

## Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden.

Von

Dr. H. von Ihering.

---

Mit 1 Holzschnitt.

---

Die Gruppe der Cephalopoden ist wohl diejenige Klasse der Mollusken, welche von jeher in bevorzugtem Grade die Aufmerksamkeit der Zoologen gefesselt hat. Man wird das leicht begreiflich finden, wenn man erwägt, dass die Tintenfische die höchstorganisirten Geschöpfe unter den Mollusken, ja unter den Wirbellosen überhaupt enthalten, dass die systematische Gliederung innerhalb der Gruppe eine sehr einfache markirte ist und endlich fossile Überreste aus allen Schichten in einer Fülle und Mannigfaltigkeit der Formen erhalten sind, welche wohl von keiner anderen Abtheilung des Thierreiches übertroffen wird. Man könnte unter solchen Umständen leicht der Meinung sein, es würde dementsprechend auch die Stellung dieser interessanten Geschöpfe im System am besten erkannt sein, überhaupt ihre Stammesentwicklung uns klarer vorliegen als jene zahlreicher anderen Thiergruppen. Scheinbar trifft das auch zu — aber auch nur scheinbar, in Wahrheit bietet keine Abtheilung der Mollusken so viel Schwierigkeiten dar, ist uns keine, wie ich darzulegen denke, zur Zeit so räthselhaft als gerade diejenige der Cephalopoden.

Es kommen für uns dabei zwei verschiedene Fragen in Betracht, einmal die Deutung der Theile des Cephalopodenkörpers, dann die zwischen den Cephalopoden und den übrigen Mollusken obwaltenden Beziehungen. Die erstere Frage hat vorzugsweise die gesammten morphologischen Verhältnisse der Cephalopoden zu beachten und auf Grund der innerhalb der Klasse zur Beobachtung kommenden Verschiedenheiten die Deutung der einzelnen Theile festzustellen. Nach dieser Richtung hin ist, glaube ich, in den letzten Jahren viel geschehen und an Stelle mehr oder minder glücklicher Ver-

muthungen schon vielfach der feste Boden gesicherter Deutungen getreten. Die verschiedenen Theile des Cephalopodenleibes sind bekanntlich in sehr verschiedener Weise aufgefasst worden. LÖVÉN nahm zuerst den Trichter als Fuß in Anspruch, bezog aber die Arme auf das Velum, wogegen LEUCKART die Arme zuerst richtig als Gebilde besonderer Art, den Kopfkegeln von Clio vergleichbar in Anspruch nahm, aber mit dem Fuße nicht nur den Trichter, sondern auch die vorderen Kopflappen des Sepia-Embryo in Verbindung brachte. HUXLEY deutete Arme wie Trichter als Theile des Fußes, den Trichter mit den Epipodien vergleichend. Letzterer Annahme hat sich noch GRENACHER angeschlossen, welcher das Protopodium, die eigentliche Hauptmasse und Grundlage des »Fußes« den Cephalopoden fehlen lässt und in ihren Armen ein modificirtes Velum erblickt. Ich habe in meinem Werke über das Nervensystem der Mollusken diese Ansichten eingehend diskutirt und gehe daher hier nicht darauf ein. Wenn dieselben alle nicht zu gesicherten Deutungen gelangen konnten, so lag das wohl darin, dass alle jene Forscher vorzugsweise die Entwicklungsgeschichte zum Ausgang ihrer Betrachtungen gemacht haben. Nun ist aber die Entwicklung der Cephalopodeneier durch den Verlust des freien Larvenstadium und die massenhafte Anhäufung des Nahrungsdotters so sehr modificirt, dass sie selbst der Erklärung noch sehr bedürftig ist, nicht aber der Erklärung des Cephalopodenleibes zum Ausgang dienen kann. Erst wenn dereinst die Entwicklungsgeschichte des Nautilus bekannt ist, wird es wohl möglich sein die Brücke zu schlagen zwischen der Embryologie der Cephalopoden und der übrigen Mollusken. Bis dahin aber, so lange die wichtigste Form hinsichtlich der Embryologie absolut unbekannt ist, kann die vergleichende Embryologie nicht den Ausgangspunkt für die morphologische Betrachtung bilden, was übrigens nicht einmal nöthig ist, weil noch ein anderer Weg offen steht, jener, der von mir eingeschlagen wurde und der in der Beurtheilung der morphologischen Dignität der Organe auf Grund ihrer Innervation besteht. Da die Pedalganglien nur die zum Fuße gehörigen Theile innerviren, so werden bei den Tintenfischen die vom Pedalganglion innervirten Theile den Fuß repräsentiren. Auf Grund erneuter Untersuchung des Nervensystems des Nautilus war es möglich die volle Übereinstimmung mit dem bei Gastropoden und Pteropoden so häufig angetroffenen Typus zu erweisen und aus der Vergleichung des Centralnervensystems von Nautilus und den Dibranchiaten gelang es, den Beweis dafür abzuleiten, dass die Ganglien für die Armnerven innerhalb der Reihe der bekannten Cephalopoden eine Translokation von der dorsalen gegen die ventrale Seite hin erleiden, wodurch zu dem Pedal- und dem Visceralganglion bei den Dibranchiaten noch eine dritte vorderste Abtheilung

hinzukommt, das Brachialganglion. Es haben mithin die Arme nichts mit dem Fuße zu thun; für ihre von LEUCKART befürwortete Vergleichung mit den Kopfkegeln oder Cephaloconen von *Clio* war der Befund verwendbar, den die Untersuchung des peripherischen Nervensystems von *Clio* lieferte, indem sich die Nervenstämme der Cephaloconen an der Basis durch Kommissuren verbunden zeigten wie bei den Dibranchiaten.

Da diese Ergebnisse, welche aus der vergleichenden Anatomie des Nervensystem abgeleitet wurden, von nachfolgenden das Nervensystem und die Anatomie der Cephalopoden überhaupt behandelnden Autoren wie DIETL und BROCK acceptirt worden sind, auch schon in GEGENBAUR'S Grundriss weiteren Kreisen vorgetragen wurden, und so viel ich weiß, von keiner Seite ein Widerspruch dagegen sich erhoben hat, so dürfte wohl kein Grund vorliegen, nochmals darauf zurückzukommen. Dagegen werden einige Bemerkungen über Trichter und Trichterklappe am Platze sein. Aus der vergleichenden Anatomie wie aus der Embryologie geht, wie ich seiner Zeit nachwies, hervor, dass die bei *Nautilus* bekanntlich noch nicht zur Röhre verwachsenen Trichterhälften den Flossen oder Pteropodien der Pteropoden entsprechen, wogegen die Trichterklappe in dem mittleren unpaaren Theile des Fußes von *Clio*, dem sog. Halskragen ihr Homologon hat, während GRENACHER in dem hinteren Zipfel des Halskragens das Protopodium sah. Ich glaube nachgewiesen zu haben, dass dieser Zipfel bei eingehenderer Vergleichung so wie auch embryologisch sich als ein unwesentlicher Theil, als eine Differenzirung am Protopodium darstellt, und mithin am Pteropodenfuße keinesfalls mehr als zwei Theile, nämlich das unpaare mittlere Protopodium und das in der Mittellinie verbundene Paar der Flossen oder Pteropodien zu unterscheiden sind. Damit ergeben sich sehr einfache Anhaltspunkte für die Vergleichung mit den Cephalopoden, deren Trichter ja auch aus zwei seitlichen Hälften entsteht und innen einen unpaaren Theil, die Klappe, trägt, welche einem in zwei gleiche Seitenhälften gegliederten Protopodium entspricht. So lange man für das Verständnis der Cephalopoden die Pteropoden heranzieht, dürfte dies wohl die einfache gegebene Erklärung der Verhältnisse bleiben. Wir werden nun aber im Folgenden sehen, dass von einer näheren Verwandtschaft der Pteropoden und Cephalopoden nicht die Rede sein kann, und hier mithin nur eine äußerliche Ähnlichkeit vorliegt, nur von Analogie die Rede sein kann. Ist dem aber so, dann kann auch der eben angeführte Vergleich nicht bis in die Einzelheiten weiter durchgeführt werden, und kann nur so viel gesagt werden, dass in ganz analoger Weise wie bei den Pteropoden eine Differenzirung der einzelnen Theile des Cephalopodenfußes stattgefunden hat und mithin Trichter und Flossen nicht als streng homologe



oder homogenetische, sondern höchstens als homöogenetische Organe können angesehen werden.

Für das Verständnis des Cephalopodenorganismus hat man meines Wissens immer nur die Pteropoden als die einzigen dafür allenfalls in Betracht kommenden Mollusken zum Vergleiche herangezogen. Es ist daher wohl leicht begreiflich, dass auch ich auf Grund der oben angeführten Verhältnisse in diesem Sinne früher befangen war. Seit dem Abschlusse meines citirten Buches hat sich aber durch neuere Forschungen von einer Reihe von Autoren und mir selbst die Sachlage so verändert, dass ich von jener Auffassung ganz zurückgekommen bin und nunmehr glaube, dass die Muscheln, Dentalien und niedersten Arthrocochliden den Cephalopoden weit näher stehen als die Pteropoden. Bei jener Vergleichung von Pteropoden und Cephalopoden waren nämlich zwei Organsysteme, Niere und Genitalapparat, gar nicht oder kaum vergleichbar. Am meisten gilt das von der paarigen bei Nautilus in der 4- (oder 6-) Zahl vorhandenen Niere, so dass da, zumal bei Berücksichtigung des Nautilus, jede Möglichkeit der Vergleichung mit der Niere der Pteropoden hinwegfällt. Aber auch für den Genitalapparat schien es nicht anders zu stehen, so fern man wenigstens der GEGENBAURschen Annahme beipflichten wollte, wonach die Duplicität der Ausführungsgänge, zumal der Eileiter den primären Zustand repräsentirt. Da die Pteropoden einen ganz typischen hermaphroditischen Genitalapparat wie die Ichnopoden besitzen, so schien es mir, dass GEGENBAUR sich eines Widerspruches schuldig mache, wenn er einerseits die Cephalopoden auf die Pteropoden bezog, andererseits die Duplicität der Eileiter für das Primäre halte. Ich glaubte nun diesem allerdings immer von Neuem sich wieder aufdrängenden Dilemma durch die Hypothese entgehen zu können, dass die doppelten Eileiter durch Spaltung eines einzigen unpaaren entstanden seien. Dafür konnte namentlich der Umstand geltend gemacht werden, dass bei Nautilus nur ein einziger Eileiter existirt, während die einzige Unterordnung der Cephalopoden, bei welcher die Duplicität der Eileiter die Regel bildet, die Octopoden sind, welche man aus vielerlei Gründen sich gewöhnt hatte als das letzte Endglied der ganzen innerhalb der Cephalopoden zu konstatirenden Entwicklungsreihe zu betrachten. Dass diese Hypothese diskuirbar war, geht wohl auch daraus hervor, dass BROCK<sup>1</sup>, dem wir so werthvolle Aufschlüsse über den Geschlechtsapparat der Cephalopoden verdanken, in seiner ersten bezüglichen Arbeit es noch als unentscheidbar dahingestellt sein ließ, »ob die Einzahl oder die Doppelzahl der Eileiter als das Primäre angesehen werden muss« p. 69.

<sup>1</sup> BROCK, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. I. Diese Zeitschrift. Bd. XXXII. 1879. p. 4—116. Taf. I—IV.

In der folgenden Abhandlung<sup>1</sup> jedoch zeigte Brock, dass der einfache Eileiter des Nautilus ein unpaarer und zwar der rechte ist, worauf die fast mediane Ausmündung desselben nicht ohne Weiteres hinwies. Daraus ergab sich dann im Zusammenhang mit den, die verschiedenen Gattungen der Dibranchiaten behandelnden Untersuchungen, dass der doppelte Eileiter die älteste Form des weiblichen Geschlechtsapparates darstellt. Sicher bewiesen würde dieser Schluss, wenn sich herausstellen sollte, dass embryologisch bei den Myopsiden zwei Eileiter noch zur Anlage kämen, indessen dürfte hiervon allein schwerlich viel abhängen, da die vorliegenden Thatsachen zur Sicherung des von Brock erhaltenen Resultates meiner Ansicht nach so vollkommen genügen, dass jetzt auch ich meinerseits mich vollkommen diesem von GEGENBAUR vertretenen Standpunkte anschließen muss. Damit fällt dann allerdings, wie ich im Folgenden darlegen zu können glaube, die Möglichkeit noch weiterhin die Cephalopoden in phylogenetischem Sinne mit dem Pteropoden in Verbindung zu bringen.

Noch in einem anderen Punkte zeigt der Genitalapparat der Cephalopoden ganz andere Verhältnisse, als sie bei Ichnopoden und Pteropoden vorliegen. Bei den letzteren setzt sich die einfache Zwitterdrüse unmittelbar in den Zwitterdrüsengang fort. Bei den Cephalopoden dagegen liegt die Geschlechtsdrüse frei in der Leibeshöhle, ohne allen Zusammenhang mit den Ausführgängen, ganz in der Art wie es bei den Wirbeltieren wiederkehrt. Dieses Verhältnis tritt uns auch bei vielen Würmern, namentlich gegliederten, entgegen, und ferner auch unter den niedersten Formen der Muscheln und Arthrocochliden. Nur bei den höheren, mit Siphon, verwachsenen Mantelrändern etc. versehenen Muscheln, sind Genitalapparat und Niere ganz unabhängig von einander, bei den niederen und älteren dagegen erfolgt die Entleerung durch die einem Paare von Segmentorganen gleichzusetzenden BOJANUS'schen Organe und das gleiche ist auch bei gewissen tieferstehenden Arthrocochliden der Fall (*Fissurella*, *Haliotis*). Da in beiden Gruppen dieses Verhalten von den in der morphologischen Differenzierungsreihe am tiefsten stehenden und zugleich paläontologisch ältesten Formen dargeboten wird, so wird man nicht umhin können in dieser Entleerung der Geschlechtsstoffe durch die paarigen Nieren eine von den Würmern überkommene Einrichtung zu erblicken. Und in diesem Sinne scheint auch das Verhalten der Cephalopoden zu deuten zu sein. Wenigstens in so fern besteht die Übereinstimmung, als ja auch die Geschlechtsstoffe zunächst frei in die Leibeshöhle gelangen, denn dass die Höhlung der Genital-

<sup>1</sup> Brock, Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der dibranchiaten Cephalopoden. Habilitationsschrift. Erlangen 1879.

kapsel nichts Anderes ist als ein Theil der Leibeshöhle, ist durch Brock festgestellt und war auch schon aus dem Umstande wahrscheinlich, dass von ihr die Wasserkanäle entspringen, die bekanntlich zum eigentlichen Genitalapparat in keiner Beziehung stehen. Andererseits freilich würde dann die Folgerung nahe liegen, dass die Leitungswege, welche aus der Leibeshöhle in ursprünglich paariger Anordnung die Geschlechtsstoffe nach außen befördern, als Segmentalorgane anzusehen wären. Hierüber werden die Akten wohl so bald noch nicht geschlossen werden. Ich möchte aber in dieser Beziehung auf einen eigenthümlichen wohl nur in morphologischem Sinne verwendbaren Befund von Brock aufmerksam machen, wonach bei Sepia vom Vas efferens des männlichen Geschlechtsapparates eine kleine Röhre abgeht, welche sich frei in jene flimmernde Bauchfellstasche öffnet, welche die ausführenden Geschlechtsorgane umschließt. Brock beschränkt sich auf die Mittheilung des Sachverhaltes. Ich möchte aber hier wenigstens so weit auf die Bedeutung dieser Brock'schen Röhre eingehen, dass ich auf die Ähnlichkeit mit einer bei Nautilus beobachteten Einrichtung hinweise. Dort kommt am Eileiter ein in einen Peritonealraum sich öffnendes Loch vor, das KEFERSTEIN (in BRONN, Klassen und Ordnungen. Bd. III. Taf. CXIV, Fig. 13 oo'') abgebildet hat; diese Öffnung mit der Brock'schen Röhre zu vergleichen ist wohl um so eher gestattet als ja Sepia auch im Besitze der sekundären Genitalkapsel mit Nautilus übereinstimmt und eine allgemeine Homologie der männlichen und weiblichen Leitungswege überhaupt angenommen werden muss, wobei aber am männlichen Apparat die Reduktion der einen Hälfte weit früher erfolgte als am weiblichen.

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, von denen bei den Dibbranchiaten ein, bei den Tetrabbranchiaten zwei Paare vorhanden sind. Die üblichen Beschreibungen knüpfen zwar zumeist dabei in erster Linie an die Venen an, als deren Anhänge die secernirenden Theile der Niere erscheinen und es gewinnt damit den Anschein, als falle die Möglichkeit einer Vergleichung mit den Exkretionsorganen anderer Mollusken hinweg. Allein die schönen Untersuchungen von BOBRETZKY<sup>1</sup> über die Entwicklung der Cephalopoden haben dargethan, dass die Bildung der Niere und der Venenanhänge nicht von den Venen anhebt, sondern dass zuerst jederseits sich ein Harnsack anlegt, der erst sekundär eine weite auch die Schenkel der Vena cava umfassende Ausdehnung

<sup>1</sup> BOBRETZKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Moskau 1877. (Russisch!)



gewinnt. Es sind mithin die Venenanhänge Theile der Niere, welche erst sekundär ihre innige Beziehung zur Wand der Venen gewonnen haben.

Mit den Ergebnissen der eben erwähnten Untersuchungen von BOBRETZKY lassen sich diejenigen, welche VIGELIUS<sup>1</sup> in seiner wichtigen Arbeit über die Anatomie der Niere der Cephalopoden gewonnen hat, wie ich im Folgenden darzulegen gedenke, wohl in Einklang bringen. Danach besitzen die Tetrabanchiaten vier, die Octopoden zwei gesonderte Harnsäcke, deren jeder mit einer gesonderten Öffnung nach außen mündet. Bei den myopsiden Decapoden dagegen ist nur ein einziger Harnsack vorhanden, welcher aber durch zwei symmetrisch gelegene Öffnungen mit der Außenwelt in Verbindung steht. Die hierin zunächst sich äußernde Verschiedenartigkeit ist von VIGELIUS für größer angesehen worden als sie in Wahrheit sich herausstellt. VIGELIUS äußert sich nämlich dahin, »dass die Formen, unter welchen das exkretorische System der lebenden Cephalopoden auftritt, so sehr unter einander abweichen, dass von einer wahren Homologie zwischen ihnen keine Rede sein kann« und ferner, »dass die morphologische Verwandtschaft zwischen dem exkretorischen System der Octopoden so gut wie ganz abgebrochen sei«. Diesen Ansichten wird man also sich nicht anschließen können, sobald man auch die Entwicklungsgeschichte der Niere nach der angezogenen Arbeit von BOBRETZKY mit in Betracht zieht, was von Seiten VIGELIUS', dem diese russisch geschriebene Arbeit entgangen, nicht geschehen ist. Natürlich kommt es zunächst auf die richtige Fragestellung an. Es kann nicht die Frage erhoben werden: ob der exkretorische Apparat des Nautilus schlechthin jenem der Octopoden entspreche, denn bei letzteren sind eben zwei, bei jenen aber vier Harnsäcke vorhanden, von denen also höchstens zwei bei den Octopoden ihr Homologon besitzen könnten. Da die Harnsäcke und zumal ihre äußere Öffnung in inniger Beziehung zu den Kiemen stehen, so ist es begreiflich, wie beim Nautilus mit der Erhöhung der Anzahl der Kiemen auch eine solche der Harnsäcke Hand in Hand gehen konnte. Es kann daher für die vergleichende Betrachtung überhaupt nur um die Frage sich drehen, ob eines der beiden Paare von Kiemen und Nieren, welche der Nautilus besitzt, den entsprechenden Gebilden der Octopoden homolog sei oder nicht. Wir werden weiterhin sehen, dass und wie diese Frage sich mit voller Sicherheit beantworten lässt. Nimmt man hierauf Rücksicht, indem man also davon absieht, dass beim Nautilus nebst dem zweiten Kiemenpaare auch noch ein weiteres Paar von Harnsäcken hinzugekommen ist, so ergibt sich vielmehr, dass zwischen den verschiedenen Abtheilungen der Cephalopoden sich die Homologie

<sup>1</sup> VIGELIUS, Bijdrage tot de Kennis van het excretorisch Systeem der Cephalopoden. Academ. Proefschr. Leiden 1879.

des exkretorischen Apparates mit voller Sicherheit verfolgen lässt. Es gelingt dies namentlich auf Grund des Umstandes, dass, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, auch bei den Myopsiden zwei-getrennte Harnsäcke zur Anlage kommen, die also erst sekundär durch Verschmelzung in einen einzigen sich vereinigen. Es kann mithin die Homologie des einen großen Harnsackes der Myopsiden mit den beiden gesonderten Harnsäcken der Octopoden — und vielleicht auch eines Theiles der Ögopsiden? — nicht in Frage gezogen werden. Aus dem, was wir durch BOBRETZKY über die Entwicklung der Niere erfahren haben, geht ferner hervor, dass der Harnsack nicht einen Theil der Leibeshöhle darstellt, resp. nicht als ein Peritonealsack aufzufassen ist, sondern von einem echten Epithel ausgekleidet und durch Einstülpung vom Ektoderm aus gebildet ist. Es ist mithin nicht zutreffend, wenn VIGELIUS in der Niere der Cephalopoden einen Peritonealsack sieht. Wäre Letzteres richtig, so würde allerdings die Brücke zu den Exkretionsorganen der übrigen Mollusken fehlen. So aber wie die Verhältnisse jetzt liegen, scheint das nicht der Fall zu sein, da doch wohl auch die BOJANUS'schen Organe der Muscheln in gleicher Weise sich anlegen, und da ferner entwicklungsgeschichtlich sich der Harnsack und seine Wandung als das Wesentlichere und Primäre herausstellt, wogegen die Beziehungen zu den Venen erst sekundär hinzutreten. Vorausgesetzt also, dass die vergleichende Embryologie die gleiche Entstehungsweise beider Theile, der BOJANUS'schen Organe und der Harnsäcke der Cephalopoden darthut, so würde nichts der Homologisirung beider Organe im Wege stehen, wie das in der That auch meiner Meinung nach das Wahrscheinlichste ist.

Die Beantwortung der weiteren Frage: welches von den beiden bei Nautilus vorhandenen Paaren von Harnsäcken dem einzigen Paare der Dibranchiaten entspricht, knüpft unmittelbar an die Verhältnisse der visceropericardialen Höhle an, resp. auch an das Verhalten derselben zu den Harnsäcken. Beim Nautilus steht die, das Herz und einen Theil der Gefäße enthaltende Pericardialhöhle in offenem Zusammenhang mit der Leibeshöhle, von der sie also einen Theil darstellt. Diese Visceropericardialhöhle mündet jederseits in die Kiemenhöhle durch eine Öffnung, welche dicht neben der Harnsacköffnung der ventralen Kieme gelegen ist. Genau dieselbe Einrichtung besteht nun bei den Dibranchiaten, nur befindet sich die Ausmündung der visceropericardialen Höhle nicht mehr neben der Harnsackmündung, sondern in ihr, und zwar entweder wie bei Eledone noch sehr nahe bei der Mündung im Ureter oder wie bei den übrigen im Anfangstheile des Harnsackes selbst. Die Visceropericardialhöhle bietet, wie BROCK nachgewiesen hat, bei den Dibranchiaten Beziehungen einerseits zur Genitalkapsel, andererseits zum Kiemen-



herzen dar, so dass man also aus der Kiemenhöhle durch die Niere und die Visceropericardialhöhle in die Genitalkapsel gelangen kann, in welche bekanntlich die Geschlechtsstoffe hineinfallen, bevor sie von ihren Ausführgängen aufgenommen werden. Bei den Dibranchiaten hat die bezeichnete Höhle eine Reduktion erlitten, aber immerhin bewirkt dieselbe doch auch hier einen Zusammenhang der, einen Theil der Leibeshöhle darstellenden Genitalkapsel mit der Außenwelt, nur dass, wie bemerkt, die äußere Mündung sich nicht mehr neben, sondern in dem Ureter befindet.

Die weitgehendste Reduktion hat der uns beschäftigende Theil der Visceropericardialhöhle bei den Octopoden erfahren, wo er aus einem engen von der Genitalkapsel oder direkt von der Geschlechtsdrüse abtretenden Kanale besteht, welcher mit dem anderen Ende in den Harnsack sich öffnet, und hier in Verbindung steht mit einem flaschenförmigen zur Aufnahme des Kiemenherzanhanges bestimmten Theil. Dieses seit KROHN'S Untersuchungen bekannte Kanalsystem der Octopoden wird hier als Wassergefäßsystem bezeichnet. Bei den Decapoden sollte dasselbe fehlen, doch hat neuerdings BROCK nachgewiesen, dass auch diesen ein entsprechender Apparat nicht abgeht. Allerdings ist das betreffende Höhlensystem hier viel weiter und enthält auch noch einige weitere Organe als bei den Octopoden. VIGELIUS hat daher die BROCK'SCHE Bezeichnung desshalb als Wassergefäßsystem nicht acceptirt, sondern bringt wie für die entsprechenden Theile des Nautilus, die Bezeichnung als Visceropericardialhöhle in Anwendung. VIGELIUS hat in so fern in seiner Argumentation gewiss Recht, als die betreffenden Theile einander bei Octopoden und Decapoden nicht vollkommen entsprechen, da wie bemerkt der ganze Apparat bei den Octopoden eine verhältnismäßig weit gehende Rückbildung erfahren hat. Aber VIGELIUS geht entschieden zu weit, wenn er im Gegensatze zu BROCK die Homologie der betreffenden Theile bei den genannten beiden Abtheilungen der Dibranchiaten geradezu in Frage zieht. Mir scheint, dass hier BROCK die richtige Auffassung vertritt, natürlich unter Berücksichtigung der oben erwähnten Einschränkung. Denn damit, dass bei den Octopoden der betreffende Apparat enger geworden, und überhaupt eine Rückbildung erfahren hat, wird doch nicht seine Homologie aufgehoben, um so weniger als doch in beiden Fällen die Beziehung des betreffenden Hohlraumes einerseits zum Harnsacke, andererseits zum Kiemenherzen und der Genitalkapsel vorhanden ist. Übrigens glaube ich nicht einmal, dass faktisch eine Meinungsverschiedenheit vorliegt, da VIGELIUS selbst zugiebt, dass das Wassergefäßsystem der Octopoden und die Visceropericardialhöhle der Myopsiden auf einen gemeinsamen Ursprung hinweisen, indess seien beide nicht homolog, sondern nur »phylogenetisch verwandt«. Derartige durch ge-

meinsamen Ursprung überkommene Theile, mögen sie immerhin eine mehr oder minder weitgehende Modifikation in den einzelnen systematischen Abtheilungen erlitten haben, pflegt man doch eben als homolog zu bezeichnen, so dass eben, wie man sieht, die ganze Differenz schließlich auf einen Wortstreit hinausläuft.

Diese häufig als Wassergefäßsystem bezeichnete Visceropericardialhöhle der Dibranchiaten ist nun, wie VIGELIUS nachgewiesen hat, mit derjenigen des Nautilus homolog und der Unterschied zwischen beiden reducirt sich, wie schon erwähnt, nach VIGELIUS darauf, dass die bei Nautilus dicht neben der Harnsackmündung gelegene Öffnung bei den Dibranchiaten in dieselbe, resp. in den ausmündenden Theil des Harnsackes hinein verlegt ist. Aber auch der Nautilus seinerseits repräsentirt hierin wohl kaum ein primäres Verhalten, und es erhebt sich die Frage: auf welche Weise die bei Nautilus bestehende äußere Ausmündung der Leibeshöhle entstanden sein möge. Die Entscheidung über diese Frage dürfte sich wohl erst durch die Embryologie herbeiführen lassen. Der einzige Gesichtspunkt, der bis dahin vermuthungsweise, wie mir scheint, in Betracht kommt, ist der, dass die Ausmündung der Leibeshöhle erst sekundär zu Stande gekommen durch Vermittlung von Hautporen. Es existiren bekanntlich bei den Cephalopoden solche von d'ORBIGNY als Ouvertures aquifères bezeichnete Löcher in der Haut, welche in große subcutane Sinus hineinführen. Diese paarweise gelegenen Öffnungen kommen an den Armen, am Kopf, aber auch als Pori anales an der Basis des Trichters nicht weit vom After entfernt vor. So wie es bei den Myopsiden zur Verschmelzung der sich berührenden beiden Harnsäcke gekommen ist, so würde auch bei näherer Berührung eines solchen Sinus mit der Leibeshöhle es leicht zur Kommunikation beider kommen können. Es wird sich gewiss durch embryologische Untersuchung feststellen lassen, ob die Leibeshöhle von Anfang an nach außen geöffnet ist oder nicht, beziehungsweise ob die betreffende Öffnung so wie die übrigen Hautporen entsteht oder nicht.

Durch das besprochene Wassergefäßsystem der Dibranchiaten wird also eine Kommunikation hergestellt zwischen dem Hohlraum des Harnsackes und der Leibeshöhle, womit eine auch bei anderen Mollusken bekannte Einrichtung gegeben ist. Beim Nautilus dagegen existirt ein solcher Zusammenhang zwischen Niere und Leibeshöhle, resp. Pericardialhöhle nicht, und es erweist sich diese Kommunikation mithin als eine den älteren Cephalopoden abgehende und erst innerhalb der Klasse erworbene Einrichtung. Die Existenz der Kommunikation zwischen Niere und Pericardium ist für viele ein besonders entscheidendes Argument für die gemeinsame Abstammung aller Mollusken. Hier nun sehen wir

aber, dass schon den niedriger stehenden Cephalopoden diese Verbindung fehlt und dieselbe vielmehr selbständig innerhalb der Klasse erworben ist. Es trifft mithin wenigstens für die Cephalopoden die Gültigkeit jener der Kommunikation von Niere und Pericardium entnommenen Argumentation nicht zu. Aber noch mehr, wir haben sogar Grund zu der Annahme, dass wenigstens bei einem Theile der übrigen Mollusken die Entstehungsweise jener Kommunikation eine ganz andere gewesen ist. Denn auch bei den Würmern sind wimpernde Öffnungen der Exkretionsorgane in die Leibeshöhle sehr verbreitet, und zwar sowohl bei Gliederwürmern als auch bei Plattwürmern, und von beiden Seiten her können daher die betreffenden wimpernden Öffnungen der Niere wohl auf die entsprechenden Schnecken übertragen sein. Mit anderen Worten ich denke, dass die wimpernde Öffnung der meisten anderen Mollusken nicht so wie die entsprechende Öffnung in der Niere der Cephalopoden entstanden ist, sondern eine direkt von Würmern ererbte Einrichtung darstellt, die nur dadurch bei den Mollusken eine besondere Modifikation erfahren hat, dass sich derjenige Theil der Leibeshöhle, in welchen die Wimperöffnung der Niere mündet, zum Pericardium reducirt hat. Natürlich wird es, zumal so lange noch verwerthbare embryologische Untersuchungen vollkommen fehlen, mir so wenig wie wohl irgend Jemand anderen beifallen, zu glauben, dass zur Zeit bereits die Homologie der Exkretionsorgane bei Mollusken und Würmern sich durchführen lasse, allein ich meine das, was wir jetzt über die vergleichende Morphologie der Leibeshöhlenöffnungen bei den Cephalopoden erfahren haben, muss doch wohl davor warnen mit der vorgefassten Meinung einer unmittelbaren Verwandtschaft aller Mollusken, resp. Gastropoden an die Beurtheilung dieser schwierigen Frage heranzutreten. Es ist daher gewiss auch leicht begreiflich, dass sich VIGELIUS in dieser Frage eines bestimmten Urtheiles enthält und anerkennt, wie alle diese berührten Verhältnisse zu Gunsten des polyphyletischen Ursprunges der Mollusken sprechen.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet mit einigen Worten auf die heftigen Angriffe zu reden zu kommen, welche in einem der letzten Hefte des morphologischen Jahrbuches in einer Abhandlung von RABL gegen mich enthalten waren, und die um so mehr eines wirklichen Anlasses entbehrten, als ja die Irrthümer, welche in RABL's erster Abhandlung enthalten waren und von mir als solche erwiesen wurden, nunmehr auch von RABL selbst als Irrthümer anerkannt werden. Auf die persönlichen Bemerkungen RABL's werde ich nicht eingehen, da ich, wenn auch nicht in meinen ersten Publikationen, so doch seit Jahren bemüht bin, derartige vom wissenschaftlichen Standpunkt aus überflüssige Diskussionen bei Seite zu lassen. Auf die unrichtigen Verallgemeinerungen hinsichtlich

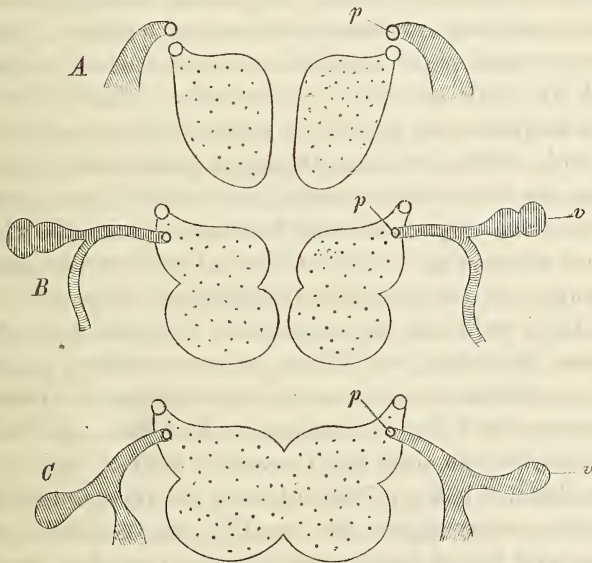


der Furchung der Gastropodeneier werde ich bei anderer Gelegenheit eingehen. Was den sachlichen Gegensatz bezüglich der Phylogenie der Mollusken betrifft, so kann derselbe allerdings kaum schärfer gedacht werden. RABL sucht, ausgehend von Erörterungen über die »polare Differenzirung der Planaea« so wie »über die allmähliche Ausbildung der heteröpleuren oder dysdipleuren Grundform der Gastropoden« aus der vergleichenden Embryologie die allen Gastropoden gemeinsamen Charaktere herauszufinden und somit zu Vorstellungen über die Phylogenie zu gelangen. Die vergleichende Anatomie<sup>1</sup> der Mollusken findet dabei kaum, ihr palaeontologisches Auftreten gar nicht Beachtung. Im Gegensatz dazu scheint mir die Aufgabe phylogenetischer Studien darin zu bestehen, sich auf engere Gruppen zu beschränken und innerhalb derselben Alles was über vergleichende Anatomie, Entwicklungsgeschichte, Systematik und Palaeontologie bekannt ist zu beherrschen und durch planmäßig angelegte Untersuchungen zu erweitern, bestrebt zu sein. Dass ich bei meinen einschlägigen Arbeiten auch die vergleichende Embryologie eingehend berücksichtigt habe, geht wohl aus dem Umstande hervor, dass weder RABL noch andere Embryologen mir für meine phylogenetischen Folgerungen die Unbekanntschaft mit irgend welchen wichtigen ontogenetischen Thatsachen haben vorhalten können, während der umgekehrte Fall nicht einmal bezüglich der Embryologie zutrifft, da z. B. RABL für die aus den Embryonen der Malermuschel abgeleiteten Betrachtungen nur die europäischen Formen, nicht aber die zahlreichen darauf untersuchten nordamerikanischen Arten berücksichtigt hat, deren Embryonen zum Theil namentlich bezüglich des Mangels des Schalenhakens wesentlich anders gebaut sind. Da nun einerseits mir vollkommen das Interesse und das Verständnis abgeht für Spekulationen über die biologische und morphologische Differenzirung der hypothetischen Planaea und Gastraea, da ich den Nutzen und Werth derselben nicht zugeben kann, da ich also mit anderen Worten unfähig bin, meinem Gegner auf das von ihm kultivirte Gebiet zu folgen, da ich andererseits aber bei ihm die erforderlichen Vorbedingungen und Vorkenntnisse für den von mir eingenommenen Standpunkt vermisste, so sehe ich eben den Gegensatz zwischen den beiderseitigen von uns eingeschlagenen Richtungen sich in einer Weise zuschärfen, dass ein Ausgleich ausgeschlossen ist, und es der Zukunft überlassen bleiben muss darzuthun, welcher Weg der richtige ist. Ich meinerseits sehe mich zu der weiteren

<sup>1</sup> So ist z. B. RABL die Existenz des großen als Velum allgemein bekannten Körperteiles von Tethys vollkommen unbekannt, so dass er meine bezüglichen Mittheilungen missverstehend, zu dem Ausspruche kommt, dass der Begriff des »Velums« mir vollkommen unklar sei.

Verfolgung der von mir erwähnten Richtung sehr ermuntert durch die Art wie bei den Cephalopoden durch die unabhängig von einander, aber in gleicher Weise angestellten Untersuchungen über das Nervensystem, den Genitalapparat und die Niere nahezu übereinstimmende Resultate erzielt worden sind, die uns im Zusammenhang mit den palaeontologischen Daten das Bild der Cephalopodenentwicklung in seinen wesentlichsten größeren Zügen zu rekonstruieren gestatten.

Durch die oben besprochenen Untersuchungen von VIGELIUS ist also der Nachweis erbracht worden, dass das Wassergefäßsystem sammt



A, Nautilus, B, Octopoden, C, myopside Decapoden, *p*, Öffnung der visceropericardialen Höhle oder des Wassergefäßsystems, *v*, Kiemenherz; punktirt ist der Harnsack, schraffirt die Visceropericardialhöhle.

seinen in den Harnsack mündenden Öffnungen, der Visceropericardialhöhle des Nautilus entspricht, welche letztere also jederseits nicht in, sondern neben dem Ureter sich öffnet. Dem zweiten Paare von Harnsäcken, welches beim Nautilus vorkommt, fehlt diese Beziehung ganz. Ich verweise zur Erläuterung auf die obenstehenden schematischen Darstellungen. Wir haben mithin in der Beziehung der Visceropericardialhöhle zum einen Paare der Harnsäcke ein so ausgeprägtes Merkmal, dass auf Grund desselben es möglich wird zu behaupten, dass das eine Kiemenpaar der Dibranchiaten dem ventralen Kiemenpaare des Nautilus entspricht. Da nun die Harnsackmündung mit der Kiemenbasis zumal

auch beim Nautilus in inniger Lagebeziehung steht, so ergibt sich daraus ferner, dass das ventrale Kiemenpaar der Tetrabranchiaten dem einzigen der Dibranchiaten homolog ist. Wenn damit auch feste Anhaltspunkte gewonnen sind für die Beurtheilung der anatomischen Beziehungen von Tetrabranchiaten und Dibranchiaten, so bleibt doch immer noch die Frage nach den gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen beider Abtheilungen offen. In dieser Beziehung begegnet man allgemein der von OWEN zuerst ausgesprochenen Ansicht, wonach die Dibranchiaten von den Tetrabranchiaten abstammen, und auch bei ersteren noch Spuren des untergegangenen zweiten Kiemenpaares nachweisbar seien. Die letztere häufig reproducirte Annahme beruht indessen auf einem vollkommenen Irrthume. OWEN bezieht sich zur Begründung seiner Annahme auf ein von HOME in seiner Comp. Anat. Vol. IV. Taf. 44—45 »G« abgebildetes rudimentäres Organ, welches als Rudiment des zweiten zu Grunde gegangenen Kiemenpaares gedeutet wird. Dieses fragliche Organ ist gegenwärtig bekannt unter dem Namen des Kiemenherzanhangs; es ist nach VIGELIUS wahrscheinlich, dass derselbe den sogenannten Venenanhängen entspricht. Wie es auch hiermit stehen mag, so viel ist aber jedenfalls sicher, dass das betreffende Organ als ein im Innern des Körpers, resp. der Leibeshöhle gelegener Theil nicht mit den Kiemen in Vergleich gebracht werden kann. Auch abgesehen von diesem Missverständnisse existirt nichts, was auf ein verkümmertes zweites Kiemenpaar hinweisen könnte, weder in anatomischer, noch in embryologischer Beziehung. In letzterer Hinsicht aber würde man doch wohl erwarten dürfen, dass in ähnlicher Weise, wie bei den höheren Wirbelthieren die rückgebildeten Kiemenbögen, so hier embryologisch das angeblich rückgebildete zweite Paar von Kiemen und Nieren noch nachweisbar sein würden, was in Wahrheit jedoch nicht zutrifft. Aber noch mehr, es lässt sich auch wahrscheinlich machen, dass kein Grund für die Annahme vorliegt, als müssten mit der Rückbildung des einen Paares von Kiemen auch die entsprechenden Nieren zu Grunde gegangen sein. Denn die Harnsäcke konnten der eigenthümlichen Beziehungen ihres Epithels zu den Venen wegen auch nach Verkümmern der Kiemen persistiren. Sie sind eben an die Existenz der Venen gebunden, nicht aber an jene der Kiemen, mit denen sie nur bezüglich der Lage ihrer äußeren Ausmündung in Zusammenhang stehen.

Es ergibt sich daher nach keiner Richtung hin irgend ein Anhaltspunkt, der uns berechtigte, die Existenz eines rückgebildeten zweiten Kiemenpaares bei den Dibranchiaten anzunehmen. Aber auch als ein durch andere Verhältnisse gebotenes Postulat kann eine solche Annahme



nicht hingestellt werden. So sind bekanntlich die Arme von Nautilus in ganz anderer Weise gebaut und angeordnet wie diejenigen der Dibranchiaten. Ich habe hierauf an anderer Stelle hingewiesen, und namentlich hervorgehoben, dass wenn man auch jene Arme mit den Saugnäpfen der Dibranchiaten vergleichen dürfte doch die Versuche in der Anordnung derselben ein auf die Arme der Dibranchiaten beziehbares Verhalten erkennen zu wollen als gescheitert zu betrachten sind. Man hat sich daher eben einfach mit der Thatsache abzufinden, dass die Arme bei beiden Gruppen nicht direkt auf einander beziehbar sind. Eine besonders werthvolle Stütze hat diese den Nautilus nicht als Stammform unserer Dibranchiaten erkennende Auffassung erfahren durch die Untersuchungen von Brock, durch welche sich herausstellte, dass der eine Eileiter des Nautilus ein unpaarer, und zwar der rechte ist. Da nun eine derartige Rückbildung eines der beiden primären Eileiter auch bei den Decapoden sehr häufig vorkommt, so ergibt sich, dass Nautilus hierin sich schon weit von dem ursprünglichen Verhalten entfernt hat. Nautilus kann daher auch in dieser Beziehung nicht als die Stammform der Dibranchiaten gelten. Nautilus nimmt in einigen Beziehungen eine besonders niedere Stellung ein, wie namentlich bezüglich des noch nicht zur Röhre verwachsenen Trichters und des Nervensystems, 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. Nachdem wir diesen verkehrten Standpunkt überwunden, wird auch die Frage nach der Verwandtschaft von Tetrabranchiaten und Dibranchiaten von Neuem und in anderer Weise aufgenommen werden müssen. Wir sahen oben, dass bei den Dibranchiaten nichts auf die ehemalige Anwesenheit eines zweiten rückgebildeten Kiemenpaares hinweist, wir sahen ferner, wie der Nautilus als eine einseitig modificirte und weit von dem vorauszusetzenden primären Verhalten entfernte Form anzusehen ist und es wird daher auch die Möglichkeit nicht in Abrede zu stellen sein, dass das zweite Paar Nieren und Kiemen des Nautilus von diesem erst nach der Abzweigung von den gemeinsamen Stammformen erworben worden sei. Was zunächst hierfür spricht, ist der Umstand, dass bei den übrigen Mollusken mit Einschluss der dibranchiatischen Cephalopoden überall höchstens zwei paarig gelegene Nieren angetroffen werden, und es macht das die Annahme mindestens sehr wahrscheinlich, dass bei allen Mollusken ursprünglich nur zwei oder nur eine Niere vorhanden waren. In diesem Falle würden also auch die ältesten Cephalopoden nur ein Paar von Nieren oder BOJANUS'schen Organen besessen haben und es wäre beim Nautilus das zweite Paar

erst sekundär erworben im Zusammenhang mit dem Erscheinen des zweiten Paares von Kiemen, an deren Basis die den Ausgangspunkt der Entwicklung bezeichnende Mündung gelegen ist. Eine solche Annahme entbehrt keineswegs der Parallelen in anderen Thiergruppen. So z. B. bildet für die Brachiopoden, — und wie es mir scheint auch für die mit ihnen nächstverwandten Bryozoen — das Vorhandensein von einem einzigen Paare von Exkretionsorganen die Regel und wohl auch den Ausgangspunkt. Bei der Gattung *Rhynchonella* aber ist noch ein zweites Paar hinzugetreten. Eben so haben wir es bei den Gephyreen in der Regel mit einem Paare von Exkretionsorganen typischer Art zu thun, aber bei *Echiurus* und *Thalassema* ist noch ein zweites oder gar wohl auch noch ein drittes Paar hinzugekommen. Um einen derartigen Wiederholungsprocess wird also auch beim *Nautilus* es sich handeln. Vielleicht weist hierauf auch der Umstand hin, dass die neu hinzugekommene dorsale oder sekundäre Kieme, wie man sie nennen kann, kleiner ist als die primäre bei Tetrabranchiaten und Dibbranchiaten gemeinsam vorhandene. Wir sehen aber sehr allgemein, dass bei einer derartigen metamerischen Wiederholung die neuerworbenen Theile kleiner sind als die ursprünglich vorhandenen.

Hiernach also scheint mir die vergleichende Morphologie uns darauf hinzuweisen, dass die ältesten Cephalopoden Dibbranchiaten waren, und dass aus ihnen erst durch den beschriebenen Verdoppelungsvorgang sich die Tetrabranchiaten entwickelt haben, vermuthlich nur als ein verhältnismäßig unbedeutenderer Seitenzweig, während die übrige große Menge aus Dibbranchiaten bestand.

Wir hätten mithin die Tetrabranchiaten von den Dibbranchiaten abzuleiten, nicht umgekehrt, wie das bisher die Meinung war.

Ein in vieler Beziehung zutreffenderes Bild von der Organisation der ältesten Cephalopoden geben uns die Octopoden, eine Gruppe, von welcher man das wohl am wenigsten erwarten konnte, und welche man sich daher wohl im allgemeinen gewöhnt hatte als die meistmodificirte und jüngste unter den Cephalopoden anzusehen. In der That stellen die Octopoden in vieler Beziehung das Endglied der innerhalb der Dibbranchiaten zu verfolgenden Entwicklungsreihen dar, und manche Vorgänge, welche bei den Decapoden eingeleitet sind, haben bei den Octopoden die höchste zur Beobachtung gelangende Stufe erreicht. Dies gilt z. B. von der Rückbildung der Trichterklappe, des Nackenkorpels und des Mantelschließapparates, es gilt aber im besonderen Grade namentlich von der Schale. Die gekammerte Schale der älteren Dibbranchiaten ist bekanntlich bei der überwiegenden Mehrzahl der recenten Decapoden

zu einem unbedeutenden inneren Rudimente herabgesunken. Diese innere Schale entsteht durch eine sich einsenkende und endlich ab-schnürende Schalendrüse. Bei den Octopoden<sup>1</sup> fehlt die Schale ganz, aber zur Bildung der Schalendrüse kommt es, wie BOBRETZKY zeigte, wenigstens bei Argonauta noch. Es nehmen mithin hinsichtlich des ganzen Rückbildungsprocesses der Schale die Octopoden entschieden die höchste Stufe ein. Wenn so aber die, an den einzelnen Organsystemen in den verschiedenen Abtheilungen der Cephalopoden unabhängig von einander sich vollziehenden Vorgänge gerade bei den Octopoden den höchsten Grad der Ausbildung erreicht haben, so kann das keineswegs für alle Organe oder für die ganze Abtheilung gelten. Im Gegentheil, es nehmen gerade in manchen wichtigen anatomischen Charakteren die Octopoden die niedere Stufe ein. Zuerst ergab sich das durch die Vergleichung des Nervensystems, indem das bei den Decapoden weit vom übrigen Gehirn abgerückte Ganglion supratharyngeale oder das sogenannte G. buccale superius bei den Octopoden noch mit dem Gehirn vereinigt ist. Ich musste dies als das primäre Verhalten ansehen, und diese Annahme hat unterdessen eine Bestätigung erfahren durch die von BOBRETZKY gemachte Beobachtung, dass beim Embryo von Loligo das betreffende Ganglion dem Gehirn anliegt, und also erst im Laufe der weiteren Entwicklung sich von demselben entfernt. Eben so fand weiterhin BROCK, dass hinsichtlich des Genitalapparates die Decapoden weit mehr Differenzen und Rückbildungen aufweisen, als die Octopoden, welche bekanntlich die Duplicität der Eileiter konstant besitzen. In gleicher Weise fand dann auch VIGELIUS bezüglich der Niere bei den Octopoden primitivere Verhältnisse, die ihn zu dem Ausspruche bewogen: »Die Octopoden stehen phylogenetisch den Nautiliden am nächsten«. Aus dem Bemerktem ergibt sich ohne Weiteres, dass an eine Ableitung der Octopoden von den uns bekannten Decapoden nicht gedacht werden kann. Es sind doch schließlich noch andere Unterschiede zwischen ihnen vorhanden als die Armzahl, und es wäre daher nicht möglich, dass aus den uns bekannten Decapoden die Octopoden durch Verlust der Fangarme hervorgegangen wären. Ich bemerke das namentlich mit Rücksicht auf den achtarmigen Decapoden Verania, bei welchem die hinfalligen langen Arme regelmäßig zu Grunde gehen.

Es zeigt sich daher, dass die Octopoden als eine selbständige Gruppe von hohem Alter anzusehen sind, welche in mancher Beziehung noch ursprünglichere Verhältnisse aufweist als die Decapoden, d. h. als die recenten und die aus mesozoischen Schichten bekannten Dibranchiaten.

<sup>1</sup> Die eigenthümliche Schale von Argonauta hat bekanntlich anderen Ursprung und Bedeutung.



Es müssen mithin die mit äußerer gekammerter Schale ausgerüsteten etwaigen gemeinsamen Vorfahren der Octopoden und Decapoden bereits in palaeozoischen Schichten angetroffen werden, wie ich das bereits früher hervorgehoben und wie es dann weiterhin auch BROCK urgirt hat. Es fragt sich nun: welche der palaeozoischen Cephalopodengattungen sind Dibranchiaten gewesen und welche Tetrabranchiaten. Eine vollkommene und sichere Lösung der Frage wird sehr schwierig wo nicht unmöglich sein, indessen liegen doch bereits nach zwei verschiedenen Richtungen hin Anhaltspunkte vor, welche noch dazu in erfreulicher Weise zu demselben Resultate geführt haben, zu dem nämlich, dass die Ammoniten so wie ihre palaeozoischen Vorläufer, die Goniatiten, Dibranchiaten waren. Indem ich bezüglich der ausführlichen Begründung auf meine bald erscheinende Abhandlung über *Aptychus* im neuen Jahrbuche für Mineralogie verweise, hebe ich hier nur kurz die wesentlichsten Resultate hervor. Einen der beiden erwähnten Wege bildet die Untersuchung des Embryonalendes der Schale, welche, wie zuerst BARRANDE hervorhob, bei den Nautiliden ganz anders beschaffen ist als bei den Goniatiten und Ammoniten, die sich hierin an *Spirula* und die *Belemniten* anschließen. MUNIER-CHALMAS und BRANKO haben die Entdeckung BARRANDE's bestätigt und weiter verfolgt und daraus den natürlichen Schluss gezogen, dass auch die Ammoniten Dibranchiaten waren.

Zu einer Bestätigung nun dieses Resultates brachten mich die im Folgenden vorliegenden Untersuchungen über die mikroskopische Struktur eines bisher noch immer räthselhaften Organes der Ammoniten, des sog. *Aptychus*, welcher meinen Untersuchungen zufolge sich als ein partiell verkalkter Knorpel herausstellt, welchem am Körper der lebenden Decapoden der Nackenknorpel entspricht. Bevor ich auf die Vergleichung beider eingehen kann muss ich die Beschreibung des Nackenknorpels voraussenden, zu der ich mich daher wende.

So weit meine im Folgenden vorzulegenden Erfahrungen reichen, lassen sich innerhalb der Decapoden zwei verschiedene Typen hinsichtlich des Nackenknorpels unterscheiden. Den einen vertritt *Sepia*, den anderen *Loligo*. Bei *Sepia* ist der Nackenknorpel dünn und flach und hat nur eine obere und eine untere Fläche, die in einem schmalen Rande zusammenstoßen. Die ganze obere Fläche ist vom Epithel überzogen, und nur am Rand und an die Unterseite inseriren sich Muskelfasern. Bei *Loligo* dagegen ist die freie vom Epithel überzogene Fläche schmal und über sie hinaus setzt sich jederseits die Knorpelmasse fort in Gestalt eines breiten flügel förmigen Anhanges, welcher zur Muskelinsertion dient. Beide Formen von Nackenknorpel sind, wie wir weiterhin an *Rossia*

sehen werden, nicht unvermittelt. Die einfachsten Verhältnisse in der zu *Loligo* führenden Reihe findet man bei *Onychoteuthis*. Die weitgehende Übereinstimmung zwischen *Loligo* und *Ommastrephes* und ihre Verbindung mit *Onycho-* und *Enoploteuthis* bestärken mich in meiner im Gegensatz zu Brock vertretenen Ansicht, dass die Gruppen der *Myopsiden* und *Ögopsiden* keine natürlichen sind. *Loligo* und *Ommastrephes* weit zu trennen und dafür *Sepia* und *Loligo* in nähere Beziehung zu einander setzen, das heißt meiner Meinung nach nicht den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen Rechnung tragen.

Der Nackenknorpel der *Dibranchiaten* ist ein hinter dem Kopf unter dem vorderen Ende der Rückenschulpe gelegener Knorpel, welcher an seiner konkaven unteren Fläche einer Menge von Muskelfasern zur Insertion dient. Die Lage des Knorpels ist eine ganz oberflächliche, so dass nur eine einfache Epithelschicht ihn an seiner oberen oder dorsalen konvexen Fläche überzieht. So weit dieser Epithelüberzug reicht, welcher bei *Sepia* ein viel größeres Feld überzieht als bei *Loligo*, gehen keine Muskeln an den Knorpel, da er hier unmittelbar an das Epithel grenzt, so dass hier der Knorpel fast frei nach außen zu Tage tritt. Diese vom Epithel überzogene Fläche ist aber nicht direkt von außen zugänglich, sondern sie ist noch überdeckt von einer Art dicker Klappe, die nach hinten hin mit dem Epithelüberzuge des Nackenknorpels kontinuierlich zusammenhängt. Es entsteht dadurch eine nach hinten blind endigende Tasche, eine Nackenhöhle, in welche der Eingang von der dorsalen Seite des Kopfes her führt. Während nun den Boden dieser Nackenhöhle der Nackenknorpel bildet, ist die Decke gebildet durch das Vorderende der Schale. Diese liegt bekanntlich in einem Sacke, dessen untere oder ventrale Wandung dann die Decke der Nackenhöhle bildet. In dieser Decke liegt nun ein flacher Knorpel, der Rückenknorpel, welcher in der Medianlinie stärker angeschwollen ist. Es entsteht dadurch eine mediane dicke Knorpelleiste, welche in der Längsrichtung in die Nackenhöhle hineinragt und gegen den Nackenknorpel gepresst werden kann, in welchem sich eine mediane Furche zu seiner Aufnahme befindet. Dadurch entsteht die zweitheilige Gestalt des Nackenknorpels. Bei *Sepia* ist in Folge der beträchtlichen Tiefe der medianen Furche die mediane Verbindungsbrücke sehr dünn. Jede Hälfte des Nackenknorpels hat ihr eigenes Wachstum, welches von der Medianlinie aus gegen die Seitentheile fortschreitet, so dass man an dem meist angeschwollenen Seitenende jeder Hälfte lebhaftes Wachstumsvorgänge im Knorpel konstatirt. Die Gefäße treten in Form weniger großer Stämme von der konkaven Seite her in den Knorpel ein, wo sie sich verästeln und namentlich eine große Anzahl von kleinen Endzweigen

gegen die konvexe Fläche hin entsenden. In diesen Endzweigen scheint es häufig zu Verstopfungen oder Gerinnungen, kurz zu Thrombosen zu kommen, in Folge deren man kugelige Gerinnungsmassen<sup>1</sup> im Knorpel dicht unter der konvexen Oberfläche antrifft, welche weiterhin sich noch mehr dem Epithelüberzuge nähern, um so endlich aus dem Knorpel heraus zu kommen, in dem sie Löcher oder Poren hinterlassen, welche zum großen Theil noch mit der Gerinnungsmasse erfüllt sind. Ob und wie diese eigenthümlichen Vorgänge in physiologischem Sinne zu deuten sind, ist mir nicht klar. Ich bin jedoch eher geneigt darin pathologische Vorgänge zu sehen, die allerdings mit großer Regelmäßigkeit wiederkehren. Sehr wichtig scheinen mir nun dieselben für das Verständnis jener Aptychen zu sein, welche an ihrer konvexen Oberfläche Poren tragen. Denn nimmt man überhaupt die Identität von Nackenknorpel und Aptychus an, so sind wohl, wenigstens in manchen Fällen, auch diese nach außen sich öffnenden Poren der konvexen Seite identische Gebilde. Je nachdem das Gerinnsel die Pore noch erfüllt und überragt, hat man es mit Poren oder Höckern bei *Loligo* zu thun und es bliebe daher noch zu untersuchen ob etwa die mit Papillen besetzten Aptychen ähnlich zu deuten oder ob ihr Besatz in die gleiche Kategorie gehört wie die Leisten, die bei anderen die äußere Fläche zieren, resp. also ob von der Substanz der Tuben oder von der homogenen die Papillen gebildet werden. An der unteren konkaven Fläche findet sich in bestimmt angeordneter, hier aber im Einzelnen nicht weiter interessirender Weise feine Leisten für den Muskelansatz. Diese Leisten sind nichts anderes als die freien Enden der Lamellen, welche über einander gelagert die untere Begrenzungsschicht des Knorpels bilden. Der ganze Knorpel lässt auf dem Querschnitt drei Schichten erkennen, je eine äußere und innere Begrenzungsschicht und eine dicke Zwischenmasse. Nur die letztere enthält die Knorpelzellen. Es finden sich also einzeln oder nesterweis zusammenliegend Knorpelzellen mit ihren feinen Ausläufern in einer homogenen Intercellularsubstanz. In dieser nun kommt es streifenweise in der Richtung von einer freien Fläche zur anderen zu faserartigen Verdichtungen des Gewebes und ein eben solches dichteres Gewebe ist es auch, in welches sie gegen die Begrenzungsschichten hin ausstrahlen und welches eben diese Schichten zusammensetzt. Verkalkt ist auch dieses faserige oder lamellöse Gewebe nicht.

Bei *Onychoteuthis Lichtensteini* hat der Nackenknorpel im Wesentlichen die gleiche Gestalt wie bei *Loligo*, aber die Unterseite ver-

<sup>1</sup> Ich kann wie gesagt über die Natur dieser Körper nicht definitiv urtheilen. Möglich wäre es auch, dass sie sich selbständig in der Grundsubstanz des Knorpels bilden.



hält sich in so fern etwas anders, als die kleine bei *Loligo* so deutlich abgegrenzte vordere Grube hier fehlt oder ganz seicht ist. Der *Musculus collaris* bietet hier ein sehr instruktives Verhalten dar. Er besteht aus zwei Lamellen, einem oberflächlichen und einem tieferen Blatte, die ich als verschiedene Muskeln, als *M. collaris superficialis* und *profundus* beschreiben werde. Beide Blätter hängen vorn gegen den Kopf hin so zusammen, dass sie nur als Theile eines einzigen zusammengefalteten Muskelblattes erscheinen. Die Umschlagsfalte, in der also das obere Blatt in das tiefere nach hinten hin zurücklaufende sich fortsetzt, liegt vorn jederseits frei, so dass also das tiefere Blatt nicht der Unterlage fest aufliegt, sondern eine ziemliche Strecke weit frei zu Tage liegt. Das oberflächliche Blatt tritt nach oben gegen den Nackenknorpel hin bis an den Falz, in dem es sich inserirt, wobei es mithin frei über die dorsale Fläche des Muskelfortsatzes wegläuft. Das tiefere Blatt aber heftet sich an den Rand des Muskelfortsatzes, und zwar an die obere dorsale Kante seines Seitenrandes. In der Fortsetzung gegen den Trichter hin entspricht in seiner Verlängerung das oberflächliche Blatt des *Musculus collaris* der ventralen gegen den Mantel sehenden Wand des Trichters, wogegen das tiefere der entgegengesetzten Trichterwand entspricht, resp. sich theilweise in sie fortsetzt. Nach hinten hin endet das oberflächliche Blatt mit freiem zugeschärftem Rande, um welchen herum man in eine große zwischen beiden Blättern des *M. collaris* eingeschlossene Höhle gelangt.

Bei *Enoplateuthis Owenii* finde ich die Verhältnisse sehr ähnlich oder jedenfalls leicht auf diejenigen von *Onychoteuthis* zurückführbar. Der Hauptunterschied besteht darin, dass die vordere Umschlagsfalte des *Musculus collaris* nicht mehr frei liegt, sondern dem unterliegenden Körpertheile fest angewachsen ist. Dadurch gewinnt es den Anschein, als ob der *Musculus collaris* nur durch das superficiale Blatt repräsentirt sei. In Wahrheit ist auch das tiefe Blatt vorhanden, nur ist es mit den tieferen Muskelschichten verwachsen, resp. ihnen angewachsen. Aber die Umschlagsfalte ist noch sehr wohl sichtbar. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass diese Verwachsung ein sekundärer, übrigens ja auch bei *Loligo* und *Sepia* bestehender Vorgang ist, so dass in dieser Hinsicht *Onychoteuthis* die tiefere Stufe einnimmt. Das tritt auch an anderen Organen hervor, so dass *Enoplateuthis* nichts als eine höhere Stufe auf dem von *Onychoteuthis* eingeschlagenen Wege darstellt. Beide sind bekanntlich durch den Besitz von Haken an den Saugnäpfen charakterisirt. Diese sind bei *Onychoteuthis* auf die langen Fangarme beschränkt, finden sich aber bei *Enoplateuthis* auch auf den anderen. Ein schönes Beispiel dafür, wie gewisse von einer beschränkten Anzahl

von Antimeren oder Metameren erworbenen Strukturverhältnisse successive auch an den übrigen zur Ausbildung gelangen können. Endlich finde ich auch darin *Onychoteuthis* die niedere Stufe einnehmen, dass hier die obere oder dorsale gegen den Leib gerichtete Wand des Trichters nicht an diese angewachsen, sondern frei ist. Nur zwei symmetrisch in der Längsrichtung gestellte Membranen verbinden Trichterwand und Körperwandung; zwischen beiden bleibt ein abgekammerter nach vorn zugänglicher Raum. Bei *Enoplateuthis* nun ist wie bei den *Myopsiden* der hierdurch eingeleitete Befestigungsprocess des Trichters an die ventrale Körperwand zum Abschluss gebracht, indem die beschriebenen, wohl ontogenetisch noch nachweisbaren Trichtersuspensorien fest angewachsen und so verkürzt sind, dass nichts mehr direkt auf sie hinweist, vielmehr der Trichter fest angelöthet ist.

Die bei *Enoplateuthis* bestehenden Verhältnisse kehren auch bei *Ommastrephes* wieder und bei *Loligo*. Andere als die genannten Gattungen habe ich von *Ögopsiden* nicht untersucht.

An *Sepia* schließt sich die Gattung *Rossia* an. Die zwei untersuchten Arten verhalten sich sehr ungleich. *Rossia macrosoma* hat eine in ganzem Umfang von außen nach Zurückschlagen des Mantelrandes sichtbare ovale Nackenplatte, hinsichtlich deren ich auf meine Abbildungen in der *Aptychus*-Abhandlung im Neuen Jahrb. f. Mineralogie verweise. Der Nackenknorpel hat nach hinten jederseits einen nicht sehr großen flügel förmigen Muskelfortsatz, was an die Verhältnisse von *Loligo* erinnert und den Übergang — im organologischen Sinne — vermittelt. *Rossia dispar* bildet eine Brücke zur Gattung *Sepiola*. Der Mantelrand ist im Nacken nicht mehr ganz frei, sondern von hinten her eine Strecke weit in der Medianlinie festgewachsen. Im Zusammenhang damit ist der Nackenknorpel rückgebildet. Nur sein vorderer Theil ist gut erhalten und dick. Bei *Sepiola* ist die Verwachsung des Mantels mit dem Nacken beendet und der Nackenknorpel auf geringe Reste reducirt.

Hinsichtlich seiner Festigkeit sind am Nackenknorpel zwei Gewebe zu unterscheiden, Faserknorpel und hyaliner Knorpel, von denen ersterer die äußere und innere Begrenzungsschicht bildet, so wie ein mehr oder minder vollkommenes inneres Maschenwerk. Dasselbe kehrt nun am *Aptychus* wieder. Eine Gerüstmasse von verkalkter Gewebsmasse enthält in Röhren oder Zellen eine sekundär eingelagerte Gesteinsmasse, die an Stelle des macerirten Hyalinknorpels getreten ist, wie bei den fossilen *Squatinawirbeln* nach HASSE, indem daselbst Lagen von verkalktem Knorpel und hyalinem Knorpel abwechseln.

Leipzig, den 26. April 1880.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1880-1881

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Ihering Hermann von

Artikel/Article: [Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. 1-22](#)