig. 9), der ja auf der linken Seite auch unabhängig vom proximalen Teil besteht. (Auf die nähere Darlegung und Deutung dieser Verhältnisse muß ich hier verzichten. Vgl. Handw. d. Naturw. Bd. 2 S. 257). Die topographischen Verschiedenheiten zwischen Gonoduct und Pericardialtrichter bei *Nautilus* erklären sich und werden als sekundäre für die morphologische Bewertung hinfällig unter der berechtigten Annahme, daß der erstere während der Entwicklung ähnliche Verschiebungen erleidet, wie bei den Dibranchiaten.

3. Die Nieren. Die Nieren der Cephalopoden sind epitheliale Säcke, welche ursprünglich (bei *Nautilus*) unter den zuführenden Kiemengefäßen liegen und entsprechend in zwei Paaren vorhanden sind. Von den genannten Gefäßen aus bilden sich traubige Anhänge (»Venenanhänge«), welche von Blut durchspült und vom excretorischen Epithel der Nieren überzogen werden. Bei den Dibranchiaten sind nur die hinteren Nieren von *Nautilus* erhalten, und auch diese haben topographische Verschiebungen (in Korrelation zu andern Teilen, worauf ich hier nicht eingehen kann) erlitten. Dieselben sind besonders beträchtlich bei Decapoden und bestehen z. B. darin, daß sie auch mit den unteren Teilen der Venenschenkel und deren Seitenvenen in Beziehung getreten sind (Fig. 1 a), an denen nun ebenfalls Venenanhänge sitzen. Außerdem sind mediane Verschmelzungen eingetreten, an zwei Stellen, welche bei manchen Formen beide Nieren zusammen als einheitlichen Sack erscheinen lassen. Dazu kommt die Ausbildung des »unpaaren Harnsackes«, der besonders bei Sepiiden gewaltige Ausdehnungen erreicht. Derselbe entsteht als Blindsack von der linken Niere aus und dringt den Gallengängen entlang in die Tiefe des Eingeweidetasches nach vorn und oben. Er ist erfüllt vom »Pankreas«, drüsigen Anhängen der Gallengänge von rätselhafter Funktion. Auch bei Octopoden sind die Nieren gegenüber *Nautilus* gewaltig vergrößert und speziell nach oben ausgedehmt, wodurch sie hinter die Venen gerückt werden. Die Anlagen der Nieren werden im Mesoderm sichtbar durch die Färbbarkeit und epitheliale Anordnung der Kerne, noch bevor sie durch Spaltung ein Lumen erhalten, und etwa gleichzeitig mit denen des Cöloms. Die den Venenschenkeln und zuführenden Kiemengefäßen zugekehrte Seite zeigt früh ein verstärktes Epithel (Fig. 1) als Anlage der Venenanhänge.

Ihre Lage ist, namentlich bei Octopoden, derjenigen der Nieren von *Nautilus* sehr ähnlich, sie sind stets median völlig getrennt und ihre Verschmelzung tritt sehr spät ein, noch später die Ausbildung des unpaaren Nierensackes.

#### 4. Die Nierenmündungen.

Besonderes Interesse verdient die Nierenmündung. Dieselbe ist bei Octopoden und Decapoden auffällig und in bisher nicht genügend gewürdigter Weise verschieden (Fig. 2 *b* und *c*). Während bei den letzteren der Inhalt direkt nach unten und hinten durch eine weite Öffnung oder eine enge Papille oder ein physiologisch veränderliches Zwischending abfließen kann, muß derselbe bei Octopoden den Umweg durch einen verengten Zipfel machen, der den Vorhof umgreift und als Ureter zu bezeichnen ist. Dieses Verhalten ist dadurch interessant, daß es auch für *Nautilus* charakteristisch ist, und zwar für beide Nierenpaare in Beziehung zu den entsprechenden Vorhöfen. Wir finden es auch bei den Embryonen, und zwar von Octopoden und Decapoden. Auf Fig. 1 *e* sehen wir jederseits einen Zipfel der Nierenanlage in der bezeichneten Weise den Vorhof umgreifen und sich an der Basis der Kieme dem Epithel der Mantelhöhle nähern; dasselbe wird aber nicht direkt erreicht, wie bei *Nautilus* (Fig. 3 *a*), wo die Nierenöffnung dann neben der des Pericardialtrichters liegt, sondern tritt mit dem letzteren in Verbindung, dicht bei dessen prädisponierter Mündungsstelle.

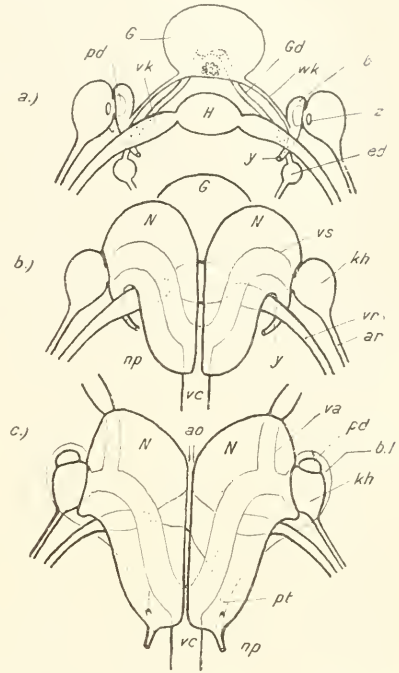


Fig. 2. Topographische Beziehungen zwischen centralen Gefäßen, Cölom und Nieren in situ bei *Octopus* (*a* und *b*) und *Sepia* (*c*). Bei Fig. 2 *a* sind die Nierensäcke und Venenschenkel entfernt, um das dahinter liegende Cölom und seine Ausführgänge zu zeigen. *G*, Gonadensack; *wk*, Wasserkanal; *b*, Kiemenherztasche, die Pericardialdrüse (*pd*) einschließend; *Gd*, Gonoduct; *ed*, Eileiterdrüse; *H*, Herz; *z*, die Stelle, wo die Venenschenkel ins Kiemenherz münden; *y*, die Stelle, wo der Pericardialtrichter den entfernten Nierenausgang erreicht. Bei Fig. 2 *b* sieht man diese Stelle wieder, bei der äußeren Nierenöffnung (*np*); *N*, Niere; *kh*, Kiemenherz; *vr* und *ar*, Kiemengefäße; *re*, Hohlvene. Man beachte, daß der Ureter den Vorhof umgreift und vor diesem mündet, im Gegensatz zu Fig. 2 *c*. *pt*, Pericardialtrichter, punktierte Linien bezeichnen die ihm zugehörige Epithelstrecke bis zum äußeren Nierenporus; diese Stelle ist morphologisch als Durchbruch der Niere in den Pericardialtrichter zu bewerten.

Randbemerkung: Der Zusammenhang zwischen Pericardialtrichter und Nierenanlage ist ein primärer und wird schon auf früheren Stadien deutlich, in Form der epithelialen Anordnung der Kerne. Man vergleiche meine *Loligo*-Arbeit<sup>1</sup> Taf. 23, Fig. 2. wo das Ende des nach rechts und oben ziehenden Zipfels der Nierenanlage in Wirklichkeit dem Pericardialtrichter zugehört. Bei Octopoden, deren frühe Anlage durchaus ebenso gebildet ist, wird der offene Zusammenhang hier erst recht spät hergestellt, so daß es auf Präparaten wie Fig. 1c meist so aussieht, als ob der primäre Ureter blind im Mesenchym endige. Auch die epitheliale Anordnung der die Verbindung herstellenden Kerne ist minder deutlich als auf früheren Stadien, die natürlich hier entscheiden. Bei Decapoden erfolgt die Spaltung ziemlich gleichzeitig im Pericardialtrichter und der Nierenanlage. Ebenso verhält sich der Embryo der Fig. 1a, nur daß der Ureter länger ausgezogen ist und sein Ende wieder beinahe die Niere berührt. Es besitzt also die Niere der Dibranchiaten keine eigne äußere Mündung, sondern der primäre Ureter führt erst vermittelt des Pericardialtrichters nach außen.

Die Überführung der Anlage in den definitiven Zustand bei Octopoden ist klar. Die äußere Öffnung des Pericardialtrichters bricht durch und erzeugt das, was man als Nierenpapille zu bezeichnen gewöhnt ist; da nämlich die Entleerung der Niere viel beträchtlicher ist, schließt sich auch der Endabschnitt des Pericardialtrichters ihr an; was morphologisch Cölomoductöffnung darstellt, ist dann topographisch Nierenporus, und der proximale Teil des Pericardialtrichters wird zur »Nierenspritze«. Auch die Beziehung auf die Verhältnisse von *Nautilus* macht keine Schwierigkeiten. Nieren und Pericardialöffnung liegen dort dicht nebeneinander, und zwar, wenn die Muskulatur derselben schlaff ist, als gleich weite, völlig getrennte Spalten, bei deren Kontraktion als schmale Spalten auf einer niedrigen Papille, die nur durch ein schmales Septum getrennt sind. Wenn dieses, wie das vorkommt, tiefer als der Außenrand der Spalten liegt, hätten wir den Übergang zu einer Verschmelzung der Öffnungen vor uns. In Wirklichkeit liegt aber wohl das Umgekehrte vor, wie wir aus dem Verhalten der Anlage bei Dibranchiaten folgern müssen. Die ursprüngliche Öffnung der Niere geht sicher auch bei *Nautilus* in den Pericardialtrichter, dessen Anlage wohl eine ähnliche wie bei Dibranchiaten sein dürfte. Durch ein von innen (analog dem Damm der Säuger) vorwachsendes Septum wird dann die einheitliche Mündung von Niere und Pericardialtrichter geteilt. — Die Octopoden zeigen demnach hier dauernd das für Cephalopoden (ja die ganzen Mollusken überhaupt) primäre Verhalten, das sich in der Anlage bei *Nautilus*(?) und Decapoden wiederholt.

Von dem gleichen Zustand ausgehend, zeigen nun die Decapoden beträchtliche Veränderungen, die damit beginnen, daß die Verbindung von Cöloduct und Ureter und die Berührungsstelle des ersteren mit dem Ectoderm sich verschieben in dem Sinne, daß sie sich von ihrer ursprünglichen Lage, dicht an der Kiemenbasis, entfernen und sich der Niere in ihrem untersten Teil nähern (Fig. 1 a). Schließlich kommt es hier zur Berührung (Fig. 3 d), und damit ist die Möglichkeit zu den weiteren Vorgängen gegeben. Es findet hier nämlich ein Durchbruch in die Niere statt (Fig. 3 e), an dem sowohl Ureter als Pericardialtrichter beteiligt sind. Nach demselben umgibt der erstere kurze Zeit ringförmig den Vorhof, während der letztere dadurch eine doppelte Kommunikation mit der Niere erhält, nämlich über und unter dem Vorhof weg. Wir haben hier den Zustand vor uns, den ich seinerzeit<sup>4</sup> als doppelte Nierenspritze beschrieben habe, in unrichtiger Auffassung des Tatbestandes.

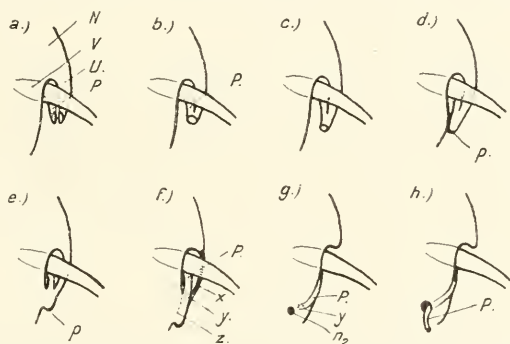


Fig. 3. Beziehungen zwischen rechtem Vorhof des Herzens, Pericardialtrichter und Nierenmündung bei verschiedenen Cephalopoden und Embryonen von solchen. a. *Nautilus* (hinterer Vorhof); P, Pericardialtrichter; U, primärer Ureter; V, Vorhof; N, Niere. b. Übergangsstadium. c. Octopoden, primärer Zustand; der Ureter öffnet sich in den Pericardialtrichter. d. Decapodenembryo vor Herstellung des sekundären Ausgangs der Niere; diese berührt bereits die Verbindungsstelle zwischen Pericardialtrichter und primärem Ureter. e. Älterer Decapodenembryo. Die Niere ist durchgebrochen; der Ureter umgibt ringförmig den Vorhof. f. Der primäre Ureter (x) ist obliteriert, die sekundäre Öffnung der Niere (z) erweitert. Die entsprechende Partie des Pericardialtrichters wird in die Niere einbezogen, erst als Rinne, dann als verdickter, zur Anlage der Papille laufender Epithelstreif. g. Oegopside mit weiter Nierenöffnung ohne dauernde Papille (Illex). h. *Stenoteuthis*, bei dem der Pericardialtrichter zur Nierenöffnung vorwächst und schließlich als Röhrechen aus derselben heraushängt. y die Stelle, wo der Pericardialtrichter, topographisch betrachtet, in die Niere mündet; z die Stelle, wo die Niere, morphologisch betrachtet, in den Pericardialtrichter mündet.

Es obliteriert nun sehr bald der primäre Ureter, so daß er nur selten auf den Präparaten neben dem sekundären Nierenausgang zur Darstellung kommt; sehr häufig, weil dauernd, ist dagegen das folgende Stadium (Fig. 3 f), wo die sekundäre, definitive Renopericardialver-



bindung hergestellt, die primäre verschwunden ist. Bei diesen Vorgängen geht die angelegte Öffnung des Pericardialtrichters nicht verloren, vielmehr bildet sie sich weiter, indem sie, besonders deutlich bei *Sepia*, das Ectoderm zur Anlage der äußeren Nierenpapille vor sich herbuchtet.

Sie erfährt aber topographisch eine Abtrennung vom proximalen Teil des Pericardialtrichters durch die sich erweiternde Durchbruchstelle der Niere. Der ursprüngliche Pericardialtrichter zerfällt dabei in drei Partien: eine proximale unveränderte, eine distale, zur Nierenpapille weitergebildete und eine verbindende Rinne, welche später nur eine verdickte Epithelstrecke, topographisch der Niere zugehörig, darstellt; letztere entspricht derjenigen Stelle, wo früher, und bei Octopoden dauernd, auch der primäre Ureter in den Trichter mündete. Wir haben hier wieder ein ähnliches Verhalten wie bei den Octopoden, indem durch die notwendige Erweiterung der Nierenmündung die Mündungspapille des Pericardialtrichters von derselben topographisch usurpiert wird.

Bei vielen Dibranchiaten, wie für *Nautilus*, ist der Besitz von eigentlichen Nierenpapillen von physiologischen Zuständen abhängig: Ist die Muskulatur der Mündung schlaff, so stellt dieselbe eine weite Spalte oder ein rundes Loch dar. Bei vielen Oegopsiden ist dies der dauernde Zustand. Außerdem wird die Nierenöffnung bei Decapoden meist auf die Hinterseite verschoben (Fig. 3g), so daß der Pericardialtrichter die Niere ebenfalls umgreifen muß.

Eine eigentümliche Veränderung tritt in postembryonaler Zeit noch bei *Stenoteuthis bartrami*, vielleicht auch bei andern verwandten Ommatostrephiden auf (Fig. 3h): Die falsche (topographische) Mündung des Pericardialtrichters in die Niere wächst bis zur Nierenöffnung vor, so daß ein ähnliches Verhältnis wie bei *Nautilus* zustande kommt; dann aber verlängert sich der Mündungsrand zu einem Röhrechen, das aus der Nierenöffnung heraushängt. Natürlich ist dieses Verhalten in keine direkte morphologische Beziehung zu den ebenso sekundären Zuständen bei *Nautilus* zu setzen, bildet aber eine für unsre Auffassung willkommene Analogie zu denselben.

Ähnlich wie die hinteren, dürften sich auch die vorderen Nieren von *Nautilus* in der Entwicklung von den zugehörigen Cölomoducten ablösen, die sich später zu den Gonoducten weiterbilden. Dabei entfernen sich die Öffnungen in verschiedenem Grade von der ursprünglichen Stelle, welche von den Nierenporen beibehalten wird. Der primären Lage neben dem Nierenporus kommt die Mündung der birnförmigen Blase, als dem rudimentären linken Gonoduct am nächsten; ähnlich verhält sich der Oviduct, während der Samenleiter seine topographischen (und histogenetischen) Beziehungen zur Niere kaum mehr verrät.

Aus diesen Darlegungen geht hervor, daß die Nieren der Cephalopoden als Adnexe der Cölomoducte aufzufassen sind, von denen sie sich topographisch und physiologisch in verschiedenem Grade freimachen können. Sie bilden mit denselben je eine morphologische Einheit und sind aus ihnen histogenetisch als excretorische Aussackungen hervorgegangen. Der Pericardialtrichter mündet von Haus aus nicht in die Niere, sondern die letztere in den Pericardialtrichter und bei *Nautilus* hat sich nicht die »Nierenspritze«, sondern die Nierenmündung abgelöst.

Phylogenetische Betrachtung: Aus vorstehender Darstellung geht hervor, daß in bezug auf die Topographie der Nieren die Octopoden, in bezug auf die des Cöloms aber die Decapoden primäre Zustände erhalten haben. Es sind demnach weder die einen noch die andern im allgemeinen die »primitiven« Dibranchiaten, vielmehr muß die Urform derselben aus Zügen beider Gruppen kombiniert gedacht werden. Dasselbe würde auch die Darstellung aller andern Organ-systeme ergeben. Beide Formenkreise aber lassen sich von Zuständen aus verstehen, die im wesentlichen denen von *Nautilus* entsprechen. Ich meine daher, daß der hypothetische Urdibranchiat phylogenetisch sich aus der nächsten Verwandtschaft von *Nautilus*, welche ja mit die zoologisch ältesten Mollusken umschließt, herleite, ebenso wie wir den gedachten Urtypus der Dibranchiaten morphologisch von dem Typus der Tetrabranchiaten herleiten.

Mit der völligen Umwachsung der Schale und der Ausbildung einer schlanken Gestalt des Weichkörpers dürfte er die bereits bei *Nautilus* bedrängte und schwächere vordere Kieme samt den zugehörigen Gefäßen, Nieren usw. verloren haben. Von dem vorderen Metamer des Pericardialkomplexes mußte sich aber das der Geschlechtsleitung dienende Paar vorderer Cölomoducte erhalten, und ist so neben andern Überrest und Zeuge des einstigen Vorhandenseins desselben geblieben. Unter diesen Voraussetzungen und nur unter diesen lassen sich die, wie ich später zeigen werde, bis ins einzelne durchführbaren Homologien zwischen *Nautilus* und den Dibranchiaten im Pallial- und Pericardialkomplex verstehen.

Historisches. Es bleibt mir nunmehr übrig, diese kurze, aber auf um so breiterer Beobachtungsgrundlage ruhende Darstellung in Beziehung zu früheren einschlägigen Angaben zu bringen. Bobretzki<sup>5</sup> übersah die Beziehungen von Niere und Pericard, doch zeigt seine Fig. 73, Taf. VII. den primären Harnleiter von *Loligo*; man vergleiche

<sup>5</sup> N. W. Bobretzki. Unters. über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau. Bd. 24. 1877 (russisch; deutsch referiert bei FauBek<sup>6</sup>).

dieselbe mit meiner Fig. 1a. Faußecks<sup>6</sup> theoretische Spekulationen (»Nephrocöltheorie«) beschäftigen uns hier nicht — seine sachlichen Angaben aber sind zu ungenau und unvollständig, um hier im einzelnen kritisiert zu werden. Was er als den primären Zusammenhang von Niere und Pericard beschrieb und für die Anlage der definitiven Renopericardialanlage hält — beides zu Unrecht, wie wir wissen —, ist, wenigstens dem Orte nach, die Mündung des primären Ureters in den Pericardialtrichter, von einer richtigen Beschreibung ist freilich keine Rede. Die Herstellung des definitiven Zustandes hat er nicht beobachtet. Distaso<sup>7</sup> liefert zu einer Reihe brauchbarer Schnittbilder recht ungenaue Erklärungen und verfehlte phylogenetische Betrachtungen. Seine Fig. 24, Taf. 32 stellt den in Bildung begriffenen Pericardialtrichter dar, den er richtig, freilich ohne genügenden Grund, dem Pericardialtrichter von *Nautilus* homolog setzt. Die Verbindung mit Ectoderm und primärem Ureter konnte er nicht beobachten, ebenso wenig die Herstellung der definitiven Renopericardialverbindung verfolgen. Auf späteren Stadien bezeichnet er den Pericardialtrichter in seinem proximalen zum Pericard, führenden Teil als Ureter (Fig. 42, 60, 62). Fig. 42 und 62 zeigen die sekundäre Mündung der Niere in den Cölomoduct.

Ich selbst habe in meiner *Loligo*-Arbeit die Verhältnisse nur unvollkommen erkannt, und zwar ohne meine Schuld. *Loligo*-Stadien zeigen die Organogenese überhaupt bedeutend weniger klar als die vielzelligen großen Embryonen von *Sepia*. Ich beobachtete wohl den primären Ureter und schenkte dem »eigentümlichen Nierenzipfel« auch gehörige Beachtung; da ich aber kein Vergleichsmaterial besaß und die Verbindung des rätselhaften Ganges mit dem Cölom nicht mit aller Deutlichkeit auf meinen Präparaten erkennen konnte, obwohl ich eine solche als phylogenetische Reminiscenz vermutete, mußte ich auf eine Deutung verzichten und lenkte meine Aufmerksamkeit mehr auf die Herstellung der mir bekannten definitiven Verhältnisse. Seither konnte ich auch bei *Loligo* die erste Verbindung von Cölom und Niere beobachten, die auf meinem Stadium III tatsächlich statthat und auf Fig. 9, Taf. 22 einzuzeichnen ist. Dabei gehört der dem Pericard zugekehrte Teil des Verbindungskanals der noch recht undeutlichen Anlage eines Pericardialtrichters, der Rest dem Ureter zu; eine Verbindung mit dem Ectoderm tritt auf einem benachbarten Schnitt der Serie ebenfalls auf. Allerdings erlaubt die Undeutlichkeit der epithelialen Anordnung auf

<sup>6</sup> V. Faußek, Unters. über die Entw. der Cephalopoden. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 24. 1900.

<sup>7</sup> A. Distaso, Studii sull' embrione di *Seppia*. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 26. 1908.

diesem Stadium nicht, festzustellen, ob dieselbe dem Pericardialtrichter oder der Niere zukommt. Auch bei *Sepia* ist dies oft nicht mit aller Sicherheit möglich, vielmehr scheint einfach ein geknickter, epithelialer Verbindungskanal zwischen beiden Hohlräumen zu bestehen, der an einer Stelle das Ectoderm berührt; andre Präparate zeigen eine deutliche Abgrenzung des Ureters vom Pericardialtrichter, indem letzterer ein viel stärkeres Epithel aufweist. Entscheidend für die Auffassung sind die Stadien der Octopoden, wo der Pericardialtrichter mit aller Deutlichkeit ausgebildet ist, mit dem Ureter aber nicht kommuniziert (Fig. 1 c u. d).

In Anschluß an die vorstehende Darstellung sind auch gewisse Korrekturen an den Aufstellungen meiner 1910 erschienenen Arbeit<sup>1</sup> vorzunehmen: die doppelte Renopericardialverbindung (meine damalige Fig. 2, S. 320) ist, wie ein Vergleich mit obiger Fig. 1 a ergibt, nichts anderes als der primäre und sekundäre Ausgang der Niere, die in denselben Cölomzipfel, den wir als Pericardialtrichter bezeichnet haben, führen, und gehören nicht verschiedenen, verschmolzenen Nierenanlagen zu. Wenn die letzteren auf manchen Präparaten mehrteilig erscheinen, so ist dies nur auf Rechnung des mesenchymatösen Entwicklungsmodus zu setzen, der die Mollusken charakterisiert und bei dem der Zusammenhang der Epithelien oft ein höchst loser, an den jüngsten Stadien gar nicht, an späteren kaum erkennbarer ist. Dadurch, daß ich die sekundäre Renopericardialverbindung, in Unkenntnis ihrer Vorgeschichte, topographisch direkt mit den Pericardialtrichtern von *Nautilus* verglich, kam ich auch zu der Meinung, daß das hintere Kiemenpaar bei Dibranchiaten verschwunden sei, den zugehörigen Vorhof mußte ich ja wie bei *Nautilus* hinter der Nierenmündung suchen. Vorliegende Mitteilung hebt demnach meine damaligen Angaben über diesen Punkt auf. Meine jetzige Auffassung berücksichtigt außerdem alle übrigen Organe, vor allem das Nervensystem und die Blutgefäße, für die ich jetzt bis ins einzelne die Homologien zwischen *Nautilus* und Dibranchiaten durchführen kann. — Auf eine Übertragung der gewonnenen Vorstellungen auf andre Mollusken will ich hier verzichten, da ich an anderer Stelle<sup>3</sup> darauf ausführlich eingehen werde.

Methodisches. Aus ganz andern Gründen werden durch diese kleine Arbeit die Ausführungen von Thiele<sup>2</sup> aufgehoben. Seine Darstellung ist nämlich ein Musterbeispiel von phylogenetischer Morphologie, wie sie nicht sein soll, aber durch den Mangel einer kritisch ausgebildeten Methodik in unsrer Wissenschaft noch immer möglich ist. Was er als »phylogenetische Methode« bezeichnet, basiert auf der Vorstellung von der »Tierreihe« und einer Anzahl unbegründbarer,

<sup>1</sup> A. Naef, Zur vergl. Anat. und Entwicklungsgesch. des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. 36. 1910.



aber leicht widerlegbarer Vorurteile über die phylogenetische Rangordnung einzelner Gruppen. Da kommen erst Solenogastren, dann Chitonen, dann Lamellibranchier und Gastropoden und ganz am Ende *Nautilus* und die dibranchiaten Cephalopoden. Was dann aus dieser Aneinanderreihung gefolgert, oder sonst zu Unrecht behauptet wird, nämlich, daß das Pericard der Mollusken aus den verschmolzenen Erweiterungen der Gonoducte entstehe, das Cölom der Cephalopoden aus dem erweiterten Pericard, stimmt, wenn er bei *Nautilus* anlangt, natürlich nicht. Aber Thiele nimmt die Darstellung der Cölomverhältnisse von *Nautilus* durch Haller<sup>9</sup> und verbessert dessen Figur nach seinem Sinne, indem er die als Ovarialsack beim Weibchen abgekammerte Partie des Cölooms direkt mit dem Gonoduct verbindet (S. 687). (Die innere Öffnung des Gonoductes ist ursprünglich wie die des Pericardialtrichters an der Kiemenbasis zu suchen und wächst bei *Nautilus* natürlich wie bei andern Cephalopoden, erst sekundär, im Lauf der postembryonalen Entwicklung dem Keimbezirk des Cölooms zu.) Die Resultate der »phylogenetischen Methode« Thieles an dieser und andern Stellen werden dadurch keineswegs verbessert, daß sie auch auf *Dinophilus*, *Gordiüs*, Nematoden und *Polygordiüs* angewandt werden. Übrigens kann es überhaupt keine phylogenetische Methode für die Morphologie geben, sondern nur descendenztheoretische Voraussetzungen für eine solche oder eine phylogenetische (stammbaummäßige) Fassung in Anwendung morphologischer Methoden gewonnener Resultate; phylogenetische Methode wäre auch in besserer Anwendung ein Circulus vitiosus, der etwas voraussetzt, was zu ermitteln ist.

Ich kann in eine Besprechung meiner Methodik morphologischer Forschung hier nicht eintreten, man vergleiche darüber später meinen »Versuch einer allgemeinen Morphologie«, will aber doch verraten, daß das Ausgehen vom Nahen und Fortschreiten zum Ferneren, d. h. vom Ähnlichen und Ähnlichsten zum Unähnlichen erste Voraussetzung derselben ist. *Dinophilus*, *Gordiüs*, *Polygordiüs*, Solenogastren und *Nautilus* haben morphologisch vorerst gar nichts miteinander zu tun, sondern sind Angehörige ganz verschiedener Formenkreise und unmittelbar überhaupt nicht methodisch vergleichbar. Solche phylogenetische Phantasien sind nur dazu angetan das Ansehen der Morphologie in den Augen der modernen, vermeintlich exakteren Experimentalzoologie (innerhalb welcher die methodische und Begriffsverwirrung womöglich noch größer als in der alten Disziplin ist) unnötig herabzusetzen. Mein Ziel ist eine kritische Morphologie, die in erster Linie methodologisch begründet werden muß.

<sup>9</sup> B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von *Nautilus pompilius*. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien. Bd. 5. 1895.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [40](#)

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

Artikel/Article: [Teuthologische Notizen. 324-336](#)