

# Morphologische Studien

über den

Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle

der

## Cephalopoden.

Von

**Dr. Carl Grobben,**

Privatdocent an der Universität in Wien.

Seit der Zeit, wo die in folgenden Blättern mitzutheilen- den Untersuchungen angestellt worden sind, ist ein Zeitraum von zwei Jahren verflossen. Wenn schon damals die hier zu behandelnden anatomischen Verhältnisse zum Theile gut beschrieben waren, und somit in dieser Hinsicht nicht viel Neues hätte geboten werden können, so hat sich seither durch später veröffentlichte Untersuchungen dieses Wenige noch verringert. Dies gilt in gleicher Weise für die Deutung und Zusammenordnung der anatomischen Befunde. Trotz dieser neueren Veröffentlichungen besteht jedoch noch immer in einigen Punkten grosse Unklarheit und eine unzureichende Kenntniss, sowie manche Angabe und Auffassung, der ich nach meinen Untersuchungen nicht beipflichten kann, und so möge damit mein Entschluss seine Begründung finden, dass ich den durch den Titel bezeichneten Gegenstand nochmals einer Erörterung unterziehe, die auch mit Rücksicht auf die Beurtheilung, welche in neuerer Zeit in dieser Hinsicht die Mollusken erfahren haben, nicht überflüssig sein dürfte, und welche zudem Veranlassung sein wird, die noch immer nicht klargestellten Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden zu besprechen.

Eine solche Erörterung kann nicht ohne eine nochmalige Aufführung auch der bereits bekannten anatomischen Thatsachen geschehen, welche stets unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Literatur und Beifügung des Neugefundenen in kurzer, besonders

mit Rücksicht auf die anzuknüpfenden Betrachtungen gegebener Darstellung diesen vorangehen sollen.

Da es sich mir bei der Aufnahme der vorliegenden Untersuchungen vor Allem um die Zusammenordnung der anatomischen Thatsachen handelte, beschränkte ich meine Untersuchungen auf je einen Vertreter der Dekapodiden und Octopodiden, und zwar auf die mir in Triest, wo ich an der k. k. zoologischen Station die Untersuchung begann und von wo ich auch später mit dem nöthigen Untersuchungsmaterial versehen wurde, am leichtesten in grösserer Menge zugänglichen *Sepia officinalis* und *Eledone moschata*, zwei Formen, welche, wie Brock's Erörterung zeigte, zugleich die Endglieder dieser beiden Dibranchiatenreihen repräsentiren.

Die Darstellung ist in nachstehende Abschnitte getheilt:

1. Der Harn- und Geschlechtsapparat, die secundäre Leibeshöhle und der sog. Kiemenherzanhang von *Sepia officinalis*.
2. Der Harn- und Geschlechtsapparat, die secundäre Leibeshöhle und der sog. Kiemenherzanhang von *Eledone moschata*.
3. Vergleichende Darstellung derselben Organe von *Nautilus*.
4. Vergleichende Darstellung der secundären Leibeshöhle bei den übrigen Mollusken.
5. Die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden.
6. Sind die Mollusken „Pseudocoelier“?

1. Der Harn- und Geschlechtsapparat, die secundäre Leibeshöhle und der sogenannte Kiemenherzanhang von *Sepia officinalis*.

Fast allgemein werden die Nieren der Cephalopoden im Anschlusse an die in den berühmten Abhandlungen über Mollusken gemachten Angaben Cuvier's<sup>1)</sup> als Anhänge der Venen, welche in grosse Bauchfelltaschen hineinragen, dargestellt, und vermochten dieser Auffassung gegenüber andere richtigere Darstellungen des Sachverhaltes nicht durchzudringen.

An der Richtigkeit der Cuvier'schen Darstellung festhaltend, suchte Harless<sup>2)</sup> den so eigenthümlichen Bau der Cephalopodenniere zu erklären. Nach Harless ist die Cephalopodenniere

<sup>1)</sup> G. Cuvier, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817. I. Mémoire sur les Cephalopodes et sur leur anatomie. pag. 18.

<sup>2)</sup> E. Harless, Ueber die Nieren der Sepia oder die sogenannten Venenanhänge. Arch. f. Naturg. XIII. Bd. 1847. pag. 5—6.

„einer umgestülpten Drüse zu vergleichen, d. h. die secernirende Fläche umgibt aussen die Gefässramificationen, denen das Secret seinen Ursprung verdankt, was bei den Nieren höherer Thiere gerade umgekehrt ist, wo ein im Inneren gelegener Ausführgang, der Nierenkelch, nothwendig wird.“

So sehr dieser Erklärungsversuch durch das Bestreben, in die unverständlichen Verhältnisse dieses Organes Klarheit zu bringen, ausgezeichnet ist, so konnte derselbe die richtige Lösung nicht treffen, zu deren Erlangung weitere Untersuchungen nöthig waren.

Die richtige Auffassung der Cephalopodenniere finden wir bei Huxley<sup>1)</sup>, der die Venenanhänge sammt den sogenannten Bauchfeltaschen, in welchen dieselben liegen, der Heteropodenniere („contractile sac“) vergleicht: „The chambers of the venous appendages, then, in the Cephalopoda answer to a „contractile sac“, in which the secreting power and the contractile faculty have become restricted and localized in a portion of the organ.“

Ebenso vergleicht Hancock<sup>2)</sup> die Harnkammer mitsammt den Venenanhängen der Nudibranchiatenniere.

Dieselbe Auffassung scheint auch durch Gegenbaur<sup>3)</sup> vertreten zu sein, wie aus dessen sehr gedrängter Darstellung zu entnehmen ist, welche lautet: „Die Wandflächen dieser Gefässe (Kiemengefässstämme) müssen aber, soweit sie in die Säcke einragen, als der Wand der letzteren zugehörig betrachtet werden.“

Griesbach<sup>4)</sup> vergleicht, viel zu weit gehend, den Sack, in welchem die sogenannten Venenanhänge eingeschlossen liegen, der Vorhöhle des Bojanus'schen Organes der Muscheln.

Endlich gebührt Bobretzky<sup>5)</sup> das Verdienst, entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen zu haben, dass die Niere jederseits sich als ein Sack anlegt, dessen Beziehungen zu den Venen erst secundäre sind.

<sup>1)</sup> Th. H. Huxley, On the Morphology of the Cephalous Mollusca, as illustrated by the Anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda collected during the Voyage of H. M. S. „Rattlesnake“ in 1846—50. Phil. Transact. 1853. p. 62.

<sup>2)</sup> A. Hancock, On the Structure and Homologies of the Renal Organ in the Nudibranchiate Mollusca. Trans. Linn. Soc. vol. XXIV. 1864.

<sup>3)</sup> C. Gegenbaur, Grundriss der vergl. Anatomie. Leipzig 1874. pag. 376.

<sup>4)</sup> H. A. Griesbach, Ueber den Bau des Bojanus'schen Organes der Teichmuschel. Arch. f. Naturgesch. 43. Jahrg. 1877. p. 100.

<sup>5)</sup> N. W. Bobretzky, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachrichten d. kais. Gesellsch. der Freunde der Naturerkenntniss, d. Anthropol. u. Ethnographie bei der Universität Moskau. Bd. XXIV. Hft. I. Moskau, 1877 (russisch). Obige Angabe aus H. v. Ihering: Ueber die Verwandtschafts-

Was die in neuerer Zeit erschienene Arbeit von Vigelius<sup>1)</sup> anbelangt, welche das Excretionssystem der Cephalopoden als Gegenstand specieller Forschung behandelt, so sind die Angaben, welche in manch' anderer Beziehung eine Erweiterung unserer Kenntnisse bezeichnen, gerade rücksichtlich der Auffassung der Venenanhänge wenig klar, und die Bezeichnung der die letzteren enthaltenden Bauchfelltaschen als „Harnsäcke“ ist mehr in Rücksicht auf ihre Function gewählt, als dass damit ihre anatomische Zugehörigkeit zur Niere bezeichnet werden sollte.

Dass die sogenannten Bauchfelltaschen, in welchen die Venenanhänge eingeschlossen liegen, als integrierender Bestandtheil zur Niere gehören, geht ausser aus den bereits von Bobretzky gemachten Angaben über ihre Entwicklung auch aus dem anatomischen, resp. histologischen Studium dieses Organes hervor.

Damit bin ich bei der Auseinandersetzung der eigenen Beobachtungen angelangt, der ich nur voranschicken will, dass ich diejenige Körperseite, welche die Schulp trägt, als „obere“, die entgegengesetzte als „untere“, ferner das Kopfbende als „vorn“, die Körperspitze als „hinten“ bezeichne. Ich halte bei der Beschreibung diese Bezeichnung für die zweckmässigste, da mit derselben die Ausdrücke „dorsal“ und „ventral“ vermieden werden, die bei den Cephalopoden nach Leuckart's Orientirung, welche ich für die vollkommen zutreffende ansehe, für andere Körperpartien in Verwendung kommen.

Die Niere von *Sepia* (Taf. I, Fig. 1 und 3, ferner Taf. III, Fig. 27 N), die wir durch Vigelius genauer kennen lernten, besteht aus zwei symmetrisch gelagerten Säcken, welche an der Unterseite des Eingeweidetasches liegen, beim Männchen direct unter der Körperhaut, beim Weibchen von den accessorischen Drüsen des Genitalapparates bedeckt. Die beiden Nierensäcke sind in der Mittellinie mit einander durch Querbrücken verbunden. Deshalb jedoch bei *Sepia* von nur einem Harnsack reden zu wollen, wie Vigelius thut, erscheint mir mit Rücksicht auf die geringe Breite der Verbindungsgänge, vor Allem aber in Hinsicht auf den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis, sowie auf die auch von Vigelius als wahrscheinlich hingestellte phylogenetische Ent-

---

beziehungen der Cephalopoden, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 35. Bd. 1881, pag. 6, entnommen.

<sup>1)</sup> W. J. Vigelius, Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden. Niederl. Arch. f. Zoolog. Bd. V. H. 2. 1880.

wicklung nicht recht zulässig. Solche Verbindungsbrücken bestehen bei *Sepia* zwei; eine schmale an dem hinteren medialen Nierensackwinkel, eine zweite, breitere, vorn. Die vordere Verbindung beider Nierensäcke bleibt aber nicht einfach, sondern ist, wie bereits *Vigelius* angibt, zu einem grossen Sacke ( $N^1$ ) ausgebuchtet, welcher sich oberhalb der unteren Nierensäcke unter der Leber und der Schulpe weit nach hinten ausbreitet. (Vergl. die schematisch gehaltene Fig. 33 auf Taf. III.) Dieser unpaare Nierensack besitzt eine ansehnliche Ausdehnung; er reicht nicht nur weiter nach hinten als die beiden unteren Nierensäcke, sondern ist gegen sein Hinterende auch breiter als diese letzteren. Jeder der unteren Nierensäcke mündet durch einen langen, rechts und links neben der Afterpapille gelegenen Ureter (U), dessen innere Wand längsfaltig erscheint, nach aussen (Fig. 27).

Die Wand der Nierensäcke zeigt sich verschieden entwickelt. In den unteren Nierensäcken bleibt die untere Wand, sowie auch ein grosser Theil der oberen glatt, ist nur stellenweise ein wenig gefältelt; dagegen sind die oberhalb der an der oberen Nierenwand verlaufender Venen<sup>1)</sup> gelegenen Strecken der Nierensackwand vielfach zu traubigen Gebilden (Na) aus-, respective eingebuchtet. Diese Faltungen sind die sog. Venenanhänge, die glatten Wandtheile dagegen stellen den bisher gewöhnlich als Bauchfelltasche bezeichneten Theil des Harnorgans vor. Die Auffassung der glatten Nierenwand als Bauchfelltasche hat offenbar nur in der grossen Zartheit und dem festen Zusammenhang derselben mit der Körperhaut ihren Grund; in Folge beider Eigenschaften ist eine Trennung der Nierenwand von der Körperwand mit einiger Schwierigkeit verbunden und es erfolgt bei nur wenig aufmerksamer Präparation sehr leicht ein Einriss, in Folge dessen man sofort auf die sich vordrängenden Venenanhänge stösst.

In dem oberen unpaaren Nierensacke finden sich derartige Faltungen oberhalb der Venen an der unteren Wand in Fortsetzung der sog. Venenanhänge der beiden unteren Nierensäcke (Fig. 33). Wir beobachten aber in dem unpaaren Nierensack noch weitere traubige Gebilde (Fig. 33 Ga—Gp), welche lebhaft an die eben genannten Venenanhänge erinnern, sich jedoch von diesen, wie auch *Vigelius* hervorhebt, durch eine gestrecktere Form und grössere Länge unterscheiden. Genaueres Eingehen zeigt ferner, dass die sog. Venenanhänge auch viel mehr ein schwam-

<sup>1)</sup> Die Venen sind in der Abbildung und Tafelerklärung näher bezeichnet.

miges Aussehen zeigen, was seinen Grund darin hat, dass die Fältelung der Nierenwand oberhalb der Venen eine viel reichere und tiefergehende ist, während an der eben erwähnten zweiten Form von traubigen Anhängen die Wand nicht in so reicher Masse gefaltet erscheint. Diese zuletzt genannten Anhänge beginnen an der oberen Wand am vorderen Ende des unpaaren Harnsackes und laufen in zwei Reihen, sich alsbald an die untere Wand dieses Sackes begebend, an dieser bis zum Blindsack des Magens, den wir, gleichwie den Magen, ebenfalls in dem unpaaren Harnsacke gelagert finden. Das Ueberwandern dieser Anhänge von der oberen an die untere Wand erfolgt an einer stark vorspringenden Falte, welche sich am vorderen Ende der oberen Wand des unpaaren Nierensackes in der Mittellinie erhebt, sich alsbald rechterseits wendet und an der den Communicationsraum zwischen oberer und unterer Nierenabtheilung begrenzenden Wand, auf die Unterseite des unpaaren Nierensackes gelangt. Mit Ausnahme der eben beschriebenen Faltungen bleiben alle übrigen Theile des unpaaren Nierensackes glatt, sind höchstens stellenweise ein wenig gefältelt.

Die eben beschriebenen traubigen Gebilde wurden bis jetzt einfach als Pancreas bezeichnet. Dies ist jedoch nur zum Theile richtig. Das Pancreas, wie die Ausstülpungen an den Gallengängen bei den Cephalopoden benannt werden, ist vielmehr in diesen traubigen Gebilden enthalten und bedingt auch die Form der letzteren; es liegt dasselbe jedoch, wie die Untersuchung zeigt und eine einfache Ueberlegung für selbstverständlich finden wird, nicht direct im Harnsacke, sondern blos in denselben hineingehängt, somit eigentlich ausserhalb desselben, d. h. überall von der es begleitenden Harnsackwand überzogen (vergl. Fig. 33). Demnach ist die Aehnlichkeit mit den sogenannten Venenanhängen eine blos äusserliche, nicht durch dasselbe Moment, durch die Venenverzweigung, bedingte, und nur die ähnliche Verzweigung der pancreatischen Anhänge des Gallenganges führt zu der grossen, auch bereits oft hervorgehobenen Aehnlichkeit mit den sog. Venenanhängen. In gleicher Weise wie das Pancreas liegen der Magen (M) und der Blindsack desselben eigentlich ausserhalb des Harnsackes, d. h. noch vom Harnsackepithel überzogen und ragen blos in den Harnsack hinein.

Ich habe dieses Verhältniss deshalb so ausführlich besprochen, weil dasselbe einen Punkt betrifft, der zu den unklarsten in der Cephalopodenanatomie gehört, obgleich die aussen die Pancreas-

anhänge bekleidenden Zellen, sowie die Uebereinstimmung derselben mit dem Epithel der Venenanhänge bereits von H. Müller<sup>1)</sup> angegeben wurden. Die Darstellung, welche Vigelius gibt, ist verfehlt, indem Vigelius immer wieder hervorhebt, dass diese Organe frei in die Harnblase hineinragen. Diese Darstellung hat Vigelius<sup>2)</sup> auch in seiner späteren, speciell über das Pancreas handelnden Publication beibehalten, obschon auch Vigelius das Nierenepithel über den Pancreasanhängen gesehen, allerdings als „äusseres Epithel“ den Pancreasanhängen zugerechnet hat!

Was den histologischen Bau der Niere von *Sepia* anbelangt, so will ich mich ziemlich kurz fassen und mich hauptsächlich auf die Epithelien beschränken, deren Nachweis, wie bereits aus Vorigem hervorgeht, an einigen Stellen von Wichtigkeit erscheint.

Oberhalb der Venen, an den für die Excretion wichtigsten Abschnitten der Cephalopodenniere, den sog. Venenanhängen, ist die Wand der Niere vielfach gefaltet, welchen Faltungen Verästelungen der Venen folgen. Das Epithel besteht hier aus cylindrischen bis kubischen Zellen. Der Zellinhalt derselben ist grobkörnig und zeigt in dem unter dem grossen Kerne gelegenen, also der Zellbasis zugekehrten Theile eine Streifung, wie wir sie in den Zellen der Niere so häufig beobachten (Taf. II, Fig. 23). Diese Streifung welche auf eine strangförmige Anordnung der Protoplasmakörnchen zurückzuführen ist (sogenannte Stäbchenbildung), ist jedoch nicht an allen Stellen gleich deutlich ausgeprägt, indem sich an Stelle der Stäbchen zuweilen in Reihen angeordnete Körnchen finden (Fig. 20); ja mitunter fehlt die Streifung vollständig und ist auch in der zuletzt beschriebenen Form nicht mehr vorhanden. Die strangförmige Anordnung der Protoplasmakörnchen ist Folge des durch die Epithelzellen streichenden Excretionsstromes und die verschieden deutliche Entwicklung dieser Bildung ist darauf zurückzuführen, dass die Ausscheidung nicht an allen Theilen der Venenanhänge zur selben Zeit mit gleicher Lebhaftigkeit erfolgt, wie auch Solger's<sup>3)</sup> Versuche an *Eledone moschata* durch

<sup>1)</sup> Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellten vergl. anat. Untersuchungen von C. Gegenbaur, A. Kölliker und H. Müller. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. IV, 1853, pag. 343.

<sup>2)</sup> W. J. Vigelius, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das sogenannte Pancreas der Cephalopoden. Naturk. Verh. der koninkl. Akademie. Deel XXII, 1881, pag. 3 und 7.

<sup>3)</sup> B. Solger, Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge der Cephalopoden. Zoolog. Anzeiger, 1881, Nr. 88.

subcutane Injection von indigschwefelsaurem Natron gezeigt haben. Umgekehrt kann zuweilen die Anordnung in Strängen eine noch weitere Entwicklung aufweisen, indem durch Aneinanderdrängen, oder wenn man will Verschmelzung der Stränge Plättchen entstehen. Einen solchen Fall habe ich in Fig. 9 auf Taf. I abgebildet. Diese Plättchen stehen senkrecht zur Zelloberfläche, und zwar mit den breiten Seiten stets parallel zu dem Kernumfange angeordnet. Man erkennt eine solche Structur nur in der Flächenansicht oder im optischen Querschnitte der Zellen, da im optischen Längsschnitte die Plättchenbildung als einfache Streifung erscheint, sich somit von der Strangbildung in dieser Ansicht nicht unterscheidet.<sup>1)</sup>

Die Streifung des Zellinhaltes reicht nur von der Zellbasis bis zum Kern; zuweilen jedoch zeigt sich auch in dem oberhalb des Kernes gelegenen Theile des Zelleibes eine reihenweise Anordnung der hier gröberen Körnchen des Zellinhaltes. Hier finden sich überdies stark lichtbrechende kleinere und grössere Körnchen eingelagert, und zwar entweder unregelmässig zerstreut oder aber in einem Bogen über dem Kern angeordnet. Die Zellen sind von einer sehr ansehnlich dicken blassen Cuticularschichte überkleidet, welche eine senkrecht zur Oberfläche gerichtete Streifung aufweist, zuweilen wie aus lauter Stäbchen zusammengesetzt erscheint und demnach die bereits aus den Nieren anderer Thiere bekannte Stäbchencuticula wiederholt. Das Epithel sitzt, wie erwähnt, den Verzweigungen der Venen an, neben welchen Muskelbündel die Venenanhänge durchziehen. Ob letztere den Venen zuzurechnen sind, habe ich nicht weiter untersucht.

Dass das Epithel der sogenannten Venenanhänge ein mit einer Cuticula bekleidetes Cylinderepithel ist, hat schon Vigilius beobachtet, der Streifung jedoch keine Erwähnung gethan.

Gerade ein solches Epithel, wie die sog. Venenanhänge, überzieht aussen die Ausführungsgänge der Leber mit ihren als Pancreas bezeichneten Ausstülpungen (Fig. 20). Dieses Epithel wurde auch rücksichtlich seiner Uebereinstimmung mit dem Epithel der

<sup>1)</sup> Einen extremen Fall einer solchen Plättchenanordnung der Protoplasmakörnchen habe ich in dem als „Harncanälchen“ unterschiedenen Abschnitte der Antennendrüse von *Leucifer* beobachtet, wo die Protoplasmakörnchen in grossen, parallel mit dem Kerncontour gestellten und rund um den Kern verlaufenden, senkrecht zur Zelloberfläche stehenden Platten angeordnet waren. Hier sind gleichsam die kleinen Plättchen, wie sie bei *Sepia* beschrieben wurden, noch weiter zu grossen Platten verschmolzen.



Venenanhänge, bereits von H. Müller erkannt, ferner von Vigelius als „äußeres Epithel“ der Pancreasanhänge beschrieben.

Etwas verschieden gestaltet sich das Epithel der Niere in den glatten Theilen der Wand. Hier ist dasselbe viel flacher, in der Regel pflasterförmig (Fig. 25), ändert jedoch in der Höhe an den verschiedenen Stellen und dem wechselnden Contractionszustande der Niere entsprechend ab. Auch hier sind die Zellen von einer Cuticularschichte bekleidet, doch ist dieselbe, entsprechend der ansehnlichen Querausdehnung der Zellen, nicht sehr hoch. Zwischen die gewöhnlichen Epithelzellen finden sich Schleimzellen eingestreut, welche einzeln oder auch in Gruppen stehen. Diese sind bei geringer Höhe des Epithels, dem sie angehören, horizontal gelagert und unter die benachbarten Zellen geschoben, während der Endabschnitt derselben unter einem rechten Winkel gegen die Oberfläche der Wand umbiegt. Im frischen Zustande erscheinen die Schleimzellen von stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt, welche auch den Kern verdecken, der nur an Präparaten deutlich hervortritt. Unterhalb des Epithels folgt Bindegewebe mit eingelagerten Muskelfasern, wie bereits Vigelius angibt, darauf an der unteren Wand der unteren Nierensäcke eine kräftige Muskulatur, welche ich noch der Nierenwand zurechnen möchte, obgleich dieselbe von der Muskelschichte der enganliegenden Haut schwer zu trennen ist.

Was die gewebliche Zusammensetzung des Ureters anbelangt, so finden wir die vielfach längsgefaltete Wand desselben von einem Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Zellen sehr dicht stehen, so dass die Kerne in mehreren Reihen über einander zu liegen kommen. Auch Schleimzellen finden sich vor. Auf die Epithelschichte folgt lockeres Bindegewebe, in welchem zu innerst Längsmuskelfasern, nach aussen Ringmuskelfasern eingelagert sind; über den Ringmuskeln nochmals eine Schichte Bindegewebe und darauf das Epithel der Haut.

Gegen den Harnsack hin nehmen die Schleimzellen rasch an Menge zu, so dass das Epithel, welches weiter gegen den Harnsack immer mehr den Charakter des später zu beschreibenden Ureterepithels gewinnt, an Querschnitten wabenartig durchbrochen erscheint. In der Nähe der am hinteren Ende des Ureters sich erhebenden Papille wird die Ureterwand von zwei verschiedenen Epithelien bekleidet. Das eine bewahrt den Charakter des bereits beschriebenen Ureterepithels mit zahlreichen eingestreuten Schleimzellen und weist nur darin einen Unterschied auf, dass jene Zellen, welche nicht

Schleimzellen sind, Wimpern tragen (Fig. 11). Diese Epithelform nimmt nur einen kleinen Theil der Ureterwand, und zwar denjenigen, welcher die erwähnte Papille von aussen bekleidet, ein. Der übrige Theil des Ureters wird von einer zweiten Epithelform ausgekleidet, die aus cylindrischen Zellen mit grobkörnigem Inhalte besteht, welche an der Oberfläche von einer Cuticularschichte überdeckt werden (Taf. I, Fig. 8). Auch hier stehen die Zellen oft so dicht, dass die Kerne in mehrfachen Lagen übereinander liegen. In der Tiefe sind noch weitere Kerne zu beobachten, welche kleiner als die Kerne der die Oberfläche begrenzenden Zellen sind. Dieselben gehören tiefer liegenden Zellen an, welche wahrscheinlich den Ersatz der ausfallenden Epithelzellen besorgen. Diese Kerne sind nicht nur kleiner, sondern färben sich auch etwas dunkler; überdies sind ihre Inhaltkörper von geringerer Grösse als die der grossen Kerne. In dieses Epithel, welches den Charakter des Harnsackepithels trägt, sind nur spärlich Schleimzellen eingelagert. Unterhalb der erwähnten Papille wird der Ureter überall von der letzteren Epithelform bekleidet, welche dann in das Epithel des Harnsackes übergeht.

Der histologische Bau des Ureters wurde von Vigelius<sup>1)</sup> beschrieben. Doch hat Vigelius nur eine Epithelform angegeben, und zwar, wie ich glaube, diejenige, welche sich in dem Eingangsabschnitte des Ureters findet. Ich schliesse dies auch aus der beigegebenen Abbildung, welche einen Querschnitt des Ureters darstellt, der nur dem Eingangsabschnitte desselben entnommen sein kann. Dass Muskelfasern, und zwar longitudinale und circuläre, in der Wand vorhanden sind, hat Vigelius gleichfalls beobachtet, jedoch des Bindegewebes keine Erwähnung gethan.

Am inneren, hinteren Ende des Ureters, da, wo derselbe in den Harnsack übergeht, findet sich an der oberen Wand mehr lateralwärts eine Papille, deren Oberfläche zahlreiche Wülste besitzt, welche sich eine kurze Strecke über die Papille hinaus an der Harnsackwand fortsetzen (Taf. III, Fig. 27 W). An der Spitze dieser Papille liegt eine Oeffnung, die in eine später genauer zu beschreibende geräumige Höhle führt. Diese Verhältnisse wurden von Krohn<sup>2)</sup> bei *Eledone* und *Octopus* entdeckt, dann von H. Müller<sup>3)</sup> für die *Loliginen* und *Octopoden*,

<sup>1)</sup> Vigelius, Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden, pag. 130—131.

<sup>2)</sup> A. Krohn, Ueber das wasserführende System einiger Cephalopoden. Arch. f. Anatomie und Physiol. v. Müller. Jahrg. 1839, pag. 353.

<sup>3)</sup> H. Müller, a. a. O., pag. 340.

von Hancock<sup>1)</sup> in der unten citirten trefflichen Abhandlung für Octopodiden und zahlreiche Dekapodiden, auch *Sepia officinalis* beschrieben, später von Brock<sup>2)</sup> der Vergessenheit entrissen und von Vigelius<sup>3)</sup> nochmals bestätigt.

Meine eigenen Untersuchungen bestätigen die Angaben der vorhergenannten Forscher zum weitaus grössten Theile und weisen nur in einigen, später näher bezeichneten Punkten Abweichungen auf.

Jede solche Oeffnung an der Papille nun führt zunächst in einen weiten, sich nach hinten verbreiternden Canal (Taf. I, Fig. 2 Lk) und dieser in einen grossen Raum, welcher sich quer durch die ganze Breite des Körpers zwischen den unteren Nierensäcken und dem oberen grossen Nierensack erstreckt (Fig. 33). In diesem Raume finden wir das Herz, an die Wände mittelst der beiden Kiemenvenen, der Aorten und der Arteria genitalis befestigt. Derselbe steht mit weiteren Räumen im Zusammenhang; rechts und links mit je einer kleinen Aussackung, in der das Kiemenherz (Kh) mit seinem Anhang (Pd) gelegen ist, nach hinten mit einer grossen, bis an die Spitze des Eingeweidetasches reichenden Höhle (Cs), in welcher der Magen und die Genitalorgane angetroffen werden. Diese drei zuletzt genannten Räume sind von dem vorderen, das Herz aufnehmenden durch eine Querfalte (Qf) unvollkommen geschieden, welche sich an der unteren diese Höhle begrenzenden Wand etwa in der Höhe des hinteren Verbindungsganges der beiden unteren Nierensäcke erhebt (Fig. 33), quer nach rechts und links ein Stück an der unteren Wand verläuft, dann aber sich längs der Seitenwand in bogenförmigem Verlaufe beiderseits nach vorn auf die obere Begrenzungswand dieser Höhle beugt und hier endet (Fig. 2).

Die eben beschriebene Höhle ist von Vigelius als Visceropericardialhöhle bezeichnet worden. Sie wurde im Allgemeinen in ihrem morphologischen Werthe von den meisten Forschern richtig erkannt. Am klarsten jedoch sind die Angaben Bobretzky's. Bobretzky<sup>4)</sup> „unterscheidet beim Embryo (der Cephalopoden) eine besondere

<sup>1)</sup> A. Hancock, On Certain Points in the Anatomy and Physiology of the Dibranchiate Cephalopoda. The Natural History Review. 1861, pag. 473.

<sup>2)</sup> J. Brock, Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXII, 1879.

<sup>3)</sup> Vigelius, Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden etc.

<sup>4)</sup> Bobretzky, a. a. O. aus: Hofmann und Schwalbe, Jahresberichte über d. Fortschritte d. Anatomie u. Physiologie. VII. Bd. Leipzig 1879, pag. 159 citirt.

von der allgemeinen Leibeshöhle gesonderte, die Organe einschliessende Bauchhöhle, welche sich mit der Peritonealhöhle der höheren Thiere vergleichen lässt<sup>4</sup>. Bobretzky hat auch das diese Eingeweidehöhle auskleidende Epithel gesehen, wie aus der Fig. 83 auf Taf. IX hervorgeht. Wir wollen diese Höhle als „secundäre Leibeshöhle“ bezeichnen, aus Gründen, welche später auseinandergesetzt werden.

Es muss hier sogleich hervorgehoben werden, dass alle Organe, die wir in dieser Höhle gefunden haben — vor der Hand von den später speciell zu besprechenden Geschlechtsdrüsen abgesehen — also Herz, Kiemenherz mit Anhang und Magen von einem Epithel überzogen sind, welches in gleicher Weise die übrigen Theile der secundären Leibeshöhle auskleidet (Fig. 33). Es besteht demnach ein gleiches Verhältniss wie bei den Vertebraten, indem die Organe in der Leibeshöhle an Falten des Peritoneums aufgehängt sind, oder aber vom Bauchfell überkleidet in die Leibeshöhle vorspringen. Schon Hancock<sup>1)</sup> schreibt in dem oben citirten trefflichen Aufsatze: „All these organs (die im Leibesraum angetroffen werden) are covered with the membrane forming the wall of the chamber, which is reflected over them in the manner of a peritoneum.“

Eine besondere Besprechung verdienen die Geschlechtsorgane, und zwar bloss die Keimdrüsen.

Das Ovarium (Fig. 1 und Fig. 33 Ov) bildet einen Wulst längs der Arteria genitalis, von dem die heranreifenden Eier, einzeln an Stielen befestigt, in die secundäre Leibeshöhle hineinhängen. Die reifen Eier fallen nach dem Platzen ihres Follikels in die secundäre Leibeshöhle und werden durch den mit selbstständiger Oeffnung am hinteren Ende der letzteren mit weiter Mündung (J) beginnenden Eileiter (Od) aus derselben aufgenommen. Diese Verhältnisse sind bereits bekannt und zuletzt von Brock ausführlich geschildert worden. Ich stimme mit Brock nur hinsichtlich der Lage der inneren Oviductmündung nicht überein. Nach Brock<sup>2)</sup> „nimmt“ der Oviduct „von der obersten linken Ecke der Eierstockskapsel — seinen Ursprung“. Das ist jedoch, wie ich mich überzeugte, nur bei noch unentwickelten Genitalorganen der Fall. Bei voll entwickelten fand ich den mit Eiern gefüllten Oviduct stets weit nach hinten reichend und die innere Mündung desselben am hinteren Ende der sog. Ovarialkapsel.

<sup>1)</sup> Hancock, On certain Points etc. pag. 474; vergl. auch pag. 475.

<sup>2)</sup> Brock, l. c. pag. 75—76.

Brock's Angabe scheint durch eine Laesion des Eileiters veranlasst zu sein, wie ich aus folgender Stelle entnehme, wo es heisst: „Ist der Eileiter mit Eiern gefüllt, so sind seine Wände in seinem ganzen Verlauf sehr dünnhäutig und die Eierstocksmündung zu einem enormen Sack ausgedehnt.“ Dasselbe geht auch aus der Fig. 19 auf Taf. II hervor. Eine so ausserordentliche Erweiterung der inneren Oviductmündung fand ich nie, selbst nicht bei noch so sehr gefüllten Oviducten; der Oviduct hatte stets das von mir auf Taf. I, Fig. 1 abgebildete Aussehen. Doch tritt eine Laesion bei starker Füllung des Oviductes sehr leicht ein, wodurch man dann Bilder, wie das von Brock wiedergegebene, erhält.

Was die männliche Keimdrüse (Fig. 3 H) anbelangt, so kann ich, was ihre Lagebeziehungen zum Bauchfell betrifft, den bisherigen Angaben nicht beistimmen. Nach Brock<sup>1)</sup> wäre „die ursprüngliche Genitalkapsel — bei Sepia durch eine Scheidewand in zwei Kammern getheilt, von denen die untere den Hoden beherbergt, während die obere nur der Ueberleitung des Sperma's dient“. Brock bezeichnet deshalb auch diese obere Kammer, die nach ihm nur ein Theil der ursprünglichen Genitalkapsel ist, als „secundäre Genitalkapsel“. Mit seiner eigentlichen Kapsel soll jedoch der Hoden vollständig verwachsen sein. Dieser Ansicht tritt auch Vigelius<sup>2)</sup> bei.

Der Hoden liegt jedoch, wie meine Untersuchungen ergaben, nicht in einer besonderen, durch die Entwicklung einer Querscheidewand von der ursprünglichen Genitalkapsel abgeschnürten Kapsel, sondern vollständig retroperitoneal (in der Fig. 3 durch die Färbung des Peritonealüberzuges ersichtlich). Der Hoden hat sich im Gegensatz zum Ovarium nicht über die Fläche des Peritoneums erhoben, sondern unter dem Peritoneum ausgedehnt. Seine Oeffnung (HO) durchbohrt somit nicht eine Scheidewand, sondern bloss den einfachen Peritonealüberzug, welcher den Hoden nur an seiner unteren Seite bekleidet, am hinteren und den seitlichen Rändern desselben aber in die untere Wand der secundären Leibeshöhle umbiegt. Man kann sich von diesem Verhalten des Peritoneums sehr leicht an Querschnitten überzeugen. Es ist somit nicht möglich von einer secundären Genitalkapsel zu reden, da der mit diesem Namen bezeichnete Raum geradezu der Ovarialkapsel entspricht.

<sup>1)</sup> Brock, a. a. O. pag. 12, ferner vergleiche dessen Fig. 39 A auf Taf. IV.

<sup>2)</sup> Vigelius, Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden, pag. 127.

Auch das Vas deferens beginnt in der sog. Hodenkapsel mit selbstständiger Mündung (J). Indessen scheint mir bei entwickeltem Genitalapparat ein enger Anschluss zwischen innerer Vas deferens-Mündung und der Mündung des Hodens zu bestehen, indem sich an das innere Ende des Vas deferens, welches papillenförmig vorspringt, eine Falte des Peritoneums anschliesst, welche einen halbkreisförmigen Verlauf nimmt und rücksichtlich ihrer Ausdehnung mit der Hodenöffnung in Uebereinstimmung steht (Fig. 3). Auf diese Weise würde trotz Trennung der beiden Mündungen eine directe Ueberleitung des Sperma's stattfinden.

Auf eine Beschreibung der ausführenden Apparate will ich mich hier ebensowenig als beim weiblichen Genitalapparat einlassen, weil bereits Bekanntes wiederholt werden müsste.

Es muss jedoch hier noch eines Raumes gedacht werden, mit welchem nach der Entdeckung Brock's<sup>1)</sup> das Vas deferens durch eine zweite innere Oeffnung in Verbindung steht. (Fig. 3, P t.) Es geht nämlich von dem als Vas efferens unterschiedenen Theile des Samenleiters an dessen Beginn eine schmale Röhre ab, welche durch die eben erwähnte Oeffnung in einen weiten Sack führt, in welchem dieser Theil des Samenleiters gelegen ist und der von Brock gleichfalls als „Bauchfellstasche“ bezeichnet wird.

Meine Untersuchungen überzeugten mich von der Richtigkeit der Brock'schen Angaben, nur dürfte eine nochmalige Darstellung rücksichtlich der Ausdehnung dieses Sackes, der auch von Brock<sup>2)</sup> beschrieben wurde, nicht überflüssig erscheinen.

Man gelangt in diesen Sack am besten, indem man an dem in die Mantelhöhle hineinragenden Endtheil des Samenleiters in der Nähe der Kiemenwurzel oberflächlich einschneidet. Man eröffnet damit den engen vorderen Theil desselben, der von dieser Stelle nur eine kurze Strecke nach vorn verläuft und dort, sich zuspitzend, blind endigt, nach hinten aber sich ansehnlich erweitert und in dieser Erweiterung die Vesicula seminalis, Prostata, sowie den zwischen beiden gelegenen mit jener Mündung versehenen Canal aufnimmt. Alle diese Theile des Vas deferens liegen an einer, von der oberen Wand des Sackes entspringenden Falte, gerade wie das Herz und der Magen in der secundären Leibeshöhle, aufgehängt. Von dem vorderen engen Sackabschnitte geht vor dessen Uebergang in die die Vesicula etc. aufnehmende Erweiterung

<sup>1)</sup> Brock, a. a. O. pag. 19.

<sup>2)</sup> Vergl. die Beschreibung bei Brock a. a. O. pag. 16.

ein Nebensack ab, welcher sich in engem Anschlusse von der Oberseite der Needham'schen Tasche herum auf die Unterseite der letzteren in einer Spirale herumdreht, und mit seinem Ende nahe an das hintere Ende des früher beschriebenen, die Vesicula etc. aufnehmenden Sackabschnittes heranreicht. An seiner Communicationsöffnung ist derselbe von diesem letzteren durch eine kleine nach vorn gerichtete vorspringende Falte getrennt. Dieser Nebensack ist anfänglich mässig breit, erweitert sich jedoch am Ende ein wenig.

Der eben beschriebene Raum ist, wie ich mich durch Einblasen von Luft überzeugte, ausser seiner Communication mit dem Vas deferens durch den vom Vas efferens entspringenden Canal, blind geschlossen.

Was nun die morphologische Bedeutung dieses Sackes anbelangt, so liefert uns zur Auffindung desselben ein Vorkommen unter den Cephalopoden einen Anhaltspunkt. Brock<sup>1)</sup> hat beim Männchen von *Philonexis Carenae* ein zweites Vas deferens beschrieben, welches in der Hodenkapsel mit einer Oeffnung beginnt und vor der Einmündungsstelle der Prostata mit dem eigentlichen Vas deferens in Verbindung tritt.<sup>2)</sup> Dieses zweite Vas deferens von *Philonexis Carenae* vergleiche ich mit dem vom Vas efferens entspringenden Canälchen bei *Sepia* und halte beide für homolog. Daraus folgt weiter, dass der allseits geschlossene Sack, in welchen bei *Sepia* die zweite Oeffnung des Vas deferens einführt, der Genitalkapsel bei *Philonexis Carenae* zu vergleichen, d. i. der secundären Leibeshöhle, zuzurechnen ist. Und zwar muss derselbe als ein von der Hodenkapsel vollständig abgeschnürter Theil der secundären Leibeshöhle aufgefasst werden. Vorausgreifend der später erst zu gebenden histologischen Beschreibung des Peritoneums, will ich hier nur noch zur Bekräftigung meines Vergleiches anführen, dass dieser Sack bei *Sepia* von einem Epithel ausgekleidet ist, welches sehr lebhaft an jenes das Herz überkleidende Peritonealepithel erinnert. Die Entwicklungsgeschichte und eine auf diesen Punkt gerichtete ausgedehnte vergleichend-

<sup>1)</sup> J. Brock, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXXVI. 1882. pag. 570 u. ff.

<sup>2)</sup> H. v. Ihering hat die von W. Keferstein (in: Beiträge zur Anatomie des *Nautilus Pompilius*. Nachrichten d. kgl. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen. Nr. 14. 1865) bei *Nautilus* mit ov" bezeichnete Oeffnung des Eileiters mit der zweiten Oeffnung des Vas deferens bei *Sepia* verglichen. Diesen Vergleich halte ich für unstatthaft, da diese Oeffnung bei *Nautilus* nach Keferstein's Darstellung der normal vorkommenden inneren Oviductöffnung entspricht und nicht einer zweiten Oeffnung des Eileiters.

anatomische Untersuchung müssen die Frage über die Bedeutung dieses Raumes erst endgiltig entscheiden.

Die secundäre Leibeshöhle ist überall von einem Epithel bekleidet, welches jedoch an den verschiedenen Stellen einen differenten Charakter trägt. Beginnen wir mit der Oeffnung der beiden Leibeshöhlencanäle in der am hinteren Ende des Ureters befindlichen Papille. Die Aussenseite der Papille ist, wie bereits bei der histologischen Beschreibung des Ureters erwähnt wurde, von einem sehr hohen, mit zahlreichen Schleimzellen durchsetzten Epithel bekleidet, dessen Zellen Wimpern tragen. Die Innenseite der Papille dagegen, also der Anfang des Leibeshöhlencanals, dessen Wand gleichfalls in Falten erhoben ist, trägt ein Epithel, das zwar ebenfalls aus Cylinderzellen besteht, jedoch nie die ansehnliche Höhe des aussen die Papille bekleidenden Epithels erreicht und Schleimzellen nur sehr spärlich enthält (Taf. II, Fig. 12). Die Zellen tragen Wimpern, welche länger und kräftiger als die der äusseren Epithelbekleidung der Papille sind. Dasselbe Epithel kleidet den neben der Niere verlaufenden Längscanal aus und zeigt hier nur insofern einen Unterschied, als die Schleimzellen etwas häufiger vorkommen (Taf. II, Fig. 10). Denselben Charakter bewahrt auch das Epithel an der oberen Wand des Pericardialraumes, nur dass Schleimzellen noch reichlicher auftreten. Die Wimperung des Leibeshöhlenepithels findet sich an der oberen Wand stellenweise noch über und in der Höhe der Genitalgefässe, doch zeigen grössere Strecken keine Wimperung mehr. Auch fand ich sonst an keiner der von mir untersuchten Stellen Schleimzellen im Epithel vor (Fig. 17), deren Vorkommen somit in dem Pericardialraum aufhört. Die Wimperung tritt gegen die Oeffnung des Hodens zu wieder auf. Was die untere Wand der sog. Hodenkapsel anbelangt, so fehlt hier die Wimperung in dem grössten Theile und kommt nur im Umkreis der inneren Oeffnung des Vas deferens vor. Beim Weibchen dagegen fand ich die untere Wand der sog. Ovarialkapsel wimpernd. Das Epithel war hier ein niedriges Cylinderepithel, welches kürzere Wimpern trug als ich sie von der Hodenkapsel abgebildet habe. Ob auch der Ovarialüberzug wimpert, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben; doch fand ich ihn einmal wimpernd. Ein stets unbewimpertes kubisches oder pflasterförmiges Epithel bildet die Peritonealbekleidung des Magens, des Herzens (Fig. 18), der das Kiemenherz und seinen Anhang aufnehmenden Kapsel, des Kiemenherzens und des Kiemenherzanhanges (Fig. 21 Lep), des hinteren Ab-



schnittes des oberen Nierensackes, sowie die der unteren Nierensäcke, ferner der Querfalte, durch welche der Pericardialraum von der Genitalkapsel geschieden wird. Der Zellinhalt dieser Form des Leibeshöhlenepithels zeigt zuweilen in dem unterhalb des Kernes gelegenen Theile eine schwache Streifung, ganz ähnlich jener, wie selbe in den Zellen der Niere so häufig beobachtet wird. Eine solche Streifung findet sich am Peritonealüberzuge des Herzens, Magens, Kiemenherzens und Kiemenherzanhangs. An der freien Fläche werden die Zellen von einer Cuticularschichte überdeckt.

Es bleibt nur noch übrig, den Epithelüberzug des das Vas deferens umgebenden Sackes zu beschreiben; dass hier ein solcher vorhanden ist, wurde bereits früher erwähnt. Das Epithel besteht aus kubischen oder pflasterförmigen Zellen und ähnelt sehr der zuletzt beschriebenen Form des Peritonealüberzuges, wie er sich z. B. am Herzen findet. Flimmerung fand ich nirgends. Ob sich nicht etwa Schleimzellen zerstreut vorfinden, vermochte ich nicht mit Sicherheit festzustellen, da ich nur conservirte Exemplare auf diesen Punkt hin untersuchte.

Die epitheliale Auskleidung der secundären Leibeshöhle wurde bisher wenig beachtet, die Ausdehnung, sowie Beschaffenheit derselben nicht näher beschrieben. Dass der Nachweis derselben zuweilen von Werth ist, dürfte bereits aus dem oben Auseinandergesetzten hervorgegangen sein. Was die bisherigen Kenntnisse über das Leibesepithel betrifft, so beschränken sich dieselben auf die kurzen Angaben von H. Müller und Brock. Müller<sup>1)</sup> berichtet: „Ein Flimmerepithel setzt sich aus der Genitalkapsel bis an diese Oeffnung nach der Seitenzelle, aber nicht in diese selbst fort. Auch der Kiemenherzanhang, welcher in der flimmernden Höhle liegt, flimmert nicht an seiner Oberfläche, ebenso wenig als Hoden und Eierstock, obschon die Flimmerung über den ganzen freien Theil ihrer Kapsel ausgebreitet ist.“ Müller's Angaben stimmen somit rücksichtlich der Bewimperung des Hodens, der unteren Hodenkapselwand, sowie der Tasche für den Kiemenherzanhang, welche ich unbewimpert fand, mit meinen Beobachtungen nicht überein.

Brock<sup>2)</sup> gibt als Auskleidung der sog. Hodenkapsel ein einschichtiges, sehr zartes Flimmerepithel an, und hält die Flimmerung für wahrscheinlich auch in den Längscanälen der Leibeshöhle vorhanden; ferner als Auskleidung der Ovarialkapsel ein kubisch-

<sup>1)</sup> H. Müller, l. c. pag 341.

<sup>2)</sup> Brock, a. a. O., pag. 25, 31, 77.

cylindrisches Flimmerepithel, welches er auf dem Eierstock selbst vermisste und hierin Müller's Angabe bestätigt. Brock lässt auch den das Vas deferens umgebenden Sack von einem Flimmerepithel ausgekleidet sein, „welches genau dem der secundären Hodenkapsel gleicht“. Letzteres kann ich nicht bestätigen, indem ich die Wimperung stets vermisste. Ich habe zwar nur conservirte Exemplare rücksichtlich der Auskleidung des zuletzt erwähnten Sackes untersucht, doch waren die Wimpern an den Organen, wo solche sich bekanntlich finden, sehr gut erhalten, so dass an einen Verlust der Wimpern an den Zellen dieses Sackes kaum zu denken ist.

Ehe ich zur Anführung der Gründe übergehe, aus welchen ich die Bezeichnung der eben besprochenen Höhle als secundärer Leibeshöhle gewählt habe, will ich vorerst noch den Bau des Kiemenherzanhanges besprechen, über den nur sehr unzureichende Beobachtungen vorliegen. Die beste Beschreibung dieses Organes stammt von Hancock<sup>1)</sup>, welcher die Form und den Bau, letzteren soweit es nicht die mikroskopische Untersuchung betrifft, treffend beschrieb. Nach Hancock steht das vielfach gefaltete Innere des mittelst kurzen Stieles an dem Kiemenherzen befestigten Anhangs durch eine der Anheftungsstelle gegenüberliegende Oeffnung mit der Höhle in Communication, in welcher der Anhang darin liegt, communicirt jedoch nicht mit dem Kiemenherzen, von dem nur Gefässe in die Wand des Anhangs eintreten; die innere Oberfläche des Anhangs wird von einer Membran bekleidet, welche „is seen to be covered with minute, obtuse, cylindrical papillae, filled with very small granular cells“. Den Angaben Hancock's gegenüber ist die zweite von Vigelius<sup>2)</sup> herrührende Darstellung der Kiemenherzanhänge, „dass sie Verzweigungssysteme der sie tragenden Organe darstellen“, eine äusserst mangelhafte.

Der Kiemenherzanhang (P d) ist, wie schon Hancock angab, ein mittelst eines kurzen dünnen Stieles dem Kiemenherzen anhängendes Gebilde von drüsigem Aussehen (Fig. 1, 2 und 3). Er ist von gelblich-weisser Farbe. Seine Form ist beiläufig die eines Kegels (Fig. 4 und 5), die Oberfläche glatt, mit nur wenig tiefen Einbuchtungen versehen. An der der Befestigungsstelle des Anhangs entgegengesetzten Spitze des Kegels dagegen findet sich eine tiefe Spalte, deren Wände steil abfallen. Diese Spalte führt in ein

<sup>1)</sup> Hancock, On certain points in the Anat. and Phys. of the Dibranch. Cephalopoda, pag. 480.

<sup>2)</sup> Vigelius, Excretionssystem der Cephalopoden, pag. 169.

reichverzweigtes System von Gängen. Mit Hilfe von Schnitten überzeugt man sich alsbald, dass der Kiemenherzanhang ein vom Peritoneum gebildetes drüsiges Gebilde ist. Man beobachtet, wie das Leibeshöhlenepithel, welches den Kiemenherzanhang aussen überzieht, sich in die Spalte hinein fortsetzt und weiter an dem unteren Rande der dieselbe begrenzenden Wände in die Epithelauskleidung des Kiemenherzanhanges übergeht. Die innere Wand des Kiemenherzanhanges macht vielfache äusserst complicirte Faltungen, welche weit in das Lumen vorspringen, wie dies einigermaßen aus dem schematisch gehaltenen Längsschnitte (Fig. 32 auf Taf. III) ersichtlich ist. Auf diese Art entstehen zahlreiche Hohlräume, die an der Peripherie in kleinen Blindsäckchen enden. Diese Blindsäckchen verhalten sich auch histologisch von den übrigen Theilen des Kiemenherzanhanges verschieden, was in der angeführten schematischen Figur gleichfalls angegeben wurde. Eine Ausnahme davon macht nur derjenige Theil der Wand, welcher gerade über dem Kiemenherzen liegt, indem ich hier die Blindsäckchen mit differentem Epithel vermisste. Das den Kiemenherzanhang auskleidende Epithel stimmt — ausgenommen jenes der Blindsäckchen — im grossen Ganzen mit dem anstossenden Peritonealepithel überein, unterscheidet sich von demselben jedoch durch die Höhe seiner Zellen. Es ist überall ein Cylinderepithel, welches an der Oberfläche von einer dicken streifigen Cuticularschichte überdeckt wird (Taf. II, Fig. 19). Diese Streifung der Cuticularschichte ist am lebenden Gewebe oft nicht deutlich sichtbar. An Präparaten dagegen erfolgt zuweilen ein förmlicher Zerfall der Cuticularschichte in Stäbchen, so dass sogar das Bild einer Bewimperung der Zellen vorgetäuscht wird. Die Zellgrenzen sind am frischen Epithel nicht zu sehen, zum grössten Theile in Folge der starken Streifung, welche der Zellinhalt in dem unteren Theile der Zelle aufweist. Niemals sah ich die Streifung so deutlich und in solcher Ausdehnung wie in diesen Zellen. Dieselbe reicht bis in die Höhe des Kernes, ein Verhalten, das sich in gleicher Weise in allen Fällen, wo solche Streifungen vorkommen, wiederholt. Der oberhalb des dem oberen Zellende näher gelegenen Kernes befindliche Theil des Zellinhaltes ist körnig und enthält gröbere, stärker das Licht brechende Körnchen. In den blinden Endsäckchen dagegen sieht das Epithel verschieden von dem eben beschriebenen aus (Taf. II, Fig. 21). Hier ist dasselbe zwar gleichfalls ein Cylinderepithel, dessen Zellen jedoch grösser sind, mit ihrem oberen Ende häufig kuppenförmig gegen das

Lumen vorspringen, einen blassen ziemlich feinkörnigen Zellinhalt, in welchem niemals eine Streifung zu beobachten ist, besitzen, und der Cuticularbekleidung entbehren. Das Epithel sitzt einem Bindegewebe auf, welches zahlreiche, mit dem Kiemenherzen zusammenhängende Bluträume umschliesst. In demselben finden sich auch Muskelfasern (Ms) eingelagert. Bedeutendere in die Augen fallende Contractionen habe ich an dem Kiemenherzanhang nicht beobachten können.

Schwieriger als der Bau, welchem nach sich der Kiemenherzanhang als eine drüsige Differenzirung des Leibeshöhlenepithels erweist, ist die Function dieses Organes festzustellen.

Hancock<sup>1)</sup> fasst den Kiemenherzanhang als ein rudimentäres Lymphgefässsystem auf: „I would suggest, then, that we see in these cardiac appendages an apparatus for the return to the system of the extravasated lymph that may have escaped into the genital chamber, and that consequently we have here a rudimentary form of the lymphatic system.“ Vigelius<sup>2)</sup> dagegen betrachtet den Kiemenherzanhang als rudimentäres Organ, welches früher vielleicht die Bedeutung eines Excretionsorganes besessen, mit zunehmender Entwicklung der Venenanhänge jedoch diese Bedeutung verloren hat.

Ich halte die Ansicht von der Function des Kiemenherzanhanges als eines Excretionsorganes für die richtige. Dafür sprechen der drüsige Bau, sowie die strangförmige, als Streifung erscheinende Anordnung des Zellinhaltes in den Zellen der Wand — mit einziger Ausnahme der Zellen in den Blindsäckchen. Die Streifung weist auf das Vorhandensein eines lebhaften Stromes von Flüssigkeit hin, welcher durch die Zellen, und zwar von ihrer Basis in die Leibeshöhle hinein streicht. Diesen letzteren Punkt halte ich für die Entscheidung der Frage über die excretorische Function des Kiemenherzanhanges für wichtig und finde die Stütze zum Beweise desselben in der gleichen Anordnung des Zellinhaltes in den Zellen der Harncanälchen.

Ist somit die excretorische Function des Kiemenherzanhanges im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht und steht dieselbe auch der Nierenfunction am nächsten, so möchte ich sie doch nicht als Harnabscheidung bezeichnen wollen, sondern vor Allem als

<sup>1)</sup> Hancock, On certain points in the Anat. and Phys. of the Dibranch. Cephalopoda, pag. 481—482.

<sup>2)</sup> Vigelius, a. a. O., p. 169—170.

Wasserabscheidung, wobei aber gewiss im Wasser leicht lösliche Substanzen mit ausgeführt werden.

Dass dieses Organ, wie *Vigelius* der Ansicht ist, nicht mehr auf einer früher besessenen Höhe steht und als rudimentär zu bezeichnen ist, ist immerhin eine Möglichkeit. Doch halte ich bei dem Mangel jeglichen Vergleichspunktes, der hier einen Anhalt böte, eine sichere Entscheidung dieser Frage für unmöglich.

Da der bisherige Name „Kiemengerhänge“ so wenig bezeichnend ist, schlage ich vor, dieses Organ mit Rücksicht auf seinen drüsigen Bau, seine Abstammung vom Pericardialepithel, sowie seine Lage im Pericardialraum als „Pericardialdrüse“ zu bezeichnen. Es ist gewiss ein seltsames Organ, welches in anderen Gruppen des Thierreiches keinesgleichen findet und nur noch, soweit bis jetzt meine Erfahrungen und Kenntnisse reichen, in einer Molluskengruppe vorkommt.

Ich habe die grosse mit Epithel ausgekleidete Höhle, deren Beschreibung jener der Pericardialdrüse voranging, stets als „secundäre Leibeshöhle“ (*Claus*, *Hatschek*) bezeichnet, ohne mich bisher über die Gründe geäußert zu haben. Die Gründe, auf welche ich mich stütze, sind: vor Allem das Lagerungsverhältniss der Organe zu dieser Höhle und die Beziehung dieser Höhle zu der Niere; endlich auch die epitheliale Auskleidung derselben.

Was das Lagerungsverhältniss bestimmter Organe anbelangt, so ist die Gleichheit desselben mit jenem derselben Organe zu der sog. secundären Leibeshöhle bei Anneliden und Vertebraten sofort in die Augen fallend. Darm und Herz sind bei Mollusken wie Anneliden und Vertebraten, wenn sie frei in die secundäre Leibeshöhle hineinragen, an Peritonealfalten in derselben aufgehängt und gehören eigentlich der primären Leibeshöhle an. Ebenso verhalten sich die Genitalorgane in allen drei Gruppen gleich. Die Geschlechtsorgane, welche auch bei den Cephalopoden höchstwahrscheinlich dem Leibeshöhlenepithel angehören, lassen ihre Producte nicht direct in die Ausführungsgänge gelangen, sondern zunächst in die Leibeshöhle, von wo dieselben in die selbstständig beginnenden Leitungsapparate aufgenommen werden. Die oben ausgesprochene Vermuthung, dass sich das Vas deferens mit seiner inneren Oeffnung wahrscheinlich an die Hodenöffnung anschliesst, ändert nichts an dem eben auseinandergesetzten Verhältnisse, da es sich hierbei um eine secundäre Aneinanderlagerung handelt. Bereits von *Krohn*<sup>1)</sup> ist richtig bemerkt worden: „Das Ovarium der Sepia — ist dem Bau und seinem Ver-

<sup>1)</sup> *Krohn*, a. a. O. pag. 357, Anmerkung.

hältnisse zu dem hier nur einfachen Eileiter nach, dem der Vögel und Reptilien näher verwandt.“

Betreffend die Beziehung dieser Höhle zur Höhle der Niere, halte ich es für vollkommen gerechtfertigt, dieselbe als homolog derjenigen zu betrachten, welche bei anderen Mollusken besteht und die sich auch bei den Würmern und Vertebraten findet. Sowie ich einerseits aus dieser Beziehung einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der Auffassung der grossen Höhle als secundärer Leibeshöhle ableite, so muss ich andererseits für diese Communication auch die bei den zum Vergleich herangezogenen Thiergruppen angewendete Bezeichnung des „Wimpertrichters“ übertragen. Und zwar fasse ich den vorderen Theil der Leibeshöhlecanäle, von der Papille im Ureter angefangen ein Stück nach hinten als Wimpertrichter auf. Die trichterförmig in den Ureter vorspringende Papille ist nur das in den Nierensack vorspringende Ende des Wimpertrichters. Der Wimpertrichter von *Sepia* unterscheidet sich von den anstossenden Partien der Leibeshöhle nicht so scharf wie bei anderen Mollusken. Somit bin ich mit der Bezeichnung der Communicationsöffnung als Wimpertrichter zu einer Auffassung gelangt, welche bereits, und mit vollem Rechte, Hancock<sup>1)</sup> vertrat. Hancock hat, wie noch später erwähnt werden wird, sowohl die Genitalkapsel der Cephalopoden richtig mit dem Pericardium der Nudibranchiaten, als auch nur einen Theil des zwischen der von ihm richtig verstandenen Niere und der Genitalkapsel verlaufenden Canales der Octopodiden mit dem „pyriform vesicle“ der Nudibranchiaten, welche nichts Anderes als der Wimpertrichter ist, verglichen. Inwieweit Hancock's Vergleich im Speciellen nicht glücklich durchgeführt ist, soll später besprochen werden.

Merkwürdigerweise sind von dieser Auffassung, welche als die zunächstliegende erscheint, alle späteren Forscher, welche diesen Punkt erörterten, abgegangen. So hat Vigelius<sup>2)</sup> gegen die richtige Auffassung Hancock's eine Reihe von Einwänden erhoben, welche jedoch mit Ausnahme eines einzigen nichts gegen Hancock's Auffassung beweisen, da sie nur auf einer falschen Auffassung der Thatfachen und vollkommenen Verkennung der bereits von Hancock richtig erkannten Verhältnisse beruhen. Nur der eine Einwand ist der Besprechung werth. Er betrifft den

<sup>1)</sup> Hancock, On the Structure and Homologies of the Renal Organ in the Nudibranchiate Mollusca, pag. 525.

<sup>2)</sup> Vigelius, Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden, pag. 171 u. ff.

Umstand, dass bei *Nautilus*, einer zweifelsohne phylogenetisch sehr alten Cephalopodenform, die beiden in Frage stehenden Oeffnungen der Leibeshöhle nicht in die Niere, sondern in die Kiemenhöhle führen. Mit Rücksicht nun auf das phylogenetisch höhere Alter des *Nautilus* soll die Einmündung der Leibeshöhlencanäle in die Niere, wie sie bei den übrigen Cephalopoden vorkommt, erst als ein secundäres Verhältniss aufzufassen sein, könnte somit nur als Analogie und nicht als Homologie im Vergleiche mit den übrigen Mollusken betrachtet werden. Auch Brock neigt dieser Anschauung zu. Vollends ist Ihering<sup>1)</sup> für dieselbe eingenommen und betrachtet diese Communication „als eine den älteren Cephalopoden abgehende und erst innerhalb der Classe erworbene Einrichtung“, da sich aus diesem Umstande ein neues Argument für die polyphyletische Abstammung der Mollusken gewinnen lässt. Ihering versuchte auch die Entstehung dieser Communication zwischen Leibeshöhle und Kiemenhöhle zu erklären. Danach wäre „die Ausmündung der Leibeshöhle erst secundär zu Stande gekommen durch Vermittlung von Hautporen“, wie sich solche bei den Cephalopoden am Kopf, an den Armen finden, und welche in subcutane Sinus führen. Bei innigerem Aneinanderlegen der Wand dieser Sinus an die der Leibeshöhle würde dann ein Durchbruch erfolgt und auf diese Art die Oeffnung der Leibeshöhle entstanden sein. Dass ich diese Erklärung für verfehlt halte, wird sich aus der folgenden Auseinandersetzung von selbst ergeben.

So sehr ich den eben erwähnten Einwand als überhaupt den einzigen triftigen schätze, so glaube ich doch, dass sich demselben einiges Beachtenswerthe entgegenhalten lässt. *Nautilus* ist sicherlich eine Cephalopodenform, welche in den meisten Theilen ihrer Organisation phylogenetisch ältere Charaktere als die Dibranchiaten bewahrt hat. Doch ist es verfehlt, aus dem Umstande allein, dass eine Form die phylogenetisch ältere ist, es als selbstverständlich abzuleiten, dass bei derselben alle Verhältnisse im Vergleich mit denjenigen der jüngeren Gruppen als die phylogenetisch älteren zu betrachten sind. Es darf nicht unbeachtet gelassen werden, dass auch in der Reihe, deren letzter lebender Repräsentant *Nautilus* ist, selbstständige Variationen stattgefunden haben, und dass auch bei *Nautilus* ursprüngliche Charaktere durch secundäre verdrängt wurden. Schon Ihering hat dies mit vollem Rechte hervorgehoben: „*Nautilus* nimmt in einigen Beziehungen

<sup>1)</sup> H. v. Ihering, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. XXXV. Bd., 1881, pag. 10.

eine besonders niedere Stellung ein — und dies hat man bisher unberechtigter Weise zu der Annahme verallgemeinert, dass *Nautilus* in jeder Beziehung ein primitives Verhalten aufweise und allen vergleichend morphologischen Verhandlungen als Ausgangspunkt dienen müsse.“ Ich will hier nur das Vorkommen eines bloss einerseits fungirenden Ausführungsapparates der Genitaldrüse erwähnen, was doch gewiss kein ursprüngliches Verhalten repräsentirt, wogegen der ursprünglich beiderseits fungirende Leitungsapparat sich bei der am meisten modificirten Cephalopodengruppe, bei den Octopodiden, erhalten hat. Ist daher die Annahme, dass die Dibranchiaten rücksichtlich der Einmündung der Leibeshöhle in die Niere das phylogenetisch ältere Verhalten beibehalten, in dieser Beziehung aber die Tetrabranchiaten derart variirt haben, dass endlich die Leibeshöhle direct nach aussen führte, ungereimt? Ich glaube doch nicht.

Und zwar stelle ich mir die selbstständige Ausmündung der Leibeshöhlencanäle entstanden vor durch eine bis zur Mündung erfolgte Längstheilung des Ureters, so dass die Leibeshöhlenmündung neben der des Ureters direct in die Kiemenhöhle führte.

Halte ich somit einen Zwang, aus dem höheren phylogenetischen Alter von *Nautilus* auch die berührten Verhältnisse desselben als primäre ansehen zu müssen, für durchaus nicht bestehend, so gestehe ich andererseits immerhin die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit, zu, dass wirklich bei den phylogenetisch ältesten Cephalopoden die Leibeshöhlenöffnungen direct nach aussen führten, so dass die Einmündung der Leibeshöhle in die Niere bei den Dibranchiaten als secundäres Verhalten aufzufassen wäre. Einen Anhaltspunkt dazu finde ich vor Allem in dem von mir als Stammform der Cephalopoden aufgefassten Mollusk, an den sich die Verhältnisse von *Nautilus* direct anschliessen.

Trotzdem ist jedoch daran festzuhalten, dass die Oeffnung, welche aus der Leibeshöhle hinausführt, homolog ist der Communicationsöffnung zwischen Niere und Pericardialraum bei den übrigen Mollusken. Die Ausmündung direct nach aussen mag für die Cephalopodengruppe ein primäres Verhalten repräsentiren, im Vergleich mit den übrigen Mollusken jedoch ist dieselbe als secundäres aufzufassen, aus welchem durch Zurücktreten der Oeffnung in die Niere tertiär das primäre Verhältniss hergestellt worden ist.



## 2. Der Harn- und Geschlechtsapparat, die secundäre Leibeshöhle und der sogenannte Kiemenherzanhang von *Eledone moschata*.

Die Nieren von *Eledone moschata* weisen viel einfachere Verhältnisse als die von *Sepia* auf. Dieselben (Taf. III, Fig. 29 N) stellen paarige Säcke vor, welche an keiner Stelle mit einander in Verbindung stehen. Sie sind ein wenig asymmetrisch entwickelt und erscheint demnach auch die Lage der Ureterpapillen (U) eine asymmetrische, indem der rechte Ureter näher der rechten Kieme liegt als der linke der seiner Seite, indem letzterer etwas medialwärts gerückt ist. Diese Verhältnisse sind bereits von Brock<sup>1)</sup> und Vigelius<sup>2)</sup> beschrieben worden. Das Genauere der Eledoneniere betreffend, soll dieselbe nach Vigelius mit der von ihm beschriebenen Octopusniere bis auf geringfügige Unterschiede übereinstimmen. Eine nochmalige Beschreibung dürfte jedoch nicht überflüssig erscheinen.

Die Nieren von *Eledone* nehmen fast den ganzen unteren Abschnitt des hinteren Theiles des Eingeweidetasches ein, sind jedoch im Besonderen in ihrer Lagerung einem bedeutenden, durch die Entwicklung der Geschlechtsorgane bedingten Wechsel unterworfen. Die ursprüngliche Lagerung der Nieren mag diejenige sein, wo sich dieselben längs der ganzen Unterseite des hinteren Theiles des Eingeweidetasches erstrecken und in ganzer Länge in der Mittellinie aneinander stossen. Dieses Verhältniss fand ich bei jungen Weibchen mit noch sehr wenig entwickelten Ovarien. Beim Männchen jedoch beobachtete ich niemals, dass die Nieren den Eingeweidetasch von unten vollkommen bedecken. Hier nähern sie sich nur in den vorderen Partien fast bis zur Berührung, weichen jedoch nach hinten zu in geschwungenem Bogen auseinander (Fig. 29), so dass die Genitalorgane, welche offenbar Ursache dieses Auseinanderweichens der beiden Nierensäcke sind, am Grunde des Eingeweidetasches von unten durch die Niere nicht bedeckt werden.

Die beiden Nierensäcke dehnen sich nicht bloss hinter den Ureterpapillen aus, sondern besitzen auch vordere zipfelförmige Ausbuchtungen von ansehnlichem Umfange, welche entweder beiderseits dieselbe Ausdehnung besitzen, oder aber eine Asymmetrie aufweisen, indem der vordere Zipfel des einen Nierensackes um ein Stück hinter dem des anderen zurückbleibt. Die Nierensäcke schlagen

<sup>1)</sup> Brock, Geschlechtsorgane der Cephalopoden, pag. 55.

<sup>2)</sup> Vigelius, Excretionssystem der Cephalopoden etc., pag. 146 u. ff.

sich überdies lateralwärts auf die obere Seite des Eingeweidesackes um, und können sogar den hinteren Theil der Eingeweide ringförmig umfassen. Letzteres ist beim Männchen der Fall, wenn die Hoden nicht stark entwickelt sind, indem dann die beiden Nierensäcke auch an der oberen Seite nochmals aneinanderstossen. Beim Weibchen jedoch und bei Männchen, deren Hoden mächtig geschwellt ist, werden die beiden Harnsäcke in der oberen Mittellinie auseinandergedrängt. Beim Männchen wird dann, da sich der Hoden nach rechts ausdehnt, der rechte Harnsack nach vorn verschoben, während umgekehrt der linke eine geringe Verschiebung nach hinten erfährt. Die ausgedehnteste Verschiebung jedoch erleiden die Nierensäcke beim Weibchen, wenn das Ovarium in voller Reife sich befindet, indem dieselben an die Vorderseite des letzteren hinaufgedrängt erscheinen. Auch bei *Eledone* springen die benachbarten Organe in das Nierenlumen ein wenig vor.

Während die untere Wand sowie der grösste Theil der oberen Wand der Nierensäcke glatt bleiben und nur in contrahirtem Zustande gefältelt erscheinen, ist der oberhalb der an der Niere verlaufenden Venen<sup>1)</sup> gelegene Wandtheil zu den sogenannten Venenanhängen (Na) gefaltet. Diese verlaufen entsprechend dem Venenverlaufe in einem nach hinten convexen Bogen, am Vorderende der unteren Abtheilung jedes Nierensackes beginnend, zum Kiemenherzen (Kh), das sie auch von der Seite und von oben umgeben; in einem zweiten kleineren Bogen von dem eben beschriebenen zum äusseren vorderen Winkel des Harnsackes; in einem dritten in den vorderen zipfelförmigen Aussackungen, welcher sich an den ersten anschliesst, als dessen Fortsetzung er erscheint.

Im Gegensatze zu *Sepia*, wo die Venenanhänge gelappt und traubenförmig gestaltet sind, besitzen jene von *Eledone* keulenförmige Gestalt. Die Keulen, welche mit ihrem schmälern Ende der Vene zugekehrt sind, zeigen an der Oberfläche kleine Furchen und Löcher (Fig. 29), welche in vielfache, sehr enge Spalten begrenzende Einstülpungen der Wand führen.

Was endlich die Ureterpapillen (U) anbelangt, so ragen dieselben nicht weit in die Kiemenhöhle vor. Trotzdem besitzen die Ureteren eine ansehnliche Länge, indem sie sich in den Nierensack hinein röhrenförmig verlängern. Die Ureterwand ist längsgefaltet, wie dies auch bei *Sepia* der Fall ist.

<sup>1)</sup> Die Venen sind in der Tafelerklärung näher bezeichnet.

In dem histologischen Verhalten finden wir eine grosse Uebereinstimmung mit *Sepia*. Die sogenannten Venenanhänge bestehen aus einem den Verzweigungen der Vene folgenden Epithel, welches aus Cylinderzellen, ganz ähnlich denen von *Sepia*, besteht (Taf. II, Fig. 22). Stellenweise sind die Zellen niedriger, so dass die Breite der Zellen ihre Höhe übertrifft. An der Basis finden wir die strangförmige Anordnung des Zellinhaltes, verschieden hoch reichend, zuweilen wenig deutlich ausgeprägt, was mit der momentanen Intensität der Function, resp. dem Stillstande derselben, zusammenhängt. Der über dem Kern gelegene Theil des Zellinhaltes enthält stark lichtbrechende, wie Fett aussehende Tröpfchen, welche an den Präparaten fehlen. An der Oberfläche sind die Zellen mit einer dicken, sogenannten Stäbchencuticula versehen. Das Epithel sitzt den Gefässen an, neben welchen kräftige Muskelbündel (Ms) die Venenanhänge durchziehen.

Die Streifung in den Zellen der Venenanhänge hat wahrscheinlich *Vigelius* gesehen. *Vigelius*<sup>1)</sup> beschreibt zwischen der Gefässwand und dem Epithel eine „farblose Schicht, welche zahlreiche quer gestellte Protoplasmastreifen zu enthalten schien“, deren Zugehörigkeit zum Epithel er für wahrscheinlich hält, ohne indessen darüber zu einem vollkommen sicheren Resultate gelangt zu sein.

Die glatten Wände der Nierensäcke werden wie bei *Sepia* von einem Pflasterepithel, bei starker Faltung cylindrischen Epithel bekleidet, in dessen Zellen ich keine Streifung beobachtete. Dagegen finden sich zahlreiche fettglänzende Tröpfchen im Zellinhalt vor; an der Oberfläche sind die Zellen von einer dünnen Cuticularschichte überdeckt. Schleimzellen liegen überall bis in den Ureter hin eingestreut.

Der Ureter wird von einem Epithel bekleidet, welches dem Epithel aus den weiter hinten gelegenen Theilen des Ureters von *Sepia* sehr ähnlich sieht (Taf. II, Fig. 16). Es ist ein Cylinderepithel, dessen Zellen einen körnigen Inhalt besitzen. Nach aussen folgt auf das Epithel Bindegewebe mit kräftiger Muskulatur, welche aus einer inneren Längs- und äusseren Ringfaselage besteht.

An der Basis des Ureters findet sich eine mit radiär verlaufenden Längswülsten versehene Papille (Taf. III, Fig. 29 W), an deren Spitze eine Oeffnung in ein System von Räumen führt

<sup>1)</sup> *Vigelius* a. a. O., pag. 156.

(vergl. Fig. 28, 30 und 34); zunächst in einen kurzen Gang, der einerseits in einen flaschenförmigen, gleichfalls mit zahlreichen, wieder vielfach gefalteten Längswülsten versehenen Blindsack übergeht, welcher in seiner Enderweiterung den Kiemenherzanhang (Pd) enthält, andererseits sich in einen langen, engen Canal (Lk) fortsetzt, welcher am Halse des flaschenförmigen Blindsackes beginnt und zu der die Geschlechtsdrüse einschliessenden, respective mitbildenden Kapsel verläuft. Beim Weibchen (Fig. 30) sind diese Canäle schmal und beiderseits gleich entwickelt; sie begleiten die Oviducte (Od) an deren Aussenseite, biegen mit denselben auf die Unterseite des Ovarialsackes (Ov) um und münden in diesen mit engen trichterförmigen Oeffnungen. Diese letzteren liegen aussen von der gemeinsamen Mündung, zu welcher, wie zuerst Brock hervorhob, die beiderseitigen Oviducte an ihrem Ende zusammenfliessen. Bei sehr entwickelten Ovarien (wie in Fig. 30) hat es den Anschein, als wäre die Mündung der Oviducte keine gemeinsame. Es rührt dies jedoch von der starken Ausdehnung der Ovarialsackwand her, in Folge deren die nicht beträchtliche Vertiefung, in welcher die beiden Oviducte zusammentreffen, vollkommen abgeflacht wird. Der Sack nun, in den die Canäle hineinführen, ist das Ovarium. Die Eier sitzen an dem grössten Theile der Wand einzeln auf (Fig. 34); ausgenommen davon ist nur die untere Seite, an welcher die Mündungen der Oviducte und der Canäle liegen. Hier zeigt die Ovarialwand zahlreiche Falten, welche sich in Falten der Canäle fortsetzen.

Beim Männchen (Fig. 28) dagegen verhalten sich die beiden zur Genitalkapsel verlaufenden Canäle asymmetrisch, sowohl in der Ausbildung als im Verlauf. Der rechte Canal ist wie beim Weibchen in seiner ganzen Länge ein gleichweites schmales Rohr, welches nach mehreren Biegungen zunächst nach links einwärts zum Herzen, von da neben der Genitalarterie zur Hodenkapsel verläuft und an der oberen Seite derselben in der Nähe der Anheftungsstelle des Hodens mit spaltförmiger Oeffnung in die Kapsel einmündet. Der linke Canal dagegen ist nicht nur breiter als der rechte, sondern erweitert sich auch gegen die Hodenkapsel zu allmähig. Er ist kürzer als der rechte und mündet an der vorderen Seite, gleichfalls in nächster Nähe der Anheftungsstelle des Hodens, in die Hodenkapsel ein.

Der Hoden (H) ist ein kugeliges Organ, welches blos an einer Stelle, und zwar vorn, an der ihn einschliessenden Kapsel befestigt ist, sonst frei in seine Kapsel hineinragt und sich somit in der

Lagerung von dem Sepiahoden unterscheidet. Die Mündung des Hodens (HO) findet sich an dem der Befestigungsstelle entgegengesetzten Ende, entfernt von der Mündung des Ausführungsganges (J), welche an der unteren Seite nahe dem linken vorderen Winkel der Hodenkapsel liegt und eine weite, trichterförmige Oeffnung darstellt.

Das früher beschriebene Canalsystem ist sehr dickwandig und besteht seiner geweblichen Zusammensetzung nach aus einem Epithel, auf welches nach aussen Bindegewebe mit eingelagerten kräftigen Längs- und Ringmuskeln folgt. Das Epithel besitzt an verschiedenen Stellen ein verschiedenes Aussehen. Der Wimpertrichter, der flaschenförmige Sack, sowie die Längscanäle, welche rücksichtlich ihrer histologischen Zusammensetzung bereits von Brock<sup>1)</sup> beschrieben wurden, sind von einem Wimpern tragenden Cylinderepithel ausgekleidet (Taf. II, Fig. 14 und Fig. 26), welches auch schon H. Müller angibt. In dem flaschenförmigen Sacke, welcher den Kiemenherzanhang enthält, zeigen die Zellen an ihrer Basalseite die schon so oft begegnete Streifung (Fig. 13). Die Wimpern durchsetzen auch eine ansehnlich breite Cuticularschichte. Der in den flaschenförmigen Sack hineinragende Kiemenherzanhang ist gleichfalls von einem Epithel überzogen, welches ich nur stellenweise wimpernd, stellenweise jedoch ohne Wimpern fand, so dass bloss die Cuticularschichte die Zellen bedeckt. Auch ist das Epithel nicht so hoch, sondern bloss ein cubisches oder Pflasterepithel. Den Ovarialüberzug fand ich mit Ausnahme des Ueberzuges der Eier selbst überall aus einem Wimpern tragenden, cubischen oder Cylinderepithel gebildet. Brock<sup>2)</sup> hat dasselbe bereits beschrieben, konnte aber eine Flimmerung nicht auffinden, deren Abwesenheit er jedoch für kaum wahrscheinlich hält. An dem flachen Ueberzuge des Hodens beobachtete ich keine Wimperung. Dagegen wimpert, wie bereits Brock angab, die Auskleidung des den Hoden aufnehmenden Sackes. Die Bewimperung war nur stellenweise continuirlich, an den unteren Theil der Wand jedoch discontinuirlich, indem die Wimpern in Büscheln standen. Indessen schienen alle Zellen, die hier keine bedeutende Höhe besitzen, je ein solches Wimperbüschel zu tragen (Fig. 24).

Dass der Kiemenherzanhang und der Hoden an der Oberfläche nicht wimpern, hat bereits H. Müller angegeben. Müller

<sup>1)</sup> Brock a. a. O., pag. 58, 63.

<sup>2)</sup> Brock a. a. O., pag. 100—101.

lässt auch den Eierstock unbewimpert sein. Offenbar bezieht sich diese Angabe auf den Ueberzug der Eier selbst, da sowohl für die freien Theile der Eierstockkapsel als der Hodenkapsel Wimperung angegeben wird.

Das eben in Kürze beschriebene Canalsystem wurde von A. Krohn<sup>1)</sup> entdeckt, bereits gut beschrieben und als „wasserführendes System“ in die Wissenschaft eingeführt. Den morphologischen Werth dieses Apparates hat zuerst Hancock<sup>2)</sup> richtig aufgefasst, welcher nicht nur die Homologie dieses Canalsystems der Octopodiden mit dem von H. Müller und ihm beschriebenen System von Räumen der Dekapodiden, sondern vor Allem die Homologie mit dem Pericard und Nierentrichter der Nudibranchiaten aufstellte. Hancock<sup>3)</sup> wies auch auf die Unhaltbarkeit und Unwahrscheinlichkeit der Ansicht hin, dass Wasser durch diese Räume von aussen aufgenommen werde, hielt vielmehr dieses Canalsystem für eine ausgebreitete Niere („diffused kidney“), welche vorwiegend eine Wasserabscheidung besorge, während die Entfernung der eigentlichen Harnstoffe durch die Nierensäcke erfolge. Dagegen hat Brock<sup>4)</sup> in seiner ersten Publication dieses Canalsystem, welches er ausführlich beschrieb und dessen Function am ehesten noch als die der Besorgung der Wasseraufnahme muthmasst, als „Spalten zwischen den Bauchfellstaschen der einzelnen Organe“ aufgefasst und als „den uns unverständlichen, weil reducirten, Ueberrest eines ausgedehnteren Apparates“ bezeichnet, „dessen Spuren bei phylogenetisch älteren Formen verfolgt werden müssen“. Brock hat an der Homologie dieses Canalsystemes mit dem der Dekapodiden festgehalten, wenn auch damals das Ovarium der Octopodiden nicht vollständig verstanden. Vigelius<sup>5)</sup> verschiedene Bemerkungen lassen über die Ansicht des Autors in vollem Zweifel. Auf den Satz, „dass den Dekapoden ein Wassergefässsystem fehlt, und dass ihre Visceropericardialhöhle keineswegs als das Homologon des Wassergefässsystemes der Octopoden angesehen werden kann“, folgt sogleich der weitere: „Dennoch stehen beide phylogenetisch in einer sehr engen Beziehung zu einander und stammen un-

<sup>1)</sup> Krohn a. a. O., pag. 357—358.

<sup>2)</sup> Hancock, On certain Points etc., pag. 475 und: On the Structure and Homologies of the Renal Organ etc., pag. 525.

<sup>3)</sup> Hancock, On certain Points etc., pag. 482.

<sup>4)</sup> Brock, Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden, pag. 108.

<sup>5)</sup> Vigelius, Excretionssystem der Cephalopoden, pag. 170.

zweifelhaft von einer gemeinschaftlichen Urform ab.“ Aus solchen sich noch öfter ergebenden Widersprüchen gewinnt der Leser im Allgemeinen den Eindruck, dass Vigelius beide Organe doch nicht für in engerer Homologie stehend hält. So hat auch Brock die verschiedenen Aeusserungen von Vigelius aufgefasst, liess sich freilich durch die in Bezug auf die Leibeshöhle ausgedehnteren Beobachtungen von Vigelius in seiner früheren richtigen Auffassung irre machen.<sup>1)</sup> Später hat Ihering<sup>2)</sup> wieder die vollkommene Homologie dieses Canalsystemes bei den Dekapodiden und Octopodiden behauptet und Brock<sup>3)</sup> neuerdings dieselbe Anschauung vertreten, sowie auch die Verhältnisse bei den Octopodiden richtig aufgefasst.

Aus einem genaueren Vergleich des sogenannten Wassergefässsystemes der Octopodiden mit der secundären Leibeshöhle der Dekapodiden ergibt sich die Homologie beider Bildungen sogleich. Hier wie dort finden sich dieselben Beziehungen dieses Raumes mit der Niere, mit den sogenannten Kiemenherzanhängen und den Geschlechtsorganen. Die Abschnitte dieses Raumes sind nur enger geworden und haben dickere Wände erhalten, Eigenthümlichkeiten, die, so sehr sie im ersten Augenblicke störend wirken mögen, doch für die Homologisirung beider Apparate kein Hinderniss bieten können.

Wie auch Brock ausführte, ist aus der grossen secundären Leibeshöhle der Dekapodiden, in welche die meisten angrenzenden Organe, so der Magen, das Herz, das Kiemenherz, vom Peritoneum überdeckt, hineinragen, durch Reduction das enge Canal-system der Octopodiden entstanden, mit welcher gleichzeitig eine Herausschiebung des Magens, Herzens und auch des Kiemenherzens aus der secundären Leibeshöhle erfolgte. Die gleichfalls stattgefundene Herausschiebung des Kiemenherzens (vergl. Taf. III, Fig. 34) möchte ich noch besonders hervorheben, weil ich mich in diesem Punkte mit Brock's<sup>4)</sup> Angabe im Widerspruch befinde,

<sup>1)</sup> J. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb., VI. Bd., 1880, pag. 233.

<sup>2)</sup> Ihering, l. c., pag. 9.

<sup>3)</sup> J. Brock, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., XXXVI. Bd., pag. 596 u. ff.

<sup>4)</sup> Brock, an eben a. O., pag. 599; vergl. ferner pag. 108, sowie die schematischen Figuren in der von demselben Autor herrührenden Arbeit: „Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden.“

nach welcher auch bei den Octopodiden das Kiemenherz in einer Kapsel liege, die jedoch vollkommen geschlossen und durch Theilung aus der ursprünglichen, das Kiemenherz und seinen Anhang aufnehmende Kapsel, wie dieselbe bei den Dekapodiden vorkommt, hervorgegangen sein soll. Das Kiemenherz liegt jedoch vollkommen ausserhalb des Peritonealüberzuges und haben bereits Krohn und H. Müller beobachtet, dass das Kiemenherz bloss von Faserewebe umgeben und nicht in einer Höhle gelagert ist. Auch möchte ich Vigelius' Bemerkung: „Das Kiemenherz entbehrt einer eigenen freien Kapsel“, in meinem Sinne deuten.

Wenn auch die oben genannten Organe aus der secundären Leibeshöhle verdrängt wurden, so konnte die Geschlechtsdrüse nie in derselben fehlen; denn die Geschlechtsdrüse gehört der letzteren an, und ich möchte dies weiter in dem Sinne verwerthen, dass die Geschlechtsproducte bei den Cephalopoden, wenigstens phylogenetisch, aus dem Epithel der Leibeshöhle ihren Ursprung genommen haben, was umgekehrt eine weitere Stütze für die Auffassung dieser Höhle als secundäre Leibeshöhle bietet.

Ebensowenig konnte der sogenannte Kiemenherzanhang, die Pericardialdrüse, den Zusammenhang mit der secundären Leibeshöhle verlieren, denn auch sie gehört der letzteren an und ist, wie bereits bei *Sepia* gezeigt wurde, aus dem Epithel derselben hervorgegangen.

Ergibt sich aus der bereits hervorgehobenen Homologie des sogenannten Wassergefässsystemes der Octopodiden mit den gleichen Räumen der Dekapodiden für ersteres die Bezeichnung als secundäre Leibeshöhle von selbst, so erscheint als weitere Folgerung die Deutung der zwischen Niere und dieser Höhle bestehenden Communication als Wimpertrichter. Und zwar entspricht dem Wimpertrichter der übrigen Mollusken nicht der ganze Längscanal zwischen Niere und Genitalorgan, sondern nur der an der Niere gelegene Anfangstheil desselben. Die in den Nierensack vorspringende Papille ist somit in gleicher Weise wie bei *Sepia* nur das papillenförmige Nierenende des Wimpertrichters. Bei *Eledone* lässt sich auch die zweite Grenze des Wimpertrichters einigermaßen bestimmen, indem dieselbe kaum über jene Stelle hinausgehen dürfte, wo sich der Längscanal und der flaschenförmige, die Pericardialdrüse aufnehmende Sack trennen. Auch bei *Eledone* lässt sich der Wimpertrichter nicht von den anstossenden Partien der Leibeshöhle scharf unterscheiden.



Bereits Hancock<sup>1)</sup> hat nur einen Theil des Canales als Homologon des Wimpertrichters der von ihm untersuchten Nudi-branchiaten gedeutet. So sehr Hancock in dieser Anschauung im Rechte ist, so wenig vermag ich im Uebrigen seiner Vergleichung beizustimmen. Ich habe hier Hancock's unrichtige Vergleichung des bei *Doris tuberculata* zwischen Niere und pyriform vesicle bestehenden langen Canales mit dem Leibeshöhlencanal von *Eledone* im Auge. Hancock betrachtet den ersteren als röhrenförmige Verlängerung der birnförmigen Blase („tubular prolongation of vesicle“) und somit als zur Leibeshöhle zugehörig. Er befindet sich jedoch hierin im Unrecht, soweit dies aus seinen eigenen Angaben zu entnehmen ist, nach denen der Längscanal zwischen Niere und pyriform vesicle bei *Doris tuberculata* seinem Baue nach zum Nierensacke zu rechnen ist. Der lange Canal, welcher bei den Octopodiden zwischen Wimpertrichter und Genitaldrüse liegt, ist als eine durch die speciellen Lagerungsverhältnisse der Organe entstandene Einrichtung aufzufassen.

Es bleibt nur noch übrig, die Pericardialdrüse von *Eledone moschata* zu beschreiben. Dieselbe (Taf. I, Fig. 6 und 7) ist relativ kleiner als die von *Sepia*. Sie besitzt eine röthlich-violette Farbe. Auch in Bau und Form unterscheidet sich dieselbe von derjenigen von *Sepia*. Sie ist nicht kegelförmig, sondern unregelmässig kuchenförmig gestaltet und mit starken vorragenden Buckeln versehen. An ihrer Oberfläche bemerkt man eine Anzahl von Spalten, welche in das Innere der Drüse führen, eine Abweichung von *Sepia*, wo eine einzige in das Innere führende Spalte vorhanden ist. Jede solche Spalte führt in ein geschlossenes System von Gängen, und zwar zunächst in einen Hauptgang mit Seitenbuchten, von denen aus man in weite, mit Blindsäckchen versehene Räume gelangt, wie dies aus der auf Taf. III gegebenen schematisch gehaltenen Fig. 31 hervorgeht.

Die einführenden Spalten sind mit einem anderen Epithel bekleidet als die Endsäckchen und die Räume, in welche erstere münden, wie gleichfalls im Schema angedeutet ist. Das Epithel der einführenden Spalten stimmt nämlich mit dem die Pericardialdrüse aussen überkleidenden Peritonealepithel überein und unterscheidet sich von dem letzteren bloss durch die bedeutendere Höhe seiner Zellen, indem es aus Cylinderzellen besteht. In den End-

<sup>1)</sup> Hancock, On the Structure and Homologies etc., pag. 525.

säckchen dagegen bilden die Epithelzellen keine festgeschlossene Reihe, sondern ragen bauchig in das Lumen der Drüse weit vor (Taf. II, Fig. 15). Bald sind die Zellen niedrig, bald langgestreckt und variiren auch in der Grösse. Sie sind besonders in ihrem oberen Ende reich mit gröberen und feineren Körnchen beladen, welche eine gelblich-röthliche Farbe besitzen und die röthliche Färbung der Pericardialdrüse bedingen. Nach aussen folgen auf das Epithel Bindegewebe und die mit dem Kiemenherzen zusammenhängenden Bluträume. In dem Bindegewebe verlaufen auch Muskelfasern (Ms). An der frischen Drüse konnte ich Pulsationen beobachten.

### 3. Vergleichende Darstellung derselben Organe von Nautilus.

Das Excretionssystem von Nautilus besteht im Gegensatze zu allen übrigen Cephalopoden aus vier Harnsäcken, welche durch schlitzförmige Oeffnungen in die Mantelhöhle münden. Die Nieren weisen in ihrem Bau dieselben Eigenthümlichkeiten wie bei den übrigen Cephalopoden auf.

Hier entsteht nun die Frage, ob die Vierzahl der Harnsäcke bei Nautilus als ursprüngliche für alle Cephalopoden erscheint, von der aus die Zweizahl der Nieren, wie selbe für alle übrigen Cephalopoden gilt, durch Reduction hervorgegangen ist, oder ob umgekehrt die Zweizahl als die ursprüngliche aufzufassen und von ihr aus die Vierzahl durch Vermehrung der Nierenapparate abzuleiten ist.

Wer auf dem Standpunkte steht, Nautilus als eine in jeder Beziehung phylogenetisch alte Verhältnisse aufweisende Cephalopodenform anzusehen, wird geneigt sein, die erste der beiden in Betracht zu ziehenden Möglichkeiten als die zutreffende anzusehen. Ein genaueres Eingehen bietet jedoch bestimmtere Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser Frage in der zweiten Weise und führt zu einem Resultate, zu welchem auch bereits Ihering gelangt ist.

Zur Entscheidung dieser Frage hat Ihering<sup>1)</sup> mit vollem Rechte die Beziehung zwischen Niere und Leibeshöhle gewählt. Bekanntlich findet sich bei Nautilus neben der Mündung des

<sup>1)</sup> Ihering, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden etc., pag. 8.

hinteren Nierensackes eine Oeffnung, welche in die Leibeshöhle führt, eine Beziehung, welche dem vorderen Nierensacke fehlt. Aus dieser Thatsache nun, dass der vordere Nierensack bei *Nautilus* keine Beziehung mit der Leibeshöhle hat, lässt sich der Schluss ziehen, dass die vordere Niere von *Nautilus* eine Bildung ist, für die wir bei den Dibranchiaten keine Rückbildung annehmen können. Sie führt aber meiner Ansicht nach auch zu der weiteren Annahme, dass die vordere Niere von *Nautilus* ein Abkömmling der ursprünglich einfachen, bei *Nautilus* hinteren, Niere ist. Diesen Abkömmling kann man sich entstanden denken durch Theilung des Harnsackes, welche sich als Folge der Entwicklung einer neuen Kieme und der mit Entstehung derselben zusammenhängenden Ausbildung einer neuen Kiemenarterie herausbildete, über welcher sich gleichfalls sog. Venenanhänge entwickelten. Stellen wir uns vor, dass mit der Entwicklung einer weiteren Kieme und damit einer neuen Kiemenarterie mit neuen sog. Venenanhängen mehr Platz an der Unterseite des Eingeweidetasches gewonnen werden musste, um der neuentstandenen Kieme und den im Zusammenhang mit derselben sich entwickelnden Organen Raum zu schaffen, so ist in diesen Umständen genügend Veranlassung gegeben, eine anfänglich natürlich unvollständige, erst später vollständige Theilung des einfachen Nierensackes zu Stande kommen zu lassen.

Es besteht nun die Möglichkeit, dass bei dieser Theilung die bei den Vorfahren von *Nautilus* wie jetzt bei den Oegopsiden — diesen unbestritten phylogenetisch ältesten Formen unter den heute lebenden Dibranchiaten — nahe der Mündung der Niere in diese führenden Oeffnungen der Leibeshöhle an die Oberfläche der Kiemenhöhle gezogen worden und so neben die Ureteröffnung zu liegen gekommen sind. Mit der Anführung dieser Möglichkeit wollte ich nur zeigen, dass man nicht gezwungen ist, in dieser Beziehung die Verhältnisse bei *Nautilus* als ursprüngliche im Vergleich mit jenen der übrigen heute lebenden Cephalopoden zu betrachten. Wenn ich dennoch die Möglichkeit zugestehe, das Verhalten bei *Nautilus* als ein ursprüngliches anzusehen, so geschieht dies vor Allem aus einem anderen, später noch anzuführenden Grunde.

Bereits *Ihering* betrachtet die neue Niere als im Zusammenhang mit dem Auftreten eines neuen Paares von Kiemen entstanden. *Ihering* fasst jedoch die Neubildung einer zweiten Niere als einen Process einer metamerischen Wiederholung eines

Organes auf, womit meine oben auseinandergesetzte Ansicht nicht in Uebereinstimmung steht.

Als Folgerung der von mir angenommenen Entstehung der neuen Niere bei *Nautilus* ergibt sich, dass der gesammte Nierenapparat von *Nautilus* der einfachen Niere der Dibranchiaten entspricht, und dass man nicht etwa ausschliesslich die hintere Niere von *Nautilus* als Homologon der Dibranchiatenniere aufzufassen hat, was als eine Folgerung der Ihering'schen Auffassung erscheint.

Aus der vorhergegangenen Auseinandersetzung geht schon hervor, dass ich mit Ihering die hintere Kieme von *Nautilus* als Homologon der Dibranchiatenkieme, die vordere als eine neugebildete auffasse.

Was die grosse Höhle anbelangt, welche bei *Nautilus* Herz, Magen und die Genitaldrüse aufnimmt, so besteht kein Zweifel darüber, dass sie der secundären Leibeshöhle der Dibranchiaten homolog ist. Diesen Schluss hat bereits Vigelius gezogen und diese Höhle mit derjenigen der Dekapoden in nähere Beziehung gebracht.

In der That zeigt die Entwicklung der secundären Leibeshöhle von *Sepia* und *Nautilus* eine vollständige Uebereinstimmung. Auch bei *Nautilus* liegt das Herz mit den zuführenden Venen in dieser Höhle, und zwar in einem vorderen Abschnitte derselben, welcher von dem hinteren, den Magen und die Genitaldrüse aufnehmenden durch eine an der Unterseite vorspringende Falte unvollständig gesondert wird. Diese Falte, das Palliovisceralligament Huxley's, entspricht der an gleicher Stelle gelegenen Falte von *Sepia*. Ferner bestehen bei *Nautilus* dieselben Beziehungen der secundären Leibeshöhle zur Niere, allerdings in der Modification, dass die Mündung der Leibeshöhlenanäle anstatt in die Niere neben der Nierenöffnung direct in die Mantelhöhle führt.

In dem als Pericardialraum zu bezeichnenden vorderen Abschnitte der secundären Leibeshöhle finden sich noch zwei Paare von als „folliculäre Anhänge“ bezeichneten drüsigen Körpern. Dieselben entsprechen den sogenannten Kiemenherzanhängen der Dibranchiaten, wie bereits Vigelius<sup>1)</sup> für möglich hielt. In ihrem Bau weisen die folliculären Anhänge noch ein sehr einfaches Verhalten auf, indem zahlreiche Falten in die Leibeshöhle entwickelt wurden, so dass Follikel entstanden. Sie stimmen, so-

<sup>1)</sup> Vigelius, Excretionssystem der Cephalopoden etc., pag. 169

weit aus der Darstellung von Vigelius zu entnehmen ist, im Baue einigermassen mit der Pericardialdrüse von *Eledone* überein, indem auch bei *Nautilus* zahlreiche Oeffnungen in das Innere der Pericardialdrüse führen. Die Vierzahl der Pericardialdrüse bei *Nautilus* gegenüber der Zweizahl derselben bei den Dibranchiaten ergibt sich als Folge der Entwicklung einer neuen, mit dem Auftreten der vorderen Kieme entstandenen Kiemenvene.

Ich habe hier nur noch der zuerst von Owen beschriebenen sogenannten birnförmigen Blase („pyriform appendage“) von *Nautilus* Erwähnung zu thun, deren Bedeutung erst in neuester Zeit durch Ray Lankester und Bourne<sup>1)</sup> aufgeklärt wurde. Die beiden Forscher zeigten, dass dieser Blindsack der rudimentäre linke Ei- respective Samenleiter ist. Ich stimme mit dieser Auffassung, zu welcher ich gleichfalls unabhängig geführt wurde, vollständig überein.

Die birnförmige Blase „ist an das Herz und der Vorderseite des Eierstockes befestigt“, und zwar linkerseits. Sie läuft in einen dünnen Gang aus, „der im Grunde der Mantelhöhle nicht weit vom Ansatz der kleinen dorsalen Kieme nach aussen mündet“, wie zuerst Keferstein<sup>2)</sup> zeigte.

Die Lagerung und die Beziehung der birnförmigen Blase zur Kiemenhöhle lassen die grosse Uebereinstimmung derselben mit einem Eileiter sofort in die Augen fallen. Noch viel auffallender wird die Aehnlichkeit, wenn wir einen unentwickelten Eileiter von *Sepia* zum Vergleiche heranziehen. Auch hier ist derselbe in diesem Zustande ein dünnwandiger Canal, welcher vorne in der secundären Leibeshöhle entspringt, bei *Sepia* zu dieser Zeit jedoch bereits die innere Oeffnung besitzt. Bei *Nautilus* ist keine innere Oeffnung vorhanden. Weiter wissen wir, dass der functionirende Eileiter bei *Nautilus* der rechtseitige ist. Somit steht nichts im Wege, die birnförmige Blase für den linken rückgebildeten Eileiter von *Nautilus* zu erklären. Ray Lankester und Bourne haben auch für das Männchen den linken Samenleiter beschrieben.

---

<sup>1)</sup> E. Ray Lankester and A. G. Bourne, On the Existence of Spengel's Olfactory Organ and of Paired Genital Ducts in the Pearly *Nautilus*. *Quart. Journ. of Microsc. Scienc.* Vol. XXIII. 1883, pag. 340.

<sup>2)</sup> W. Keferstein, Beiträge zur Anatomie des *Nautilus pompilius*. *Nachrichten von d. kgl. Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen*, 1865, pag. 369.

#### 4. Vergleichende Darstellung der secundären Leibeshöhle bei den übrigen Mollusken.

Ich halte eine Besprechung der secundären Leibeshöhle bei den übrigen Mollusken für eng sich an die der Leibeshöhle bei den Cephalopoden anschliessend. Eine vergleichende Darstellung dürfte um so weniger überflüssig erscheinen, als eine solche im Zusammenhange noch nicht gegeben wurde, und dieselbe auch Gelegenheit bietet, einige neue Beobachtungen einzuschalten.

Fassen wir zu diesem Zwecke die Verhältnisse der Leibeshöhle bei den Cephalopoden nochmals kurz zusammen, wobei wir nur die Verhältnisse von *Sepia* als die wahrscheinlich phylogenetisch ältesten heranzuziehen brauchen. Bei *Sepia* ist die secundäre Leibeshöhle ein grosser Raum, welcher durch zwei Oeffnungen (Wimpertrichter) mit der Niere communicirt. Diese Höhle ist mit einem Epithel ausgekleidet und enthält in ihrem vorderen Abschnitte das Herz mit seinen zu- und abführenden Gefässen, die Kiemenherzen, sowie die vom Peritonealepithel aus entstandene Pericardialdrüse, in ihrem hinteren Abschnitte die Geschlechtsdrüse, welche ursprünglich wahrscheinlich dem Peritonealepithel selbst angehörte, und den Magen. Vorderer und hinterer Abschnitt der Leibeshöhle sind durch ein vorspringendes Septum unvollkommen geschieden.

In dem Umstande, dass die Höhlung der Geschlechtsdrüse noch als Theil der grossen Leibeshöhle erscheint, spricht sich ein phylogenetisch alter Zustand im Bau des Geschlechtsapparates bei den Cephalopoden aus, welcher an die einfachsten Verhältnisse der Würmer anschliesst.

Halten wir die Verhältnisse der secundären Leibeshöhle bei den Cephalopoden fest, so ist es nicht schwierig, die secundäre Leibeshöhle bei den übrigen Mollusken aufzufinden. Wie bereits Hancock und auch Ihering bemerkten, hat die secundäre Leibeshöhle der Cephalopoden hier im Pericardium ihr Homologon. Dies ist auch vollkommen richtig. Denn erstens finden wir diese Höhle bei den Schnecken sowohl als bei den Muscheln (Taf. III, Fig. 35 und 36) durch eine Oeffnung, den Wimpertrichter, wie bei den Cephalopoden, in Communication mit der Niere, und beobachten zweitens, dass dieselbe mit einem Epithel ausgekleidet ist, welches sich auf die in dieser Höhle gelegenen Organe umschlägt. Die epitheliale Auskleidung des Herzbeutels bei den

Muscheln wurde bereits von Hessling<sup>1)</sup>, Griesbach<sup>2)</sup> und Sabatier<sup>3)</sup> beobachtet, für die Schnecken von Haller<sup>4)</sup> angegeben. Bei den Muscheln — ich nehme die Najaden hier als Beispiel — enthält diese Höhle, welche sich symmetrisch an der Dorsalseite des Leibes vor dem hinteren Schalenschliesser in viel grösserer Ausdehnung als bei den Schnecken entwickelt, ein Stück des Darmes und das Herz mit seinen beiden Vorhöfen (Fig. 35 Cs.). Bei den Schnecken (z. B. *Helix*) birgt sie nur das Herz und seinen Vorhof (Fig. 36 Cs.).

Das Pericard ist jedoch nicht das alleinige Homologon der secundären Leibeshöhle. Es muss noch die Höhle der Genitaldrüse (G) als ursprünglicher Abschnitt derselben hinzugerechnet werden, wozu der zeitlebens bestehende Zusammenhang der Höhlung der Genitaldrüse mit dem Pericardialraum bei *Sepia* den Anhaltspunkt bietet. Denken wir uns die bei *Sepia* vorkommende untere Falte, welche Pericardialraum und Genitalkapsel unvollkommen scheiden, bis auf die gegenüberliegende Wand fortgesetzt und mit dieser verwachsen, so erhalten wir eine geschlossene, mit der Niere communicirende Pericardialhöhle und eine geschlossene Geschlechtsdrüse, welche sich jetzt direct in den Ausführungsgang fortsetzt, also diejenigen Verhältnisse, wie sie sich bei fast allen übrigen Mollusken finden. *Sepia* repräsentirt somit nicht nur in der Communication zwischen Pericardialraum und Genitalkapsel, sondern auch in der ersten Ausbildung einer Scheidewand ein Entwicklungsstadium der Zustände bei den übrigen Mollusken.

Die secundäre Leibeshöhle, nach Ausschluss der Höhle der Genitaldrüse, weist, wie wir sahen, bei den Muscheln und Schnecken eine geringe räumliche Ausdehnung auf, in Folge dessen sich nur wenige Organe in derselben befinden: bei den Muscheln ein Stück des Darmes, sowie das Herz mit den beiden Vorhöfen; bei den Schnecken bloss das Herz und der Vorhof, der aber auch noch fast vollständig ausgeschlossen sein kann, wie dies z. B. bei *Phyllirhoë* der Fall ist. Niemals aber ist die Herzkammer ausgeschlossen. Nur bei den Octopodiden finden wir das Herz vollständig

<sup>1)</sup> Th. v. Hessling, Die Perlmuscheln und ihre Perlen, Leipzig 1859.

<sup>2)</sup> Griesbach, Ueber den Bau des Bojanus'schen Organes der Teichmuschel etc., pag. 86.

<sup>3)</sup> A. Sabatier, Anatomie de la moule commune. Ann. de scienc. natur., 6. sér., t. V. Paris 1877, pag. 80—83.

<sup>4)</sup> B. Haller, Die Organisation der Chitonen der Adria. Arbeiten d. zoolog. Instit. zu Wien, t. IV, H. 3, 1882, pag. 63, Anmkg. 2.

ausserhalb der secundären Leibeshöhle. Bei ihnen beschränkt sich die letztere auf die Höhle der Geschlechtsdrüse nebst den beiden Verbindungsgängen zur Niere und deren flaschenförmigen Nebenträumen. Bei den Octopodiden erfährt somit die secundäre Leibeshöhle die weitestgehende Reduction, und wir haben also unter den heute lebenden Cephalopoden beide Extreme der Entwicklung der secundären Leibeshöhle vertreten, die grösste Ausdehnung bei den Decapodiden, die geringste bei den Octopodiden.<sup>1)</sup>

Bei Besprechung der Leibeshöhle der Muscheln habe ich noch eines Organes zu gedenken, welches der Leibeshöhle angehört.

Keber<sup>2)</sup> hat zuerst bei der Teichmuschel ein nach seiner Meinung wahrscheinlich bereits von Poli als *Viscus testaceum* beschriebenes Organ einer eingehenderen Beobachtung gewürdigt, welches an der Dorsalseite, und zwar an der vorderen Wand des Pericardialraumes, gelegen ist, und das er als „rothbraunes Organ“ bezeichnete. Keber fand, dass sich dieses Organ von dem Pericardialraum aus aufblasen lässt, und zwar durch Oeffnungen, welche in dem vorderen Theile („Nebenhöhle“) des Pericardialraumes liegen. Es ist nämlich der vorderste Abschnitt des Pericardialraumes, da, wo der Darm in denselben eintritt, sehr verengt und durch eine an der Seite entspringende Leiste von dem weiten hinteren, das Herz einschliessenden Theile des Pericardialraumes geschieden. (Vergl. Taf. III, Fig. 35.) In diesem vorderen Abschnitte nun findet man nach Zurückschlagung des Darmes jederseits im hinteren Winkel den Eingang des zur Niere (N) führenden Wimpertrichters (W). Nach vorn von dem Trichtereingang liegen zwei oder mehr Oeffnungen, welche in das sog. rothbraune Organ (Pd) führen. Keber hielt letzteres Organ für den Ausführungsgang des von ihm als „Schalendrüse“ aufgefassten, nach seiner Meinung blindgeschlossenen Bojanus'schen Organes — oder genauer des als „Bojanus'scher Körper“ bezeichneten inneren Abschnittes desselben. Keber sprach die Ansicht aus, dass wahrscheinlich der im Bojanus'schen Organ erzeugte „Schalenbildungsstoff“ „im Herzbeutel als seinem Reservoir sich ansammle und von hier aus

<sup>1)</sup> Dass die Leibeshöhlecanäle bei *Argonauta* und *Philonexis* (*Tremoctopus*) *Carenae* fehlen, wie Brock (Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden, pag. 232) und Vigelius (Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden, pag. 159) für erstere, Brock (a. eben a. Stelle) für letztere angibt, scheint mir unwahrscheinlich.

<sup>2)</sup> G. A. F. Keber, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere. Königsberg 1851, pag. 23–27.



je nach dem jedesmaligen Naturbedürfnisse vermittelt des netzförmig durchbrochenen rothbraunen Organs als seines Ausführungsganges nach der äusseren Mantelschicht und so an seinen Bestimmungsort“ — „zwischen Mantel und Schale“ — „geleitet werde“.

Später untersuchte C. Langer<sup>1)</sup> dieses Organ. Nach Langer ist das rothbraune Organ „ein integrierender Theil des Mantels, der durch die von Keber entdeckten Oeffnungen in's Pericardium die Wasseraufnahme in das Blut des Thieres vermittelt“. Langer gelangte zu dieser Anschauung vor Allem durch das Resultat seiner Injectionen, die vom Atrium aus eine Injection des rothbraunen Organes und einen Austritt der Masse in den Pericardialraum ergaben, andererseits umgekehrt Masse vom Pericardium durch das rothbraune Organ in das Atrium gelangen liessen. Ebenso betrachten Rengarten<sup>2)</sup>, Hessling<sup>3)</sup> und Griesbach<sup>4)</sup> die in das rothbraune Organ führenden Oeffnungen als Communicationswege zwischen dem umgebenden Medium und dem Körperinnern.

Meine eigenen Untersuchungen ergaben, dass in dem rothbraunen Organe Keber's in der That ein System von Räumen vorliegt, welches durch die von Keber entdeckten Oeffnungen mit dem Pericardium communicirt. Eine genauere Untersuchung dieses Organes bei *Unio pictorum* durch Anfertigung einer Schnittreihe zeigte, dass dasselbe aus zahlreichen, den Oeffnungen zustrebenden Blindsäckchen zusammengesetzt ist (Fig. 35 Pd), und dass diese Blindsäcke von einem Epithel bekleidet werden, welches sich direct in das Epithel des Pericards fortsetzt.

Ich übergehe hier eine genauere Beschreibung des Baues dieses Organes<sup>5)</sup>, weil die eben gemachten Angaben genügen, die morphologische Bedeutung desselben erkennen zu lassen.

<sup>1)</sup> C. Langer, Das Gefässsystem der Teichmuschel. II. Abtheilung. Denkschriften d. kais. Akademie d. Wissenschaften. XII. Bd. Wien 1856, pag. 43 (pag. 9 des Separatabdruckes).

<sup>2)</sup> L. v. Rengarten, De Anodontae vasorum systemate. Dorpati 1853, pag. 48 u. ff.

<sup>3)</sup> Hessling, a. a. O., pag. 238.

<sup>4)</sup> H. Griesbach. Ueber das Gefässsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Zeitschr. für wiss. Zoolog., 38. Bd., 1. Heft, 1883, pag. 18.

<sup>5)</sup> In einer späteren Arbeit soll dieses Organ genauer beschrieben und abgebildet, sowie auch die einschlägige Literatur eingehend besprochen werden.

Die Thatsache, dass das rothbraune Organ Keber's ein Epithel besitzt, welches mit dem des Pericards in Continuität steht, lässt sich anders so ausdrücken, dass das rothbraune Organ durch Ausstülpung vom Pericardialepithel entstanden ist. Es stimmt dasselbe daher mit der Pericardialdrüse der Cephalopoden seinem Baue und seiner Zugehörigkeit nach überein, und ich betrachte demnach das rothbraune Organ Keber's als Homologon der Pericardialdrüse der Cephalopoden und bezeichne es deshalb auch mit diesem Namen.

Doch muss ich kurz bemerken, dass, soweit es bis jetzt aus meinen Untersuchungen hervorgeht, die Pericardialdrüse wahrscheinlich nicht dem ganzen rothbraunen Organe von Keber entspricht, sondern nur einem Theile desselben, indem Keber wohl benachbarte Theile, welche nicht zu diesem Organ gehören, noch für dazugehörig hielt.

Von der Pericardialdrüse der Cephalopoden unterscheidet sich die von Unio im Wesentlichen dadurch, dass die Ausstülpungen des Pericardialepithels nicht in den Pericardialraum hineingehängt, sondern ausserhalb desselben in das umgebende Bindegewebe eingelagert sind.

Nach meinem Untersuchungsergebnisse bin ich der Ueberzeugung, dass das nicht regelmässige Eindringen von Injectionsmasse in das rothbraune Organ bei einer vom Atrium aus vorgenommenen Injection, sowie das nur „gelegentliche“ Vordringen der in den Pericardialraum eingespritzten Masse durch das rothbraune Organ in das Atrium, wie C. Langer beobachtete, nur auf einen Durchriss der Gefässe, resp. der Blindsäckchen des rothbraunen Organes zurückzuführen ist. Bereits Keber machte die Beobachtung, dass Quecksilber, in das rothbraune Organ injicirt, in die Vorkammer gelangt, betrachtete dies jedoch als Folge eines eingetretenen Risses.

Was die Function dieses Organes bei den Muscheln anbelangt, so bemerke ich nur, dass die für die Pericardialdrüse der Cephalopoden gemuthmasste Bedeutung desselben als einer Art Excretionsorganes in dem Bau dieses Organes bei den Muscheln keinen Widerspruch findet.

Ueber die Verbreitung der Pericardialdrüse bei den Muscheln müssen erst weitere Untersuchungen Auskunft geben. Die von Sabatier<sup>1)</sup> beschriebenen bräunlich-grünlichen, drüsigen Anhänge

<sup>1)</sup> A. Sabatier a. a. O.

des Vorhofes und der zuführenden Vene bei *Mytilus* sind Bildungen, welche ich als hierhergehörig betrachte.

Ich habe die Pericardialdrüse hier vor Allem deshalb erwähnt, weil ihr Vorkommen einen weiteren Beweis für die Homologie des vorderen Abschnittes der secundären Leibeshöhle der Cephalopoden mit dem Pericardialraum der Muscheln liefert.

Die Zugehörigkeit der Höhlung der Geschlechtsdrüse zur secundären Leibeshöhle geht aber auch aus dem Verhalten der Genitaldrüse bei einigen an der Wurzel des Schneckenstammes stehenden Molluskenformen, nämlich den Solenogastres, sowie den niedrigsten Gasteropoden, den Chitonen, hervor.

Bei den Solenogastres (den Gattungen *Neomenia*, *Proneomenia*, *Chaetoderma*) besteht nach den Untersuchungen von Hansen<sup>1)</sup>, Hubrecht<sup>2)</sup>, sowie Kowalevski und Marion<sup>3)</sup> zeitlebens eine Verbindung der Genitalkapsel mit dem Pericardium, indem die Genitaldrüsen mit paarigen Gängen in das letztere führen, von wo ein paariger, vielfach gebogener und mit Drüsen ausgestatteter Canal nach aussen führt, dessen letzter am Ende mit dem der anderen Seite verschmelzender Abschnitt als Niere aufgefasst wird, so dass die Ausfuhr der Geschlechtsproducte aus der Leibeshöhle durch die Nieren erfolgt. Hubrecht fasst mit Recht diesen Zustand des Urogenitalapparates als einen ursprünglichen auf, den die höheren Mollusken wahrscheinlich durchlaufen haben, und bezeichnet das Pericard auch richtig als die sehr reducirte Leibeshöhle („the much reduced body-cavity“), in welche die Genitalproducte entleert werden. Nur in einem Punkte muss ich die Auffassung Hubrecht's modificiren, nämlich dahin, dass nicht nur das Pericard, sondern auch die Höhle der Genitaldrüse als Theil der Leibeshöhle zu betrachten ist.

Bei den Chitonen finden wir an die Neomenien anschliessende, jedoch bereits eine weitere Entwicklungsstufe repräsentirende Verhältnisse in der Ausbildung der Leibeshöhle. Nach B. Haller's<sup>4)</sup> Angaben besitzt die secundäre Leibeshöhle, die richtig

<sup>1)</sup> G. A. Hansen, Anatomisk Beskrivelse af *Chaetoderma nitidulum*. Lovén. Nyt magasin for naturvidenskaberne. Bd. XXII, 1877, pag. 354.

<sup>2)</sup> A. Hubrecht, *Proneomenia Sluiteri*. Niederländ. Arch. für Zoologie. 1. Supplbd., 2. Heft, 1881.

<sup>3)</sup> A. Kowalevski und A. F. Marion, Études sur les *Neomenia*. Zoolog. Anzeiger. V. Bd., Nr. 103, pag. 61.

<sup>4)</sup> B. Haller, Die Organisation der Chitonen der Adria, pag. 63.

als solche aufgefasst ist, eine grosse Ausdehnung und nimmt auch den Verdauungstract auf. Diese Höhle steht jedoch nicht mit den weiteren Abschnitten der secundären Leibeshöhle, nämlich dem Pericard und der Genitaldrüse, in offener Communication, sondern bleibt von derselben getrennt. Aber auch Pericard und Genitaldrüse sind von einander geschieden und besteht zwischen diesen keine Communication mehr. Es lassen sich jedoch nach Haller die Stellen des ursprünglich vorhandenen Zusammenhanges nachweisen. B. Haller beschreibt zwischen dem hinteren Ende der Genitaldrüse und dem Pericard einerseits, andererseits zwischen dem vorderen Ende der Geschlechtsdrüse und dem grossen, den Darm aufnehmenden Theil der Leibeshöhle, Bändchen. „Diese Bändchen“ hält Haller „für eingeschnürte Abschnitte des Leibesepithels, die sich nachher rückbildeten“. Sie repräsentiren uns die letzten Spuren des ehemals zwischen allen Theilen vorhandenen offenen Zusammenhanges. Die Beziehung zwischen Niere und Pericard besteht nach Haller nicht, während dieselbe nach Sedgwick<sup>1)</sup> und van Bemmelen<sup>2)</sup> vorhanden ist.

Diese eben kurz berührten Verhältnisse der secundären Leibeshöhle bei den Solenogastres und Chitonon liefern einen Beweis für die Richtigkeit obiger Ableitungen.

##### 5. Die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden.

Die primitiven Verhältnisse, welche sich bei den Cephalopoden im Bau des Genitalapparates, sowie dem Verhalten der secundären Leibeshöhle ausprägen, lassen natürlich wieder die Frage aufwerfen, in welchem verwandtschaftlichen Verhältnisse die sonst so hoch über den übrigen Mollusken stehenden Cephalopoden zu den anderen Molluskengruppen stehen, und wo die Stammformen zu suchen sind, von denen aus die Cephalopoden ihren Ursprung genommen haben.

Die Versuche, die Morphologie des Cephalopodenkörpers im Vergleich mit den übrigen Mollusken festzustellen, welche durch

<sup>1)</sup> A. Sedgwick, On certain points in the Anatomy of Chiton. Proceedings of the Royal soc. 1881.

<sup>2)</sup> J. F. van Bemmelen, Zur Anatomie der Chitonon. Zoolog. Anzeiger, VI. Jahrg., Nr. 142, 1883, pag. 340.

Lovén<sup>1)</sup>, R. Leuckart<sup>2)</sup> und Huxley<sup>3)</sup> begründet wurden, führten auf die Pteropoden als diejenigen Formen unter den heute lebenden Mollusken hin, auf welche allein die Zurückführung der Cephalopoden möglich ist. Seit jener Zeit werden allgemein die Pteropoden als die Stammformen der Cephalopoden betrachtet. Eine mit Rücksicht auf die stammesgeschichtliche Forschung etwas bestimmtere Fassung hat diese Ableitung der Cephalopoden zuerst durch E. Haeckel<sup>4)</sup> gefunden, nach welchem die Cephalopoden einen sehr alten, frühzeitig von dem übrigen Schneckenstamm abgezweigten Seitenstamm bilden, der sich unabhängig von den übrigen Schnecken aus Pteropoden entwickelt hat. Dieselbe Ansicht findet sich später auch durch Blake<sup>5)</sup> ausgesprochen, welcher den Cephalopodenstamm durch Pteropoden sich vom Hauptstamme der Mollusken zu einer Zeit abzweigen lässt, bevor die übrigen Gasteropoden sich entwickelt haben.

Dagegen sprach Ihering<sup>6)</sup> entgegen seiner früheren<sup>7)</sup> mit der vorhergehenden Auffassung übereinstimmenden zuerst die Ansicht aus, „dass die Muscheln, Dentalien und niedersten Arthrocochliden den Cephalopoden weit näher stehen als die Pteropoden“. Ihering hat dabei mit vollem Rechte auf den Geschlechtsapparat und die Niere hingewiesen, in denen sich bei Pteropoden und Cephalopoden so bedeutende Verschiedenheiten herausstellen, zudem gerade die Cephalopoden in der Paarigkeit der Niere und in dem Zusammenhang der Genitalkapsel mit dem Pericardium zweifellos ursprünglichere Verhältnisse als die Pteropoden aufweisen.

Im selben Jahre hat auch Spengel<sup>8)</sup> die Schwierigkeit der Zurückführung der Cephalopoden auf Pteropoden als ihren Stamm-

<sup>1)</sup> S. Lovén, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Aus den Abhandlg. d. k. schwed. Acad. d. Wissensch. für das Jahr 1848 übersetzt. Stockholm 1879.

<sup>2)</sup> R. Leuckart, Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1848, pag. 152—160.

<sup>3)</sup> Th. H. Huxley, On the Morphology of the Cephalous Mollusca. Philos. Transact. 1853.

<sup>4)</sup> E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. Berlin 1866, II. Bd., pag. CXV.

<sup>5)</sup> J. F. Blake, On the Homologies of the Cephalopoda. Ann. and Magaz. of natur. hist. 5. ser. vol. IV. London 1879, pag. 305.

<sup>6)</sup> H. v. Ihering, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. a. a. O. pag. 4.

<sup>7)</sup> H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877, pag. 273.

<sup>8)</sup> J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 35, 1881, pag. 381, Anmk. 1.

formen hervorgehoben und fühlte sich zu der Annahme geführt, „dass die Cephaloconen der gymnosomen Pteropoden schon einer noch symmetrischen Stammform eigen waren, von denen sich beide Classen abgeleitet haben“.

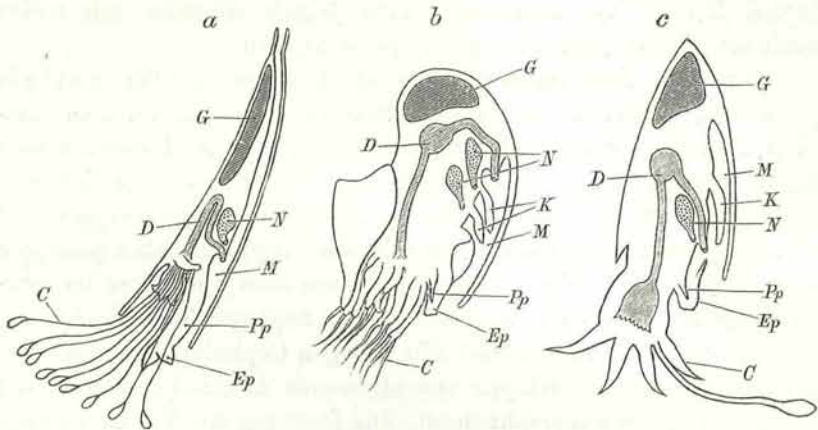
Ich muss der zuletzt von Ihering ausgesprochenen Ansicht vollkommen beistimmen, und es wird nun meine Aufgabe sein, zu zeigen, welcher der von Ihering angeführten, heute lebenden Molluskengruppen die Cephalopoden am nächsten stehen, ob unter denselben nicht eine als Stammform oder präziser ausgedrückt, als der Stammform nahestehende Form bezeichnet werden kann, und in welchem Verwandtschaftsverhältnisse die bisher in der Regel als Stammformen betrachteten Pteropoden zu den Cephalopoden stehen.

Ihering hat an einem anderen Orte<sup>1)</sup> ausgesprochen, dass die Cephalopoden zu keiner von den heute lebenden Mollusken nähere verwandtschaftliche Beziehungen besitzen; ich will die betreffende Stelle aus der eben angezogenen Abhandlung Ihering's wörtlich hier anführen, was um so gebotener erscheinen dürfte, als dieselbe zur Erläuterung dafür dient, wie die früher von mir citirte Stelle von Ihering aufgefasst werden muss. Ihering schreibt: „Ich beschränke mich darauf — hinzuweisen, dass die Ansicht von der Verwandtschaft der Pteropoden und Cephalopoden wohl als unhaltbar aufzugeben ist, und dass vielmehr die Cephalopoden sich als eine selbständige, keine näheren Beziehungen zu irgend welchen lebenden Mollusken aufweisende Gruppe herausstellen, deren Ursprung auf dieselbe Gruppe von Würmern zurückgeht, aus denen auch die Muscheln, Dentalien und Cochlidien hervorgegangen sind.“ Nach Ihering wäre demnach keine der heute lebenden Molluskengruppen näher mit den Cephalopoden verwandt.

Ein eingehenderer Vergleich der Cephalopoden mit den hier in Betracht kommenden drei Gruppen der Muscheln, Dentalien und niedersten Gasteropoden weist jedoch alsbald auf die Dentalien (Scaphopoden) als diejenige Molluskengruppe hin, welche einen näheren Vergleich mit den Cephalopoden zulässt, und führt auch weiter zu dem Resultate, dass die Dentalien geradezu als Reste von Stammformen, resp. als die Stammformen der Cephalopoden zu betrachten sind.

<sup>1)</sup> H. v. Ihering, Die Aptychen als Beweismittel für die Dibranchiatennatur der Ammoniten. Neues Jahrbuch f. Mineralogie, Geolog. und Palaeontologie, 1881, Bd. I, pag. 48.

Zum Beweise für die Richtigkeit dieser Ableitung soll in Folgendem die Uebereinstimmung in den Organisationsverhältnissen zwischen Scaphopoden und Cephalopoden an der Hand nebenstehender Schemata näher geprüft werden.



Schematische Darstellung des Baues von *a. Dentalium*, *b. Nautilus*, *c. Sepia*, zur Erläuterung der Homologien. — *C* Cirrhen resp. Kopfarme, *Pp* unpaariger Abschnitt des Fusses (Protopodium), *Ep* paariger Abschnitt des Fusses (Epipodium), *M* Mantelhöhle, *D* Darm, *G* Genitaldrüse, *N* Niere, *K* Kieme.

Bei einem solchen Vergleich dürfen natürlich zunächst nicht die Eigenthümlichkeiten der Dibranchiaten, sondern müssen jene der Tetrabranchiaten herangezogen werden.

*Dentalium* stimmt mit den Cephalopoden znnächst in der nur in geringfügigen Punkten gestörten bilateralen Symmetrie des Körpers, in dem hohen thurmformig erhobenen Eingeweidesacke und in der Entwicklung der Mantelhöhle an der Hinterseite des Eingeweidesackes überein. Rücksichtlich der besonderen Gestaltung der Mantelhöhle besteht der Unterschied, dass sich die letztere bei *Dentalium* nach oben öffnet, während dies bei den Cephalopoden nicht der Fall ist. Diese Eigenthümlichkeit muss jedoch als eine specielle Erwerbung von *Dentalium* betrachtet werden. Gemäss der eigenthümlichen Entwicklung des Mantels ist auch das Abscheidungsproduct des letzteren, die Schale, röhrenförmig gestaltet, indem dieselbe an beiden Enden mit einer Oeffnung versehen ist. Unter den heute lebenden Cephalopoden kommt *Nautilus* eine allseitig entwickelte, das Thier aufnehmende Schale zu, welche jedoch, entsprechend dem hinten blind geschlossenen

Mantel gleichfalls am Ende geschlossen ist.<sup>1)</sup> Bei den meisten übrigen heute lebenden Cephalopoden ist die Schale rudimentär und eine innere geworden, oder fehlt vollständig.

Auch möchte ich als übereinstimmend auf die Concavität der vorderen Seite des Eingeweidesackes sowohl bei *Dentalium* als bei *Nautilus* hinweisen, ohne jedoch dieselbe mit voller Bestimmtheit als vererbt annehmen zu können.

Was den Fuss anbelangt, so ist derselbe bei *Dentalium* cylindrisch gestaltet und endet dreitheilig, indem zu dem dreieckig zulaufenden Mitteltheile jederseits ein kleiner Lappen hinzukommt. Andererseits unterscheidet man am Trichter der Cephalopoden, zunächst an dem von *Nautilus*, zwei Trichterlappen und die Klappe. Erstere entsprechen den mächtig entfalteten paarigen Seitenlappen des *Dentalium*fusses, letztere dem Ende des im Vergleich zu *Dentalium* weit reducirten unpaaren Fussabschnittes, welchem bei *Nautilus* und den übrigen Cephalopoden noch das hintere sich an die Klappe anschliessende Verbindungsstück der paarigen Lappen zuzurechnen ist. Die Deutung der Trichterklappe als unpaarem Fussabschnitt findet sich zuerst bei Ihering. Die Verwachsung der paarigen Lappen zum Trichterrohre, welche für alle Dibranchiaten gilt, sowie das Fehlen der Trichterklappe bei den Octopodiden sind secundäre Erscheinungen und durch Weiterbildung, resp. Rückbildung eines ursprünglich vorhandenen Theiles zu erklären.

Besonders bemerkenswerth ist bei *Dentalium* der dorsalwärts vom Fusse gelegene Mundkegel, sowie die beiden an seiner Basis entspringenden mit zahlreichen Cirrhen ausgestatteten Lappen. Bei den Cephalopoden finden wir an gleicher Stelle den mit den Armen ausgestatteten Kopf. Bei *Dentalium* vermischen wir im Zusammenhang mit dem Mangel an Sinnesorganen die Absetzung des vorderen Körperabschnittes als Kopf. Der kleine kegelförmige Zapfen, an dessen Spitze der von Fransen umgebene Mund liegt, kann, wie bereits *Lacaze-Duthiers*<sup>2)</sup> hervorhob, nicht als Kopf angesprochen werden. Er ist bloss dem Mundkegel der Cephalopoden zu vergleichen, wobei der gefranste Lippenrand der

<sup>1)</sup> An einen Vergleich des Siphos und der mit der Entwicklung desselben zusammenhängenden Oeffnung in der Kammerscheidewand bei *Nautilus* mit der oberen Oeffnung des Mantels und der Schale von *Dentalium* ist natürlich gar nicht zu denken.

<sup>2)</sup> *H. Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. d. scienc. natur. IV. sér., t. VIII, 1857, pag. 33.*



Cephalopoden den Lippenfransen von *Dentalium* entspricht. Die zahlreichen Cirrhen von *Dentalium* an den beiden an der Basis des Mundkegels entspringenden Wülsten betrachte ich als Homologa der Kopfarme der Cephalopoden. Ich befinde mich hierin in Uebereinstimmung mit Sars<sup>1)</sup>, welcher gleichfalls die Tentakel von *Dentalium* mit den Kopfarmen der Cephalopoden homologisirte. Hier zeigen zunächst die auf Lappen entspringenden zahlreichen Cirrhen von *Nautilus* die grosse Aehnlichkeit mit den Kopfcirrhen von *Dentalium*. Ich stimme daher in Consequenz meiner Vergleichung Ihering<sup>2)</sup> bei, wenn er von den Armen der Dibranchiaten und denen von *Nautilus* sagt, dass sie „nicht direct auf einander beziehbar sind“, halte dagegen die Ansicht Valenciennes'<sup>3)</sup> welche auch von R. Leuckart, in neuerer Zeit von Blake<sup>4)</sup> vertreten wird, dass die Tentakel von *Nautilus* morphologisch den Saugnäpfchen, welche hier als Scheiden ihres zu einem Tentakel verlängerten warzenförmigen Kernes modificirt erscheinen, und dass die muskulösen Stämme, welchen die Tentakel gruppenweise angehören, den Armen der übrigen Cephalopoden entsprechen, für nicht richtig. Ueberdies führt die letztere, so wenig dieselbe von vornherein Unwahrscheinliches an sich trägt, zu der Annahme von nur acht Armen für die Stammformen der Dibranchiaten, während die Zehnzahl als die ursprüngliche angesehen werden muss. Blake hat die Umwandlung einer Tentakelgruppe beim männlichen *Nautilus* zum Spadix als Beweis für die Homologie einer ganzen Tentakelgruppe mit einem Kopfarm der Dibranchiaten herangezogen. Ich vermag jedoch in dieser Spadixbildung kein Hinderniss für die entgegengesetzte auch von mir vertretene Auffassung eines einzelnen Nautilustentakels als Homologon eines Dibranchiatenarmes zu erblicken.

Die Zehnzahl der Kopfarme der Dibranchiaten, sowie ihre Ausstattung mit Saugnäpfen sind als secundäre Entwicklungen aufzufassen und durch Reduction der Tentakel von *Nautilus* an Zahl sowie secundärer Ausstattung derselben mit Saugnäpfen entstanden zu denken. Demnach würde ein Arm von *Sepia*

<sup>1)</sup> Angeführt nach Bronn's Classen und Ordnungen etc. III., pag. 547.

<sup>2)</sup> Ihering, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden, pag. 15; ferner bereits in: Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877, pag. 276.

<sup>3)</sup> A. Valenciennes, Nouvelles Recherches sur le Nautilé flambé (*Nautilus Pompilius* Lam.) Archives du Muséum d'hist. natur., t. II, Paris 1841, pag. 275.

<sup>4)</sup> Blake a. a. O. pag. 310 und 311.

einem Tentakel von *Nautilus* und *Dentalium* entsprechen, Diese Auffassung hat auch Owen<sup>1)</sup> gegenüber Valenciennes vertreten und hat sich Keferstein<sup>2)</sup> derselben ebenfalls angeschlossen. Die Achtzahl und die im Vergleich zum Körper so ausserordentliche Entwicklung der Arme bei den Octopodiden sind weitere in gleicher Richtung fortgeschrittene Umbildungen innerhalb der Dibranchiaten.

Gehen wir zur inneren Organisation über und betrachten zunächst den Darmcanal, so finden wir bei *Dentalium* einen U-förmig gebogenen Darm, welcher am Mundkegel mit der Mundöffnung beginnt und hinter dem Fusse ventralwärts durch den After in die Mantelhöhle mündet. In der Mundhöhle liegt eine Radula. Ganz dasselbe gilt für die Cephalopoden. In den Darm mündet bei *Dentalium* und ebenso bei den Cephalopoden eine paarige Leber ein.

Die Nieren sind bei *Dentalium* paarig. Sie liegen zu beiden Seiten des Enddarmes und münden durch je eine Oeffnung neben dem After in die Mantelhöhle. Dasselbe Verhalten weisen die Cephalopoden auf, unter denen die Octopodiden die ursprünglichen Verhältnisse im Excretionsapparat am besten bewahrt haben, während bei den Dekapodiden Verschmelzungen der beiden Nierensäcke eingetreten sind. Die bereits früher besprochenen Eigenthümlichkeiten im Harnapparat von *Nautilus* haben sich als aus dem der Dibranchiaten ableitbar herausgestellt.

Die Genitaldrüse nimmt bei *Dentalium* den obersten Theil des Leibes ein. In Uebereinstimmung damit finden wir bei den Cephalopoden die Geschlechtsdrüse in der Spitze des Eingeweidesackes gelegen. Was den Ausführungsgang der Genitaldrüse anbelangt, so ist derselbe bei *Dentalium* bloss rechterseits entwickelt und führt durch die rechte Niere nach aussen. In der bloss einseitigen Entwicklung des Ausführungsganges zeigt *Dentalium* keine ursprünglichen Verhältnisse, in der Einmündung desselben in die Niere jedoch ein ursprüngliches, an einfache Zustände sich anschliessendes Verhalten. Bei den Cephalopoden dagegen hat sich die ursprüngliche Paarigkeit des Ausführungsganges bei zahlreichen Formen, und gerade solchen, welche als phylogenetisch alte mit Recht betrachtet werden, erhalten; hingegen findet sich nirgends eine Einmündung des Ausführungsapparates zunächst

<sup>1)</sup> R. Owen, On the Structure and Homology of the Cephalic Tentacles in the Pearly Nautilus. Ann. of nat. hist. vol. XII, 1843, pag. 310—311.

<sup>2)</sup> W. Keferstein, Beiträge zur Anatomie des Nautilus pompilius, pag. 362.

in die Niere, indem die Ausmündung desselben stets direct in die Mantelhöhle erfolgt. Es wird jedoch durch die aus den vorhergehenden Vergleichspunkten bereits zur Genüge hervorgehende nahe Beziehung zwischen *Dentalium* und den Cephalopoden umgekehrt wahrscheinlich gemacht, dass bei den Vorfahren der heute lebenden Cephalopoden die Ausführungsgänge der Genitaldrüse durch die Niere nach aussen führten, was weiter in der Entwicklungsreihe zurückverfolgt, die Ausführungsgänge auf Theile des Excretionsapparates zurückführen lässt. Ich hebe dies besonders hervor, weil Ihering<sup>1)</sup> zu einer gegentheiligen Anschauung hinneigt: „Eine Nothwendigkeit, die ausführenden Geschlechtswege der Cephalopoden auf Segmentalorgane zurückzuführen, liegt aber keineswegs vor, ja lässt sich wohl sogar ausschliessen. Denn es existiren ja bei den Cephalopoden echte paarige, als Harnsäcke bezeichnete Nieren.“ Wenn letzteres die Begründung Ihering's für die von ihm vertretene Ansicht sein soll, so ist dieselbe als vollkommen unhaltbar zu betrachten. Denn das Vorhandensein der Niere kann kein Beweis gegen die Entstehung des Ausführungsganges aus derselben sein, da sich auf Grund vergleichend anatomischer Betrachtung rücksichtlich des Verhaltens des Ausführungsganges der Genitalorgane bei den Muscheln ableiten lässt, dass der Ausführungsgang bloss ein abgespaltener Theil der Niere ist. Uebrigens muss bemerkt werden, dass Ihering früher<sup>2)</sup> für die Arthrocochliden, Muscheln und Solenoconchen eine mit der eben entwickelten gleiche Auffassung vertreten hat.

In allen bisher angeführten Punkten lassen sich die Cephalopoden mit *Dentalium* ohne Schwierigkeit in Uebereinstimmung bringen. Es müssen jedoch noch einige den Cephalopoden zukommende, den Dentalien jedoch fehlende Organe besprochen werden, nämlich die Augen, die Kiemen und das Herz. Der Mangel der Augen wird einer näheren Zusammenstellung der Cephalopoden und Dentalien kaum ein Hinderniss bieten können, sobald festgehalten wird, dass *Dentalium* eine im Schlamme grabende Form ist, während die Cephalopoden pelagisch leben. Ebensowenig erscheint das Fehlen von Kiemen bei *Dentalium* als eine Schwierigkeit bei einem Vergleiche. Von grösserem Belang ist der Mangel des Herzens, welches, soweit unsere Kenntnisse reichen,

<sup>1)</sup> Ihering, a. eben a. O. pag. 6.

<sup>2)</sup> H. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sog. „Mollusken“. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. XXIX. Bd., 1877, pag. 588—589.

sonst bei keinem Mollusken, selbst nicht den einfachsten Formen unter denselben, den Neomenien, fehlt. Immerhin kann auch dieser Mangel nicht als Hinderniss eines näheren Vergleiches zwischen Dentalien und Cephalopoden betrachtet werden, da ja sonst ein Vergleich von *Dentalium* mit den anerkannt nächststehenden Mollusken, welche alle ein Herz besitzen, die gleiche Schwierigkeit böte, was doch mit Rücksicht auf sonst zweifellos bestehende nahe Verwandtschaft sicherlich nicht der Fall ist. Uebrigens bieten auch andere Gruppen im Thierreich Beispiele, aus denen zu ersehen ist, wie nahestehende Familien sich durch den Mangel der Kreislauforgane unterscheiden. Ich erinnere hier nur an die Cyclopiden (ohne Herz) und Calaniden (mit Herz) unter den freilebenden Copepoden.

Wie verhält es sich bei den Solenoconchen mit der secundären Leibeshöhle? Ist eine solche vorhanden? Lacaze-Duthiers<sup>1)</sup> hat bei *Dentalium* einen an der Ventralseite hinter den Nieren gelegenen Peritonealsack beschrieben. Die Deutung desselben als einen Theil der secundären Leibeshöhle halte ich für nicht unwahrscheinlich. Lacaze-Duthiers beschreibt aber auch zwei in der Nähe der Nierenöffnungen gelegene Oeffnungen, durch welche das Blutlacunensystem mit der Aussenwelt in Verbindung stehen soll. Ich kann hier, auch mit Rücksicht darauf, dass ich ein Geöffnetsein des Blutgefäss-Systems nach aussen für unmöglich halte, nicht unterdrücken, diese beiden neben der Nierenöffnung gelegenen Oeffnungen den Oeffnungen der secundären Leibeshöhle bei *Nautilus* zu vergleichen. Dieselben würden somit den Wimpertrichtern der Molluskenniere entsprechen. Natürlich würde dann der Raum, in welchen diese Oeffnungen führen („Perianalsinus“ L. D.), nicht dem Blutgefäss-Systeme, sondern der secundären Leibeshöhle angehören. Für meine Deutung der in Frage stehenden Oeffnungen als Homologa des Wimpertrichters führe ich den Mangel eines Wimpertrichters an der Niere bei *Dentalium* an, während, nach den bisherigen Beobachtungen zu schliessen, wohl allen Mollusken ein Wimpertrichter zukommt. Eine erneuerte, auf diese Punkte gerichtete Untersuchung von *Dentalium* erscheint zur Entscheidung unumgänglich nöthig.

Nur mit Rücksicht darauf, dass diese beiden wahrscheinlich den Leibeshöhlenmündungen entsprechenden Oeffnungen bei *Dentalium* neben der Nierenöffnung liegen, habe ich früher die

<sup>1)</sup> Lacaze-Duthiers a. a. O.

Möglichkeit, dass dasselbe Verhältniss bei *Nautilus* als vererbt angesehen werden kann, zugestanden.

Aus dem angestellten Vergleiche geht trotz mancher Lücke doch zur Genüge hervor, dass zwischen Dentalien und Cephalopoden sehr nahe Beziehungen, die man als verwandtschaftliche aufzufassen berechtigt ist, bestehen und dass die Uebereinstimmung zwischen beiden Gruppen eine weitaus grössere ist als mit den Pteropoden. Es möge hier kurz nochmals auf die bilaterale Symmetrie des Körperbaues, die Form des Fusses, sowie das Vorhandensein von Cirrhen von *Dentalium* hingewiesen werden, als Eigenthümlichkeiten, die unter allen heute lebenden Mollusken *Dentalium* als diejenige Form erscheinen lassen, welche mit den Cephalopoden die nächste Verwandtschaft besitzt. Eine Ableitung der Cephalopoden von den Scaphopoden oder Scaphopoden-ähnlichen Formen erscheint daher vollkommen gerechtfertigt.

Dass die Scaphopoden phylogenetisch sehr alte Formen repräsentiren, geht überdies schon aus der geringen Arten- und Gattungenzahl hervor, in welcher diese Gruppe in der heutigen Lebewelt vertreten ist.

Ist die sehr nahe verwandtschaftliche Beziehung zwischen *Dentalium* und den Cephalopoden soweit erwiesen, so halte ich es noch für meine Aufgabe, die Stellung des ersteren zu den wahrscheinlichen Stammformen der Cephalopoden genauer zu bestimmen. Alle Eigenthümlichkeiten, welche die heute lebenden Scaphopoden gegenüber den Cephalopoden aufweisen, so die besondere cylindrische Gestaltung des Fusses, der Mangel an Sehorganen, das Geöffnetsein des Mantels und, damit zusammenhängend, der Schale an der Körperspitze, erklären sich aus der grabenden Lebensweise von *Dentalium* und sind wahrscheinlich den Stammformen der Cephalopoden nicht zugekommen. Die Besonderheiten der heute lebenden Cephalopoden, die trichterförmige Gestaltung des Fusses, die hohe Ausbildung der Sinnesorgane, die Rückbildung der Schale und die Ausstattung der Arme mit Saugnäpfen haben sich dagegen mit der Anpassung an die pelagische Lebensweise entwickelt.

Die Vergleichung von Cephalopoden und Scaphopoden gibt mir Anlass, mich in wenigen Worten über die Stellung, welche man den Solenoconchen im System zu geben hat, auszusprechen.

Ich halte die Trennung der Solenoconchen als eigene Classe

der Mollusken, wie dies C. Claus<sup>1)</sup> thut, und auch Ihering<sup>2)</sup> als das Zutreffendere betrachtet, für das Richtige. Der Mangel eines gesonderten Kopfes, die bilaterale Symmetrie des Körpers, auch die röhrenförmige Schale, vor Allem aber das bisher zu wenig betonte Vorkommen von Cirrhen hinter dem Mundkegel und die besondere Fussform sprechen für diese Trennung. Gerade die Cirrhen halte ich für eine Eigenthümlichkeit der Solenoconchen allen anderen Molluskengruppen gegenüber; mit Ausnahme der sonst wieder durch alle Eigenthümlichkeiten der Organisation gut begrenzten Cephalopodenklasse. Lacaze-Duthiers<sup>3)</sup> hat die Dentalien zwar als eine besondere Gruppe unter dem Namen der Solenoconchen getrennt, diese aber den Acephalen untergeordnet. Lacaze-Duthiers hat hierbei in einseitiger immer auf diese letzte Classe gerichteter Vergleichung die Uebereinstimmung beider Gruppen im bilateral-symmetrischem Bau, in der Gestaltung des Nervensystems, dem Fuss, den Genitalorganen und der Embryonalform zu sehr betont, das Vorhandensein einer Radula und der Cirrhen bei *Dentalium* dagegen unterschätzt. Später hat<sup>4)</sup> Lacaze-Duthiers zugegeben, dass sich in *Dentalium* der Gasteropode zu manifestiren beginnt, jedoch daran festgehalten, dass *Dentalium* den Acephalen näher steht als den Schnecken, nachdem bereits früher M. Sars<sup>5)</sup> dafür hielt, *Dentalium* in die Gruppe der Cephalophoren einzureihen, und zwar in die Ordnung der Gasteropoden, in der sie „eine aberrante oder in gewisser Hinsicht degradirte Gruppe bilden, oder wenn man will, eine eigene an sie sich zunächst anschliessende Ordnung“. Eine solche Einreihung von *Dentalium* unter die Schnecken hat E. Haeckel<sup>6)</sup> vorgenommen.

Wenn auch die Annäherung der Scaphopoden an die Acephalen einerseits, die Gasteropoden andererseits besteht, an letztere zweifellos entschiedener ausgeprägt ist, so halte ich doch eine Ein-

<sup>1)</sup> C. Claus, Grundzüge der Zoologie. IV. Aufl. 1882.

<sup>2)</sup> H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877, pag. 66—67.

<sup>3)</sup> Lacaze-Duthiers a. a. O.

<sup>4)</sup> Lacaze-Duthiers, Note sur le Nerf acoustique du Dentale. Arch. de Zoolog. expérim., t. III, 1874, p. XXI.

<sup>5)</sup> M. Sars, Om Siphonodentalium vitreum, en ny Slaegt og Art af Dentalidernes Familie. Christiania 1861. Troschel's Jahresbericht im Arch. f. Naturg. 28. Jahrg., 1862, pag. 254.

<sup>6)</sup> E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. Berlin 1866, II. Bd., pag. CXII.

ordnung in eine oder die andere Gruppe nicht für möglich, und bietet die Radula gegenüber den Acephalen, die Fussform gegen die Gasteropoden hin ein Hinderniss, während die Cirrhen nach beiden Seiten hin dieselbe Schwierigkeit bereiten. Die Scaphopoden haben sich, wie auch Ihering annimmt, als besonderer Zweig aus einfachen Molluskenformen entwickelt; aus diesen haben auch die Acephalen und Schnecken als selbständige Aeste ihren Ursprung genommen. Der Ursprung der Scaphopoden liegt dem der Schnecken näher, wozu gewisse unter den Schnecken auftretende Erscheinungen Anhaltspunkte geben.

Aus der nahen verwandtschaftlichen Beziehung zwischen Scaphopoden und Cephalopoden lässt sich auch umgekehrt zeigen, wie die Cephalopoden auf die übrigen Molluskenformen zu beziehen sind, lässt sich die Morphologie des Cephalopodenkörpers feststellen.

Alles bisher auf diesem Gebiete Geleistete nochmals aufzuführen, ist überflüssig, und verweise ich auf die ausführliche Besprechung, welche Grenacher<sup>1)</sup> dieser Frage gewidmet hat. Hier mag nur so viel von der Literatur angezogen werden, als eng mit dieser Erörterung zusammenhängt, und was sich auf die Ansichten Grenacher's und spätere Angaben bezieht.

Beginnen wir mit den Kopfarmen der Cephalopoden. Dieselben ergeben sich aus dem oben angestellten Vergleiche als homolog den in der Umgebung des Mundes befindlichen Cirrhen der Scaphopoden. Dieselben stellen besondere Anhänge vor und ist hierin die Anschauung R. Leuckart's die allein richtige, während der Versuch Huxley's, die Cephalopodenarme auf den Gasteropodenfuss zurückzuführen, und der Lovén's sowie Grenacher's, dieselben dem Velum zu homologisiren, nicht als zutreffende erscheinen. Grenacher ist nach seinen Erörterungen nicht in der Lage, mit voller Entschiedenheit für die von ihm vertretene Ansicht Stellung zu nehmen. Ich halte die auch von Grenacher herangezogene Lage des Velums zum Munde, verglichen mit jener der Kopfarme für entscheidend. Nun liegt das Velum vor, die Arme hinter dem Mund. Eine soweitgehende Verschiebung des Mundes, dass dadurch seine relative Lage zum Velum alterirt würde, wie dies Grenacher<sup>2)</sup> annimmt, scheint

<sup>1)</sup> H. Grenacher, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zugleich ein Beitrag zur Morphologie der höheren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 24. Bd., 1874, pag. 419.

<sup>2)</sup> Grenacher, a. eben a. O., pag. 476.

mir unmöglich, und können Velum und Arme somit nicht aufeinander zurückgeführt werden.

Schon Ihering<sup>1)</sup> kann sich der Ansicht Grenacher's, dass die Arme dem Velum entsprechen, nicht anschliessen, hält vielmehr die letzteren für homolog den Kopfkegeln der gymnosomen Pteropoden und betrachtet sie im Anschluss an Leuckart als besondere Anhänge des Kopfes. Dagegen hält Ihering die beiden langen Fangarme der Dekapoden für nicht den Kopfkegeln homolog, sondern vergleicht dieselben den oberen Tentakeln der gymnosomen Pteropoden. Ich vermag dieser Anschauung durchaus nicht beizutreten, da hiezu nicht im mindesten zwingende Gründe vorliegen, sondern halte die von Brock<sup>2)</sup> vertretene Annahme für viel wahrscheinlicher, „dass die Ur-Dibranchiaten zehn gleichmässig entwickelte Arme besaßen, von denen die Octopoden sich zweier entäusserten, die Dekapoden zwei zu Fangarmen weiter entwickelten“, diese somit den übrigen Armen gleichzustellen sind.

Von der unrichtigen Annahme ausgehend, dass das Velum (Architroch) den Oesophagus ursprünglich umkreiste und theilweise vergehen kann, erklärt Blake<sup>3)</sup> die Arme der Cephalopoden für homolog dem bei den Cephalopoden an der Pedalseite erhaltenen unteren Velumabschnitt, welcher als „Antivelum“ bezeichnet wird, und der sich im Zusammenhang mit der pedalen Krümmung des Darmes erhalten haben soll. Diese grosse Wandelbarkeit des Velums ist jedoch blosser Construction und kann mit derselben daher keine der Wahrscheinlichkeit nahekommende Erklärung erreicht werden. Wie Ihering hält ferner auch Blake die Fangarme der Dekapoden nicht für homolog den übrigen Armen, sondern vergleicht dieselben den beiden Tentakeln einiger Gasteropoden.

Die Ansicht, dass die Arme dem Fusse zuzurechnen sind, findet wieder in Balfour<sup>4)</sup> und Ray-Lankester<sup>5)</sup> Ver-

<sup>1)</sup> H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems u. Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877, pag. 270—271.

<sup>2)</sup> J. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden, pag. 279. Vgl. auch J. Brock, Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der dibranchiaten Cephalopoden. Erlangen 1879, pag. 28.

<sup>3)</sup> Blake a. a. O., pag. 308—309.

<sup>4)</sup> Fr. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch v. Vetter. Jena 1880, Vol. I, pag. 262.

<sup>5)</sup> E. Ray-Lankester, On the originally Bilateral Charakter of the Renal Organ of Prosobranchia, and on the Homologies of the Yolk-sac of Cephalopoda. Ann. and Magaz. of natur. hist. 5. ser., vol. VII, 1881, pag. 437.



treter. Brooks<sup>1)</sup> endlich lässt unentschieden, ob die Arme des Cephalopoden Epipodialbildungen oder neuerworbene specielle Organe darstellen.

Gehen wir zum Trichter der Cephalopoden über, so stellt sich derselbe als Homologon des Scaphopodenfusses heraus, indem der mittlere Fussabschnitt durch die Trichterklappe und den hinter dieser gelegenen medianen Trichterabschnitt repräsentirt wird, während die seitlichen Lappen des Scaphopodenfusses den Epipodialtheilen des Trichters entsprechen. Beiläufig mag hier erwähnt werden, dass betreffend die Deutung der Lappen des Dentaliumfusses als Epipodien bereits Huxley<sup>2)</sup> dieselbe für möglich hält, während Fol<sup>3)</sup> sich schon früher bestimmt dagegen erklärt hat. Lovén fasste den Trichter als Homologon des Fusses, Leuckart, welcher die Pteropoden zum Vergleich heranzog, als dem mittleren Fussabschnitt, dem sogenannten „Halskragen“ von *Clio* entsprechend, auf. Nach Huxley ist der Trichter von dem als Epipodium unterschiedenen paarigen Fussabschnitte gebildet, während der unpaare Abschnitt des Fusses in die Kopfarme umgebildet ist. Grenacher spricht den Cephalopoden einen unpaaren medianen als „Fuss“ oder „Protopodium“ bezeichneten Fussabschnitt ab, und betrachtet den Trichter als aus dem „Epipodium“ hervorgegangen, welches nach Grenacher jedoch keinen paarigen Fussabschnitt bezeichnet, sondern besondere paarige Elemente, welche zum Fuss (= unpaaren Fussabschnitte der Autoren) in keiner Beziehung stehen. Die betreffende Stelle bei Grenacher<sup>4)</sup> lautet: „Da ich unter Fuss oder Protopodium nur ein ganz bestimmtes und leicht zu definirendes Gebilde verstehe, so folgt von selbst, dass ich weder dem Epipodium nach meiner Auffassung, noch dem Velum irgend welche Beziehungen zu jenem, ebensowenig wie den letzteren unter sich einräume, sondern sie als selbständige und von einander unabhängige Elemente auffasse“. Diesem Epipodium nun entspricht der Trichter der Cephalopoden.

Mit den Pteropoden verglichen, entspricht nach Grenacher der Trichter der Cephalopoden fast dem gesamten Pteropoden-

<sup>1)</sup> W. K. Brooks, Anniversary Memoirs of the Boston Soc. of Natur. Hist. 1880. Mir nur aus anderen Citaten u. dem Jahresbericht bekannt.

<sup>2)</sup> Th. H. Huxley, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere, deutsch von Spengel, Leipzig 1878, pag. 443.

<sup>3)</sup> H. Fol, Sur le développement des Ptéropodes. Archives de Zoolog. expériment. t. IV, 1875, pag. 192.

<sup>4)</sup> Grenacher a. a. O., pag. 465.

fusse (ausgenommen dem nach Grenacher dem Protopodium zu vergleichenden sogenannten „zipfelförmigen Anhang des Fusses“), welcher entsprechend zwei Trichterfaltenpaaren, aus denen bei dem von Grenacher untersuchten Cephalopoden der Trichter entsteht, aus zwei Epipodialpaaren besteht, von denen das äussere die Flossen, das innere den sogenannten „hufeisenförmigen Theil des Fusses“ der Gymnosomen liefert.

Nach dem von mir angestellten Vergleiche des Cephalopodenfusses mit dem der Scaphopoden kann ich Grenacher nicht bestimmen. Dass ich auf Grund dieses Vergleiches den unpaaren Fussabschnitt in der Trichterklappe und dem hinter derselben gelegenen medianen Trichterabschnitt vertreten sehe, habe ich bereits mehrmals hervorgehoben. Auch Grenacher weist auf die Trichterklappe als ein Organ hin, „das in Bezug auf seine Lage und seine Symmetrieverhältnisse den oben gestellten Anforderungen (für das Protopodium) entspräche“, hält jedoch bis zur Führung des entwicklungsgeschichtlichen Nachweises bei *Nautilus* „die Zurückführung bei *Sepia* für zu bedenklich, weil es dem Anscheine nach erst sehr spät bei dieser sich bildet.“<sup>1)</sup> Was die paarigen Theile, das Epipodium, anbelangt, so halte ich dasselbe für paarige Abschnitte des Fusses, und nicht wie Grenacher für besondere zu dem unpaaren Fussabschnitte in keiner Beziehung stehende Gebilde. Die eigenthümliche Fussform von *Dentalium* erscheint mir zur Entscheidung dieser Frage massgebend. Auf die Art der Entwicklung der Epipodien bei den Pteropoden ist meiner Ansicht nach kaum der grosse Werth zu legen, da ja die besondere Gestaltung des Fusses bereits in der Entwicklung ausgeprägt sein kann. Desgleichen wäre auf die späte Entstehung der Trichterklappe bei *Sepia* kein solches Gewicht zu legen, um etwa aus derselben ableiten zu wollen, dass sie kein phylogenetisch älteres oder gleich altes Organ sein könnte als die früher entstehenden paarigen Trichterfalten. Es sind ja Fälle genug bekannt, wo bei directer Entwicklung die ursprüngliche zeitliche Aufeinanderfolge in der Entstehung der Organe durch die relative Grösse, welche das betreffende Organ bei dem erwachsenen Thiere besitzt, modificirt wird. Wenn daher die Trichterklappe auch bei *Sepia* spät entsteht, so kann dies seine Erklärung in der geringen Grösse derselben im Vergleiche mit dem Trichter finden.

<sup>1)</sup> Grenacher a. a. O., pag. 468.

Um kurz die Eintheilung des Fusses zu besprechen, so bemerke ich zunächst, dass ich in der Beurtheilung des von Huxley aufgestellten „Archetype“ Grenacher vollkommen beitrete. Es gibt zu wenig Fälle, an denen überhaupt eine derartige Gliederung des Fusses zu finden ist. Mit Grenacher lässt sich zunächst nur ein unpaarer median gelegener Fuss, das „Protopodium“ unterscheiden, welches zuweilen in einzelne Abschnitte zerfällt, ohne dass sich jedoch diese immer in die von Huxley unterschiedenen Abtheilungen fügen. Als häufig auftretende Differenzirung des Fusses ist das Epipodium aufzufassen, unter welchem ich jede besondere Entwicklung paariger Abschnitte des Protopodiums verstehe. Somit unterscheidet sich meine Auffassung des Epipodiums von der Grenacher's darin, dass ich in Uebereinstimmung mit der gewöhnlichen Auffassung das Epipodium als eine Entwicklung der Seitentheile des Protopodiums ansehe. Eine weitere Eintheilung des Epipodiums erscheint mir überflüssig.

Ihering<sup>1)</sup> hat in der Vergleichung des Trichters der Cephalopoden wohl zuerst die Trichterklappe als Homologon des Protopodiums aufgefasst und steht in diesem Punkte mit mir Grenacher's Ansicht, nach welcher den Cephalopoden das Protopodium fehlt, gegenüber. Die beiden seitlichen Lappen, aus denen der Trichter besteht, vergleicht Ihering mit den Pteropodien der Pteropoden und will daher auch diese Bezeichnung und nicht die der „Epipodien“ für jene angewendet wissen. Ich muss bemerken, dass ich die Unterscheidung der Pteropodenflossen als „Pteropodien“ für vollkommen ungerechtfertigt und willkürlich ansehe. Dieselben sind paarige Abschnitte des Fusses, was auch Ihering annimmt, und gebührt ihnen daher die Bezeichnung „Epipodium“. Die beiden Seitenlappen des Trichters sind daher aus keinen anderen Elementen als aus den Epipodien hervorgegangen.

Brock<sup>2)</sup> hält „die phylogenetische Bedeutung der Trichterklappe“ für „wohl keine grosse“.

Nach Blake<sup>3)</sup>, welcher anschliessend an Grenacher im Fuss ein unpaares Organ erblickt, mag die Trichterklappe dem Fusse entsprechen, doch betrachtet dies Blake mit Hinblick auf die Unkenntniss ihrer Entwicklung für zweifelhaft. Dass die beiden Trichterlappen eine besondere Bildung „as part of a second outgrowth surrounding the body“ darstellen, erscheint Blake

<sup>1)</sup> Ihering, a. a. O., pag. 272.

<sup>2)</sup> Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden, pag. 223.

<sup>3)</sup> Blake, a. a. O., pag. 309.

wahrscheinlich. Es will mir so scheinen, als ob Blake hierin Grenacher's Auffassung theilen würde, was jedoch aus jener Stelle nicht bestimmt hervorgeht, indem ich andererseits aus der Bemerkung Blake's, dass diese auch von ihm vertretene Ansicht die fast allgemein anerkannte wäre, anzunehmen geneigt bin, dass Blake doch nur mit dem „second outgrowth“ die Epipodialbildungen im Sinne Huxley's meint.

Balfour und Brooks hingegen vertreten die Ansicht, dass den ausgewachsenen Cephalopoden der unpaare Fussabschnitt fehlt, bei den Embryonen dagegen im Dottersack vertreten ist. Ray-Lankester<sup>1)</sup> schliesst sich dieser Ansicht nur insoweit an, als er den Dottersack als „a special embryonic dilatation of the axial region of the foot“ ansieht, vermag jedoch in demselben nicht den Fuss selbst zu erkennen. Früher<sup>2)</sup> hat Ray-Lankester den Dottersack mit der contractilen Fussblase von *Limax* verglichen. Was die Trichterlappen anbelangt, so möge hier nur Brooks angeführt werden, nach welchem dieselben entweder Epipodialbildungen oder neue Erwerbungen darstellen, ohne dass sich Brooks für eine oder die andere Möglichkeit entscheidet. Fol<sup>3)</sup> endlich scheinen Trichter und Kopfarme zusammengenommen dem Fusse der übrigen Mollusken zu entsprechen.

Dass der Dottersack der Cephalopoden einem unpaaren Fussabschnitte entspricht, halte ich schon aus der Lage desselben am Embryo für widerlegt.

Es bleibt nur noch übrig, ein paar Worte über die Orientirung des Cephalopodenkörpers zu sagen. Bekanntlich hat R. Leuckart zu zeigen versucht, dass die Spitze des Eingeweidesackes dem höchsten Punkte des Rückens entspricht, dass die gewöhnlich als Rücken bezeichnete Seite des Eingeweidesackes als Vorder-, der sogenannte Bauch als Hinterseite des dorsalwärts erhobenen Eingeweidesackes zu bezeichnen ist. Für die Richtigkeit dieser Deutung führe ich die Haltung des Körpers bei dem als Stammform der Cephalopoden erkannten *Dentalium* an, wo die Spitze der Schale schräg nach aufwärts und hinten getragen wird, so dass die concave Seite als Vorder-, die convexe als Hinterseite des Eingeweidesackes erscheint. Nur bei einer wie *Dentalium*

<sup>1)</sup> Ray-Lankester, a. a. O., pag. 435.

<sup>2)</sup> E. Ray-Lankester, Zoological Observations made at Naples in the winter of 1871—72. Ann. and Magaz. of natur. hist. 4. ser. vol. XI. 1873, pag. 84.

<sup>3)</sup> Fol, a. a. O., pag. 193.

kriechend sich bewegenden und grabenden Form konnte sich die der Körper-Orientirung entsprechende Körperhaltung bewahren.

Ich habe deshalb bei Anfertigung der schematischen Figuren diese Orientirung des Körpers festgehalten.

In dem beschreibenden Theile wurden die Ausdrücke „ventral“ und „dorsal“ bis zur Besprechung der Leuckart'schen Orientirung vermieden. Bei Beschreibung des Cephalopodenkörpers wird es sich wohl auch in Zukunft als zweckmässig empfehlen, die Körperspitze als „hinten“, die entgegengesetzte Seite als „vorn“, die Schulpseite als „oben“, die gegenüberliegende als „unten“ zu bezeichnen, wie dies in dem beschreibenden Theil dieser Arbeit bereits durchgeführt wurde.

Es bleibt jetzt die Frage zu beantworten übrig, welche Stellung die Pteropoden, die bisher als Stammformen der Cephalopoden galten, zu diesen letzteren einnehmen.

Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die Pteropoden in ihrer äusseren Erscheinung und gewissen Theilen ihrer Organisation unter den Gasteropoden die grösste Aehnlichkeit mit den Cephalopoden besitzen, und dass Leuckart durch Heranziehung des Pteropodenkörpers behufs Zurückführung des Cephalopodenkörpers auf die übrigen Mollusken am besten die Beziehungen der durch so viele Eigenthümlichkeiten ausgezeichneten Cephalopoden erkannte.

So sehr ich dem von Leuckart vertretenen morphologischen Vergleich und seiner Orientirung des Cephalopodenkörpers beistimme, so kann ich doch in den Pteropoden nicht die Stammformen der Cephalopoden erblicken, für welche ich die Scaphopoden ansehe. Ja ich vermag nicht einmal in den Pteropoden sehr nahe Verwandte der Cephalopoden zu erkennen.

Bereits Ihering<sup>1)</sup> hat mit Hinweis auf den Geschlechtsapparat und die Niere die nicht sehr nahe Verwandtschaft der Pteropoden und Cephalopoden ausgesprochen. In gleicher Weise erscheint Spengel<sup>2)</sup> in Rücksicht der „speciell gasteropodenähnlichen Asymmetrie der Pteropoden“ eine nahe Beziehung beider Gruppen als unwahrscheinlich.

In der That zeigen die Pteropoden alle Eigenthümlichkeiten des Gasteropodentypus, welcher sich in der weitgehenden Asymmetrie der inneren Organisation ausspricht. Vor Allem sind hier die rechtsseitige Niere und der gasteropodenähnliche Geschlechts-

<sup>1)</sup> Ihering, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden, pag. 4.

<sup>2)</sup> Spengel, a. a. O.

apparat, sowie das Vorhandensein nur eines rechterseits gelegenen Geruchsorganes hervorzuheben. In allen diesen Organen findet sich keine Uebereinstimmung mit den Cephalopoden, bei welchen die Niere, das Geruchsorgan (nur bei *Nautilus* beobachtet) paarig sind, desgleichen der ausführende Theil des Geschlechtsapparates ursprünglich in paariger Entwicklung auftritt, die Höhlung der Geschlechtsdrüse selbst noch gar nicht von der grossen Leibeshöhle getrennt ist.

Trotz dieser inneren Asymmetrie besitzen jedoch weitaus die meisten Pteropoden eine äussere Symmetrie. Es gibt nur wenig Gattungen unter denselben, welche auch äusserlich asymmetrisch sind. Diese äusserlich asymmetrischen Formen (*Limacina*, *Heterofusus*, *Spirialis*) halte ich für die phylogenetisch ältesten Pteropodenformen, aus denen sich die heutigen symmetrischen Formen erst durch Anpassung an die pelagische Lebensweise entwickelt haben. Ich finde mich dazu durch folgende Punkte veranlasst: Erstens halte ich es für unmöglich, dass sich eine so durchgreifende Asymmetrie in der inneren Organisation ohne die Entwicklung einer äusseren Asymmetrie ausbilden kann. Zweitens stimmt die gesammte innere Asymmetrie vollständig mit jener der übrigen Gasteropoden überein. Drittens endlich wissen wir, dass die besonders durch Fol's<sup>1)</sup> Untersuchung bekannt gewordene individuelle Entwicklung eine volle Uebereinstimmung mit jener der Gasteropoden aufweist und die äusserlich symmetrischen Formen asymmetrische Larvenstadien durchlaufen; dass weiter nach Krohn's<sup>2)</sup> Beobachtungen bei vielen mit symmetrischen geraden Gehäusen versehenen Formen die Larvengehäuse noch spiralig gewundene, sowie mit einem Deckel verschliessbare Schalen sind. Dies ist bei *Cymbulia* und *Tiedemannia* der Fall, deren definitive Gehäuse knorpelige, beziehungsweise gallertige Consistenz besitzen, während die Larvengehäuse spiralige Kalkschalen sind.

Die Uebereinstimmung mit den Gasteropoden wird jedoch besonders gestört: durch die ventrale (hintere) Lage der Mantelhöhle bei den meisten Pteropoden im Gegensatz zur dorsalen Lage derselben bei den Gasteropoden, durch die besondere Gestaltung des Fusses und durch das Auftreten der Kopfkegel bei den Gymnosomen. Diese drei Punkte müssen näher erörtert werden.

<sup>1)</sup> Fol, a. a. O. pag. 197.

<sup>2)</sup> A. Krohn, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1860.

Was die ventrale (hintere) Lage der Mantelhöhle der Pteropoden anbelangt, so gilt dieselbe nur für die meisten, nicht aber für alle Formen. Es gibt solche, welche die Mantelhöhle in Uebereinstimmung mit den Gasteropoden dorsal (vorn) gelegen haben, und dies sind die auch äusserlich mit den Gasteropoden übereinstimmenden Gattungen *Limacina*, *Heterofusus*, *Spirialis*, wodurch deren Auffassung als der phylogenetisch ältesten Pteropoden eine neue Stütze findet. Auch liegt die Mantelhöhle bei den Larven der Pteropoden asymmetrisch.

Wie erklärt sich aber die ventrale Lage der Mantelhöhle bei den übrigen Pteropoden? Ich glaube, dass dieselbe einfach durch Rückdrehung des bei den Stammformen gedrehten Eingeweidesackes zu Stande gekommen ist.

Die dorsale Lage der Mantelhöhle, wie sie bei allen spiralingedrehten Gasteropoden vorkommt, ist erst bei der Drehung des Eingeweidesackes zu Stande gekommen, somit secundär. Es lässt sich dies leicht zeigen, wenn wir die Verhältnisse z. B. von *Helix* genauer beobachten, und auf die Lage der Niere zur Mantelhöhle unser Augenmerk richten. Die Niere von *Helix* liegt links neben der Mantelhöhle (sog. Lunge). Sie ist aber die rechte Niere, deren Linkslagerung eine Folge der Drehung des Eingeweidesackes ist. Drehen wir aber die linksgelegene rechte Niere auf die rechte Seite zurück, so kommt die rechts von ihr gelegene Mantelhöhle an die Hinterseite (Ventralseite) des Eingeweidesackes zu liegen. Die hintere (ventrale) Lage der Mantelhöhle ist jedenfalls somit die ursprüngliche. Sie findet sich noch bei *Dentalium* und den Cephalopoden. Bei den Pteropoden mit Ausnahme der *Limaciniden* ist sie secundär wiederhergestellt.

Spengel<sup>1)</sup> hat über die Ableitung der Pteropoden zwei Ansichten ausgesprochen, ohne einer oder der anderen den Vorzug geben zu können. Die eine Ansicht geht dahin, dass die Pteropoden „sich durch Verlust der linken Bestandtheile des circumanal Complexes, und indem ohne Drehung eine Verlagerung dieses Complexes vom Hinterende an die ventrale Seite des Körpers stattgefunden hat, von einer Stammform ableiten, die der durch Rückdrehung der zeugobranchiaten Prosobranchien gewonnenen Form im Wesentlichen gleicht“. Ich brauche nach meiner obigen Auseinandersetzung nicht besonders zu erwähnen, inwieweit ich dieser Ansicht nicht beipflichten kann. Aber auch dem zweiten Erklärungsversuch Spengel's halte ich nicht für richtig, wenn ich dem-

<sup>1)</sup> Spengel, a. a. O. pag. 366 und Anmkg. 2.

selben auch unter beiden den Vorzug einräumen würde. Spengel schreibt in einer Anmerkung: „Denkt man sich nämlich den Längsdurchmesser des Thieres sehr kurz, die Höhe dagegen sehr bedeutend, während der After mit seiner Umgebung die terminale Lage beibehält, so gehört die Athemhöhle offenbar der dorsalen Seite und zwar der hinteren Hälfte derselben an. Der Unterschied der Limaciniden von den übrigen Pteropoden mag sich dann darauf beschränken, dass der After mit seiner Umgebung nicht terminal, sondern an der rechten Seite, wie bei den Tectibranchiaten, liegt.“ Beide Erklärungsweisen konnten nicht das Richtige treffen, da der Ausgangspunkt meiner Ansicht nach nicht der richtige war, indem immer die äusserlich symmetrischen Pteropoden mit ventraler (hinterer) Mantelhöhle als solcher dienten.

Was wir als Ursache dieser Rückdrehung des Eingeweidesackes trotz Beibehaltung der Schale anzusehen haben, wird sich besser nach Besprechung des Fusses und der Kopfkegel ergeben.

Gehen wir nun zum Fuss über. Dieser bildet den eigenthümlichsten Theil der Pteropodenorganisation, der nicht so leicht auf die Fussform der Gasteropoden zurückgeführt werden kann. Derselbe besteht aus einem unpaaren Abschnitte dem medianen Protopodiumreste und paarigen Lappen (Epipodien) desselben, den Flossen. Indessen sind Epipodialbildungen nicht auf die Pteropoden beschränkt, sondern es finden sich unter den Gasteropoden doch auch Entwicklungen der Seitentheile des Fusses, welche ich als Homologa der Epipodien der Pteropoden auffasse und daher als Epipodien zu bezeichnen keinen Anstand nehme. Ich meine hier zunächst die eigenthümliche Fussform von *Acera bullata* und *Gasteropteron*, welches letztere geradezu Pteropodenhabitus besitzt, dessen Fuss durch die Entwicklung zweier grosser Flossen beim ersten Anblick an diese Gruppe erinnert. Aber auch unter den Prosobranchien gibt es Formen, welche durch Schlagen der Seitentheile des Fusses schwimmen. Es sind dies *Ancillaria* und *Oliva*. Hier sind jedoch, soweit ich den bestehenden Abbildungen entnehme, die Seitentheile nicht flossenförmig entwickelt, und haben wir höchstens die ersten Anfänge eines Hervortretens der Seitentheile des Fusses vor uns.

Mögen wir auch geneigt sein, die Pteropoden von *Gasteropteron*, dessen Pteropoden-Habitus zweifellos ist, abzuleiten, eine Frage, welche ich unerörtert lassen will, so ist damit die Erklärung der Fussform bei den Pteropoden nicht erledigt, da wir



ja auch bei *Gasteropteron* nicht eine ursprüngliche Fussform der *Gasteropoden* vor uns haben.

Es bleiben somit für die Erklärung der Besonderheiten des *Pteropodenfusses*, wobei ich zunächst die Entwicklung der Seitentheile des Fusses in Rücksicht ziehe, nur die *Cephalopoden* und die *Scaphopoden* übrig, und sind für jeden Fall nur auf diese letzteren die Eigenthümlichkeiten des *Pteropodenfusses* zurückzuführen,

Hier tritt nun zum ersten Male so recht deutlich die Frage entgegen, wie sich dieses Gemisch von entschiedenem *Gasteropodeneigenthümlichkeiten* und zweifellosen Erbtheilen der *Scaphopoden* und *Cephalopoden* erklären lässt. Dieselbe drängt sich noch mehr auf, wenn wir *Kopfarme*, ja sogar mit Saugnäpfen versehene *Kopfarme*, wie sie die *Cephalopoden* besitzen, bei dem *gymnosomen Pteropoden* auftreten sehen. Diese *Kopfarme* haben unter den *Gasteropoden* gar kein Homologon; hier bleiben nur die *Scaphopoden* und *Cephalopoden* zum Vergleich übrig.

Wie löst sich nun dieses Räthsel? Ich halte die Lösung für nicht so schwierig, und will in Folgendem meine Ansicht auseinandersetzen.

Festzuhalten bleiben einmal die zweifellosen *Gasteropodeneigenthümlichkeiten*, welche sich in der inneren, bei vielen, den als Stammformen von mir aufgefassten Formen auch äusseren Asymmetrie, im Bau des Geschlechtsapparates und in der Reduktion der secundären Leibeshöhle (nach Ausschluss der Genitaldrüse) auf den Pericardialraum ausprägen. Zweitens sind aber die *Scaphopoden-* und *Cephalopoden-Eigenthümlichkeiten* der *Pteropoden* gleichfalls nicht hinwegzulängnen, es sind dies die Fussform, die Kopfkegel, endlich die ventrale (hintere) Lage der Mantelhöhle und die bedeutende Erhebung des Eingeweidesackes.

Die *Gasteropodeneigenthümlichkeiten* lassen sich nur durch directe Ableitung der *Pteropoden* von *Gasteropoden* erklären. Denn wollte man die *Pteropoden* auf die *Scaphopoden* und *Cephalopoden* zurückführen, so bliebe ein noch viel grösseres Räthsel, nämlich eben die entschiedene *Gasteropodennatur*, zu erklären, welche sich zweimal entwickelt haben müsste, was sehr viel Unwahrscheinlichkeit in sich trägt.

Die Uebereinstimmungen mit den *Scaphopoden* und *Cephalopoden* hingegen erkläre ich als *Atavismus*, indem das Erscheinen der paarigen Fussabschnitte, der *Kopfarme* auf Organisationseigenthümlichkeiten von *Molluskenformen* zurückzubeziehen ist, welche als den Stammformen der *Cephalophoren* nahestehend angesehen

werden müssen. Ich habe dabei immer zunächst die Scaphopoden im Auge, von denen die Cephalopoden sich frühzeitig als besonderer Stamm, welcher die Eigenthümlichkeiten der Stammformen der Schnecken am reinsten bewahrt hat, abzweigten. Die Saugnäpfe an den Armen von Pneumodermon dagegen betrachte ich als durch Anpassung selbstständig entstandene Bildungen, welche somit nicht auf die Saugnäpfe der Cephalopoden zu beziehen sind. Die hintere (ventrale) Lage der Mantelhöhle und die ansehnliche Erhebung des Eingeweidesackes sehe ich als Folgen der mit der besonderen Form des Fusses zusammenhängenden Ausbildung der pelagischen Lebensweise an.

Es muss hier angeführt werden, dass bereits Spengel sich durch die „speciell gasteropodenartige Asymmetrie der Pteropoden“ zu der Annahme gedrängt fühlte, dass „die Cephaloconen der gymnosomen Pteropoden schon einer noch symmetrischen Stammform eigen waren, von denen sich beide Classen (Cephalopoden und Pteropoden) abgeleitet haben“.

Einen Beweis für die Erklärung dieser Eigenthümlichkeiten als Atavismus finde ich in dem entschieden pteropodenähnlich gestalteten Gasteropteron, dessen Pteropodenhabitus ich auch auf dieselbe Weise erklären möchte. Ob die Pteropoden etwa auf die Gasteropteron zurückzuführen sind, mag unerörtert bleiben. Ihering<sup>1)</sup> kann „die Aehnlichkeit der Seitenflossen des Fusses von Gasteropteron u. a. mit den Pteropodenflossen nur für eine zufällige halten.“ Ich betrachte jedoch für jeden Fall die Epipodialbildungen des Gasteropteronfusses, weil ich ihr Auftreten durch das Neuerscheinen eines den Stammformen der Schnecken angehörigen Organes erklären möchte, für homolog mit den Flossen des Pteropodenfusses. Hierin stimme ich mit Ihering nicht überein, welcher sie nicht als homolog betrachtet und deshalb als „Parapodien“ bezeichnet. Ebenso wenig als diese Bezeichnung kann ich die der Pteropodenepipodien als „Pteropodien“<sup>2)</sup> aus ganz demselben Grunde für annehmbar halten. Sollte sich auch bei *Ancillaria* und *Oliva* ein ausgeprägteres Hervortreten der Seitentheile des Fusses finden, so wäre auch dies als atavistisch aufzufassen und hätten wir somit unter den Prosobranchien und Opisthobranchien ein Durchschlagen von Eigenthümlichkeiten, welche Formen besaßen,

<sup>1)</sup> Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877, pag. 249.

<sup>2)</sup> Ihering, a. eben a. O. pag. 248.

aus denen Prosobranchier, Opisthobranchier und Pteropoden ihren Ursprung genommen haben.

Auf dieses Auftreten von Scaphopodencharakteren bei den Gasteropoden stützt sich auch meine oben ausgesprochene Ansicht, dass der Ursprung der heute lebenden Scaphopoden dem der Gasteropoden näher lag als dem der Acephalen, die sich wahrscheinlich mit Verlust der Radula frühzeitig als besondere Seitenlinie von Radulaträgenden Formen abzweigten.

Aus den eben gegebenen Auseinandersetzungen ergibt sich von selbst, dass die Pteropoden der Gasteropodenklasse einzuordnen sind.

Bereits Fol<sup>1)</sup> hat auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen diese Ansicht vertreten, möchte aber, sowie ich seine diesbezügliche Bemerkung verstehe, die Pteropoden nicht als besondere Ordnung der Gasteropodenklasse bestehen lassen.

Die Einordnung zu den Gasteropoden vertritt in neuester Zeit auch Spengel<sup>2)</sup>, dessen Ansicht ich somit vollständig beitrete. Innerhalb der Gasteropoden i. w. S. bilden die Pteropoden eine eigene Ordnung. Ob die Prosobranchier, wofür der Deckel der Limaciniden einen allerdings sehr schwachen Anhaltspunkt bietet, oder ob die Opisthobranchier, mit denen die Pteropoden im Nervensysteme übereinstimmen, die Ausgangsformen der Pteropoden sind, mag hier unerörtert bleiben.

Was die Ursache des Atavismus bei den Pteropoden ist, lässt sich schwer errathen. Wir müssen uns einfach mit der That- sache begnügen, dass derselbe leicht eintritt, wie ja vor Allem Gasteropteron beweist. Höchst wahrscheinlich hat bei den Pteropoden die sich entwickelnde pelagische Lebensweise fördernd einen solchen mitgewirkt.

#### 6. Sind die Mollusken „Pseudocoelier“?

Ohne die Frage beantworten zu wollen, ob der Begriff der Pseudocoelier einer natürlichen einheitlichen Gruppe entspricht, will ich mich nur darauf beschränken, zu untersuchen, ob die Mollusken den Anforderungen dieses von O. und R. Hertwig<sup>3)</sup> aufgestellten Begriffes entsprechen.

Wir haben in den früheren Auseinandersetzungen gesehen, dass den Mollusken eine Leibeshöhe zukommt, welche durch den

<sup>1)</sup> Fol, a. a. O. pag. 198.

<sup>2)</sup> Spengel, a. a. O. pag. 372.

<sup>3)</sup> O. und R. Hertwig, Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.

Wimpertrichter mit der Niere communicirt, welche von einem sich auf die in ihr gelegenen Organe hinüberschlagenden Peritoneum ausgekleidet ist und welche bei den zweifellos phylogenetisch ältesten Formen auch die Geschlechtsproducte aufnimmt, die, wie als höchst wahrscheinlich erscheint, aus dem Epithel der Leibeshöhlenbekleidung ihren Ursprung nehmen. Es ist daher, wie ich glaube, mit vollem Rechte aus allen diesen Thatsachen der Schluss gezogen worden, dass diese Leibeshöhle homolog jener ist, welche bei den Anneliden und Vertebraten als secundäre Leibeshöhle bezeichnet wird, und ist daher dieselbe bei den Mollusken mit gleichem Namen belegt worden.

Eine dieser Beurtheilung entgegengesetzte haben in den in Frage stehenden Punkten die Mollusken durch O. und R. Hertwig erfahren. O. und R. Hertwig theilen die Metazoen mit Ausschluss der Coelenteraten in zwei grosse Gruppen: die Entero-coelien und die Pseudocoelien. Diese Eintheilung ist auf eine Reihe von Unterschieden begründet, unter denen jene die Leibeshöhle betreffenden zur Namengebung der beiden Gruppen verwendet wurden. Und zwar verstehen unter Entero-coel O. und R. Hertwig dasselbe, was oben secundäre Leibeshöhle (Claus, Hatschek) genannt wurde; nur ist mit dem Begriff Entero-coel noch die Vorstellung verbunden, dass diese Höhle als paarige Divertikel des Urdarmes ihren Ursprung genommen hat. Die Pseudocoelien dagegen entbehren einer vom Darm aus entstandenen Leibeshöhle, sie besitzen bloss ein Schizocoel, welches ein „wandungsloser Spalt“ ist. In allen dem Entero-coel oder der sec. Leibeshöhle zukommenden Eigenthümlichkeiten verhält sich das Schizocoel verschieden, indem es des Peritonealepithels entbehrt, und die Geschlechtsproducte in geschlossenen Drüsen entstehen.

Die Mollusken sollen nun nach den Gebr. Hertwig typische Pseudocoelien sein. Es mag im Folgenden nochmals geprüft werden, ob dies wirklich zutrifft.

Die Beantwortung dieser Frage ist eigentlich bereits in der Einleitung dieses Capitels enthalten und fällt somit verneinend aus. Wenn die Gebr. Hertwig zu dem entgegengesetzten Resultate gelangt sind, so haben sie eben den schon damals vorliegenden Thatsachen zu wenig Rechnung getragen.

Wenn O. und R. Hertwig schreiben: „Dem Schizocoel der Mollusken fehlt ein flimmerndes Epithel, es fehlen ihrem Darmcanal die Mesenterien und die Dissepimente, ihre Geschlechtsproducte entwickeln sich nicht aus dem Epithel der Leibeshöhle und werden

nicht in dieselbe entleert, sondern stellen folliculäre Drüsen dar, welche direct in eigene oft complicirt gebaute Ausführungswege übergehen. Die in den Pericardialraum einmündenden Nieren dienen ausschliesslich der Excretion und werden nicht zur Ausfuhr der Geschlechtsstoffe benutzt, höchstens dass sich die Oviducte oder Vasa deferentia hie und da mit ihnen nahe an der äusseren Mündung vereinigen“, so lassen sich gerade die entgegengesetzten Thatsachen nachweisen. Von den Dissepimenten mag vollkommen abgesehen werden, da diese nur in Vergleich mit den Brachiopoden angeführt sind. Was die übrigen Punkte anbelangt, so ist die Leibeshöhle der Mollusken von einem Epithel ausgekleidet und es nehmen die Geschlechtsproducte in den als ursprüngliche aufzufassenden Fällen höchst wahrscheinlich aus dem Epithel der Leibeshöhle ihren Ursprung, in jenen Fällen nämlich, wo der als Höhle der Genitaldrüse dienende Abschnitt der Leibeshöhle mit dem Pericardialabschnitte derselben noch in Communication steht (Cephalopoden, Neomenien). In den übrigen Fällen, wo geschlossene Geschlechtsdrüsen vorhanden sind, müssen diese aus vergleichend anatomischen Gründen der sec. Leibeshöhle zugerechnet werden. Der directe Uebergang der Genitaldrüsen in die Ausführungsgänge bezeichnet gleichfalls kein primäres, sondern ein secundäres Verhältniss, und ist demselben ein Zustand vorausgegangen, wo die Genitalproducte aus der Leibeshöhle durch die selbstständig beginnenden Ausführungswege nach aussen befördert wurden, wie dies noch jetzt bei den Cephalopoden der Fall ist. Endlich sind die Ausführungswege der Genitalproducte auf die Excretionsapparate zurückzuführen, wofür die Verhältnisse bei den Muscheln, Dentalien und Solenogastres genügende Anhaltspunkte bieten. Was die Mesenterien anbelangt, so ergibt sich der Mangel derselben aus der weitgehenden Reduction der secundären Leibeshöhle, welche von der Geschlechtsdrüse abgesehen sonst nur mehr durch den Pericardialraum vertreten ist; wo jedoch die sec. Leibeshöhle den Darm noch aufnimmt, kann der Mangel der Mesenterien kaum viel beweisen, da Mesenterien sehr häufig rückgebildet werden. Bei den Chitonen sollen sogar nach Haller<sup>1)</sup> noch Reste solcher vorhanden sein.

Die Mollusken besitzen daher alle für die Enterocoelie charakteristischen Merkmale und wären daher auch nach der Definition der Gebr. Hertwig Enterocoelie. Bereits Haller

<sup>1)</sup> Haller, a. a. O. pag. 65.

hat den Chitonen eine secundäre Leibeshöhle zuerkannt, desgleichen in neuester Zeit Kowalevski<sup>1)</sup> durch das Studium der Entwicklung von Chiton dieser Auffassung einige Stütze zugeführt.

Auch was die Anlage des mittleren Keimblattes, welches die Leibeshöhlenbekleidung liefert, anbelangt, so stimmt dieselbe mit jener bei den Anneliden überein. In beiden Fällen besteht dieselbe in zwei Zellen, den beiden Urmesodermzellen. So wenig nun in dieser Art der Anlage des mittleren Keimblattes von den Gebr. Hertwig bei den Anneliden eine Schwierigkeit für die Deutung der Leibeshöhle als Enterocoel erblickt wurde und die Anneliden demnach auch von O. und R. Hertwig den Enterocoeliern zugerechnet werden, ebensowenig kann die gleiche Anlage bei den Mollusken als Schwierigkeit für die Deutung ihrer Leibeshöhle als Enterocoel angesehen werden.

Schon Balfour<sup>2)</sup> hat in sehr zutreffenden Bemerkungen über die Ansichten der Gebr. Hertwig auch diesen Punkt hervorgehoben. Für O. und R. Hertwig waren die Verhältnisse bei den ausgewachsenen Anneliden mit Recht im hohen Grade massgebend, und ist demnach eine in gleicher Weise sich auf die Verhältnisse des entwickelten Thieres stützende Beurtheilung der Mollusken vollkommen statthaft.

Es geht somit schon aus dem Wenigen hervor, dass das Enterocoel nicht als Darmausstülpung zu entstehen braucht. Ich halte demnach die Bezeichnung dieser Leibeshöhle als „secundäre Leibeshöhle“ für die passendere. Mit Rücksicht auf die Entstehungsweise des Mesoderms steht die Frage so, dass es sich um den Nachweis handelt, ob die Entstehung desselben durch Divertikelbildung des Darmes die ursprünglichere ist. Von der Entscheidung dieser Frage wird es abhängen, ob die phyletische Bedeutung des Enterocoels aufrecht zu erhalten sein wird.

Wien, im December 1883.

---

<sup>1)</sup> A. Kowalevski, Embryogénie du Chiton Polii. Annales du Musée d'hist. natur. de Marseille. Zoologie. t. I, Marseille 1883, pag. 24 und 25.

<sup>2)</sup> Fr. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von Vetter. II. Bd. Jena 1881, pag. 321—322.

## Erklärung der Abbildungen.

## Buchstabenbezeichnung.

A	Tintenbeutel.	N	Niere.
Af	Afteröffnung.	N <sup>1</sup>	Oberer Nierensack bei <i>Sepia</i> .
Ag	Arteria genitalis.	Na	Die oberhalb der Venen gefalteten Theile der Nierenwand (sog. Venenanhänge).
B	Mantelhöhle (Kiemenhöhle).	Od	Oviduct.
C	Herz.	Oe	Aeusserer Mündung des Ausführungsganges der Genitaldrüse.
Cs	Secundäre Leibeshöhle, beziehungsweise Pericardialraum.	Ov	Ovarium.
D	Darmcanal.	Pd	Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang).
E	Communicationsöffnung zwischen dem unteren und dem oberen Nierensacke bei <i>Sepia</i> .	Pt	Peritonealtasche um das Vas deferens von <i>Sepia officinalis</i> .
ED	Eileiterdrüse.	Qf	Querfalte, welche bei <i>Sepia</i> den Pericardialraum von den hinteren Räumen der Leibeshöhle unvollkommen scheidet.
G	Genitaldrüse.	S	Schale (Schulpe).
Ga	Ausführungsgang der Leber (Gallengang).	Tr	Trichter.
Gp	Sog. Pancreasanhänge des Gallenganges.	U	Ureter.
H	Hoden.	Um	Mündung des Ureters.
HO	Mündung des Hodens in die secundäre Leibeshöhle.	Va	Bauchvene (Vena abdominalis).
HS	Hinterer Schalenschliesser.	Vc	Vena cava descendens.
I	Mündung des Ausführungsganges der Genitaldrüse in die secundäre Leibeshöhle.	Vd	Vas deferens.
K	Kieme.	Vg	Vena genitalis.
Kh	Kiemenherz.	Vp	Mantelvene (V. pallialis).
L	Leber.	VS	Vorderer Schalenschliesser.
Lep	Epithel der secundären Leibeshöhle.	Vt	Vene des Tintenbeutels.
Lk	Längscanäle der Leibeshöhle, zur Niere führend.	Vv	Vena sinus venosi.
M	Magen.	W	Mündung des Wimpertrichters in die Niere.
Ms	Muskelfasern.		

Sämmtliche Figuren der Taf. II, sowie Fig. 8 und 9 der Taf. I und die schematisch gehaltenen Fig. 31 und 32 auf Taf. III sind mittelst Camera lucida entworfen.

## Taf. I.

Fig. 1. Rumpf von *Sepia officinalis*, Weibchen. Etwas grösser als die natürliche Grösse des Präparates. Man sieht nach Entfernung des Mantels den Rumpf von der Unterseite. Die Nidamentaldrüsen, der Tintenbeutel, sowie der Enddarm sind abpräparirt, die Nieren blau, der Oviduct gelb, die secundäre Leibeshöhle roth injicirt; letztere ist in ihrem hinteren Abschnitte an der Unterseite eröffnet, so dass man das Ovarium, sowie den vorn an dasselbe stossenden oberen Nierensack und den Magen sieht.

Fig. 2. Rumpf desselben *Sepia*-Weibchens mit Hinweglassung der unteren Nierensäcke, welche bloss durch eine dunkelpunktirte Linie angegeben sind, sowie des Ovariums, um die ganze Ausdehnung der secundären Leibeshöhle zu zeigen. Wie in Fig. 1 ist die secundäre Leibeshöhle in ihrem hinteren, das Ovarium umschliessenden Theile, ebenso der Pericardialabschnitt derselben von unten eröffnet.

Fig. 3. Rumpf eines Männchens von *Sepia officinalis*. Etwas über die natürliche Grösse des Präparates. Man sieht auf die Unterseite des Rumpfes, nachdem der Mantel entfernt wurde. Der Tintenbeutel ist abpräparirt, die Niere, das Vas deferens und die secundäre Leibeshöhle mit gleichen Farben wie in Fig. 1 injicirt. Der hintere Abschnitt der secundären Leibeshöhle von unten eröffnet, wodurch die untere Wand des Hodens, sowie vor demselben der unpaare Nierensack sichtbar sind.

Fig. 4. Pericardialdrüse (sog. Kiemenherzanhang) von *Sepia officinalis*, von oben gesehen. Schwache Loupenvergr.

Fig. 5. Dieselbe in der Seitenansicht. Gleiche Vergr.

Fig. 6. Pericardialdrüse (sog. Kiemenherzanhang) von *Eledone moschata* von oben gesehen. Dieselbe Vergrösserung wie in Fig. 4.

Fig. 7. Dieselbe von der Seite gesehen, in gleicher Vergr.

Fig. 8. Epithel des Ureters in der Gegend des Wimpertrichters von *Sepia officinalis*. Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 9. Ein Stück Epithel der Niere oberhalb der Pancreasanhänge von *Sepia officinalis*, von der Fläche gesehen. Nach d. leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .

## Taf. II.

Fig. 10. Epithel aus dem vorderen Theile der Seitencanäle der secundären Leibeshöhle von *Sepia officinalis*. Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 11. Epithel aus dem Ureter von *Sepia officinalis*, welches die Aussenseite der in den Ureter hineinragenden Wimpertrichterpapille überkleidet. Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 12. Epithel des Wimpertrichters von *Sepia officinalis*. Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 13. Epithel aus dem flaschenförmigen, die Pericardialdrüse aufnehmenden Abschnitte der secundären Leibeshöhle von *Eledone moschata*. Nach dem leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .

Fig. 14. Epithelauskleidung der Seitencanäle der secundären Leibeshöhle von *Eledone moschata*. Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 15. Endfollikel der Pericardialdrüse von *Eledone moschata*. Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 16. Epithel des Ureters von *Eledone moschata*. Präp. Vergr.  $\frac{520}{1}$ .

Fig. 17. Leibeshöhlenepithel von dem linken vorderen Theile des Hodenüberzuges von *Sepia officinalis*. Nach dem leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .



Fig. 18. Epithel des Peritonealüberzuges des Herzens von *Sepia officinalis*. Nach d. leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .

Fig. 19. Epithel der vorspringenden Falten der Pericardialdrüse von *Sepia officinalis*. Nach d. leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .

Fig. 20. Epithel der Niere oberhalb der Pancreasanhänge von *Sepia officinalis*. Nach d. leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .

Fig. 21. Zwei Endfollikel der Pericardialdrüse von *Sepia officinalis* Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 22. Stück eines Querschnittes durch einen durch Faltungen der Nierenwand oberhalb der Venen entstandenen Anhang (sog. Venenanhang) von *Eledone moschata*. Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 23. Stück eines Querschnittes durch einen sog. Venenanhang von *Sepia officinalis*. Präp. Vergr.  $\frac{620}{1}$ .

Fig. 24. Epithel des den Hoden einschliessenden Sackes von *Eledone moschata*. Nach d. leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .

Fig. 25. Epithel der der Mantelhöhle zugewendeten Wand des unteren Nierensackes von *Sepia officinalis*. Nach d. leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .

Fig. 26. Epithel des Wimpertrichters von *Eledone moschata*. Nach d. leb. Obj. Vergr.  $\frac{650}{1}$ .

### Taf. III.

Fig. 27. Niere von *Sepia officinalis* mit den an der Nierenwand verlaufenden Venen. Die unteren Nierensäcke sind in ganzer Ausdehnung von unten eröffnet, so dass man auf die obere über den Venen zu traubigen Anhängen gefaltete Nierenwand sieht. Nur wenig über die natürl. Grösse d. Präp. vergr.

Fig. 28. Männlicher Geschlechtsapparat und die Leibeshöhlenkanäle mit den anstossenden Organen von *Eledone moschata*, von der oberen Seite gesehen. Der linke, die Pericardialdrüse aufnehmende flaschenförmige Abschnitt der secundären Leibeshöhle ist eröffnet. Die in der Figur hinter den Hoden fallenden Theile des Vas deferens sind punktirt dargestellt. Etwas über die natürl. Grösse d. Präp.

Fig. 29. Niere von *Eledone moschata*, Männchen, nach Entfernung der unteren Nierenwand, mit den an der Wand verlaufenden Venen. Etwas über die natürl. Grösse d. Präp.

Fig. 30. Weibliche Geschlechtsorgane, sowie die Leibeshöhlenkanäle mit den angrenzenden Organen von *Eledone moschata*, von der Oberseite gesehen. Der linke die Pericardialdrüse aufnehmende flaschenförmige Abschnitt der secundären Leibeshöhle eröffnet. Die in der Figur auf die entgegengesetzte Seite fallenden Theile der Leibeshöhlenkanäle und Oviducte, sowie ihre Einmündungen in den Ovarialsack sind punktirt dargestellt. Etwas über die natürl. Grösse d. Präp.

Fig. 31. Schematisch gehaltener Längsschnitt durch die Pericardialdrüse (sog. Kiemenherzanhang) von *Eledone moschata*. Die mit einer besonderen Epithelform bekleideten Follikel sind durch eine kräftigere Linie bezeichnet.

Fig. 32. Schematisch gehaltener Längsschnitt durch die Pericardialdrüse von *Sepia officinalis*. Die Endfollikel, welche eine besondere Epithelform besitzen, sind durch eine kräftigere Linie angegeben.

Fig. 33. Schematisch, unter Zugrundelegung eines Präparates, gehaltener Längsschnitt durch den Rumpf eines Weibchens von *Sepia officinalis*, um die Lagerungsverhältnisse der Organe und Höhlungen zu einander zu zeigen. Die Bekleidung der secundären Leibeshöhle ist durch eine kräftige Linie, die Nierenwand

durch eine breite graue Linie angegeben, überdies die Höhlung der Niere auspunktirt. Alle nicht in die Schnittebene fallenden Theile sind durch eine unterbrochene Linie bezeichnet.

Fig. 34. Schematischer Längsschnitt durch den Rumpf eines Weibchens von *Ele done moschata*. Die entsprechenden Organe sind in derselben Weise wie in der vorhergehenden Figur dargestellt.

Fig. 35. Anatomie von *Unio pictorum*, um die Ausdehnung der secundären Leibeshöhle, sowie die Lage und Ausdehnung der Pericardialdrüse (Theil des rothbraunen Organes von *K e b e r*) zu zeigen. Die entsprechenden Organe in gleicher Weise wie in der Fig. 33 bezeichnet. Die secundäre Leibeshöhle und die Geschlechtsdrüse durch eine kräftige Linie, die Niere durch eine breite graue Linie, die Nierenhöhle auspunktirt. Niere, secundäre Leibeshöhle, Pericardialdrüse, sowie die Geschlechtsdrüse schematisch (mit Zugrundelegung eines Präparates).

Fig. 36. Schema einer Schnecke, um die Ausdehnung der secundären Leibeshöhle zu zeigen. Die entsprechenden Organe wieder wie in Fig. 35 bezeichnet.



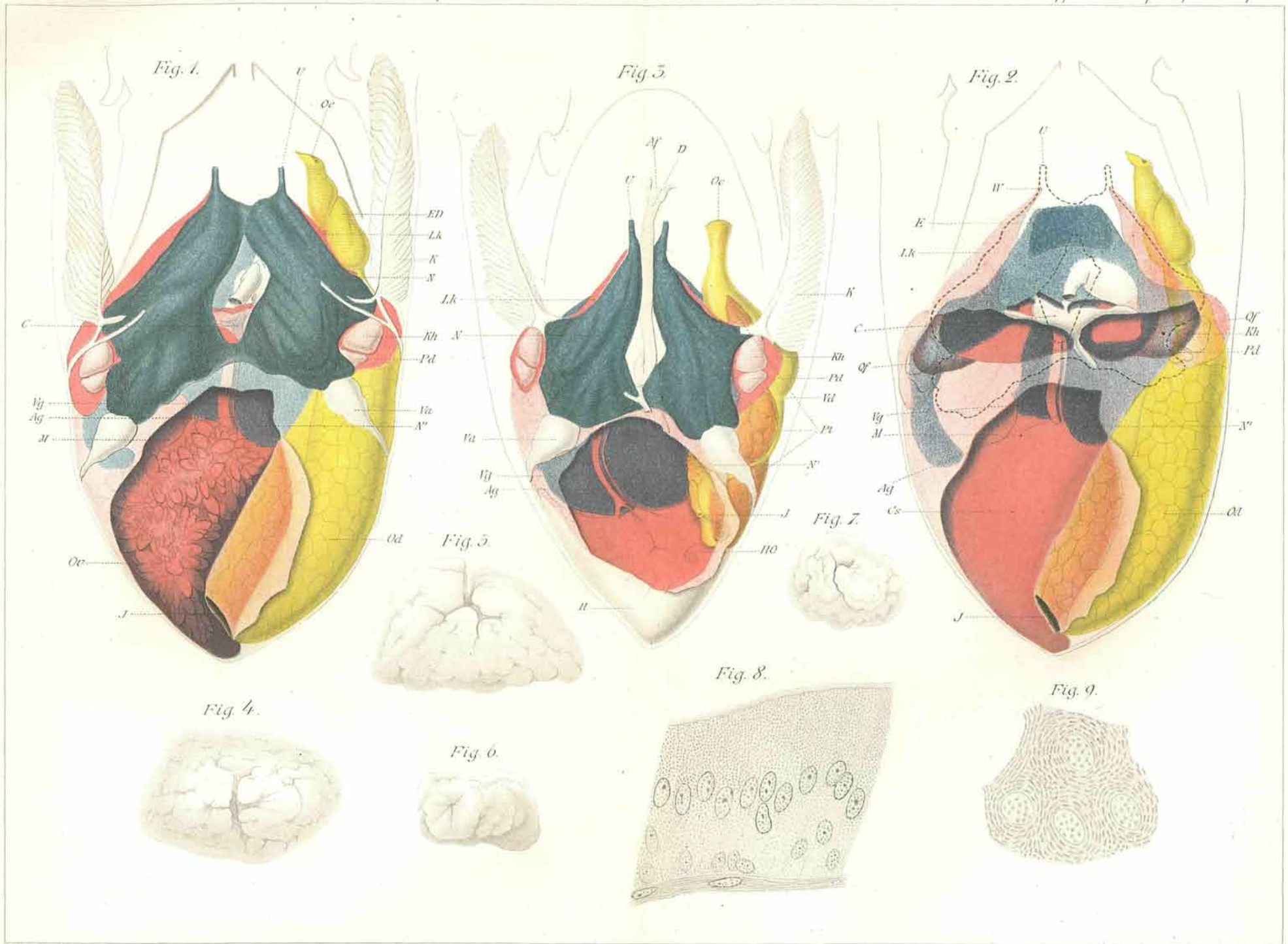


Fig. 10.



Fig. 11.

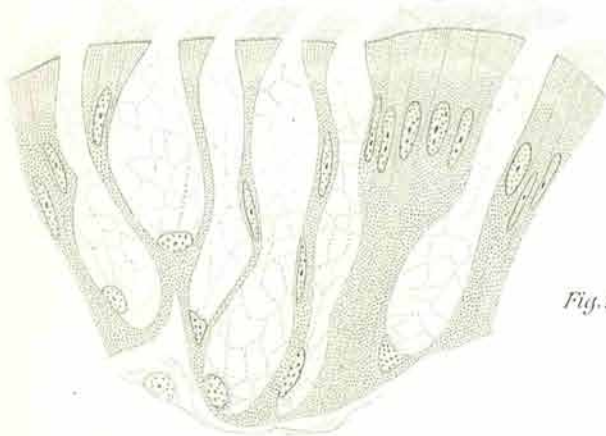


Fig. 12.

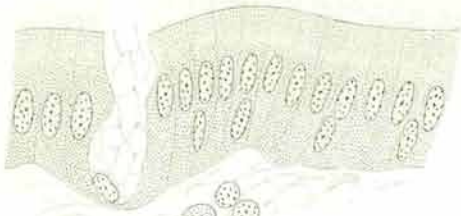


Fig. 13.

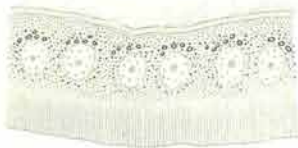


Fig. 14.



Fig. 15.



Lep

Fig. 16.



Fig. 17.

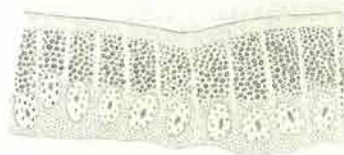


Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 20.

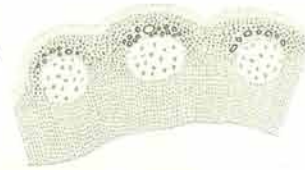


Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.

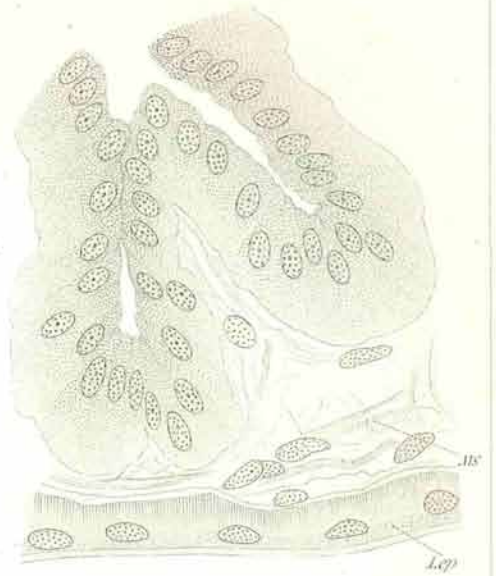


Fig. 25.

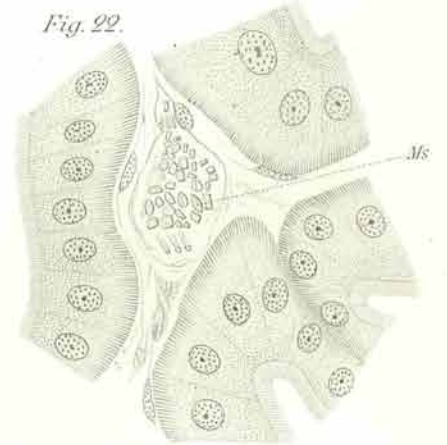
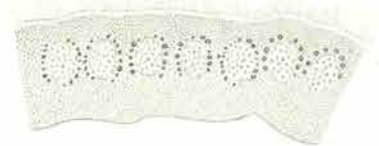
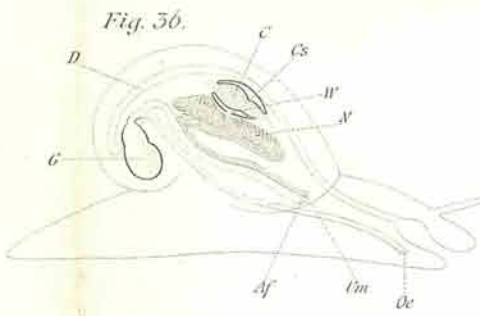
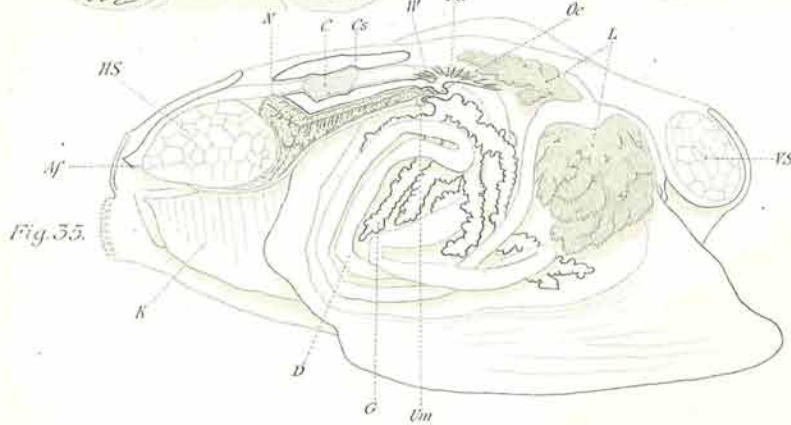
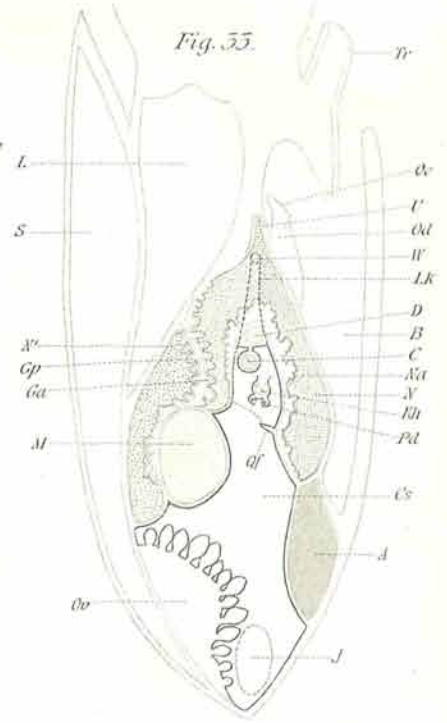
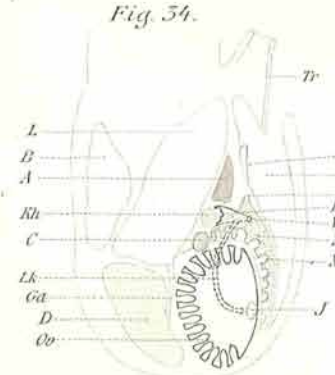
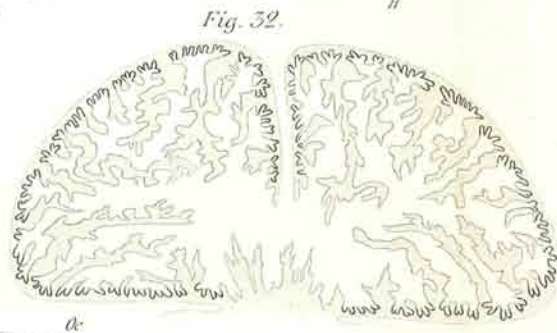
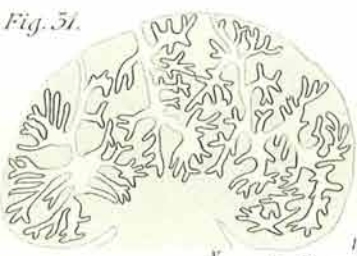
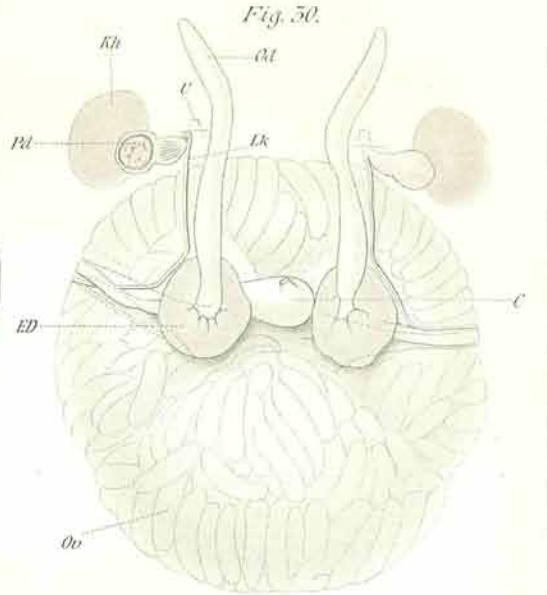
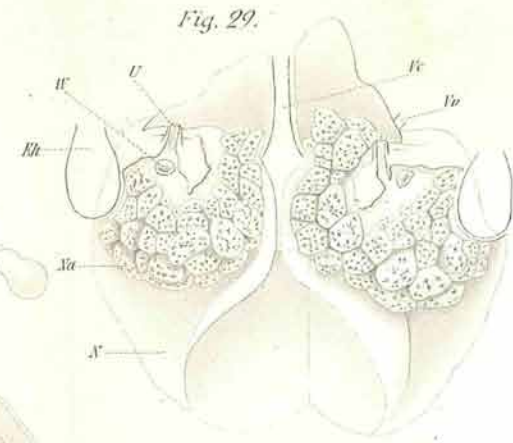
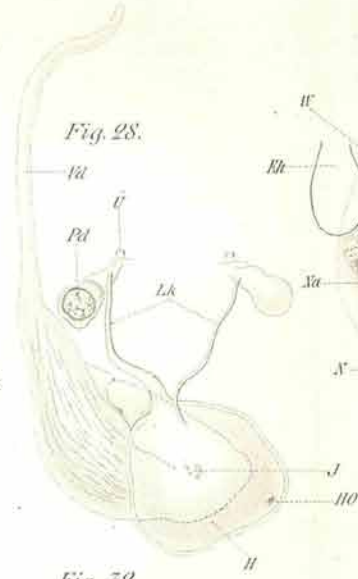
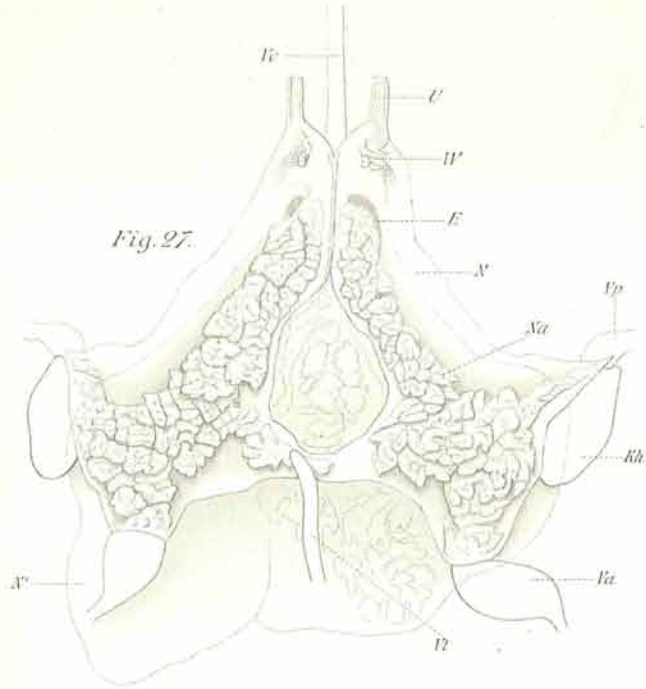


Fig. 26.





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [5\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Grobden Karl (Carl)

Artikel/Article: [Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. 179-252](#)