

Studien über Cephalopoden.

I. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten.

Von

Werner Marchand

(Leipzig).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 66 Figuren im Text.

Vorwort.

Vor zwei Jahren machte mich Prof. CHUN auf die Lückenhaftigkeit unsres Wissens von der Fortpflanzung der Cephalopoden aufmerksam und schlug mir vor, die Bildung der Spermatophoren, jener seit NEEDHAM bekannten, komplizierten Samenmaschinen, an einem geeigneten Objekt zu verfolgen. Gleichzeitig wies er auf die mannigfachen Widersprüche hin, die sich in der Literatur über die Bildungsstätte der Spermatophoren, den männlichen Leitungsapparat, finden und die in der Beschreibung BROCKS von dem Geschlechtsapparat der *Ocythoë tuberculata* gipfeln.

In dem Bestreben, mich in den Gegenstand einzuarbeiten, und in der Hoffnung ein möglichst günstiges Objekt zur Lösung meiner eigentlichen Aufgabe ausfindig zu machen, untersuchte ich zunächst anatomisch eine Anzahl Formen, um mich zu orientieren. Es konnte indessen nicht ausbleiben, daß sich auch in der gröberen Anatomie Einzelheiten fanden, die in der Literatur entweder gar nicht oder unzutreffend zur Darstellung gebracht waren, und in dem Maße, wie sich aus der Vergleichung nahestehender Arten das Verständnis der aberranteren Formen ergab, überwog das Interesse an diesem, vorbereitenden Teil der Arbeit derart, daß ich mich, im Einverständnis mit Herrn Prof. CHUN, bewogen fühlte, meiner Darstellung der Spermatophorenbildung eine Übersicht über den Bau des männlichen Leitungsapparates der dibranchiaten Cephalopoden vorausgehen zu lassen.

Gleichzeitig stellte es sich heraus, daß auch Bau und Funktion der Spermatophore selbst lange nicht in dem Maße bekannt sind als es wünschenswert erscheint. Auch über diesen Gegenstand habe ich bei Gelegenheit meines Aufenthalts an der Zoologischen Station zu Neapel im Frühjahr 1906 einige Studien gemacht, deren Resultate hier nur insoweit kurz mitgeteilt werden sollen, als sie für das Verständnis der anatomischen Verhältnisse in Betracht kommen.

Da ich meiner Aufgabe zunächst durchaus als Anfänger gegenüber stand, so mögen die Mängel dieser Arbeit darin ihre Erklärung finden, daß ich sie nicht planmäßig begonnen habe, und erst allmählich die Wichtigkeit methodischen Fortschreitens erkannte. Wenn sich trotzdem Resultate von einigem Interesse ergaben, so verdanke ich sie vor allem dem Umstand, daß dieses so reichhaltige Gebiet bisher verhältnismäßig wenig durchforscht worden ist. Die Fortpflanzung der Cephalopoden bietet an interessanten Problemen die Hülle und Fülle. Es ist mein Wunsch, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. CHUN, der mich mit dem Gegenstand vertraut machte, der den Fortgang der Arbeit mit freundlichem Interesse verfolgte, und mir mit seinem Rat jeder Zeit zur Seite stand, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Einen großen Teil des reichen und wertvollen Materials zu dieser Untersuchung stellte mir Prof. CHUN selbst in liberalster Weise zur Verfügung; zum andern Teil verdanke ich es der Zoologischen Station zu Neapel, wo ich auf Empfehlung von Prof. CHUN in diesem Frühjahr einen Arbeitsplatz erhielt. Ich schätze mich glücklich, dem Leiter des berühmten Instituts, Herrn Geheimrat DOHRN, für sein freundliches Entgegenkommen bestens zu danken. Auch den übrigen Herren der Station, Herrn Professor MAYER und Herrn Professor EISIG fühle ich mich zu großem Danke verpflichtet, vor allem auch Herrn Dr. LO BIANCO, der mich unermüdlich mit Material versorgte, und dessen reiche Erfahrungen mir sehr zu statten kamen.

Ferner möchte ich auch den Herren des Zoologischen Instituts in Leipzig, Herrn Professor SIMROTH, Herrn Professor ZUR STRASSEN und Herrn Professor WOLTERECK meinen Dank aussprechen, insbesondere war mir Herr Prof. ZUR STRASSEN ein unentbehrlicher Ratgeber.

Literarischer Überblick.

Unsre erste Kenntnis von den männlichen Geschlechtsorganen der Cephalopoden verdanken wir SWAMMERDAM (1637—1685), der

in seiner »Biblia naturae« bereits recht gut erkennbare Abbildungen von den »Eingeweiden der spanischen See-Katze« gibt, und der auch die Spermatophoren beobachtet. Die lange Reihe der nun folgenden Arbeiten, die teils an die Spermatophore, teils an die Hectocotylistation anknüpfend, fragmentarische Beschreibungen der männlichen Leitungswege brachten, möchte ich hier übergehen, zumal da sie von BROCK¹ ausführlich besprochen sind.

Als grundlegend können nur die Arbeiten von CUVIER² und MILNE EDWARDS³ angesehen werden. CUVIER erkannte zuerst, daß der Hoden der Cephalopoden mit dem Leitungsweg durch Vermittlung eines besonderen Hohlraums zusammenhängt. Auf seine genaue Beschreibung gehen die meisten der bisher gebräuchlichen Bezeichnungen für die Teile des Leitungsapparates zurück. MILNE EDWARDS gibt im Anschluß an seine Untersuchung der Spermatophore eine geradezu mustergültige Abbildung des männlichen Leitungsapparates von *Sepia officinalis*.

Gegenüber diesen beiden Arbeiten bedeutet die von DUVERNOY⁴ keinen bedeutenden Fortschritt.

Die Untersuchungen von VOGT und VERANY über *Ocythoë*, so wie die von LEUCKART über *Sepiola* und *Ocythoë*, endlich die Notizen H. MÜLLERS über die männliche *Argonauta* werden im speziellen Teil dieser Arbeit berücksichtigt werden.

Der erste, der mit Erfolg eine zusammenfassende Darstellung der Geschlechtsorgane der Cephalopoden unternahm, war J. BROCK (1879). Seinem ersten Beitrag, in welchem er die Geschlechtsorgane von *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*, *Sepiola rondeletii*, *Eledone moschata* und von einer unbekanntem *Octopus*-Art zur Darstellung bringt, verdanken wir eine relativ sehr genaue Kenntnis von dem Bau des männlichen Leitungsapparates. Wenn ich im folgenden manches von ihm Gesagte wiederhole, so geschieht es der Einheitlichkeit halber. Im einzelnen machte es sich oft nötig, kleine Irrtümer zu beseitigen und manches etwas zweckmäßiger darzustellen.

¹ J. BROCK, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. I. Beitrag. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1878.

² CUVIER, Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817.

³ MILNE-EDWARDS, Sur les spermatophores des Céphalopodes. Ann. sc. nat. (2.) T. XVIII. 1842.

⁴ DUVERNOY, Fragments sur les organes de génération de divers animaux. Mémoires de l'Académie des sciences. Tome XXIII. 1850.

BROCK vertritt den durchaus richtigen Gedanken, daß der Leitungsapparat aller Cephalopoden nach einem einheitlichen Grundplan gebaut sei, und daß sich diese Einheitlichkeit bis in die histologische Beschaffenheit der Organe nachweisen lasse. Wie ich später noch eingehend zu begründen hoffe, scheint er darin etwas zu weit gegangen zu sein, daß er eine durchaus gleichartige histologische Beschaffenheit für alle Teile des Leitungsapparates annimmt, und wo er tatsächlich Unterschiede im Bau der Zellen fand, nur verschiedene Funktionsstadien erblickte.

Auch in dem im nächsten Jahre erschienenen »Versuch einer Phylogenie der Cephalopoden«¹ zeigt BROCK ein bemerkenswertes Streben, eine einheitliche Anschauung der Cephalopodenanatomie zu ermöglichen.

Leider hielt sein zweiter Beitrag über die Geschlechtsorgane² nicht, was der erste versprochen hatte; er brachte neben ausgezeichneten Studien über *Rossia* eine Arbeit über den männlichen Leitungsapparat von *Ocythoë*, welche geeignet war, für lange Zeit wieder große Verwirrung in das halbgeklärte Gebiet zu bringen. Daß der schroffe Gegensatz, in dem nach BROCK *Ocythoë* zu allen übrigen Formen stehen soll, überhaupt nicht vorhanden ist, wird sich im Verlaufe dieser Abhandlung ergeben.

Dazu kam die Arbeit von REINHARD und PROSCH über den allerdings sehr aberranten *Cirroteuthis*³. (Obwohl ich keine Gelegenheit hatte, ihre Befunde nachzuprüfen, so scheint es mir nach den Ergebnissen meiner Untersuchung außer Zweifel zu stehen, daß auch diese Form nicht so abweichend ist, wie es bei oberflächlicher Betrachtung scheinen kann.)

Zerstörte man so die Einheitlichkeit in der Betrachtung des Dibranchiatenstammes, so fand man doch bei einer Untersuchung des *Nautilus pompilius*⁴ in naiver Weise den gleichen Bau und die gleichen Organe des Leitungsapparates bei den Tetrabranchiaten auf. Obwohl ich *Nautilus* nicht selbst untersucht habe, glaube ich doch schon so viel sagen zu können, daß es ganz verfehlt sein muß, bei *Nautilus* etwa von einer »NEEDHAMSchen Tasche« sprechen zu wollen.

¹ J. BROCK, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.

² Derselbe, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. II. Beitrag Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1886.

³ REINHARD u. PROSCH, Om Sciadephorus Mülleri. Kjöbenh. 1847.

⁴ J. VAN DER HOEVEN, Beitrag zur Kenntnis von *Nautilus*. Amsterdam 1856.

Die vorliegende Arbeit will nicht im geringsten den Anspruch auf erschöpfende Darstellung machen. Wenn ich mir auch ihrer großen Lücken sehr wohl bewußt bin, übergebe ich sie der Öffentlichkeit schon jetzt, weil eine Tatsache nunmehr als sicher festgestellt betrachtet werden kann, daß nämlich der Leitungsapparat aller Dibranchiaten auf einem durchaus einheitlichen Bauplan beruht, und daß alle Abweichungen auf bestimmte Umbildungen dieses Bauplans zurückgeführt werden können.

Kurze Übersicht über Bau und Funktion der Spermatophoren. (Vorläufige Mitteilung.)

Da ich mich in der folgenden Darstellung häufig auf den Bau der Spermatophore beziehen und diesen bis zu einem gewissen Grade als bekannt voraussetzen muß, wird es nicht unwillkommen sein, wenn ich eine ganz kurze Übersicht des darüber Bekannten vorausschicke, indem ich mir vorbehalte, die Resultate meiner Untersuchungen über diesen Gegenstand bei anderer Gelegenheit ausführlich darzulegen.

Die Spermatophoren der Cephalopoden (Fig. 1) bestehen aus zwei in einer gemeinsamen Hülle, dem Etui, eingeschlossenen Schläuchen, deren einer, mit Spermatozoen angefüllt, den eigentlichen Spermaschlauch darstellt, während der andre, spermafrie, als projektiler Schlauch bezeichnet wird. Beide hängen an ihrer Berührungsstelle miteinander zusammen. Der projektile Schlauch ist von geringerem Durchmesser als der Spermaschlauch und nur in der diesem benachbarten Partie etwas erweitert. Am entgegengesetzten, schmälern Ende ist er mit dem Etui fest verbunden, so daß seine Wand sich in die des Etuis fortsetzt. Der Spermaschlauch steht mit dem Etui nirgends direkt, sondern nur durch Vermittlung des projektilen Schlauches in Verbindung. Die beiden Schläuche füllen das Etui nicht vollständig aus; sie bilden einen allseitig von Flüssigkeit umgebenen, ins Innere des Etui hineinhängenden Komplex, der nur mit dem einen Ende an der Etuiwand befestigt ist.

Das Etui ist ein lang-cylindrisches, allseitig geschlossenes, an beiden Enden abgerundetes Rohr von im Verhältnis zur Länge geringem Durchmesser, das in der den Spermaschlauch enthaltenden Hälfte ein gleichmäßiges Kaliber aufweist, während sich die andre Hälfte, entsprechend dem geringeren Durchmesser des projektilen Schlauches allmählich verjüngt. Der projektile Schlauch ist mit Flüssigkeit

gefüllt und am verjüngten Ende durch eine Art von Kappe verschlossen, die in einen langen dünnen Faden ausläuft. Mit Rücksicht auf die Funktion der Spermatophore bezeichnen wir dieses verjüngte Ende als oralen Pol, das entgegengesetzte, dickere als aboralen Pol.

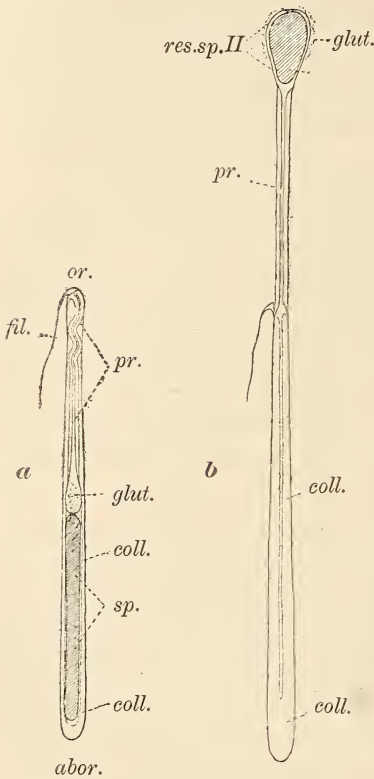


Fig. 1.

Schematische Darstellung der Spermatophore. *a*, vor der Explosion, *b*, explodiert. *or*, oraler Pol; *abor*, aboraler Pol; *sp*, Spermaschlauch; *pr*, projektile Schlauch; *res.sp.II*, sekundäres Spermareervoir; *fil*, Endfaden; *glut*, klebrige Substanz; *coll*, quellende Substanz.

Auf die verschiedenen Schichten, aus denen sowohl die Wand des Etais, als auch die des projektile Schlauches zusammengesetzt ist, möchte ich hier nicht weiter eingehen. Ich verweise auf die ausführliche Beschreibung der Spermatophore von *Rossia* von E. RACOVITZA ¹.

Das Wesentliche ist, daß einerseits die Elastizität, andererseits das Quellungsvermögen dieser Hüllen einen gewissen Überdruck im Innern der Spermatophore herbeiführen.

Lockert sich nun aus irgend einem Grunde die erwähnte Verschlussvorrichtung am oralen Ende, so erfolgt die Explosion der Spermatophore. Der projektile Schlauch stülpt sich wie ein Handschuhfinger nach außen um, den Spermaschlauch hinter sich herziehend. Der Inhalt des projektile Schlauches wird ausgegossen, seine Innenwand kehrt sich nach außen. Konnte man vorher den Spermaschlauch gewissermaßen als äußeres Anhängsel des projektile Schlauches betrachten, so kommt

er jetzt in dessen Inneres zu liegen. Es entsteht so eine Art von sekundärem Spermareervoir, das sich nach der Explosion von dem leeren Etui ablöst. Je nachdem nun dieses Reservoir außen am weiblichen Körper angeheftet oder direkt in die Mündung des Oviducts eingeführt wird, finden sich im Bau und der Funktion der

¹ E. RACOVITZA, Notes des Biologie. II. Moeurs et fécondation de la *Rossia macrosoma*. Arch. de Zool. exper. (3.) T. II.

Spermatophore wesentliche Unterschiede. Im ersteren Falle, wie beispielsweise bei den Oegopsiden, wird nicht der ganze projektile Schlauch umgestülpt: sein hinterer Teil ist zu einem komplizierten Haftapparat ausgestaltet, dessen Wirksamkeit noch durch klebrige Substanzen gesteigert wird. Bei andern Decapoden sind die mechanischen Haftapparate weniger stark ausgebildet, und die Befestigung des Spermareservoirs wird nur durch Klebstoffe bewirkt.

Aus dem bei den Decapoden bald an der Buccalmembran, bald im Inneren des Mantels angehefteten und oft tief in die Haut eingebohrten Spermabehälter treten die Spermatozoen langsam und allmählich aus. Die Befruchtung scheint in diesen Fällen eine rein äußere zu sein. Bei den Octopoden wird die Spermatophore direkt in den vorderen Teil des Oviducts eingeführt, wo sich die Wand des sekundären Spermareservoirs rasch auflöst. Die Befruchtung ist damit zu einer inneren geworden.

Das Gesagte mag zur Einführung genügen. Es sei nur noch hinzugefügt, daß die Spermatophoren ein vorzügliches Kriterium für die Bestimmung der Arten geben. Wie der Bau des projektiles Schlauches, so kann auch der des Spermaschlauches recht verschieden sein, ich erinnere nur daran, daß der letztere bei den Octopoden sehr lang und im Inneren des Evis zu einer engen Spirale zusammengeschoben ist, ein Verhalten, das für das Verständnis der angeblich so gänzlich abweichenden Spermatophore von *Ocythoë* von Wichtigkeit sein wird.

Da ich über Bau und Funktion der Spermatophore eingehende Untersuchungen begonnen, aber noch nicht zum Abschluß gebracht habe, so mußte ich mich an dieser Stelle mit einigen Andeutungen begnügen. Sicher glaube ich vor allem behaupten zu können, daß die Explosion sich nicht bei allen Arten in der von RACOVITZA bei *Rossia* beschriebenen Weise abspielt, und daß, was den Mechanismus der Explosion anbetrifft, auch in RACOVITZAS sonst vorzüglicher Darstellung noch einige Unklarheiten geblieben sind.

Es würde zu weit führen, wollte ich auch an die Umbildungen der weiblichen Wege im Anschluß an die veränderte Befruchtungswiese erinnern, oder die so verschiedenartige Ausbildung der Hectocotylation unter diesem Gesichtspunkt durchsprechen. Ich wende mich nun zu dem eigentlichen Gegenstand dieser Abhandlung, dem männlichen Leitungsapparat.

Der männliche Leitungsapparat.

I. Allgemeine Einleitung.

1. Die Lagebeziehungen des Leitungsapparates zu den übrigen Organen.

Der männliche Leitungsapparat der dibranchiaten Cephalopoden steht bekanntlich nicht direkt mit den Hoden in Verbindung. Der Hoden liegt im Fundus des Eingeweidesackes in einem Hohlraum, der einen Teil der Visceropericardialhöhle repräsentiert. Als Visceropericardialhöhle oder sekundäre Leibeshöhle (im Gegensatz zur Furchungshöhle) bezeichnet man ein System von Hohlräumen, dem einerseits die Nephridien und das Pericard, andererseits die Gonadenhöhle angehören, das sich mehr oder weniger deutlich bei allen Mollusken nachweisen läßt und das dem Cölom der Anneliden homolog zu sein scheint. Bei den Cephalopoden hat sich der Nephridialteil zu den beiden Harnsäcken entwickelt, der Pericardialteil ist in Beziehung zum Kiemenherz getreten; der dritte Cölomabschnitt enthält die Geschlechtsdrüse. Die Harnsäcke münden auf den Ureterpapillen in die Mantelhöhle und stehen durch die sog. inneren Nierenöffnungen mit dem Pericardialteil in Verbindung. Der letztere stellt bei den Decapoden einen verhältnismäßig weiten Raum dar, der breit mit der Gonadenhöhle kommuniziert. Bei den Octopoden hat er eine bedeutende Reduktion erfahren und bildet hier das System der Wasserkanäle, die jederseits von der Niere nach dem Kiemenherzanhang und von diesem zur Gonadenhöhle verlaufen.

Dementsprechend finden wir den Hoden bei den Decapoden in einem weiten Hohlraum, in den auch das Herz und Teile des Verdauungsapparates bruchsackartig hineinhängen, während wir bei den Octopoden von einer geschlossenen Hodenkapsel reden können, deren Zusammenhang mit den Harnsäcken nur noch durch die Wasserkanäle gewahrt bleibt. Diese stellen also eine Verbindung der Gonadenhöhle mit der Mantelhöhle dar. Während nun bei vielen andern Mollusken dieser Weg zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte benutzt wird, ist das bei den Cephalopoden nie der Fall.

Bei allen Cephalopoden ist ein gesonderter Leitungsweg vorhanden; es existiert also eine zweite Verbindung zwischen Gonadenhöhle und Mantelhöhle, deren ausschließliche Funktion die Ausleitung

der Geschlechtsprodukte geworden ist. Es ist aus verschiedenen Gründen in hohem Maße wahrscheinlich, daß dieser Leitungsweg durch Abspaltung aus dem Cölom hervorgegangen ist.

Entsprechend der paarigen Entwicklung der Harnsäcke und der Wasserkanäle scheint Duplizität der Leitungswege das ursprüng-

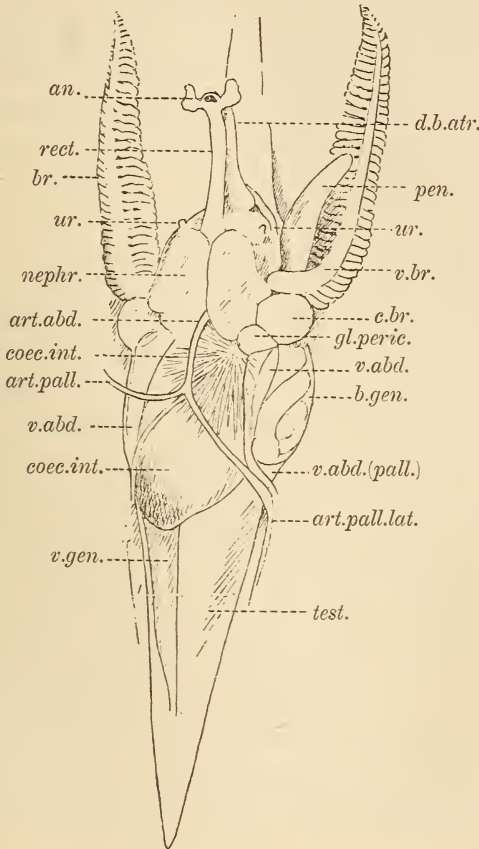


Fig. 2.

Situs des Leitungsapparates von *Lotigo marmorata*. Die Buchstabenbezeichnung sämtlicher Figuren befindet sich am Ende dieser Arbeit.

liche Verhalten zu sein. In der Tat sind sie im weiblichen Geschlecht bei vielen Oegopsiden und allen Octopoden außer den Cirroteuthiden paarig.

Im männlichen Geschlecht finden wir bei allen bisher untersuchten Formen, mit der einzigen Ausnahme von *Calliteuthis*¹, welche

¹ CHUN, Zool. Anz. Nr. 25, März 1906. Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden.

paarige Leitungswege besitzt, nur einen, und zwar den linken ausgebildet.

Um jedes Mißverständnis zu vermeiden, gebe ich an dieser Stelle eine kurze Erläuterung der in dieser Arbeit angewandten Orientierung.

Die Seite des Cephalopoden, auf welcher sich der Trichter befindet, ist als Ventral-(Trichter-)seite, die entgegengesetzte als Dorsal-(Schalen-)seite, der Kopf mit den Fangarmen als Vorderende, die Spitze des Mantels als Hinterende bezeichnet. Orientiert man das Tier so, daß das Vorderende nach oben gerichtet und die Ventral-seite dem Beschauer zugewendet ist, so bezeichnet man alles, was für den Beschauer rechts von der Medianlinie liegt, als linke Seite, die entgegengesetzte als rechte Seite des Tieres. Die Bezeichnungen »oben« und »unten« sind ohne Rücksicht auf diese Orientierung auf die Lagebeziehungen einzelner Organe angewandt worden, je nachdem diese für den Beschauer oberflächlich gelegen oder mehr oder weniger von andern verdeckt sind. Diese Ausdrücke sind, wo Mißverständnisse entstehen könnten, durch »ventral« und »dorsal« ersetzt.

Bei allen geschlechtsreifen männlichen Dibranchiaten liegt der einzige Leitungsweg ungefähr in der Höhe der linken Kieme dem übrigen Eingeweidessack meist oberflächlich angelagert. Er scheint ventral angelegt zu werden, liegt aber bei allen ausgebildeten Tieren wenigstens teilweise dorsal von den Kiemengefäßen. Je nachdem die Gonadenhöhle sehr geräumig, oder zu einer Kapsel reduziert ist, und je nachdem das Tier gestreckt oder gedrunken ist, liegt der Leitungsapparat in größerer oder geringerer Entfernung von den Hoden. Seine Mündung liegt stets vor den Kiemengefäßen.

Um eine weitläufige Beschreibung der Lagebeziehungen zu den übrigen Organen zu vermeiden, verweise ich auf das Übersichtsbild (Fig. 2).

2. Die einzelnen Teile des Leitungsapparates und ihre Lagebeziehung zueinander.

Bei denjenigen Mollusken, bei welchen wir eine direkte Ausleitung durch ein funktionierendes Organ, z. B. die Niere, finden, fehlen regelmäßig jene komplizierten Differenzierungen, die eine sehr häufige Begleiterscheinung der gesonderten Leitungswege bilden.

So haben wir denn auch bei den Cephalopoden eine weitgehende Differenzierung festzustellen. Wir unterscheiden an dem Leitungs-

apparat der Dibranchiaten seit CUVIER ein von der Hodenkapsel abgehendes Vas deferens im engeren Sinne, eine darauffolgende drüsige Erweiterung als »Vesicula seminalis«, ferner eine distal von der letzteren seitlich einmündende große accessorische Drüse als »Prostata«, und endlich das den Endabschnitt bildende Spermato-phorenreservoir als NEEDHAMSche Tasche. BROCK erweiterte die Nomenklatur dadurch, daß er den zwischen NEEDHAMscher Tasche und Prostata sich einschaltenden Teil des Leitungsweges als »Vas efferens«, und den diesen konstant aufsitzenden Blindsack als (Prostata-) Blindsack benannte. Da diese Bezeichnungen, zum Teil der menschlichen Anatomie entnommen, nur Verlegenheitsnamen darstellen, die ohne Beziehung zu der eigentlichen Funktion der Organe vorläufig angewendet wurden, möchte ich sie in dieser Arbeit durch etwas sinngemäÙere Ausdrücke ersetzen. Ich bezeichne den gesamten Leitungsapparat als Vas deferens im weiteren Sinne. Den Ausdruck »Vas efferens«, der im allgemeinen nur für direkte Ausführungswege (Sammelkanäle) des Hodens angewendet werden sollte, werde ich vollständig ausschalten und nur von einem proximalen und distalen Teil des Vas deferens sprechen. Den sogenannten Prostatablindsack werde ich als Blindsack (Appendix) des distalen Vas deferens, die Vesicula seminalis mit Rücksicht auf ihre Funktion als Spermato-phoren-drüse, die Prostata als Rangierdrüse oder einfach als accesso-rische Drüse bezeichnen. Den Ausdruck »Spermato-phorensack« werde ich, um Verwechslungen nicht homologer Teile zu vermeiden, nicht anwenden. Den distalen Teil des Vas deferens nenne ich mit MILNE EDWARDS NEEDHAMsche Tasche, den in die Mantelhöhle vorragenden Teil der letzteren bezeichne ich, soweit er deutlich ab-gesetzt ist, als Penis und seine Erweiterungen, wo solche vorliegen, als Penisdivertikel. Alle diese Teile liegen mehr oder weniger nahe beieinander und verdecken sich zum Teil gegenseitig; sie bilden insgesamt das Paket des Leitungsapparates.

Es soll in dieser Arbeit lediglich eine Schilderung der anatomischen Verhältnisse gegeben werden. Die mikroskopische Untersuchung ist nur da zu Rate gezogen worden, wo sie zum Verständnis der Anatomie notwendig war. Die gesamte Histologie, sowie die Innervierung und Vascularisierung des Leitungsapparates soll im Anschluß an die Genese der Spermato-phoren zur Darstellung gelangen. Der ein-gehenden Beschreibung der einzelnen Formen sei eine kurze Orien-tierung über den Bau des Leitungsapparates im allgemeinen voraus-geschickt.

Ich möchte dieser allgemeinen Besprechung den Leitungsapparat eines Decapoden zugrunde legen, da der Typus sich bei diesen reiner erhalten hat.

Wie bereits erwähnt, lassen sich verschiedene Teile unterscheiden. Das Vas deferens im weiteren Sinne wird durch die in seinem Verlauf eingeschaltete Spermatophorendrüse in zwei ungleiche Abschnitte geteilt. Der proximale Abschnitt ist der längere. Er entspringt an der Wand der Gonadenhöhle, hat einen in der Regel mannigfach gewundenen und geschlängelten Verlauf und erweitert sich schließlich zu der in mehreren dicken Windungen auf der Oberseite (Ventralseite) des Paketes liegenden Spermatophorendrüse. Diese stellt nichts anderes dar als einen in der direkten Fortsetzung des proximalen Vas deferens gelegenen, durch Verdickung der Wände und drüsige Ausgestaltung modifizierten Abschnitt des Vas deferens. Diese Drüse ist die eigentliche Bildungsstätte der Spermatophore. Wie CHUN mitteilt¹, läßt sich BROCKS erster Abschnitt in zwei weitere zerlegen, deren Verschiedenheit zumal bei Oegopsiden sehr auffällig ist. Wir hätten also an der Spermatophorendrüse im ganzen drei histologisch verschiedene Abschnitte zu unterscheiden. Die Windungen der ganzen Drüse beschreiben eine fast stets oberflächlich liegende S-förmige Figur, an der man einen gewissen Anhaltspunkt für die Trennung der Abschnitte hat, wenn die Gliederung sonst nicht sehr deutlich markiert ist. CHUN trennt bei Ögopsiden den dritten Abschnitt wieder in drei Unterabschnitte. Allerdings ist das hintere Drittel bei den Oegopsiden und Myopsiden im Gegensatz zu der vorderen Partie bauchig erweitert, aber diese Differenzierung fehlt der ganzen Octopodengruppe vollständig und ist auch bei den Myopsiden nicht sehr ausgeprägt. Der dritte Unterabschnitt endlich ist nicht nur histologisch, sondern auch genetisch nicht zur Spermatophorendrüse gehörig; ich möchte ihn als Ausführgang bezeichnen. Er stellt die Fortsetzung des Vas deferens dar und geht an der Stelle ab, wo die Differenzierung der Spermatophorendrüse aufhört. Dementsprechend hat er einen bedeutend geringeren Querschnitt und verläuft überdies in einer andern Richtung wie der dritte Abschnitt der Drüse.

Dieser Ausführgang tritt nun in Verbindung mit einer auf der linken Seite des Paketes liegenden großen accessorischen Drüse, ohne daß es immer leicht zu entscheiden wäre, ob eigentlich die Drüse in den Leitungsweg oder der Leitungsweg in die

¹ CHUN, Zool. Anz. Nr. 19, 20 (März 1905).

Drüse mündet. Bei den Octopoden ist das letztere evident, bei den Decapoden hat man oft den Eindruck des Gegenteils, zumal dann, wenn die Drüse einen besonderen Ausführgang besitzt. Funktionell herrscht indessen vollständige Übereinstimmung, und es ergibt sich, daß tatsächlich stets der Kanal in die Drüse einmündet und sie wieder verläßt, nur daß Mündungs- und Austrittsstelle völlig zusammenfallen können. Nach dem Verlassen der accessorischen Drüse mündet der Kanal indessen sogleich in ein zweites accessorisches Organ, das, im vorderen Teil des Pakets gelegen, einen kleinen spitzen Blindsack darstellt, der mit Unrecht für histologisch mit der accessorischen Drüse gleichartig gehalten und als »zweite Prostata« bezeichnet worden ist¹. Aus diesem Blindsack geht der distale Teil des Vas deferens ab, und verläuft auf der Dorsalseite des Pakets nach hinten, um schließlich in die NEEDHAMSche Tasche, das Reservoir für die gebildeten Spermatothoren, einzumünden. Die NEEDHAMSche Tasche ist ein großes, meist an der linken Seite des Pakets gelegenes, im einfachsten Falle schlauch- bis flaschenförmiges Organ. Sie empfängt das Vas deferens am hinteren Ende und mündet vorn in die Mantelhöhle.

Der proximale Abschnitt des Vas deferens enthält nie Spermatothoren, sondern nur zusammengeballte Spermamassen. Er ist, abgesehen von einer Erweiterung des Anfangsteils, die bisweilen eintritt, in seiner ganzen Länge von gleichmäßigem Kaliber. Seine einzige Differenzierung besteht in mehr oder weniger ausgesprochenen Längsfalten, die sich auch sekundär verzweigen und ein regelmäßiges Faltensystem bilden können. Die ganze innere Oberfläche ist mit einem flimmernden Cyliuderepithel ausgekleidet, das sich übrigens im ganzen Leitungsweg nachweisen läßt, aber im wesentlichen nur da recht zur Geltung kommt, wo es nicht durch sonstige histologische Differenzierungen verdrängt worden ist. Auf die Epithelschicht folgt eine Lage von Muskelfasern, und auf diese das ebenfalls alle Teile des Leitungsapparates umscheidende Bindegewebe.

Der Übergang vom Vas deferens zum ersten Abschnitt der Spermatothorendrüse ist insofern ein plötzlicher, als nunmehr eine gewaltige Vergrößerung der ins Lumen ragenden Falten eintritt, infolge deren der erste Abschnitt das Vas deferens um ein Vielfaches an Dicke übertrifft. Indessen läßt sich stets zeigen, daß der scheinbare Ort der Einmündung es in Wirklichkeit nicht ist. Das Vas

¹ LEUCKART, DUVERNOY.

deferens legt sich eng der Wand des ersten Abschnitts an, biegt dann um und läßt sich noch eine Strecke weit ins Innere verfolgen, um dort in den Kanal überzugehen, der als Fortsetzung des Leitungsweges die ganze Spermatophorendrüse durchzieht. Der zweite Abschnitt unterscheidet sich von dem ersten dadurch, daß seine Wand in Gestalt eines breiten, auf dem Querschnitt fächerförmig bis plumpkeilförmigen, nach einer Seite übergeneigten, Wulstes in das Lumen vorspringt. Sowohl dieser Wulst wie die gegenüberliegende Wand sind in der Regel mit zahlreichen Falten ausgestattet¹. Das zwischen diese Falten eingeschlossene Drüsenlumen steht mit dem Lumen des ersten Abschnittes nicht in direktem Zusammenhang, sondern nur durch Vermittlung des Leitungskanals, der, peripher gelegen, gerade unter dem Wulst in den zweiten Abschnitt mündet. Der Leitungsweg bleibt also im zweiten Abschnitt durch den Wulst von dem eigentlichen Lumen getrennt, kommuniziert aber mit ihm durch eine seitliche Spalte. Er bildet also eine auf der einen Seite des Wulstes, von diesem überdacht verlaufende Rinne. Nur hier finden wir das flimmernde Cyliinderepithel, das wir im proximalen Vas deferens kennen lernten. Die ganzen umliegenden Wände mit ihren Falten, sowie die Oberfläche des Wulstes, sind mit Drüsenepithel ausgekleidet. Über den feineren Bau der Abschnitte und die Histologie soll in einer besonderen Abhandlung berichtet werden. Der dritte Abschnitt kennzeichnet sich dadurch, daß der Wulst nicht nur beibehalten, sondern noch vergrößert ist, während die ganzen Faltenbildungen unterblieben sind und einem enorm verdickten Drüsenepithel von ganz anderm Habitus Platz gemacht haben. Auch hier zieht der Leitungsweg in Gestalt einer flimmernden Rinne an der einen Seite des Wulstes entlang. Diese Rinne kann sekundär durch schneckenförmige Einrollung des Wulstes ins Innere verlagert werden. Stets läßt sich das umgebende Bindegewebe in den Wulst hinein verfolgen. Ontogenetisch kann man sich einen derartigen Wulst durch Einwucherung des Bindegewebes entstanden denken.

Der dritte Abschnitt hört ziemlich plötzlich auf, indem er in den gewöhnlich nach hinten umbiegenden, sehr viel dünneren Ausführungsgang übergeht. Dieser zeigt keine Spur mehr von dem Wulst und den drüsigen Epithelien, sondern wieder das cylindrische Flimmerepithel des eigentlichen Leitungsweges.

¹ Man findet auch im ersten Abschnitt bei Decapoden an der dem Wulst entsprechenden Stelle eine Verdickung der Wand mit stärkerer Faltenbildung, aber nie deutlicher Einrollung oder Keilform.

Die accessorische Drüse kann ziemlich verschieden gebaut sein, bald sackförmig, bald lang-schlauchförmig auftreten, sie kann endlich unvermittelt einmünden oder auch einen längeren Ausführgang besitzen. Spuren eines Flimmerepithels sind im Inneren oft noch nachweisbar; im großen und ganzen ist es von einschichtig liegenden, großen Drüsenzellen verdrängt worden, die das ganze Innere und auch die oft vorhandenen Falten auskleiden.

Der Blindsack des distalen Vas deferens zeigt keine Spur von den erwähnten Drüsenzellen, sondern nur Flimmerepithel, in das einzelne helle Schleimzellen eingestreut sind. Er stimmt histologisch mit dem distalen Vas deferens vollkommen überein und scheint eine Aussackung desselben darzustellen. Die NEEDHAMSche Tasche ist gewöhnlich mehr oder weniger deutlich spiralig gedreht. Sie besitzt einen Wulst, der mit dieser spiraligen Drehung im Zusammenhang steht, meist eine große Zahl niedriger Längsfalten und eine Epithel- auskleidung von niedrigen Flimmerzellen, die indessen oft die Flimmern verlieren. Ihr hinterer Abschnitt ist immer mehr oder weniger mit dem an ihr entlang ziehenden distalen Vas deferens verschmolzen, indessen scheint es, daß dieses ursprünglich am untersten Ende einmündete. Die NEEDHAMSche Tasche kann als eine Erweiterung des distalen Vas deferens betrachtet werden.

Diese Übersicht mag zur Einführung in den Bau des Leitungsapparates genügen. Es finden sich im einzelnen, zumal in der Octopodengruppe, zahlreiche Abweichungen von dem aufgestellten Schema, die bei der Beschreibung der einzelnen Arten zur Sprache kommen sollen. Es sind im wesentlichen Rückbildungserscheinungen, teilweise aber auch Weiterbildungen. Hier sei nur hervorgehoben, daß bei den Octopoden das distale Ende der NEEDHAMSchen Tasche regelmäßig zu einem sogenannten Penis umgebildet und durch stärkere Ausbildung der Muskulatur zur Austreibung der Spermatophoren geeignet geworden ist.

Die Bildung der Spermatophoren erfolgt, wie schon erwähnt, in der Spermatophorendrüse, in deren verschiedenen Abschnitten sie sich mehr oder weniger weit entwickelt vorfinden. Nachdem die Spermatophore, die in der flimmernden Rinne unter beständiger Drehung langsam vorrückt, im dritten Abschnitt ihre äußere Hülle erhalten hat, ist sie bei Decapoden im wesentlichen fertig.

Meine Untersuchungen über die Spermatophorenentwicklung haben mich überzeugt, daß die Spermatophorendrüse keineswegs, wie bisher angenommen wurde, der einzige Ort für die Bildung der Sperma-

tophore ist, und daß bei den Octopoden auch das distale Vas deferens und die NEEDHAMSche Tasche für diese Funktion in Anspruch genommen ist.

Es ist von Interesse den Weg der Spermatophore von ihrer Bildungsstätte bis an ihren Bestimmungsort zu verfolgen (Fig. 3). CHUN machte bereits die Beobachtung, daß die Spermatophore im dritten Abschnitt mit dem aboralen Pol, im distalen Vas deferens aber mit dem oralen Pol voran gerichtet liegt. Er schloß daraus, daß der oben erwähnte Blindsack im distalen Vas deferens die Rolle einer Umkehrstation spiele. Es stellte sich indessen, wie ich bereits in einer vorläufigen Mitteilung¹ auseinandergesetzt habe, heraus, daß die Struktur dieses Blindsackes einen derartigen Umkehrvorgang unmöglich macht. Er besteht lediglich aus einem nur unvollkommen verschmolzenen Knick des distalen Vas deferens und läßt stets einen aufsteigenden und einen absteigenden Schenkel unterscheiden. Überdies konnte man an mehreren Präparaten zeigen, daß die Spermatophoren diesen Blindsack, ohne umzukehren, aber mit dem oralen Pol voran, passierten. Die Umkehr tritt demnach ein, ehe die Spermatophore in den Blindsack eintritt. Der Ort der Umkehr ist die accessorische Drüse, für die ich aus diesem Grunde den Namen Rangierdrüse vorschlagen möchte. In der Tat fand ich bei mehreren Arten Spermatophoren in dieser Drüse, mit dem aboralen Pol dem blinden Ende zu gerichtet. In einem Falle lag eine der sehr langen Spermatophoren von *Octopus defilippii* mit dem aboralen Pol noch in der Drüse, während das orale Ende schon im absteigenden Schenkel des Blindsackes angekommen war. Die Tatsache der Umkehr ist somit über jeden Zweifel erhaben, und Beobachtungen am lebenden Tier brachten vollste Bestätigung.

Die Spermatophore tritt mit dem aboralen Pol voran in die accessorische Drüse hinein, um sie mit dem oralen Pol voran wieder zu verlassen und in den aufsteigenden Schenkel des Blindsackes zu rücken. So durchgleitet sie allmählich das ganze distale Vas deferens und gelangt endlich, immer noch mit dem oralen Pol voran, in die NEEDHAMSche Tasche.

Indessen lehrt ein Blick auf den Inhalt der NEEDHAMSchen Tasche, daß alle hier aufbewahrten Spermatophoren mit den aboralen Enden distalwärts gerichtet sind. Es muß also an der Einmündungsstelle in die NEEDHAMSche Tasche eine zweite Umkehrstation liegen.

¹ MARCHAND, Zool. Anz. Nr. 25 (März 1906).

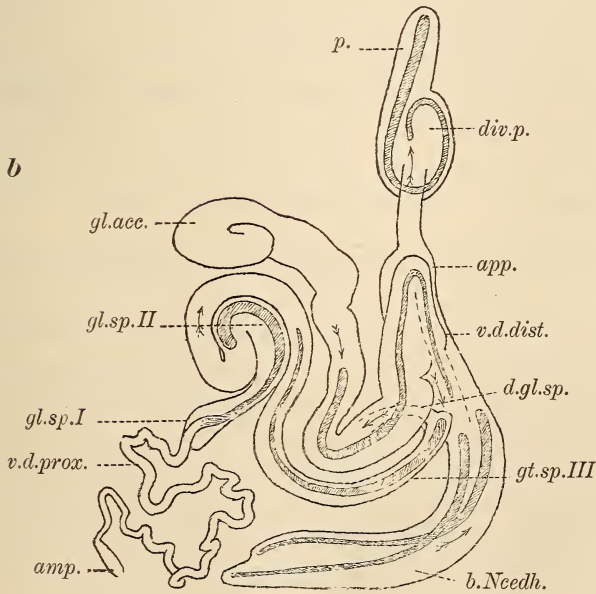
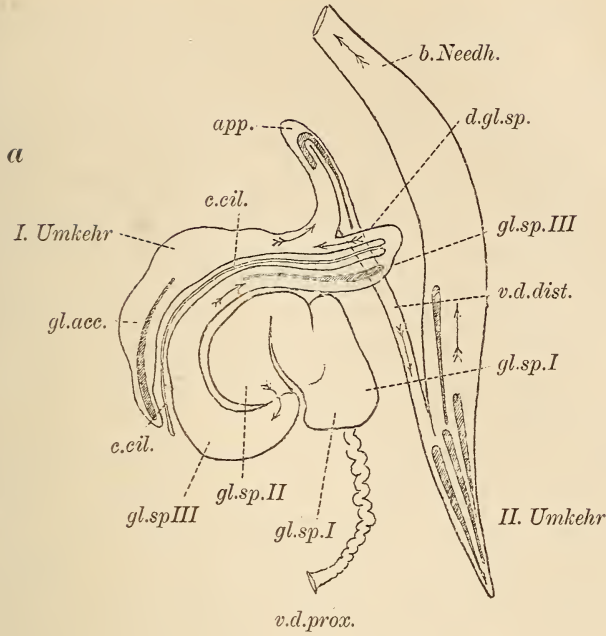


Fig. 3.

Schematische Darstellung des Weges der Spermatophore. *a*, bei einem Oegopsiden, *b*, bei einem Octopoden.

Und diese besteht in der erwähnten, teilweisen Verschmelzung des Vas deferens mit dem Fundus der NEEDHAMSchen Tasche, welche es möglich macht, daß die Spermatophoren wie durch einen seitlichen Schlitz des Kanals in die NEEDHAMSche Tasche gleiten können, wo sie dann, alle parallel nebeneinander liegend, allmählich weiter geschoben werden. Daher die auffallende Zuspitzung des Fundus der NEEDHAMSchen Tasche in vielen Fällen, die ein Herumwandern der Spermatophoren offenbar ausschließt. Sobald die Spermatophore mit dem oralen Ende in diesem zugespitzten Fundus angekommen ist, kann sie nicht mehr weiterrücken. Sie wird aber durch die nächste auf dem gleichen Wege eintretende Spermatophore nach der Seite gedrängt und genötigt durch den Schlitz ins Innere der NEEDHAMSchen Tasche hinein auszuweichen.

Ich habe mich bemüht, nach einem Zweck dieser doppelten Umkehr zu suchen, und glaubte anfangs ihn darin gefunden zu haben, daß, wie es scheint, gewisse Teile der Spermatophore erst im Anschluß an die zweite Umkehr gebildet werden können. Indessen werde ich am Schlusse dieser Abhandlung den Versuch machen, diese doppelte Umkehr genetisch zu erklären und nachzuweisen, daß sie zwar an sich nicht notwendig, aber in gewisser Hinsicht die Bedingung für die Ausbildung polarisierter Spermatophoren war.

Es wurde schon erwähnt, daß der Leitungsapparat mehr oder weniger das Aussehen eines Pakets hat, indem die Teile sich aneinander legen. Durch Aneinanderrücken kann schließlich auch die Hodenkapsel mit dem Leitungsweg zu einem einzigen Paket verbunden werden, das von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben ist.

Die Spermatophorendrüse steht mit der accessorischen Rangierdrüse und dem Blindsack insofern in näherer Beziehung, als alle drei Organe noch in einem besonderen Hohlraum eingeschlossen sind, den BROCK fälschlich als ein abgeschnürtes Divertikel des Cöloms ansah, der aber, wie CHUN nachgewiesen hat¹, eine bei *Illex* noch nach außen offenstehende ectodermale Tasche darstellt. CHUN führte anstatt des irreführenden Namens »Bauchfelltasche« den Ausdruck Genitaltasche ein. Die genannten Organe hängen ventralwärts bruchsackartig in diese Tasche hinein, immer durch eine Art von Mesenterium an ihrer dorsalen Wand befestigt. Es ist klar, daß die

¹ CHUN, Die morphologische Bedeutung der die Geschlechtswege umgebenden »Bauchfelltasche« bei Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXVIII. Nr. 19, 20. 1905.

peristaltischen Bewegungen aller dieser Teile dadurch erleichtert werden, daß sie frei in einen Hohlraum hineinragen.

Eine höchst merkwürdige Erscheinung, auf die bereits BROCK aufmerksam gemacht hat, ist nun die, daß eine direkte Verbindung zwischen dem Leitungsweg und dieser Tasche existiert. Am distalen Ende der Spermatophorendrüse geht neben dem Ausführungsgang dieser Drüse ein feiner Kanal ab, der zwischen dem dritten Abschnitt und der accessorischen Drüse hindurchgeht und mit einer Erweiterung, die von CHUN als »Flimmertrichter« bezeichnet wird, in die Genitaltasche mündet. CHUN beschreibt den Kanal genauer und weist ihn bei einer Anzahl von Oegopsiden nach, während er bisher nur bei *Sepia* bekannt war¹. Er ist in seiner ganzen Länge mit Flimmerepithel ausgekleidet, das, wie ich in Neapel feststellen konnte, in der Richtung auf die Genitaltasche zu schlägt. Ob dieser Kanal, den ich stets leer gefunden habe, irgend welche funktionelle Bedeutung besitzt, vermag ich nicht zu entscheiden. BROCK vermutet, daß er zur Beseitigung abortiver Spermatozoen dienen könnte. Da er den Octopoden vollständig fehlt, so vermute ich, daß er seine funktionelle Bedeutung längst verloren hat und als rudimentäres Organ betrachtet werden muß.

Die überraschenden Ergebnisse, zu denen ich durch meine Untersuchung gelangte, warfen auch einiges Licht auf die Bedeutung dieses rätselhaften Kanals, wie am Schlusse dieser Arbeit ausgeführt werden soll.

II. Spezieller Teil.

Der anatomische Bau des Leitungsapparates bei den einzelnen Arten.

Ich wende mich nun zu einer kurzen Besprechung der Anatomie des Leitungsapparates bei den einzelnen Arten. Indem ich auf die Abbildungen verweise, möchte ich mich in der Beschreibung möglichst kurz fassen, und nur die Punkte hervorheben, deren Aufklärung für die vergleichend-anatomische Betrachtungsweise von Interesse sind.

Der herrschenden Anschauung entsprechend, nach der die Oegopsiden als die niedrigststehenden Dibranchiaten aufzufassen sind, beginne ich mit diesen, lasse sodann die Myopsiden und auf diese die Octopoden folgen.

¹ CHUN, Über einen unbekannt gebliebenen Flimmertrichter bei Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXVIII. Nr. 19, 20.

a. Oegopsiden.

Die Oegopsiden sind es vor allem, welchen CHUN seine Aufmerksamkeit zugewandt hatte, und deren Studium ihn veranlaßte, diese Verhältnisse genauer untersuchen zu lassen. CHUN publizierte bereits eine kurze Beschreibung der Leitungsapparate von *Pterygioteuthis* und *Abraliopsis*¹.

Ich habe dieser Beschreibung nur wenig hinzuzufügen, möchte sie indessen der Vollständigkeit halber kurz wiederholen. Wir haben bei beiden, sich offenbar sehr nahestehenden Gattungen ein ziemlich kurzes, in deutlichen Schlangenlinien gebogenes Vas deferens, das an dem ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse erst entlang läuft, ehe es in sie einmündet. Die Spermatophorendrüse ist sehr ansehnlich entwickelt, die drei Abschnitte sehr scharf gesondert, der erste namentlich

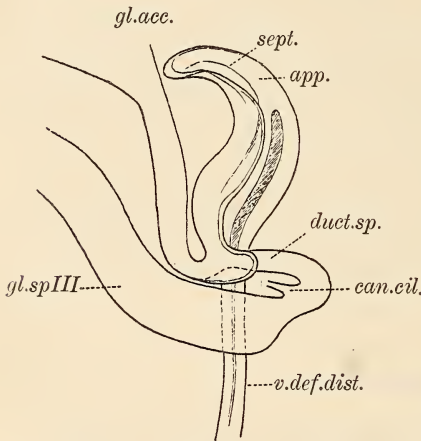


Fig. 4.

Blindsack von *Abraliopsis*.

bei *Pterygioteuthis* sehr groß, auch bei *Abraliopsis* noch eben so groß wie der zweite. Beide sind durch Faltenbildung differenziert. Der dritte Abschnitt ist glatt und distalwärts verjüngt. Er umkreist die beiden andern und mündet dann, indem er sich plötzlich verschmälert, in das distale Vas deferens oder besser gesagt in die accessorische Drüse. Diese ist länglich-schlauchförmig, an der Innenwand mit Längsfalten ausgestattet. Der Blindsack des distalen Vas deferens erwies

sich auch bei diesen beiden Arten bei genauerer Untersuchung als aus zwei durch ein Septum getrennten Räumen bestehend, die in seiner Spitze kommunizieren (vgl. Fig. 4). In dem von *Pterygioteuthis* befand sich eine Spermatophore, welche, den oralen Teil voran gerichtet, die Schleife passierte. Es konnte somit kein Zweifel sein, daß auch bei diesen Arten sich die Wanderung der Spermatothoren in der von mir für die übrigen Formen festgestellten Weise vollzieht. Auch die Einmündungsweise des distalen Vas deferens

¹ Cit. S. 29.

ist die für die übrigen Arten geltende: Die Spermatophoren gelangen mit dem oralen Pol voran durch das Vas deferens von oben her zunächst in den spitz ausgezogenen Fundus der NEEDHAMSchen Tasche, wo sie alsdann genügend Spielraum finden, um seitlich auszuweichen und allmählich, wenn ihrer mehr geworden sind, nun mit dem aboralen Pol nach vorn, nach der Mündung zu aufwärts geschoben zu werden.

Auf Schnitten¹ zeigte es sich, daß der absteigende Ast des Blindsackes nach hinten ein leicht geschlängeltcs Divertikel von nicht



Fig. 5.

Schnittreihe durch den Blindsack von *Pterygioteuthis*.

bedeutender Länge entsendet, vermutlich ein rudimentäres Gebilde, auf das ich im Schlußkapitel noch zurückkommen werde.

Um hier mit einigen Worten auf den vor kurzem von CHUN beschriebenen² Leitungsapparat von *Calliteuthis* einzugehen, so ist er abgesehen von seiner paarigen Ausbildung durch den Bau der Spermatophorendrüse interessant. Der gewaltige erste Abschnitt übertrifft an Masse die beiden andern beträchtlich. Der zweite Abschnitt ist verhältnismäßig klein und läßt den sehr schön S-förmig gekrümmten Leitungsweg durchschimmern. Der dritte Abschnitt ist auf beiden Seiten ziemlich verschieden und unregelmäßig ausgebildet. Überhaupt wird die auffällige Asymmetrie beider Seiten von CHUN hervorgehoben. Der Ausführgang der Spermatophorendrüse zieht merkwürdigerweise gerade nach vorn, also in entgegengesetzter Richtung wie bei den übrigen Dibranchiaten. Es scheint, daß sich dieses Verhalten darauf zurückführen läßt, daß die accessorische

¹ Von *Pterygioteuthis*, die mir Prof. CHUN zur Verfügung stellte.

² CHUN, Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Zool. Anz. 1906. Nr. 25.

Drüse infolge des durch die doppelte Ausbildung des Leitungsweges bedingten Platzmangels nach vorn verlagert worden ist, worauf auch der Verlauf der sonst sehr regelmäßigen Längsfalten der Drüse hindeutet. Durch diese Verschiebungen erklärt sich auch, daß der Flimmergang, sonst zwischen der accessorischen und der Spermato-phorendrüse eingeklemmt, bei *Calliteuthis* auf beiden Seiten völlig frei liegt. Der Blindsack des distalen Vas deferens ist bei dieser Form im Vergleich mit andern Oegopsiden nur klein.

Der Leitungsapparat von *Histioteuthis* scheint sich nach CHUN nicht wesentlich von dem von *Calliteuthis* zu unterscheiden, doch ist mir nicht bekannt, welche Lagebeziehungen sich bei der erstgenannten Art vorfinden.

Illex coindetii.

Etwas genauer untersuchen konnte ich *Illex coindetii*, von dem mir mehrere Exemplare verschiedenen Alters zur Verfügung standen. Wie CHUN in der zitierten Arbeit mitteilt, besitzt *Illex* dadurch besonderes Interesse, daß hier der Hohlraum, der bei allen Dibranchiaten als sogenannte Genitaltasche den Knäuel der ausführenden Wege umgibt und der bisher für ein abgeschnürtes Divertikel der Leibeshöhle gehalten wurde, in Gestalt einer geräumigen Tasche mit der Mantelhöhle kommuniziert. Er ist demnach als eine Einstülpung des Mantelhohlraums aufzufassen, in die sich dann der Leitungsweg bruchsackartig hineingedrängt hat, so daß er nur noch durch eine Art von Mesenterien mit der Wand zusammenhängt. Diese Tatsache war insofern überraschend, als sich daraus ergab, daß der vorhergenannte flimmernde Gang eine Verbindung des Leitungsweges mit einem Teile der Mantelhöhle, also der Außenwelt darstellt.

Beim jugendlichen Tier (Mantellänge 7 cm) liegt das ganze Paket noch hinter den Kiemengefäßen. Aus der geräumigen Tasche ragt nur die Spitze des verhältnismäßig sehr großen und langen Blindsackes heraus, bei etwas älteren Exemplaren auch die Mündung der NEEDHAMSchen Tasche, die aber nur einen einfachen, innen mit einem eingerollten Wulst ausgestatteten Schlauch darstellt (Fig. 6). Die NEEDHAMSche Tasche liegt genau dorsal, durch das an ihr entlang ziehende distale Vas deferens und das dazwischengeschobene proximale Vas deferens von der accessorischen Drüse getrennt, welche ihr parallel in der Richtung der Längsachse des Tieres verläuft. Die accessorische Drüse liegt an der rechten Seite des Pakets, ziemlich tief, so daß sie in der Aufsicht verborgen bleibt. Sie ist am blinden

Ende etwas verschmälert und mit regelmäßigen, parallelen Längsfalten ausgestattet. Ihr kurzer, aber deutlich abgesetzter Ausführgang, der von einem Wulst umgeben ist, kann ziemlich weit ins Lumen der Drüse verfolgt werden. Dieser Ausführgang ist im Gegensatz zur eigentlichen Drüsenwandung faltenlos. Der Blindsack, über halb so lang wie die accessorische Drüse, ist deutlich zweiteilig. Der absteigende Ast entsendet auch hier einen kleinen Blindsack nach hinten, so daß ein Querschnitt des Vas deferens-Blindsackes in gewisser Höhe drei Lumina aufweist. Die Einmündungsweise der Spermatophorendrüse und der accessorischen Drüse ist an aufgehellten Präparaten schwer zu sehen. Aus Schnittserien konnte ich nur ersehen, daß accessorische Drüse und Ausführgang der Spermatophorendrüse sich zu einem gemeinsamen Gang vereinigen und so den aufsteigenden Schenkel des Blindsackes bilden.

Die drei Abschnitte der Spermatophorendrüse sind schon bei jungen Tieren sehr scharf gesondert. Das nur leicht geschlängelte proximale Vas deferens läuft an dem ersten Abschnitt, der am weitesten nach vorn liegt, entlang, biegt dann scharf um und mündet von vorn her in eine Art seitlicher Tasche desselben ein, die sich bald mit dem Lumen vereinigt. Das Lumen des ersten Abschnitts ist durch einen großen Wulst, der ihn fast ganz ausfüllt, sehr verengert. Sowohl dieser Wulst, wie auch die gegenüberliegenden Wände sind durch reiche Faltenbildung ausgezeichnet. Die Falten verlaufen im wesentlichen in der Richtung der Längsachse des Tieres.

Beim Übergang aus dem ersten in den zweiten Abschnitt verengert sich das Lumen zu einem engen Kanal, der die verdickten Wände des zweiten Abschnitts durchbohrt und in dessen Lumen hineinführt (Fig. 7). Gleichzeitig erhebt sich die Wand des zweiten Abschnitts längs diesem Kanal zu einem gewaltigen, wie die übrigen Wände mit Falten reich ausgestatteten Wulst, so daß der Kanal, selbst durchaus glatt, durch eine Art von Dach von dem eigentlichen Drüsenlumen getrennt ist und nur durch eine enge Spalte mit ihm kommuniziert. Dieser im Querschnitt keulen- bis pilzförmige Wulst

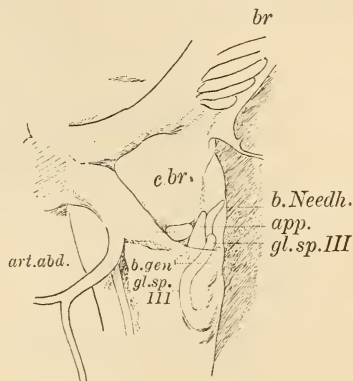


Fig. 6.

Situs des jugendlichen Leitungsapparates von *Illex coincetii*.

setzt sich bis durch den dritten Abschnitt fort, der dadurch charakterisiert ist, daß die Falten der Wände und des Wulstes vollständig verschwinden. Der dritte Abschnitt ist in seinem Anfangsteil, der am hinteren Ende des ganzen Pakets liegt, stark erweitert; er wird dann, die andern beiden Abschnitte von rechts her umkreisend, zu einem cylindrischen Schlauch, in dem gleichzeitig der mächtige Wulst an Dicke abnimmt. Er überragt nach vorn die beiden andern Abschnitte noch um ein Beträchtliches.

Beim geschlechtsreifen Tier bleibt die Genitaltasche offen (Fig. 8). Aus ihr ragen die NEEDHAMSche Tasche (bis $3\frac{1}{2}$ cm), weniger weit

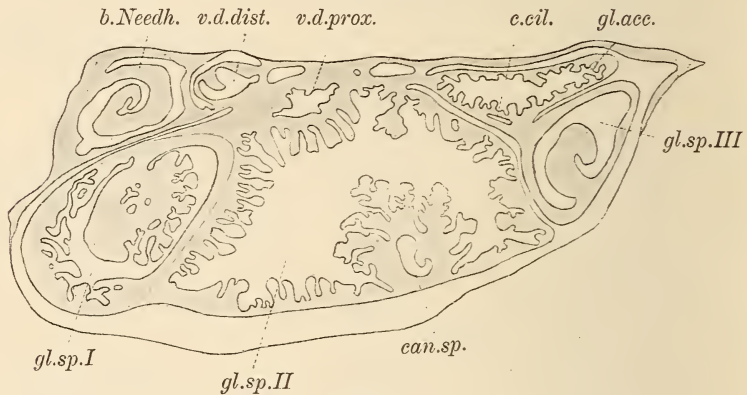


Fig. 7.

Schnitt durch den jugendlichen Leitungsapparat von *Illex coindetii*.

der Blindsack und endlich das abgestumpfte Ende des dritten Abschnitts der Spermatophorendrüse hervor. Die einzelnen Teile des Leitungsapparates haben gewisse Weiterdifferenzierungen erfahren. Das proximale Vas deferens beginnt mit einem langgezogenen, schmalen Schlitz, erweitert sich dann schwach, um sich bald wieder zu verengen, verläuft anfangs gerade und wickelt sich dann zopfartig auf. Es mündet schließlich in die linke, weniger weit vorspringende Ecke des ersten Abschnitts ein (Fig. 9). Die Dreiteilung der Spermatophorendrüse ist sehr deutlich. Die Lagerung der drei Abschnitte ist derart konstant, daß sie einen festen Komplex bilden, dessen Teile sich nur schwer unverletzt auseinanderlegen lassen. Die untere Begrenzung dieses Pakets bildet der bauchig erweiterte und nach hinten leicht zugespitzte Anfangsteil des dritten Abschnitts. Dieser steigt sodann nach vorn, umkreist, ihm eng anliegend, den zweiten Abschnitt und schlägt an der Stelle, wo er sich der oberen

Kante des ersten Abschnitts nähert, die Richtung nach der Taschenmündung ein. An der am weitesten aus der Tasche hervorragenden Stelle, wo auch der Flimmergang entspringt, geht direkt nach hinten umbiegend der sehr viel dünnere Ausführgang ab, der an der Basis

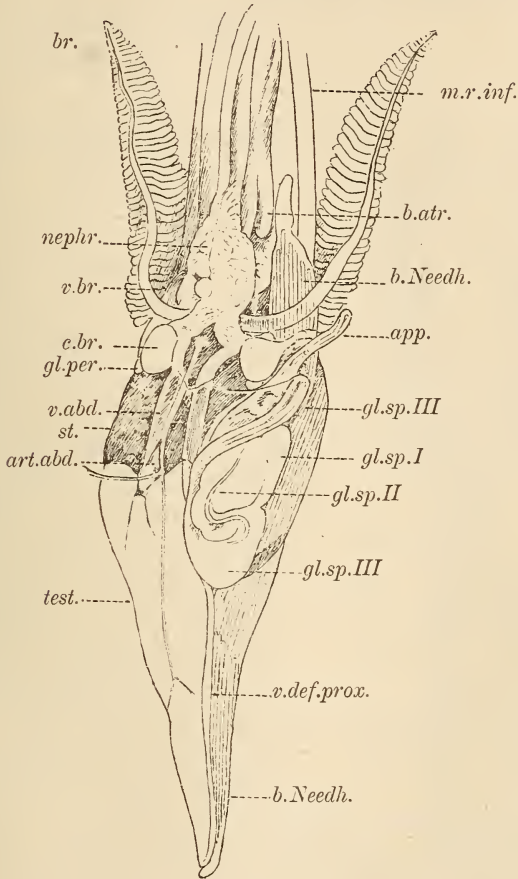


Fig. 8.

Situs des geschlechtsreifen Leitungsapparates von *Illex coindetii*.

des Blindsackes die Kommunikation mit der accessorischen Drüse herstellt, ohne daß es eigentlich den Anschein hat, als ob er in diese einmünde. Der Blindsack ist ungemein lang, und ragt noch ein Stück aus der Genitaltasche in die Mantelhöhle vor. Die accessorische Drüse hängt der Außenseite des dritten Abschnitts parallel laufend, als dünnhäutiger, innen mit Längsfalten besetzter, cylindrischer Sack bis gegen die hintere Grenze des Knäuels herab,

dort mit einer leichten Zuspitzung blind endigend. Sie liegt so weit rechts, daß sie von oben nicht sichtbar ist. Bei mehreren Exemplaren enthielt sie eine Spermatophore, mit dem aboralen Pol dem blinden Ende zu gerichtet. In der Regel rückt auch die Kante des dritten Abschnitts nach rechts in die Tiefe, so daß auch sie von dem weit

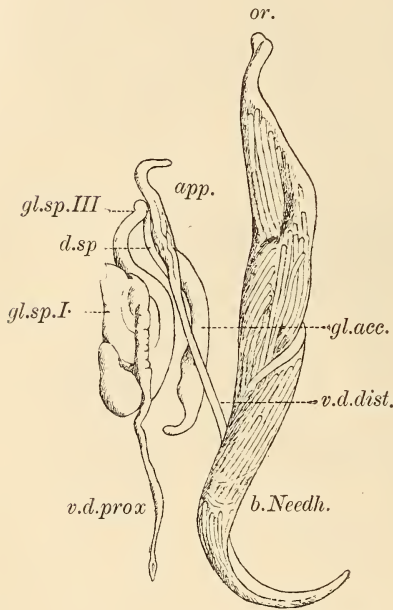


Fig. 9.

Leitungsapparat eines geschlechtsreifen *Illex coindetii*, aus der Tasche herausgelöst. Etwas auseinandergelegt. Dorsalansicht.

herüber greifenden Hoden verdeckt wird. Ungefähr dorsal, meist etwas nach links verschoben, liegt die NEEDHAMSche Tasche (Fig. 8). Sie ist reichlich zweieinhalbmal so lang wie das ganze Paket und erreicht die Länge von 9 cm. Sie ist immer sehr stark mit Spermatophoren angefüllt, die sehr regelmäßig angeordnet liegen, beschreibt bis vier Spiralwindungen, und ist nach vorn zu leicht verschmälert, ohne jedoch einen eigentlichen Hals zu bilden. Das hinterste Ende ist zugespitzt. Das distale Vas deferens läuft an der NEEDHAMSchen Tasche entlang und mündet in die unterste Spiralwindung (ungefähr im untersten Viertel). Die Spermatophoren gelangen mit dem oralen Pol in das zugespitzte blinde Ende und weichen nach links aus, immer von den

nachfolgenden zur Seite gedrängt. Sie wandern so allmählich die Spiralwindungen empor und langen endlich, da die Höhe der Windungen der Länge der Spermatophoren entspricht, alle parallel und in bester Ordnung am vorderen Ende der NEEDHAMSchen Tasche an.

Alle Teile, namentlich aber die aus der Tasche hervorragenden Partien, zeigen im Leben ziemlich lebhaft Bewegungen.

Charakteristisch für die Oegopsiden sind demnach außer der festen Vereinigung und sehr deutlichen Abgrenzung der drei Abschnitte namentlich die bedeutende Entwicklung des ersten Abschnittes, ferner die ungewöhnliche Länge des Blindsackes und die im allgemeinen dorsale Lage der NEEDHAMSchen Tasche, ferner die meist oberflächliche Lagerung des ganzen Pakets.

b. Myopsiden.

An Myopsiden stand mir ein sehr viel reicheres Material zu Gebote. Untersucht wurden: *Loligo vulgaris* und *marmorae*, *Sepia officinalis* und *elegans*, *Rossia macrosoma*, *Sepiola rondeletti* und *japonica*, und *Heteroteuthis dispar*.

Loligo vulgaris.

Der bemerkenswerteste Unterschied von den Oegopsiden liegt darin, daß bei *Loligo* die Tasche, die noch bei *Illex* breit mit der Mantelhöhle kommunizierte, geschlossen ist und eine ovale Kapsel bildet, in welcher die Spermatophorendrüse, die accessorische Drüse und der Blindsack liegen. Letzterer, der bei *Illex* weit aus der Tasche hervorrage, ist offenbar wegen Raum-mangel zurückgeschlagen. Die accessorische Drüse liegt auf der rechten Seite der NEEDHAMSchen Tasche an, die Spermatophorendrüse zeigt deutliche Abgrenzung der Abschnitte; der erste Abschnitt ist nicht mehr so umfangreich wie bei den Oegopsiden. Die Lagerung ähnelt der bei *Illex*. Der Hoden liegt, im Zusammenhang mit der bedeutenden Streckung des ganzen Körpers, im Fundus des Eingeweidesackes und ziemlich weit von dem besprochenen Paket entfernt. Das Vas deferens ist in seinem Anfangsteil völlig gerade und knäuelnd sich erst da auf, wo es sich dem Paket nähert, anfangs deutlich zickzackartig, dann immer dichter. Es führt an die Unterseite des Knäuels, wo es in ähnlicher Weise wie bei *Illex* in den ersten Abschnitt einmündet. Die NEEDHAMSche Tasche liegt dorsal und ist außerordentlich in die Länge gezogen. Schon

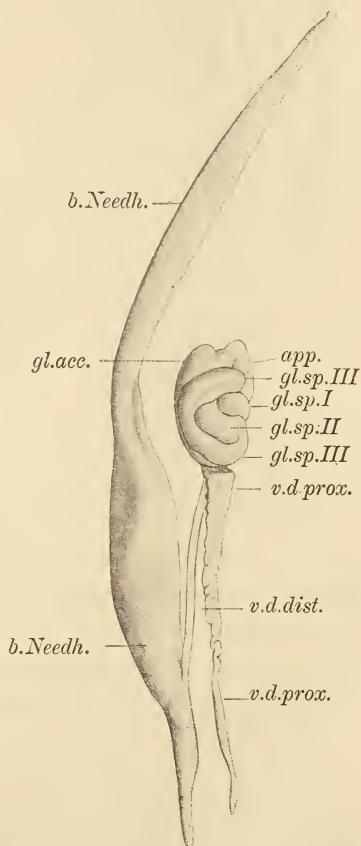


Fig. 10.

Geschlechtsreifer Leitungsapparat von *Loligo vulgaris*.

beim jungen Tier ist sie etwa viermal so lang wie das Paket. Sie ist noch einfach schlauchförmig und ragt etwas in die Mantelhöhle vor. Beim erwachsenen Tiere liegt sie mehr rechts, ist fast sechsmal so lang wie das Paket und ragt, vorn etwas verengert, doch ohne einen eigentlichen Hals zu besitzen, etwa 4—5 cm in die

Mantelhöhle vor, an der Basis der linken Kieme austretend (Fig. 11). Nach hinten verlängert sie sich zu einer ziemlich scharfen Spitze, die die Leibeshöhlenwand vor sich hertreibt, und sich so ziemlich weit in den Visceropericardialraum hineinschiebt. Die NEEDHAMSCHE Tasche ist in ihrer ganzen Länge ziemlich unregelmäßig mit Spermatophoren erfüllt, sie wird jedoch durch das ihr anliegende Paket ungefähr in der Mitte stark eingedrückt, so daß sich die Hauptmasse der Spermatophoren in der unteren, etwas bauchig aufgetriebenen Hälfte ansammelt. Das distale Vas deferens zieht weit an ihr entlang und mündet erst im untersten Sechstel in der bei

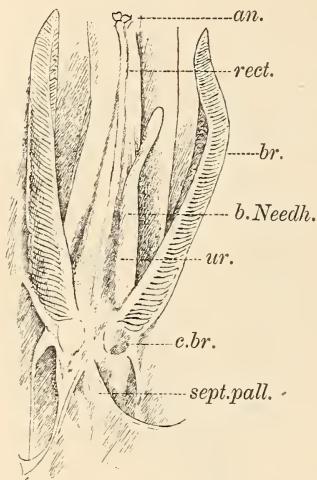


Fig. 11.

Situs der NEEDHAMSCHE Tasche bei
Loligo vulgaris.

Illex beschriebenen Weise ein. Nur die untere Hälfte der NEEDHAMSCHE Tasche zeigt eine deutliche Spiralbildung und etwas regelmäßiger Lagerung der Spermatophoren.

Von *Loligo marmorae* habe ich in diesem Jahre in Neapel eine größere Anzahl von Exemplaren erhalten, doch konnte die Untersuchung wegen Zeitmangel noch nicht durchgeführt werden. Der Leitungsapparat scheint äußerlich dem von *L. vulgaris* ähnlich zu sein, ist aber etwas gedrungenener. Vor allem ist die NEEDHAMSCHE Tasche bei *L. marmorae* relativ kürzer als bei *L. vulgaris*.

Sepia officinalis (Fig. 12 a).

Dem gedrungeneneren Bau des ganzen Tieres entsprechend finden wir bei *Sepia* die Leitungswege weniger in die Länge gezogen als bei *Loligo*. Alle Teile sind näher aneinandergerückt. Das ganze Paket der Leitungswege liegt dem Hoden so nahe, daß das proximale Vas deferens sich sogleich an seinem Ursprung, wo es mit einer schlitzartigen Öffnung beginnt, aufknäuelst (Fig. 12 b). Es ist außer-

ordentlich lang und verläuft an der Unterseite des Pakets in mannigfachen Windungen bis fast an dessen oberen Rand, wo es in die Spermatophorendrüse einmündet. Der erste Abschnitt der letzteren ist deutlich zweiteilig. Das Vas deferens mündet von oben her scharf umknickend in den einen Schenkel ein, während der andre die Verbindung mit dem zweiten Abschnitt vermittelt. Offenbar

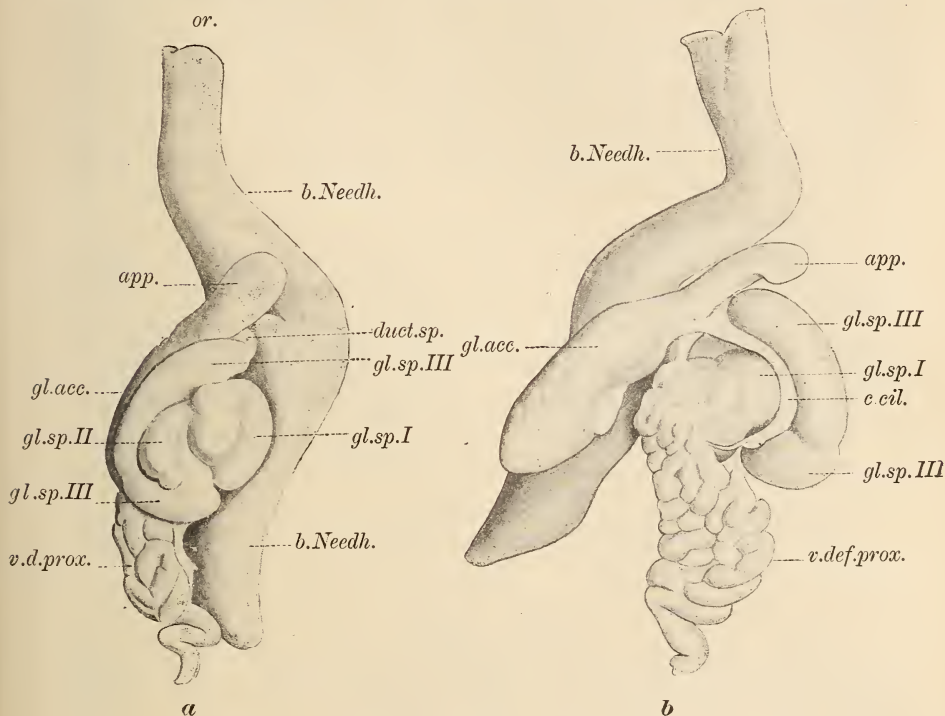


Fig. 12.

Geschlechtsreifer Leitungsapparat von *Loligo officinalis*. a, Ventralansicht. b, Dorsalansicht. (Die accessorische Drüse ist zur Seite geschlagen, um den Flimmergang zu zeigen.)

entspricht der erste Schenkel dem seitlichen Divertikel, in dem das proximale Vas deferens bei *Illex* einmündet. Der zweite Abschnitt zeigt den mit Falten bedeckten Wulst; doch sind die Falten weniger dicht als bei den Oegopsiden, dafür aber um so massiger. Der dritte ist etwa dreimal so lang wie der sehr kurze zweite Abschnitt, unten etwas, aber wenig erweitert, mit glatten Wänden und glattem Wulst und stark verdickten Drüsenpolstern an den Wänden ausgestattet. Die accessorische Drüse ist sackförmig, hat im Inneren Längsfalten, die wieder durch Querspalten verbunden sind, und liegt an der rechten

Seite den übrigen Organen an. Zwischen ihr und dem dritten Abschnitt verläuft der hier verhältnismäßig dicke, ebenfalls unregelmäßige Längsfalten aufweisende Flimmergang. Der Blindsack ist ziemlich kurz und breit, er liegt der NEEDHAMSchen Tasche an und ist durch die Wand der ebenfalls eng anschließenden Genitaltasche an sie geheftet. Die NEEDHAMSche Tasche ist viel kürzer und gedrungenener als bei *Loligo*, sie ist beim geschlechtsreifen Tier von *Sepia officinalis* etwa doppelt so lang wie das eigentliche Paket und ragt mit ihrem obersten Viertel nach außen vor. Der Hals ist nicht deutlich abgesetzt, die Mündung fand ich stets offen, undeutlich zweilippig. Die Tasche zeigt im Inneren einen stark ausgebildeten Wulst, der der sehr deutlich spiraligen Drehung als Achse dient. Das distale Vas deferens läuft, der zweiten Windung folgend, an ihr entlang und mündet in die hinterste Windung von vorn her ein. Der hinterste Teil des distalen Vas deferens kommuniziert in Gestalt eines seitlichen Spaltes in der ganzen Höhe der ersten Windung mit dieser, die Spermatophoren seitlich hineinschiebend. In ähnlicher Weise wie bei *Illex* wandern die Spermatophoren nun wie auf einer Wendeltreppe in die vorderen Regionen der NEEDHAMSchen Tasche. Es scheint, daß sie durch ein klebriges Secret zusammengehalten werden; jedenfalls lassen sie sich in ganzen Klumpen, alle in paralleler Lage zusammenhängend, herausnehmen.

Sowohl die Wandungen der Genitaltasche, wie auch die einzelnen Teile des Leitungsapparates, zeigten im Leben Kontraktionen.

Sepia elegans.

Bei *Sepia elegans* ist der Eingeweidesack mit einer weißen, atlasglänzenden undurchsichtigen Haut überzogen, so daß man in der Aufsicht nichts von dem Leitungsapparat wahrnimmt außer dem in die Mantelhöhle vorragenden Teil der NEEDHAMSchen Tasche. Entfernt man den Überzug des Eingeweidesackes, so sieht man das Paket der Leitungswege unterhalb der linken Kieme liegen. Die NEEDHAMSche Tasche liegt links und ist im Verhältnis länger als bei *Sepia officinalis*, etwa doppelt so lang wie das Paket. Sie ist einfach flaschenförmig, hinten leicht zugespitzt mit nur geringer Drehung. Sie zeigt jedoch den weit ins Innere vorspringenden Wulst und zahlreiche Längsfalten, an die sich die Spermatophoren anlegen¹. Infolge-

¹ Ich brauche wohl nicht erst zu betonen, daß es durchaus irrig wäre, mit BROCK anzunehmen, es handle sich hier um Eindrücke, die die Spermatophoren an der Wand hinterlassen. Diese Falten werden schon angelegt, ehe Spermatophoren gebildet werden.

dessen ist auch die Lagerung der Spermatophoren keine sehr regelmäßige. Das vielfach aufgewickelte proximale Vas deferens liegt an der Unterseite des Pakets. Es führt, wie sich auf Schnitten verfolgen läßt, zunächst bis an die obere Kante des ersten Abschnitts der Spermatophorendrüse. Hier biegt es scharf um und verläuft nun in entgegengesetzter Richtung, indem es sich gleichzeitig verengt und schließlich als ganz enger Kanal ins Innere des ersten Abschnitts einbezogen wird. Hier mündet es in einen größeren, durch reichliche Oberflächenvergrößerung ausgezeichneten Raum, den Fundus des ersten Abschnitts (Fig. 13). Der erste Abschnitt ist auch bei *Sepia elegans* deutlich zweiteilig, ja es läßt sich sogar eine histologische Verschiedenheit der beiden Hälften nachweisen, auf die hier

v.d. prox.

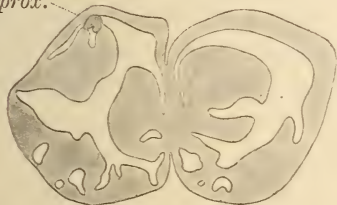


Fig. 13.

Schnitt durch den I. Abschnitt der Spermatophorendrüse von *Sepia elegans*.



Fig. 14.

Schnitt durch den III. Abschnitt der Spermatophorendrüse von *Sepia elegans*.

nicht näher eingegangen werden soll. Der zweite Schenkel führt wieder nach vorn. Sein Lumen verengt sich wie bei *Illex* zu einem engen, nicht drüsigen Kanal, der direkt unter den großen Wulst des zweiten Abschnitts führt und daher längs des ganzen zweiten Abschnitts nur durch eine tiefe schmale Spalte mit dem eigentlichen Drüsenlumen zusammenhängt. Trotz der reichen Oberflächenvergrößerung und der Dicke der Drüsenpolster können diese Abschnitte der Spermatophorendrüse nicht als eigentliche Anhangsdrüsen aufgefaßt werden; sie werden in ihrer ganzen Länge von dem Leitungswege selbst durchzogen und müssen als Differenzierungen von dessen Wand betrachtet werden. Der dritte Abschnitt, bei dem dies ja viel deutlicher ist, zeigt auch bei *Sepia elegans* den schneckenförmig eingerollten Wulst und die enorme Epithelverdickung, die hier an Stelle der Faltenbildung tritt. Das Bindegewebe, das das Vas deferens umgibt, dringt hier ins Innere des Wulstes ein und bildet schließlich dessen eigentliches Centrum (Fig. 14). Auf die

komplizierte Histologie dieser Teile soll in einer andern Arbeit eingegangen werden. Genau an der dem Wulst gegenüberliegenden Seite des dritten Abschnitts zieht sich der Flimmergang hin, der dann etwas oberhalb von dem bauchigen Anfangsteil des dritten Abschnitts, mit einer nur wenig erweiterten, schlitzförmigen Öffnung in die Genitaltasche mündet. Die accessorische Drüse gleicht der von *Sepia officinalis*; der Blindsack ist rundlich und abgeflacht. Der absteigende Ast entsendet auch hier ein, wenn auch schwaches Divertikel nach hinten.

Rossia macrosoma.

Von *Rossia macrosoma* stand mir ein geschlechtsreifes Exemplar zur Verfügung. Hier fällt vor allem auf, daß die Lagerung der einzelnen Teile, die bei den bisher betrachteten Formen sehr konstant war, bedeutend modifiziert erscheint. Die Ursache für diese Veränderung liegt in der Ausbildung der NEEDHAMSchen Tasche. Diese zeigt eine sehr energische Spiraldrehung (Fig. 15). Das Charakte-

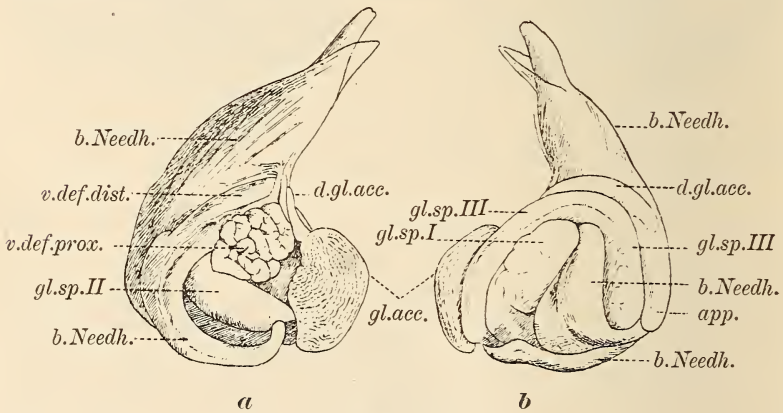


Fig. 15.

Leitungsapparat von *Rossia macrosoma*. a, Dorsal-, b, Ventralansicht.

ristische ist aber vor allem, daß die Spirale hier gelockert ist, so daß die übrigen Organe sich zwischen ihre Windungen hineinschieben konnten, richtiger gesagt, daß sich ihre Windungen zwischen den andern Organen durchgeschoben haben, diese mehr oder weniger aus ihrer ursprünglichen Lage bringend. Die NEEDHAMSche Tasche liegt also auf der linken Seite und verläuft zunächst leicht gekrümmt bis an den unteren Rand des Pakets und knickt dann nach vorn und oben um (Fig. 15b). Sie beschreibt nun einen Kreisbogen, der

zwischen dem zweiten und dritten Abschnitt der Spermatophorendrüse die Oberfläche des Pakets berührt (vgl. das Verhalten bei *Octopus*). Hier endigt sie aber nicht, sondern zieht weiter, nun in die Tiefe rückend, unter dem dritten Abschnitt und dem Ausführungsgang der accessorischen Drüse hindurch, an die entgegengesetzte Seite des Pakets und von dort bis an die Basis, am Ende scharf zugespitzt und wieder leicht in die Höhe gebogen. An der höchsten, d. h. am weitesten nach vorn gelegenen Stelle dieses Bogens, gerade da, wo sie zuerst auf die untere Seite des Pakets durchtritt, empfängt die NEEDHAMSche Tasche das distale Vas deferens, dessen Mündungsweise der bisher beschriebenen durchaus gleicht. Es entspringt dem Blindsack, der dem dritten Abschnitt der Spermatophorendrüse parallel, wie dieser in entgegengesetzter Richtung wie die NEEDHAMSche Tasche verlaufend, seine abgerundete Spitze nach hinten richtet. Die accessorische Drüse ist sackförmig und mit Längsfalten ausgestattet. Sie besitzt im Gegensatz zu den bisher besprochenen Arten einen langen Ausführungsgang. Das Paket des ziemlich langen proximalen Vas deferens liegt zwischen accessorischer Drüse und NEEDHAMScher Tasche der Hodenkapsel an. Auch die Spermatophorendrüse ist in ihrer Lagerung verschoben, so daß der erste Abschnitt, sonst verdeckt, von der NEEDHAMSchen Tasche zur Seite gedrängt wird und oberflächlich zu liegen kommt, während der zweite Abschnitt in die Tiefe gedrängt ist und zum Teil direkt der Hodenkapsel anliegt. Wie weit diese Lagerungsverhältnisse allgemeine Gültigkeit haben, kann ich nach dem einzigen Exemplar, das ich untersuchen konnte, nicht entscheiden. Eine gewisse Annäherung an den Octopodentypus ist nicht zu leugnen. Meines Wissens ist der Leitungsapparat dieser Form bisher noch nicht beschrieben worden.

Sepiola rondeletii.

Der Leitungsapparat von *Sepiola rondeletii* ist wiederholt der Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchung gewesen. Doch haben weder die Arbeiten von PETERS¹, LEUCKART² und DUVERNOY³, noch die von BROCK⁴ vollständige Klarheit in diese etwas verwickelten Verhältnisse gebracht.

¹ PETERS, Zur Anatomie der *Sepiola*. MÜLLERS Archiv 1842.

² LEUCKART, Über die männlichen Geschlechtsteile der *Sepiola vulgaris*. Diese Zeitschr. 1847.

³ DUVERNOY, cit. S. 313.

⁴ BROCK, cit. S. 313.

Die Form weicht in vieler Beziehung von den übrigen Decapoden ab und hängt nach meinem Dafürhalten mit *Loligo* und *Sepia* nicht enger zusammen als jene mit den Oegopsiden. Es scheint vielmehr, daß die Sepiolini, zu denen auch *Rossia* noch zu ziehen wäre, eine scharf charakterisierte Gruppe für sich bildeten, die vielleicht als ein Seitenzweig am Dibranchiatenstammbaum gelten könnte.

Das proximale Vas deferens von *Sepiola* zeigt eine auffällige Reduktion. Es ist ganz kurz, nur so lang wie der erste Abschnitt, und verläuft nicht aufgeknävelt wie bei *Rossia* und den übrigen Formen, sondern ganz gerade. An seiner Ursprungsstelle ist es ziemlich weit und im Inneren mit zahlreichen, noch sekundär verzweigten Längsfalten versehen, die so dicht stehen, daß sie das Lumen fast vollständig ausfüllen (Fig. 16a). Weiter oben werden die Falten spärlicher, um nahe der Einmündung gänzlich zu verschwinden (Fig. 16b), der bisher ovale Querschnitt wird kreisrund; der Kanal schmiegt sich eng an die drüsige Wand der Spermatophoren-

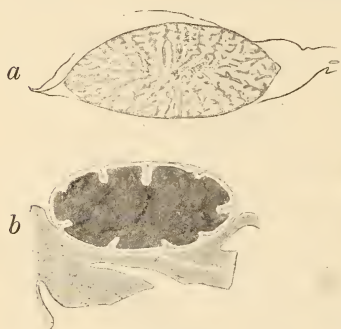


Fig. 16.

Schnitte durch das proximale Vas deferens von *Sepiola rondetii*. a, proximalster Teil, b, näher der Einmündung in den I. Abschnitt der Spermatophorendrüse.

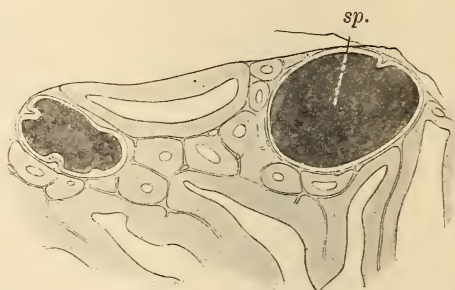


Fig. 17.

Einbettung des proximalen Vas deferens in die Spermatophorendrüse bei *Sepiola rondetii*.
sp, Sperma.

drüse an, um dann, an dem oberen Rande angekommen, plötzlich umzuknicken und ähnlich wie bei *Sepia* geschildert wurde, in die Tiefe des ersten Abschnitts hineinzuführen (Fig. 17). Dieser bildet eine mit regellosen Falten und Buchten ausgestattete Tasche; welche eigentümlich flach gedrückt den gewaltigen Drüsenmassen des zweiten Abschnitts anliegt, und sich in Gestalt einer flachen Spalte bis an den oberen und unteren Rand fortsetzt. Aus dieser entspringt ein zweiter, zunächst wieder aufwärts ziehender, anfangs geschlossener Kanal, der aber bald die Mündungen weiterer Drüsenkomplexe aufnimmt

(Fig. 18), und nun oberflächlich sichtbar, zwischen zwei Drüsenpaketen hindurch, in den zweiten Abschnitt überleitet. An dieser Stelle nimmt er zunächst die Einmündung jenes mächtigen Drüsenkomplexes auf, an dem das proximale Vas deferens entlang gegangen war. Es scheint, daß bei *Sepiola* der erste und zweite Abschnitt der Spermatophorendrüse so weitgehende histologische Differenzierungen aufweisen, daß sich eine mehr oder weniger scharfe

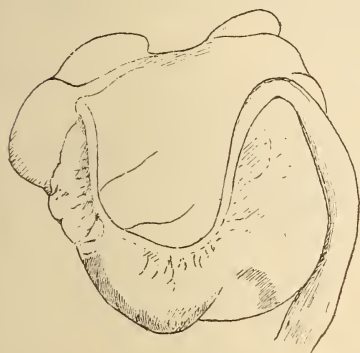


Fig. 18.

Einbettung des Vas deferens in die Drüsenkomplexe der Spermatophorendrüse.

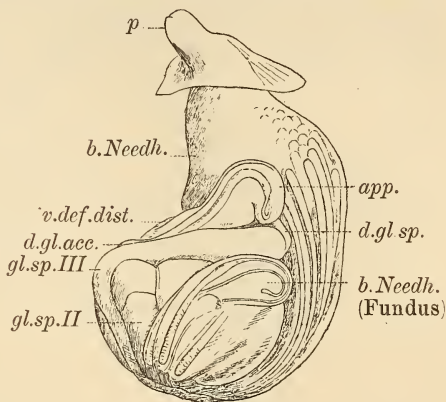


Fig. 19.

Leitungsapparat von *Sepiola rondeletii*.

Sonderung von Unterabschnitten durchführen läßt. Doch sollen diese verwickelten Verhältnisse im Zusammenhang mit der Histologie dargestellt werden. Die Lage des Leitungsweges im zweiten Abschnitt ist in der Regel dadurch deutlich erkennbar, daß wir hier fast stets eine halbfertige Spermatophore durchschimmern sehen, die beim lebenden Tier in beständiger Drehung begriffen ist. Nachdem der Kanal auch die Mündung des rechts liegenden eigentlichen zweiten Abschnitts aufgenommen hat, geht er in die Tiefe, und zwar direkt unter dem Wulst des dritten Abschnitts. Der letztere ist wie gewöhnlich in seinem Anfangsteil am dicksten, vom zweiten Abschnitt durch das vollständige Verschwinden der Falten scharf gesondert, und zeigt die gewaltige Epithelverdickung, die überall für den dritten Abschnitt charakteristisch ist. Er führt im Bogen um den zweiten Abschnitt herum, um sodann, entlang dem Ausführgang der accessorischen Drüse, quer über den ganzen Leitungsapparat hinüber nach dem Blindsack hinzulaufen (Fig. 19). An der Stelle, wo er den Ausführgang abgibt, entspringt der sehr dünne Flimmerkanal, der an der der accessorischen Drüse zugekehrten Wand des

dritten Abschnitts entlang bis gegen das erste Drittel der Drüse hinzieht und hier in die Genitaltasche mündet. Die accessorische Drüse ist oval, mit ziemlich regelmäßigen Längsfalten ausgestattet und besitzt einen Ausführungsgang, der reichlich ebenso lang ist wie die Drüse selbst. In der Drüse finden sich häufig umkehrende Spermatophoren (Fig. 23 u. 24). Ihr Ausführungsgang läuft der Endpartie des dritten Abschnitts der Spermatophorendrüse parallel, empfängt deren Ausführungsgang und leitet direkt in den Blindsack über. Dieser ist bei *Sepiola rondeletii* einfacher als bei den meisten andern Formen und

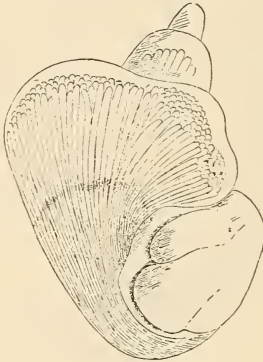


Fig. 20.

Lagerung der Spermatophoren in der NEEDHAM-
schen Tasche von *Sepiola rondeletii*. Dorsal-
ansicht.

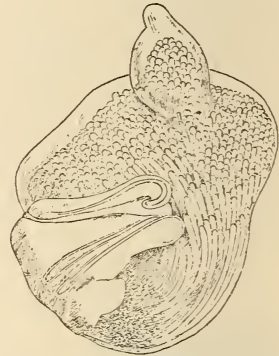


Fig. 21.

Lagerung der Spermatophoren in der NEEDHAM-
schen Tasche von *Sepiola rondeletii*. Ventral-
ansicht.

stellt eine einfache Schleife dar. Seine Spitze ist stets hakenförmig zurückgebogen (Fig. 19).

Der »Spermatophorensack«, wie ich mich hier vorläufig ausdrücken will, liegt bei *Sepiola* links. Er ist merkwürdig kurz, dick kegel- oder umgekehrt-birnförmig und verschmälert sich nach oben ganz plötzlich zu einem kurzen, schwach-muskulösen Halse (Fig. 20). Die Spermatophoren sind überaus regelmäßig angeordnet; die dicht nebeneinander liegenden Etnis geben an den durchscheinenden Seiten der Tasche den Eindruck einer zierlichen, vom hinteren Ende her nach vorn ausstrahlenden Radiärstreifung. (Die Höhe des sogenannten Pfropfs ist durch ein dunkles Querband bezeichnet.) Die aboralen Enden bilden an der Oberseite eine gleichmäßige Kuppe von bienenwabenartig aneinander liegenden Köpfen (Fig. 21).

Die bedeutende Länge und der eigentümliche Verlauf des distalen Vas deferens fielen schon LEUCKART auf. Es verläßt den Blindsack in der Richtung nach rechts, biegt aber bald wieder ziemlich scharf

nach links um und zieht nach der Basis des »Spermatophorensackes« (Fig. 22). Hier mündet es jedoch noch nicht ein, sondern geht nun

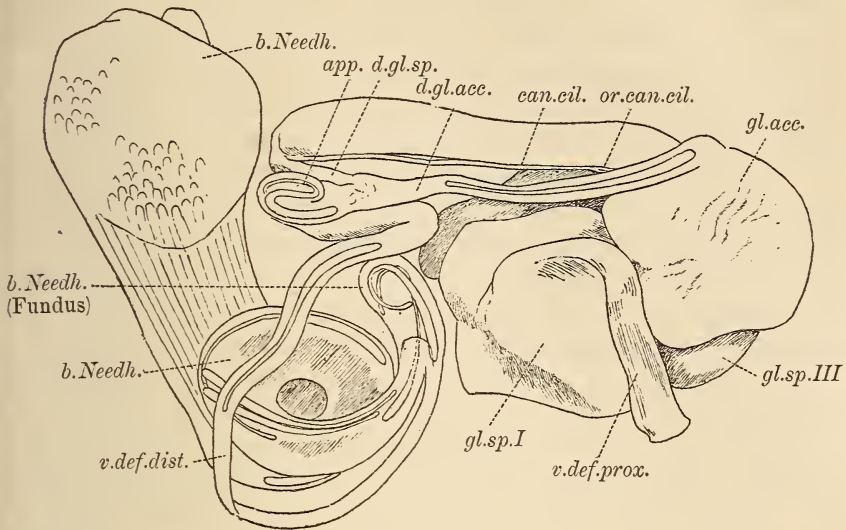


Fig. 22.

Halbschematische Darstellung des Leitungsapparates von *Sepiolo*. *b.Needh.* (Fundus) = II. Umkehrstation.

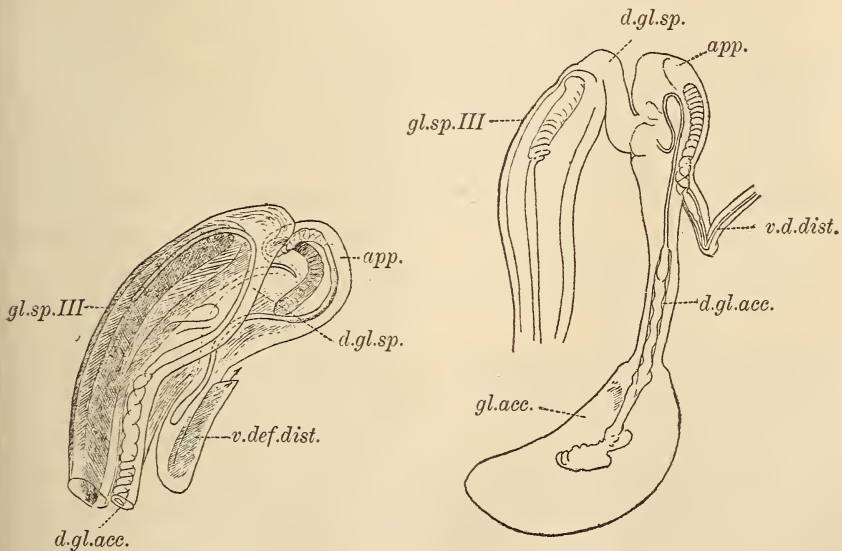


Fig. 23.

I. Umkehrstation von *Sepiolo rondeletii*. Übertritt der Spermatophore aus dem III. Abschnitt in die accessorisches Drüse; eine andre im Blindsack.

Fig. 24.

I. Umkehrstation von *Sepiolo rondeletii*. Eine Spermatophore (durch die Konservierung deformiert) in der accessorisches Drüse; eine zweite im Begriff den Blindsack zu verlassen. Im III. Abschnitt ist eine neue Spermatophore erschienen.

unter dem Paket der Leitungswege hindurch, um an der Vorderseite wieder zum Vorschein zu kommen. Indem es hier sogleich wieder umbiegt, bildet es eine Art von flacher Schleife, die der vorderen Fläche des Pakets anliegt und einen Teil davon verdeckt, kehrt sodann zum Spermatophorensack zurück und beschreibt an dessen Wand, indem es gleichzeitig ganz flach, weit und dünnhäutig wird, einen vollständigen Kreisbogen und mündet endlich von unten her ein.

Als ich die Wanderungen der Spermatophoren verfolgte, fiel mir zunächst auf, daß sie hier in ganz anderer Weise als bei den übrigen Arten, nämlich mit dem aboralen Pol voran, in den Spermatophorensack eintreten. Während wir sonst gerade in der Einmündungsweise des distalen Vas deferens eine Einrichtung erblicken konnten, die die Richtung der Spermatophore umzukehren, muß hier diese Umkehr bereits vorher vollzogen sein. In der Tat stellte sich heraus, daß die Umkehr bei *Sepiola* an einer bestimmten Stelle des distalen Vas deferens, und zwar in der oben erwähnten Schleife, die der Vorderseite des Pakets anliegt, vor sich geht. Ich möchte an der Hand der Abbildung (Fig. 25) kurz auf den Bau dieser Schleife eingehen.

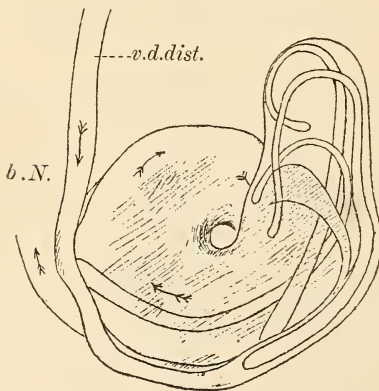


Fig. 25.

II. Umkehrstation von *Sepiola rondeletii*. b.N. Eintrittsstelle in das eigentliche Spermatophorenreservoir.

Sie besteht aus einer Umbiegung des distalen Vas deferens, mit der Eigentümlichkeit, daß sich das Lumen des Kanals an der Biegestelle nach außen zu etwas erweitert, während gleichzeitig das Epithel der Wand an der inneren Kurve verdickt erscheint und in Gestalt einer kurzen Zunge vorspringt. Die Spermatophoren durchwandern nun, von dem Blindsack kommend, das distale Vas deferens mit dem oralen Pol voran und gelangen endlich, zunächst mit dem projektilem Schlauch in die erweiterte Schlinge hinein.

Sie sind hier noch ziemlich weich, besitzen aber doch schon eine gewisse Elastizität. Die eintretende Spermatophore stößt an der gegenüberliegenden Wand an, ist jedoch weich genug, um sich zu biegen, und während der dickere Spermaschlauch nachgeschoben wird, krümmt sich der projektile Schlauch an der gerundeten Wand der Schlinge fast zu einem Kreise zusammen. Dabei verhindert offenbar

die wulstige Verdickung der inneren Wand ein Weiterücken des oralen Endes in den umgeknickten Kanal. In dem Moment jedoch, wo auch der aborale Pol der Spermatophore in den so gebildeten Blindsack hineingeschoben wird und seitlich ausweichen kann, rückt sie sogleich, nunmehr mit dem aboralen Pol voran, in den absteigenden Kanal. Vermöge der ihr innewohnenden Elastizität streckt sich allmählich die gekrümmte orale Hälfte: Die Spermatophore tritt nun gerade gestreckt in den dünnhäutigen Teil des Vas deferens ein, um schließlich, ohne sich weiter krümmen zu müssen, von unten in den Spermatophorensack einzutreten. Dieser Umkehrprozeß verläuft außerordentlich langsam; ich konnte beobachten, daß zwischen Eintritt und Austritt der Spermatophore über 6 Stunden verstreichen, während deren ein ununterbrochenes, ganz allmähliches Weiterücken stattfindet. Man findet hier gewöhnlich drei Spermatophoren, von denen zwei im Hineinwandern und eine im Hinauswandern begriffen sind, wie denn überhaupt bei *Sepiola* die einzelnen Spermatophoren sehr dicht aufeinander folgen. Die Notwendigkeit einer derartigen zweiten Umkehr ist, wenn die Spermatophore schließlich mit dem aboralen Pol austreten soll, durchaus einleuchtend. Überraschen mußte nur, daß der Ort der Umkehr bei *Sepiola* ein anderer sein sollte, als bei den übrigen Arten.

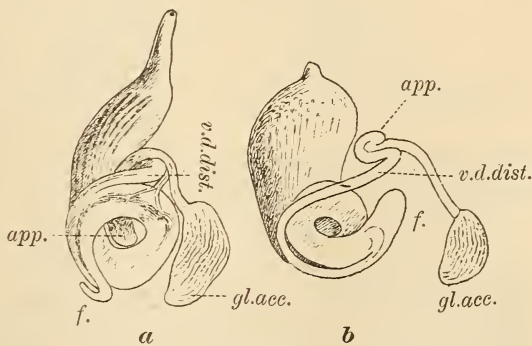


Fig. 26.

NEEDHAMSche Tasche. a von *Rossia*, b von *Sepiola*.

Ein Vergleich mit *Rossia* zeigte mir die Lösung dieser Schwierigkeit. Denkt man sich die NEEDHAMSche Tasche von *Rossia* aus ihrer Verschlingung mit den übrigen Organen herausgelöst, so bemerkt man, daß aus ihrer spiraligen Aufwindung im Verein mit der Einmündung des distalen Vas deferens eine ganz ähnliche Figur resultiert, wie sie das vermeintliche Vas deferens von *Sepiola* beschreibt. Es ergibt sich aus dem Vergleich (Fig. 26), daß das distale Vas deferens von *Sepiola* nur zum Teil dem der übrigen Formen entspricht, zum andern Teil aber den unteren Windungen der NEEDHAMSchen Tasche und daß die oben beschriebene Schleife der hinteren Spitze der

NEEDHAM'Schen Tasche homolog ist. Nur die oberste Partie der NEEDHAM'Schen Tasche dient als eigentliches Spermatophorenreservoir, ein Umstand, aus dem sich die eigentümlich kurz gedrungene Gestalt des »Spermatophorensackes« erklärt; die untere Partie steht noch im Dienst der Weiterleitung und enthält nur Spermatophoren »auf der Durchreise«.

Es scheint mir, daß dieser Befund bei *Sepiolo* gewisse phylogenetische Schlüsse zuläßt. Die Homologie dieser Umkehrstelle beweist, daß die Abzweigung des *Sepiolo*-Stammes erfolgte, als eine solche Umkehr bereits bestand, der Umstand aber, daß die Umkehr selbst nicht vollkommen in gleicher Weise vor sich geht, sondern offenbar bei *Sepiolo* in primitiverer Weise, sowie die gänzlich abweichende Ausbildung des distalen Teiles scheinen darauf hinzudeuten, daß die Abzweigung zu einer Zeit erfolgte, als auch bei den übrigen Formen die Umkehr sich noch in einer einfachen Schleife vollzog. Es müßte sonst angenommen werden, das Verhalten bei *Sepiolo* sei als sekundäres anzusehen, was deswegen

mir unwahrscheinlich erscheint, weil es offenbar nicht das praktischere ist.

Bei *Sepiolo japonica*, von der ich ein Exemplar untersuchte, fand sich im wesentlichen das gleiche Verhalten. Es fehlt jedoch die bei *Sepiolo rondeletii* konstante Rückwärtskrümmung der Spitze des Blindsackes. Der Flimmergang ließ sich bei dieser Form schon äußerlich eine Strecke weit verfolgen (Fig. 27).

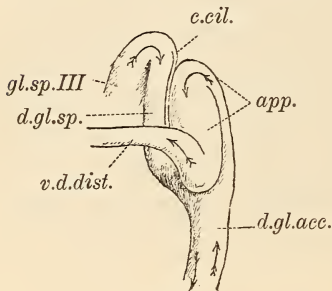


Fig. 27.

Der Blindsack von *Sepiolo japonica*.

Heteroteuthis dispar.

Von *Heteroteuthis* untersuchte ich ein Exemplar, das sich als nicht geschlechtsreif erwies (Fig. 28 u. 29).

Die Spermatophorendrüse ist deutlich dreiteilig, der erste Abschnitt ziemlich glatt und dünnhäutig, der zweite mit Falten ausgestattet. Der dritte Abschnitt läßt einen bauchig erweiterten Anfangs- und einen schlauchförmigen Hauptteil unterscheiden. Er ist über doppelt so lang wie die beiden andern zusammengenommen. Die accessorische Drüse ist etwas kürzer und dicker wie ihr Ausführgang und zeigt Längsfalten. Der Blindsack des distalen Vas deferens bildet eine einfache Schlinge (wie bei

Sepiola japonica). Die NEEDHAMSche Tasche ist bei dem mir vorliegenden Exemplar noch sehr unentwickelt. Sie zeigt keine Spur von einem gesonderten Hals, und gleicht einem vorn wenig erweiterten Schlauch, in dessen unteres Ende das distale Vas deferens in sehr ursprünglicher Weise einmündet, indem es einfach umbiegt.

Über den Bau der Organe der geschlechtsreifen *Heteroteuthis* und die Spermatophoren ist mir nichts Näheres bekannt.

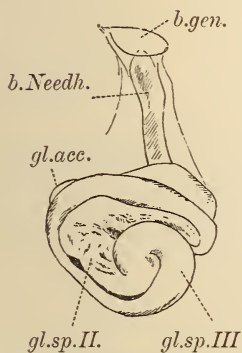


Fig. 28.

Leitungsapparat von *Heteroteuthis dispar*. Ventralansicht.

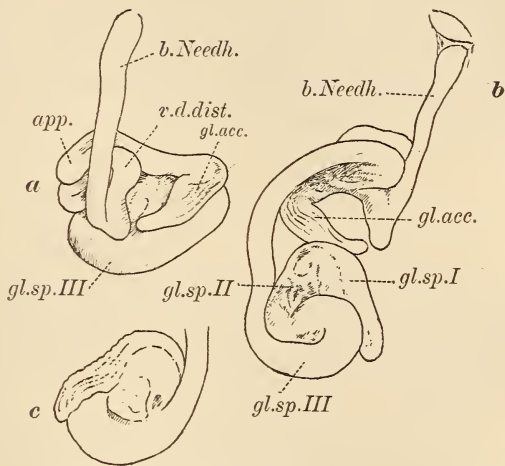


Fig. 29.

Leitungsapparat von *Heteroteuthis dispar*. a, Dorsalansicht, b, Ventralansicht (auseinander gelegt), c, Spermatophorendrüse.

Aus einem Vergleich der besprochenen Formen ergibt sich, daß die Decapoden hinsichtlich der männlichen Leitungswege eine durchaus natürliche Gruppe bilden, in der wir, ohne auf prinzipielle Unterschiede im Bauplan zu stoßen, doch gewisse Umwandlungen beobachten, die einzelne Arten als näher, andre als weniger nahe zusammengehörig erscheinen lassen. Während wir das proximale Vas deferens verschieden ausgebildet finden, ist allen gemeinsam die deutliche Abgrenzung der drei Abschnitte der Spermatophorendrüse, die Längsfaltung der sackförmigen accessorischen Drüse, das frei verlaufende, höchstens lose angeheftete distale Vas deferens, die mehr oder weniger deutliche spiralförmige Aufwindung der NEEDHAMSchen Tasche beim ausgebildeten Tier und der Mangel eines eigentlichen Penis; vor allem aber, und darin liegt der fundamentale Unterschied zwischen Decapoden und Octopoden, das Vorhandensein des flimmernden Ganges,

der vom Ende des dritten Abschnitts der Spermatophorendrüse abgehend indirekt eine Kommunikation mit der Außenwelt herstellt.

Eine Trennung des Decapodenstammes selbst in Oegopsiden und Myopsiden würde nach den männlichen Leitungswegen nicht gerade geboten erscheinen. Wenn auch die Oegopsidenfamilie im allgemeinen etwas primitivere Verhältnisse aufzuweisen scheint als die der Myopsiden, so darf man doch nicht außer acht lassen, daß auch im Bau des distalen Vas deferens bei *Sepiolo* offenbar sehr ursprüngliche Verhältnisse vorliegen, und schließlich erinnere ich daran, daß die Spermatophorenbildung gerade bei den Oegopsiden, wenigstens in einer gewissen Entwicklungsrichtung, den höchsten Grad der Kompliziertheit erreicht.

2. Octopoden.

a. *Eledone*.

Bei der Schilderung des Leitungsapparates der Octopoden beginne ich mit den Formen, die noch gewisse Eigentümlichkeiten der Decapoden wiederholen. Wir kennen eine solche vermittelnde Gattung in *Eledone*.

Eledone moschata.

Von *Eledone moschata* konnte ich außer geschlechtsreifen und halb erwachsenen Exemplaren auch einige junge von 1 cm Mantellänge untersuchen. Ich fand bei diesen (Fig. 30) die Genitaltasche schon geschlossen. Obwohl eine histologische Differenzierung noch nicht eingetreten war, ließen sich doch alle wesentlichen Teile unterscheiden. Die accessorische Drüse ist, wie aus der Abbildung hervorgeht, einfach schlauchförmig. Sie läßt noch keine Spur von faltiger Ausgestaltung erkennen. Die drei Abschnitte der Spermatophorendrüse sind nur durch die S-förmige Knickfigur angedeutet. Der Blindsack ist kurz und undeutlich. Die schlauchförmige NEEDHAMSche Tasche geht direkt in einen Penis über, der etwa dreimal so lang wie das Paket des Leitungsapparates, distalwärts aber noch geschlossen ist. Zu beachten ist, daß auf so jungen Stadien die NEEDHAMSche Tasche deutlich rechts zu liegen kommt, jedenfalls aber unter das Paket und nicht auf dessen linke Seite. Das distale Vas deferens bildet einen scharfen Knick mit der NEEDHAMSchen Tasche und ist mit deren Ende zu einer Art von spitzem Blindsack verschmolzen.

An größeren Exemplaren, die dicht vor der Geschlechtsreife stehen, ist die Länge des in die Mantelhöhle vorragenden Penis noch auffallend groß: sie beträgt mehr als das Doppelte des Pakets (Fig. 31). Er ist im Leben in beständiger Bewegung, aber durchaus glatt, nur an einer Stelle leicht verdickt, während er an Spiritus-

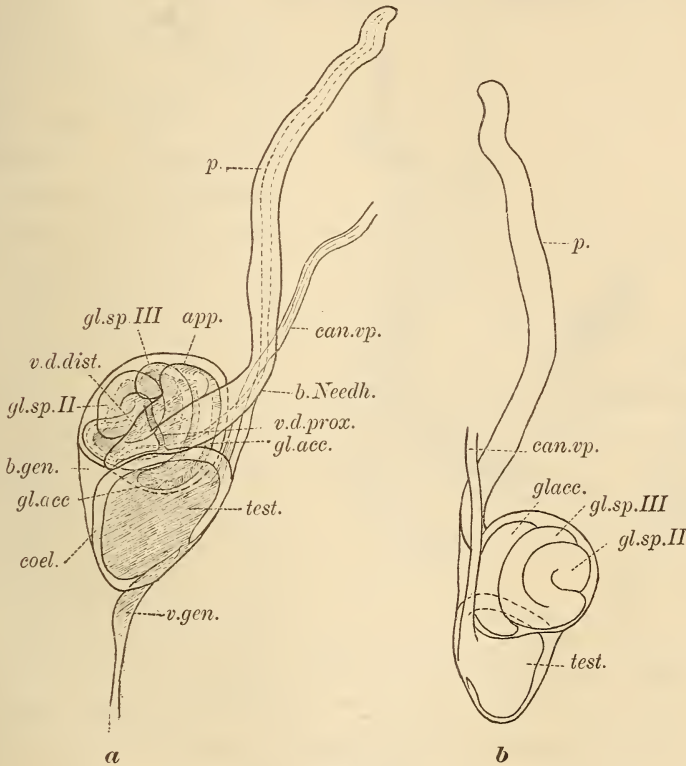


Fig. 30.

Jugendlicher Leitungsapparat von *Eledone moschata*. a, Dorsalansicht, b, Ventralansicht.

exemplaren das Bestreben zeigt, durch Contraction in einer gewissen Höhe eine Art von Knoten zu bilden. Ich vermute, daß die Entstehung dieses Knotens durch die Verteilung der Muskulatur bedingt wird, die vielleicht schon eine Vorstufe zu dem sogenannten Penisdivertikel der typischen Octopoden darstellt.

Das proximale Vas deferens ist bei *Eledone moschata* sehr kurz, etwa doppelt so lang wie der erste Abschnitt der Spermatophorendrüse, wovon die Hälfte auf die ampullenartige Erweiterung entfällt, mit der es beginnt. Der Vergleich mit *Sepiola* ist naheliegend: Wir

können möglicherweise diese längs gefaltete Ampulle direkt mit dem unteren, erweiterten und gleichfalls dicht längsgefalteten Teil des proximalen Vas deferens identifizieren, nur daß dieser bei *Sepiolo* allmählich, bei *Eledone* plötzlich in den dünneren Teil übergeht. Die Spermatophorendrüse ist bei *Eledone moschata* deutlich dreigliedrig und die drei Abschnitte sind noch ziemlich verschieden gestaltet, der

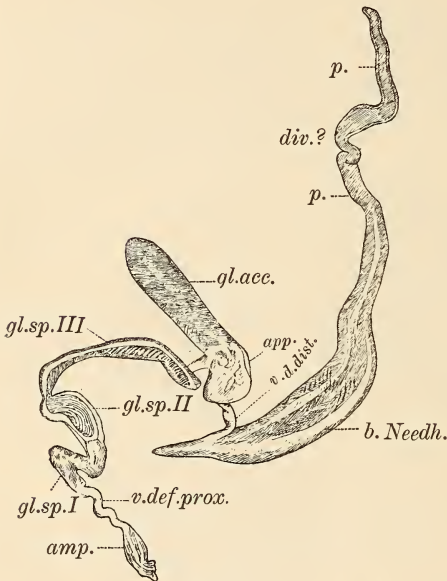


Fig. 31.

Leitungsapparat einer nicht geschlechtsreifen *Eledone moschata*.

erste Abschnitt läßt die Zweiteiligkeit erkennen, die bei den Decapoden so deutlich ist, und zeigt eine ziemlich unregelmäßige Oberflächenvergrößerung im Inneren. Der zweite Abschnitt besitzt einen großen, regelmäßige Längsfalten führenden Wulst und ist etwas bauchig erweitert. Der dritte Abschnitt ist in seinem Beginn sehr schmal und erweitert sich nach dem distalen Ende zu; er ist etwa doppelt so lang wie die beiden andern. Der Wulst, der ihn in seiner ganzen Länge durchzieht, ist in seiner ersten Hälfte niedrig und glatt, weiter gegen das Ende hin höher und mit schräg distalwärts

(von der Wand nach dem Hauptlumen) verlaufenden Querfalten besetzt (Fig. 31). Die accessorische Drüse zeigt am aufgehellten Präparat zahlreiche in die Wand eingesenkte Drüsentubuli¹. Sie geht ohne eigentlichen Ausführungsgang in den rundlichen und nicht sehr markierten Blindsack über. Der von der Spermatophorendrüse nach der accessorischen Drüse ziehende Ausführungsgang ist kurz und nicht fest an die Wand der letzteren geheftet. Die NEEDHAMSCHE Tasche liegt auf diesem Stadium auf der linken Seite des Pakets, ist flaschenförmig erweitert, innen mit einem Wulst und mit schräg verlaufenden Falten versehen und geht nach vorn ohne deutliche Grenze

¹ Bei jüngeren Tieren übrigens, wie schon BROCK hervorhebt, oft noch deutlich Längsfalten, die dann durch Querfalten (ähnlich wie bei *Sepia*) verbunden werden.

in den geschilderten langen Hals oder Penis über. Nach hinten läuft sie in eine drüsige Spitze aus, in die das distale Vas deferens (im untersten Viertel der Tasche) einmündet. Das distale Vas deferens ist nicht sehr lang und nur eine kleine Strecke mit der NEEDHAMSchen Tasche verwachsen.

Bei geschlechtsreifen Tieren (Fig. 32) ist die NEEDHAMSche Tasche mit den sehr einfach gebauten und nicht sehr regelmäßig gelagerten Spermatophoren prall gefüllt. Sie erhält dadurch eine dickwalzenförmige Gestalt. Am hinteren Ende ist sie in einen kleinen drüsigen Fortsatz ausgezogen, in dem sich stets eine Spermatophore befindet. Das ganze Paket

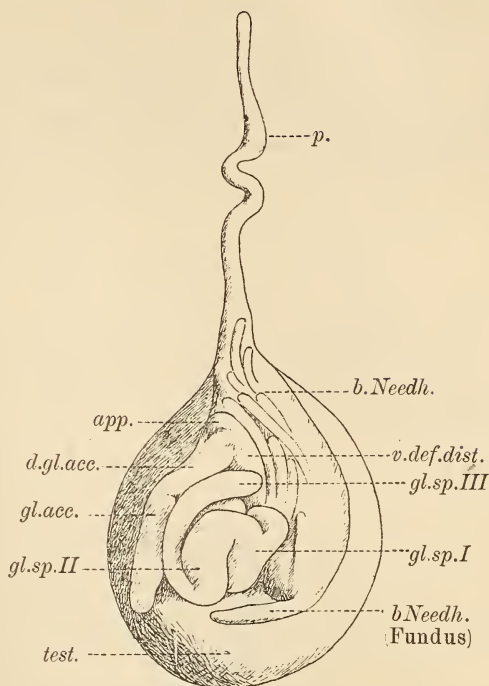


Fig. 32.

Geschlechtsreifer Leitungsapparat von *Eledone moschata*.

des Leitungsapparates liegt gleichsam in den Hoden eingebettet; die Spitze der NEEDHAMSchen Tasche liegt etwas hinter dem Paket der mächtigen Hodenkapsel an. Die accessorische Drüse läßt sich noch sehr wohl mit der von *Sepiolo* vergleichen, nur daß die Trennung zwischen Drüsenkörper und Ausführung nicht mehr so ausgesprochen ist.

Eledone aldrovandi.

Die beiden *Eledone*-Arten scheinen in ihrer Organisation ziemlich verschieden zu sein. Der Leitungsapparat von *Eledone aldrovandi* (Fig. 33) zeigt viel mehr Annäherung an die typischen Octopoden als jener von *Eledone moschata*. Zunächst ist das ganze Paket mehr kugelig. Das proximale Vas deferens beschreibt bei *moschata* nur drei, bei *aldrovandi* zahlreiche Windungen. Die Spermatophorendrüse erinnert durch Verlängerung des ersten und dritten Abschnitts

an gewisse Octopoden. Die accessorische Drüse ist länger als bei *Eledone moschata*, läßt aber immer noch deutlich den eigentlichen Drüsenkörper von dem Ausführungsgang unterscheiden. Das distale Vas deferens ist noch nicht in dem Grade wie bei den echten Octopoden mit der NEEDHAMSchen Tasche verschmolzen. Die letztere zeigt keinerlei Spiralwindung oder Knickung; sie verjüngt sich nach hinten gleichmäßig und zieht in weitem Bogen auf der Oberfläche der

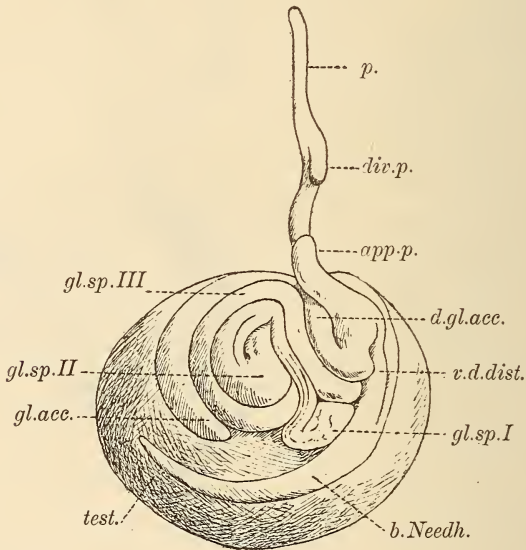


Fig. 33.

Leitungsapparat von *Eledone aldrovandi*.

Hodenkapsel um das Paket herum. Der Penis besitzt im Gegensatz zu *Eledone moschata* ein vollständig ausgebildetes blindsackartiges Divertikel. Es scheint also, daß gewisse Octopodencharaktere sich innerhalb dieser Gattung ausbilden. Indessen deuten die bedeutenden Unterschiede im Bau der Spermatophore darauf hin, daß die beiden Arten verhältnismäßig wenig verwandt sind.

Was *Eledone* von Decapoden vor allem unterscheidet, ist die gewaltige Ausbildung des Halses und der Mangel einer spiraligen Aufwindung der NEEDHAMSchen Tasche, sowie der Bau der accessorischen Drüse, die im ausgebildeten Zustand nicht mehr Längsfalten, sondern lauter in die Wand eingesenkte Drüsentubuli besitzt, und das gänzliche Fehlen des Flimmerganges. Dagegen sind die deutliche Sonderung der drei Abschnitte der Spermatophorendrüse,

besonders der Bau des ersten Abschnitts und das Verhalten des distalen Vas deferens, Eigentümlichkeiten, die noch an die Decapoden erinnern.

b. Die eigentlichen Octopoden.

Als typische Vertreter der Octopodenfamilie betrachte ich die Arten der Gattungen *Octopus* und *Scaevurgus*. Von der Gattung *Octopus* untersuchte ich die Leitungswege bei drei Arten, fand sie indessen nicht auffällig verschieden.

Octopus vulgaris.

Bei ganz jungen Exemplaren von *Octopus vulgaris* (Mantellänge $\frac{1}{2}$ —1 cm) ist die Genitaltasche schon geschlossen und wie bei *Eledone* gegen die Hodenkapsel deutlich abgegrenzt. Der Hoden liegt ziemlich weit hinten (vgl. Fig. 34). Er ist von dem Leitungs-

weg durch einen Zwischenraum getrennt, der zum Teil dadurch entsteht, daß die Hodenkapsel geräumiger ist als bei den erwachsenen Tieren. Die Spermatophorendrüse und accessorische Drüse sind noch einfach schlauchförmig, letztere hinten leicht umgebogen. Der Blindsack ist dick, über halb so lang wie die accessorische Drüse; die NEEDHAMsche Tasche nicht ganz so lang wie der Penis, dieser besitzt vorn ein seitliches Divertikel, ist dickwandig und blind geschlossen. Der Umstand, daß das Penisdivertikel schon bei so jungen Tieren an der Oberfläche des Eingeweidesackes, in großer Entfernung von dem übrigen Knäuel liegt und durch einen langen, dünnen Hals von ihm getrennt ist, deutet auf ectodermale Entstehung hin.

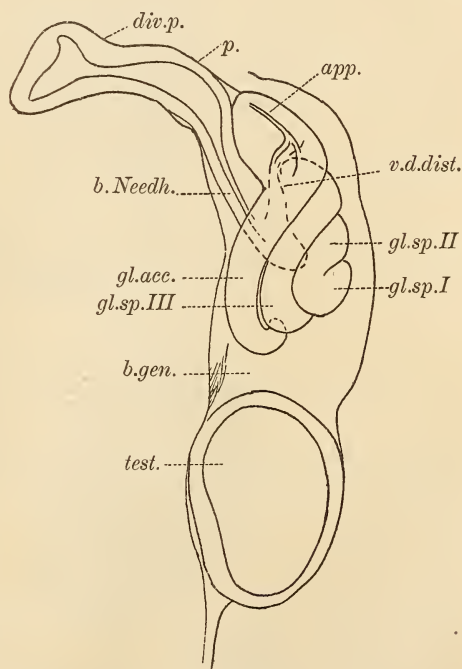


Fig. 34.

Junger Geschlechtsapparat von *Octopus vulgaris*.

Leider besaß ich kein so jungliches Stadium, um diese Frage lösen zu können; stets bestand ein Zusammenhang zwischen Penis und NEEDHAMScher Tasche.

Bei Exemplaren von $2\frac{1}{2}$ cm Mantellänge (Fig. 35) ist der Zwischenraum zwischen Hoden und Leitungsapparat bedeutend verringert.

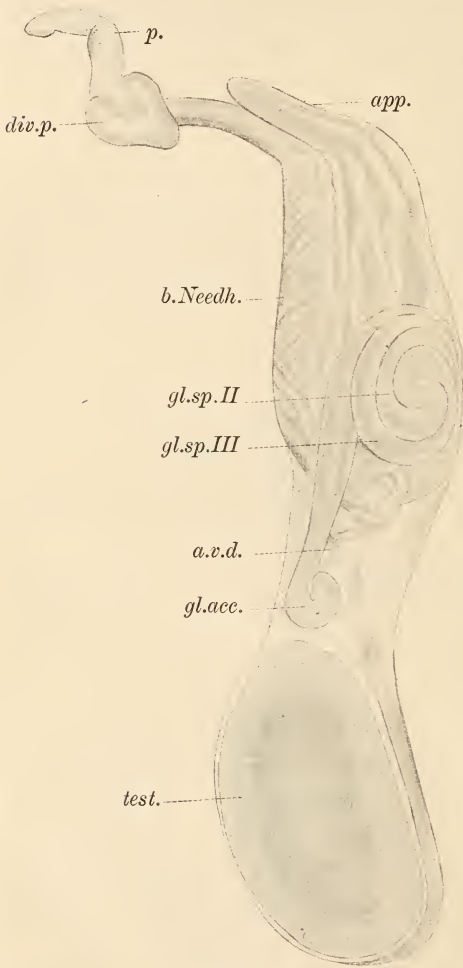


Fig. 35.

Halberwachsener Leitungsapparat von *Octopus vulgaris*.

Die Geschlechtsreife ist noch nicht eingetreten, doch sind alle darauf hindeutenden Differenzierungen bereits nachweisbar. Das proximale Vas deferens zeigt eine Ampulle von dick spindel- oder zitronenförmiger Gestalt; es mündet am oberen Ende des Pakets, doch etwas vor dem hinteren Ende der accessorischen Drüse in die Hodenkapsel, mit radiären Falten in diese ausstrahlend. Die Spermatophorendrüse zeigt deutliche Faltenbildung im zweiten Abschnitt. Der dritte Abschnitt ist faltenlos, besitzt aber den vollständig ausgebildeten Wulst. Die accessorische Drüse ist stark verlängert und verhältnismäßig schmal, reicht mit ihrem krummstabförmig gebogenen Ende an die Hodenkapsel heran und überragt das Paket der Spermatophorendrüse um das Doppelte. Der Blindsack ist gestreckt und liegt dem Hals der NEEDHAMSchen Tasche an. Die

letztere zeigt einen Wulst und reichliche Schrägfallen auf diesem und an den Wänden. Der Penis ist geschlossen; das Divertikel

zeigt Ansatz zur Faltenbildung. Der Hals ist viel enger als die NEEDHAMsche Tasche und von dieser scharf abgesetzt.

Bei geschlechtsreifen Exemplaren (Fig. 36) hat die Zusammenschiebung aller Teile ihr Maximum erreicht. Der ganze Knäuel des Leitungsapparates ist der großen Hodenkapsel aufgelagert und bildet mit ihr zusammen ein nahezu kugeliges Paket, aus dem nach vorn der Penis entspringt. Die Genitaltasche ist durch Bindegewebe äußerlich so fest mit der Hodenkapsel verbunden, daß sie mit ihr ein Ganzes zu bilden scheint. In Wirklichkeit ist die Trennung

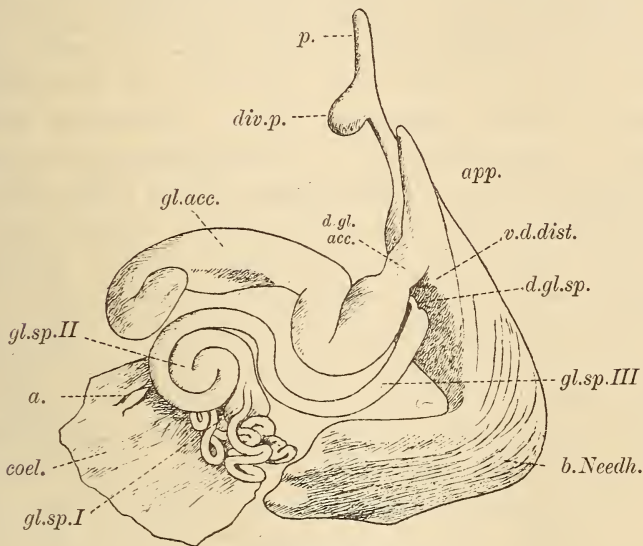


Fig. 36.

Geschlechtsreifer Leitungsapparat von *Octopus vulgaris*. coel., Cöloiwand, a, Ampulle.

beider Räume stets eine vollständige. Das proximale Vas deferens ist sehr lang und mannigfach aufgeknäuel; es beginnt mit einer kleinen Erweiterung. Bevor es in den ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse einmündet, läuft es ein Stück an ihm entlang. Die Spermatophorendrüse ist regelmäßig in einer Ebene gelagert und zeigt daher sehr deutlich die S-förmige Figur. Der erste Abschnitt ist keulen- oder birnförmig und durch reichliche Oberflächenvergrößerung im Inneren fast massiv. Er läßt eine deutliche Zweiteilung nicht erkennen und verschmälert sich beträchtlich vor dem Übergang in den zweiten Abschnitt. Dieser besitzt einen großen Wulst, der mit schräg laufenden Falten ausgestattet ist, während die gegenüber

liegende Wand des Kanals faltenlos ist. Der Wulst begleitet auch den ganzen dritten Abschnitt, ist aber hier glatt. Die Abschnitte sind, da sie unter sich fast gleiches Kaliber haben, äußerlich wenig gesondert. Der dritte ist etwa viermal so lang wie der zweite, dieser doppelt so lang wie der erste. Der Ausführgang der Spermatophorendrüse hat sehr viel geringeren Durchmesser, unregelmäßige Längsfalten und keinen Wulst. Er biegt scharf nach hinten um und legt sich der accessorischen Drüse an, zieht ein Stück an ihr entlang und mündet dann von unten her in sie ein. Auf der mit ihr verwachsenen Strecke ist er mit eigentümlichen Drüsenschläuchen besetzt, auf deren Bau in dieser Arbeit nicht eingegangen werden soll. Von einem Flimmergang ist keine Spur vorhanden. Die accessorische Drüse ist dick, lang cylindrisch und etwas abgeflacht, mit kurzem, deutlich abgesetztem, flachen Ausführgang nach dem Blindsack zu. Sie beschreibt, von der Mündungsstelle an gerechnet, zunächst einen nach vorn offenen Bogen, dessen Hälften sich aneinander schmiegen, biegt dann nach rechts um, verläuft eine Strecke weit gerade oder in leichtem Bogen um das Paket der Spermatophorendrüse herum schräg nach hinten. Das blinde Ende ist nach innen (links) zurückgeschlagen. Im Ausführgang findet sich ein Wulst, der den umkehrenden Spermatophoren ihren Weg anweist. Die Drüse selbst besitzt stark verdickte Wände, welche aus eingesenkten Drüsenschläuchen bestehen und nur ein enges Lumen, das aber die ganze Drüse durchzieht, frei lassen. Der Blindsack ist etwa so lang oder wenig kürzer wie der Penis, reicht aber natürlich nicht so weit nach vorn wie dieser, sondern liegt dem oberen Fünftel der NEEDHAMSchen Tasche und einem Teil des Penishalses eng an. Er ist nach vorn stark verschmälert und zugespitzt, und läuft in ein Ligament aus. Weiter unten verschmilzt das distale Vas deferens mit der Wand der NEEDHAMSchen Tasche. Die letztere ist etwa dreimal so lang wie der Penis und von ihm scharf abgesetzt. Sie hat, mit Spermatophoren gefüllt, den fünf- bis sechsfachen Durchmesser des Penis und ist an ihrem blinden Ende in drei unregelmäßige kurze Zacken ausgezogen, von denen die hinterste die größte zu sein pflegt. Sie besitzt einen großen, mit Längsfalten dicht besetzten Wulst, der den Überrest einer ursprünglichen Spiralwindung darstellt, und an dem die Spermatophoren, die durch das Vas deferens eintreten, seitlich entlang wandern müssen, ehe sie die Tasche verlassen können. Die ganze NEEDHAMSche Tasche ist in der Mitte rechtwinklig geknickt und bedeckt mit dem umgeschlagenen Ende

einen Teil des Pakets der Spermatophorendrüse. Der Penis ist eng cylindrisch und hat in halber Höhe ein rundliches Divertikel. Die NEEDHAMSche Tasche ist da, wo der Penis abgeht, leicht nach vorn vorgewölbt, so daß der Penis eigentlich nicht genau an ihrem vorderen Ende entspringt, sondern etwas unterhalb. Daher können die Spermatophoren für gewöhnlich nicht in den Penis gleiten, sondern nur, wenn die NEEDHAMSche Tasche durch Contractionen verengert wird. Der Penis ragt ganz in die Mantelhöhle vor, ist jedoch von der Epidermis überzogen und dadurch der Länge nach festgeheftet. Er scheint seine Öffnung erst bei der Begattung zu erhalten. Die Zahl der Spermatophoren ist beim einzelnen Tier sehr groß.

Octopus defilippii.

Von *Octopus defilippii* lagen mir nur erwachsene geschlechtsreife Stücke vor. Es scheint, daß diese Art nur zur Fortpflanzungszeit an die Küsten kommt und sonst in der Tiefe des Meeres am Grunde lebt. Für das letztere würde auch sprechen, daß sie auch an den Küsten schlammigen Grund aufsucht und gern flach ausgebreitet auf dem Sande liegt, während *Octopus vulgaris* felsige Ufer bevorzugt. Die Männchen werden bedeutend häufiger gefangen als die Weibchen, indessen weiß ich nicht, ob man daraus einen Schluß auf das tatsächliche Zahlenverhältnis der Geschlechter ziehen kann. Die Art ist viel kleiner als *Octopus vulgaris*: Die größten Stücke, die ich erhielt, maßen ungefähr $6\frac{1}{2}$ cm (Mantellänge).

Der Bau des Leitungsapparates ist im wesentlichen derselbe wie bei *Octopus vulgaris*. Das proximale Vas deferens (Fig. 37) beginnt mit einer flaschenförmigen Ampulle und ist viel länger als die Spermatophorendrüse. Der erste Abschnitt der letzteren ist breiter als lang, ein Verhalten, das nicht wundernehmen kann, wenn man ihn als das Verschmelzungsprodukt der beiden Schenkel auffaßt, aus denen er sich bei den Decapoden zusammensetzt. Der erste Abschnitt erhält dadurch den Charakter einer dem Leitungswege anhängenden accessorischen Drüse, ein Zustand, der schon bei *Sepiolo* angebahnt wird, und der mit der allmählichen Rückbildung des ersten Abschnitts im Zusammenhang steht. Der zweite und dritte Abschnitt sind wenig geschieden. Der zweite ist nur schwach erweitert und besitzt deutlichen Falten. Der dritte ist nicht ganz dreimal so lang wie der zweite. Im zweiten Abschnitt liegt fast regelmäßig eine in der Bildung begriffene Spermatophore. Der Ausführgang

der Spermatophorendrüse gleicht dem von *Octopus vulgaris*. Die accessorische Drüse ist so lang wie die NEEDHAMSche Tasche, flach keulenförmig, in ihrer hinteren Hälfte reichlich doppelt so dick als am Anfang, am Ende ist sie eingerollt. Sie beschreibt die gleiche Figur wie bei *Octopus vulgaris*, doch weniger ausgesprochen. Der Blindsack reicht nicht ganz bis zur Wurzel des Penis und liegt dem

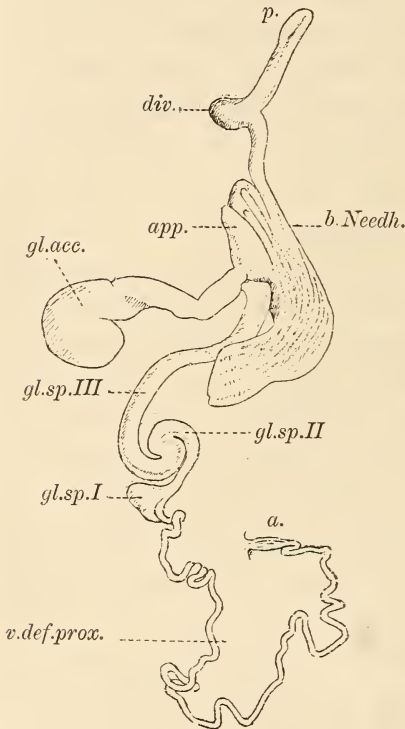


Fig. 37.

Leitungsapparat von *Octopus defilippii*,
auseinandergelegt.

oberen Drittel der NEEDHAMSchen Tasche an. Die letztere ist vom Penis scharf abgesetzt, dick und wie bei *Octopus vulgaris* rechtwinklig geknickt. Das umgeschlagene Stück ist leicht abgeflacht. Mit der Knickung der NEEDHAMSchen Tasche ist wie bei *Octopus vulgaris* eine Drehung verbunden, so daß die Oberseite des umschlagenen Stückes die Fortsetzung der dorsalen Wand der Tasche darstellt. Die unterste Region der Tasche ist da, wo das distale Vas deferens mit ihr verschmilzt, drüsiger Natur. Ich möchte auf die Bedeutung dieser Drüse, die sich bei allen Octopoden findet, in meiner Darstellung der Spermatophorenentwicklung näher eingehen. Die NEEDHAMSche Tasche von *Octopus defilippii* enthält verhältnismäßig wenig Spermatophoren; ich zählte deren etwa 12. Der Penis ist

über halb so lang wie die NEEDHAMSche Tasche und hat ein rundliches Divertikel auf halber Höhe.

Octopus macropus.

Bei *Octopus macropus* ist, wie aus Fig. 38 ersichtlich, die Lagerung aller Teile nicht so regelmäßig, wie bei den vorhergenannten Arten. Das proximale Vas deferens ist sehr lang und beginnt mit einer kleinen, länglichen Ampulle. Die Spermatophorendrüse ist ebenfalls lang und von gleichmäßigem Kaliber. Der erste Abschnitt ist kurz,

undeutlich birnförmig. Der zweite Abschnitt ist doppelt so lang wie der erste, der dritte über dreimal so lang wie der zweite. Der dritte Abschnitt überragt die Abgangsstelle des Ausführanges in Gestalt eines kurzen, stumpfen Blindsackes (Fig. 39). Die accessorische Drüse ist länger wie die NEEDHAMSCHE Tasche, am Ende eingerollt und etwas verdickt. Der Blindsack ist kurz und undeutlich, eng an das

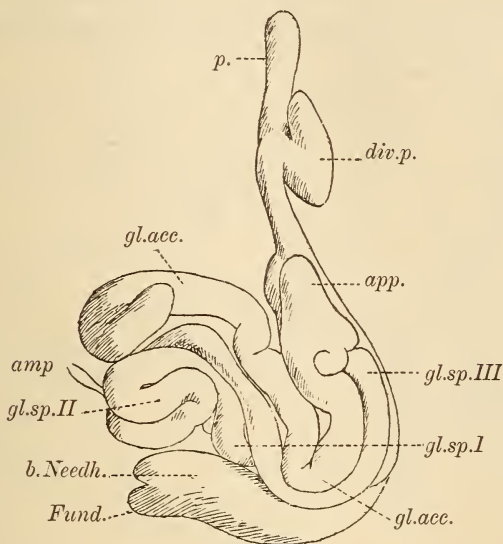


Fig. 38.

Lagerung der Teile des Leitungsapparates von *Octopus macropus*.

vordere Fünftel der NEEDHAMSCHE Tasche angeschmiegt. Die letztere ist lang, deutlich geknickt, unterhalb des Knicks drüsig und etwas erweitert. Sie läuft am hinteren Ende in einen kurzen verschmälerten Blindsack aus, der nicht ganz am Ende entspringt, so daß die Tasche dadurch leicht zweispitzig erscheint. Etwas unterhalb des vorderen Endes der Tasche entspringt der cylindrische und höchstens halb so dicke muskulöse Penis, der länger als bei *Octopus vulgaris* ist und ein sehr großes Divertikel besitzt. Dieses Divertikel ist offenbar aus einem Knoten oder aus einer Schlinge des Penis hervorgegangen (Fig. 40). Der Penis enthält in seiner distalen Hälfte mit großer Regelmäßigkeit eine Spermatophore, deren orale Hälfte kreisförmig zusammengebogen in dem Divertikel liegt (Fig. 41). Nach außen war bei allen untersuchten Exemplaren der Penis geschlossen. An der Stelle, wo offenbar die Mündung entsteht, befand sich in einigen

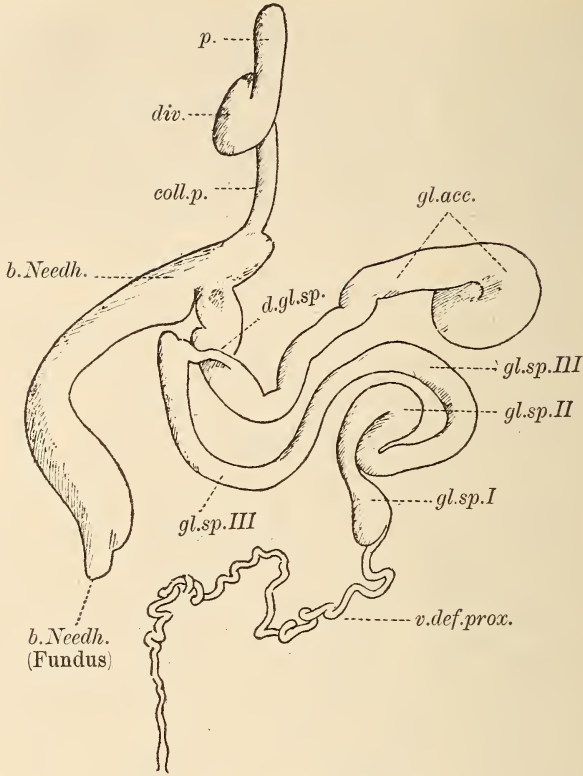


Fig. 39.

Leitungsapparat von *Octopus macropus*, auseinandergelegt. Dorsalansicht.

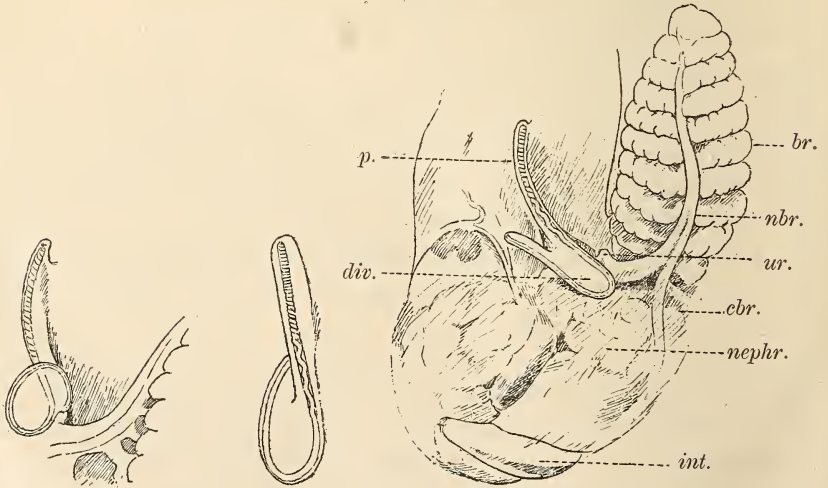


Fig. 40.

Zwei Skizzen des Penisdivertikels von *Octopus macropus*.

Fig. 41.

Situsbild des Penisdivertikels bei *Octopus macropus*.

Fällen eine Chromatophore. Die NEEDHAMSche Tasche enthält nur fünf bis neun Spermatothoren.

Scaevurgus.

Die Gattung *Scaevurgus* schließt sich im Bau des Leitungsapparates eng an *Octopus* an.

Von *Scaevurgus tetracirrus* untersuchte ich zwei Exemplare, die beide erwachsen, aber nicht geschlechtsreif waren (Fig. 42).

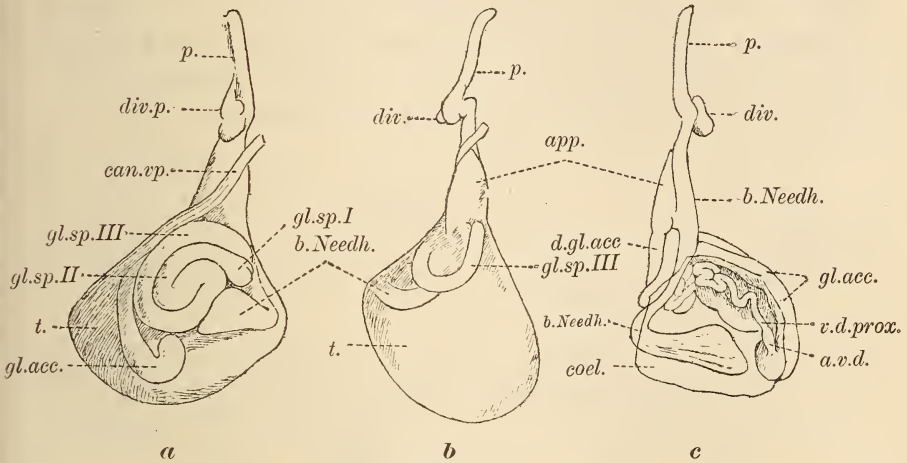


Fig. 42.

Leitungsapparat von *Scaevurgus tetracirrus*. a, ventral, b, lateral, c, dorsal (nach Hinwegnahme des Hodens).

Das proximale Vas deferens ist wie bei *Octopus* lang-cylindrisch, locker aufgeknäuelnd und beginnt mit einer deutlich längsgefalteten, spindelförmigen Ampulle. Der erste Abschnitt ist sehr klein und zeigt reichliche Faltenbildung. Der zweite und dritte Abschnitt sind nicht deutlich voneinander abgesetzt, und vollkommen faltenlos. Der ebenfalls glatte Wulst durchzieht sie überall in ungefähr gleicher Dicke. Die accessorische Drüse ist gerade gestreckt, lang-cylindrisch, so lang wie die NEEDHAMSche Tasche; sie ist ohne Faltenbildung von einer einzigen glatten Zellschicht ausgekleidet; nur in der Nähe des blinden, hakenförmig umgebogenen Endes beginnt eine Oberflächenvergrößerung durch kleine Vorsprünge der Wand, die Einsenkungen zwischen sich lassen. Ich vermute, daß sie bei geschlechtsreifen Tieren eine ähnliche Differenzierung erfährt wie bei *Octopus*. Der Blindsack ist wie bei *Octopus* ausgebildet; das distale Vas

deferens ist sehr kurz, mündet ins vordere Viertel der NEEDHAMSchen Tasche und ist mit ihr verwachsen. Die NEEDHAMSche Tasche ist über dreimal so lang wie der Penis und deutlich von ihm abgesetzt; sie überragt seine Ursprungsstelle wie bei *Octopus* in Gestalt eines stumpfen Blindsackes. Die Tasche ist etwa in der Mitte ziemlich scharf, doch nicht rechtwinklig umgebogen. Im vorderen Teil von beträchtlichem Durchmesser und mit dickem Wulst versehen, verschmälert sie sich nach hinten zu, bildet dann einen scharfen Bogen nach rechts, indem sie sich gleichzeitig noch mehr verjüngt, und erweitert sich plötzlich zu einem etwa dreieckigen Gebilde, während gleichzeitig der Wulst und die gegenüberliegenden Wände sich mit zahlreichen Falten bedecken. Der Penis hat ein deutliches Divertikel. Er war bei beiden Exemplaren nicht geschlossen.



Fig. 43.

Situsskizze des Leitungsapparates von
Scaevargus unicirrus.

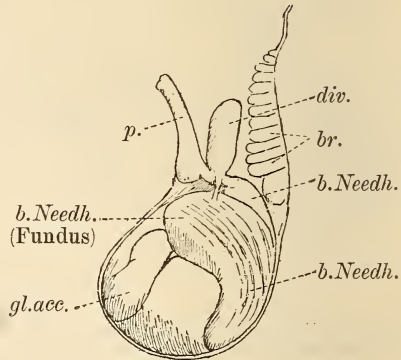


Fig. 44.

Leitungswege von *Scaevargus unicirrus* in situ.

Von *Scaevargus unicirrus* erhielt ich zwei geschlechtsreife Stücke, von denen ich eines lebend untersuchen konnte. Bei diesem frischen Exemplar fand ich den Eingeweidessack pigmentiert, was mich an das Verhalten der Hectocotylieren erinnerte (Fig. 43).

Proximales Vas deferens und Spermatophorendrüse zeigen keine wesentlichen Unterschiede gegenüber *Octopus* (Fig. 46). Die S-förmige Figur ist sehr deutlich, der dritte Abschnitt etwa dreimal so lang wie der zweite, sechsmal so lang wie der erste Abschnitt. Die accessorische Drüse ist lang-cylindrisch, nach hinten nicht auffällig verdickt. Die NEEDHAMSche Tasche ist vom Penis scharf abgesetzt, nach unten zu nur wenig verschmälert. Sie knickt ungefähr in der Mitte ihres Verlaufes so vollständig um, daß ihr Ende ungefähr die

gleiche Richtung wie der Penis bekommt (Fig. 45). Dadurch werden einige Verschiebungen in der Lagerung der übrigen Teile bedingt. Das Penisdivertikel ist auffällig groß und cylindrisch (etwa 1 cm lang) (Fig. 44—46). Der Penis ist in der distalen Hälfte leicht verdickt.

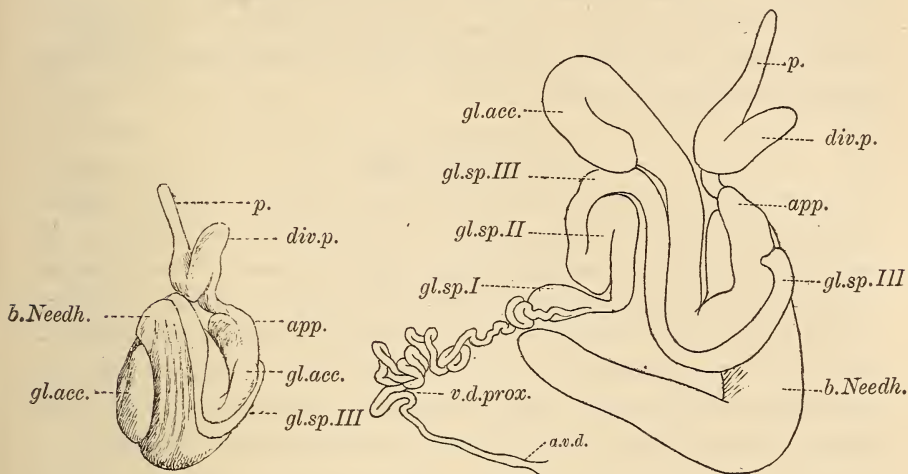


Fig. 45.

Leitungswege von *Scaevurgus unicirrus*
in situ.

Fig. 46.

Skizze des Leitungsapparates von *Scaevurgus unicirrus* (auseinandergelegt). Ventralansicht.

Die Eigentümlichkeiten der Octopoden.

Es erscheint mir nicht unzweckmäßig, hier kurz noch einmal die Charakteristika des typischen Octopoden-Leitungsapparates zusammenzufassen:

1) Das proximale Vas deferens beginnt mit einer ampullenförmigen Erweiterung, es ist lang-cylindrisch und locker aufgeknäult.

2) Die Spermatophorendrüse ist schlauchförmig, nur der erste Abschnitt einigermaßen deutlich abgesetzt.

3) Ihr Ausführungsgang ist mit den Schläuchen einer tubulösen Drüse besetzt und liegt der accessorischen Drüse (Rangierdrüse) eng an.

4) Der Flimmerkanal fehlt vollständig.

5) Die accessorische Drüse ist lang-cylindrisch bis flachkeulenförmig, nie mit Längsfalten, sondern in der Regel mit zahlreichen, in die Wand eingesenkten Drüsentubuli ausgestattet.

6) Der Blindsack ist kleiner als bei den Decapoden und liegt eng dem vorderen Teil der NEEDHAMschen Tasche an.

7) Das distale Vas deferens ist mehr oder weniger vollständig mit der Wand der NEEDHMSchen Tasche verschmolzen.

8) Die NEEDHMSche Tasche ist meist rechtwinklig umgeknickt und über das Paket der übrigen Leitungswege geschlagen. Sie nimmt in ihrer hinteren Partie drüsige Beschaffenheit an.

9) Der Penis, der bei den Decapoden fehlt oder wenigstens nicht deutlich ist, bildet auf halber Höhe ein Divertikel, das meist eine Spermatophore enthält.

c. Hectocotylieren.

Von den Octopoden im engeren Sinne trennen wir die eigentümliche Familie der Hectocotylieren, der Formen, bei denen es zu einer Ablösung des hectocotylierten Armes kommt. Diese Gruppe wird in den europäischen Meeren durch drei Arten vertreten: *Ocythoë tuberculata*, *Argonauta argo* und *Tremoctopus violaceus*. Das Männchen der letztgenannten Art ist nur sehr selten gefangen worden, während *Argonauta* und *Ocythoë* leichter zu erhalten sind. Es sind denn auch nur diese beiden Arten von mir untersucht worden.

Ocythoë tuberculata.

Wir sind berechtigt, *Ocythoë* als den den Octopoden nächststehenden Typus anzusehen. Bevor ich indessen zu einer Schilderung des Leitungsapparates dieser interessanten Form übergehe, möchte ich daran erinnern, daß sie in der Literatur bald als »*Octopus*« oder »*Tremoctopus*«, bald als »*Parasira catenulata*«, bald als »*Philonexis carenae*«, kurz im ganzen unter 16 verschiedenen Namen aufgeführt wird, wie es bei Tieren mit zerstreutem Vorkommen und stark ausgeprägtem Sexualdimorphismus passieren kann. Erst die Monographie JATTAS brachte Klärung in das Chaos und stellte fest, daß ihr nach dem Prioritätsgesetz der Name »*Ocythoë tuberculata* Rafinesque« zukommt.

Im Vergleiche mit den viel kleineren und bedeutend selteneren *Argonauta*-Männchen mußte das Männchen dieser Art von jeher das geeignetste Objekt zum Studium der Hectocotylieren darbieten, und im Anschluß daran sind auch die männlichen Geschlechtsorgane von mehreren Forschern eingehender untersucht worden. VOGT und VERANY waren es, die zuerst eine ausführliche Beschreibung gaben, auf die ich jedoch nicht näher eingehen will, da die großen Irrtümer dieser Arbeit schon im folgenden Jahre von LEUCKART aufgedeckt wurden. Um so mehr verdient die Untersuchung des letztgenannten

Forschers alle Anerkennung. Seine Abbildung des Leitungsapparates ist fast einwandfrei, nur die Deutung einzelner Teile konnte nicht zutreffend sein, da er nicht über genügendes Vergleichsmaterial verfügte. Den von VOGT als »reservoir commun« beschriebenen Anhang beschreibt er ziemlich richtig, hält aber das zu einem langen Schlauch ausgezogene Ende für ein Ligament. Den Anhang selbst bezeichnet er als Prostata, da er histologisch mit der Prostata (accessorische Drüse) übereinstimme. »Die Zweizahl der Prostataschläuche, schreibt er, scheint überhaupt bei den Cephalopoden die Regel zu sein.« Die Einmündungsweise der Drüsen hat er nicht weiter untersucht, das kleine seitliche Röhrechen des Spermatophorensackes übersehen; auch die ventrale Lage des letzteren ist ihm nicht aufgefallen. Er kommt demnach zu dem sehr richtigen Resultat, daß »*Octopus carenae* sich durch den Bau der Geschlechtsorgane ohne alle wesentliche Differenzen an die übrigen Cephalopoden und namentlich an die übrigen Arten des Genus *Octopus* anschließt«.

Sehr viel später, im Jahre 1882, wurden diese Verhältnisse von J. BROCK in durchaus selbständiger Weise nachuntersucht. BROCK kommt zu dem Ergebnis, daß *Ocythoë* hinsichtlich des Leitungsapparates von allen übrigen Formen fundamental verschieden sei. Die NEEDHAMSche Tasche hält er für das (proximale) Vas deferens, das »nach Bau und Lage dem einzigen der übrigen Cephalopoden ganz homolog sei«; in dem eigentlichen Vas deferens entdeckt er ein höchst eigentümlich gebautes zweites Vas deferens, das, wie er schreibt, »nicht nur als solches, sondern auch seinem Bau nach bis jetzt allein dasteht«. Kurz, wegen dieses Gegensatzes zu allen übrigen Formen, »der LEUCKART eigentümlicherweise verborgen blieb«, bezeichnet er *Ocythoë* als »eines der größten Rätsel, welche die Cephalopodenmorphologie bietet«.

Befand sich BROCK mit seiner Entdeckung des zweiten Vas deferens, das sogleich seinen Siegeszug durch die Lehrbücher antrat, in einem bedauerlichen Irrtum, so ist es sein Verdienst, auf Lage und Bau des Spermatophorensackes aufmerksam geworden zu sein, die ihm um so rätselhafter sein mußten, als ihm der Schlüssel zum Verständnis fehlte.

In der nachfolgenden Darstellung hoffe ich eine befriedigende Erklärung dieser Verhältnisse geben zu können. Ich möchte nur voraus bemerken, daß sich nach meiner Ansicht *Ocythoë* durchaus ungezwungen den Octopoden anreihen läßt. Dementsprechend werde ich den Leitungsapparat in der gewohnten Weise beschreiben,

indem ich für die Teile die bisher gebrauchten Bezeichnungen anwende.

Die Hauptmasse des Leitungsapparates von *Ocythoë* liegt dorsal von den Kiemengefäßen und wird daher größtenteils durch die Venenanhänge verdeckt. Sie bildet mit der Hodenkapsel zusammen ein ungefähr keulenförmiges Paket, das sich nach vorn verschmälert und schließlich in das Spermatophorenreservoir übergeht, welches sich ventral von den Kiemengefäßen befindet (Fig. 47). Der gesamte Geschlechtsapparat ist also, wie schon VOGT sich treffend ausdrückt, an den Kiemengefäßen wie an einer Wäscheleine aufgehängt. Man wird also, wenn man das Spermatophorenreservoir nach vorn

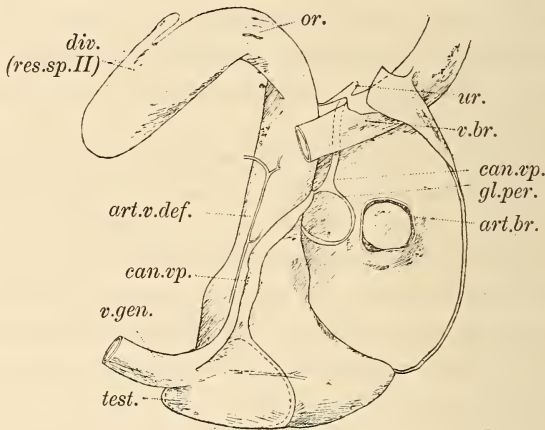


Fig. 47.

Situisskizze des Leitungsapparates von *Ocythoë tuberculata*.

umklappt, zunächst auf die mit Venenanhängen besetzte Kiemenarterie und unter dieser auf die Kiemenvene stoßen. Erst nach Durchschneidung dieser Gefäße erblickt man den Leitungsapparat etwa in der durch Fig. 47 leicht schematisierten Lage. Aus der Hodenkapsel entspringend, zieht von rechts nach links, schräg über das ganze Paket, das hier sehr dicke linke Wassergefäß nach dem linken Kiemenherzanhang, um von dort nach der Nierenpapille weiter zu verlaufen. Die letztere ist, obwohl sie zu dem ventral gelegenen Harnsack gehört, sekundär so verlagert, daß sie sich hinter den Leitungsapparat geschoben, also eine nahezu dorsale Lage eingenommen hat. Ich lege besonderen Wert darauf, die Existenz dieses linken Wasserkans zu betonen, da BROCK sie im Gegensatz zu LEUCKART entschieden in Abrede gestellt hatte. *Ocythoë* sollte mit *Argonauta*

längerung beteiligt sind, wie wir schon bei *Eledone aldrovandi* angebahnt finden. In der Tat wird der zweite Abschnitt von dem dritten nicht nur einmal, wie bei den übrigen Octopoden, sondern dreimal umkreist, ehe der dritte nach vorn zur accessorischen Drüse geht. Der erste Abschnitt, der sonst stets mit den beiden übrigen in einer Ebene liegt, ist bei *Ocythoë* aus dieser Ebene zum Teil

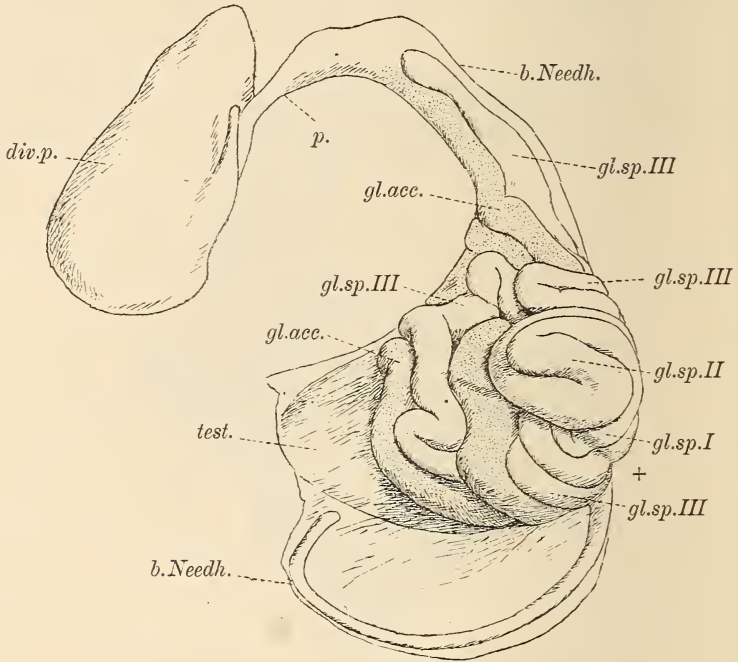


Fig. 49.

Situs des Leitungsapparates von *Ocythoë tuberculata*. Die NEEDHAMSCHE Tasche ist bei + mit einem Teil der Wand der Genitaltasche nach hinten zurückgeschlagen. Die accessorische Drüse zum Unterschied von der Spermatophorendrüse grau gehalten.

herausgedrängt und mit dem proximalen Vas deferens zusammen unter das Paket des zweiten und dritten Abschnitts geschoben worden. Alle drei Abschnitte sind äußerlich sehr wenig voneinander abgesetzt. Der dritte scheint lange parallele Längsfalten zu besitzen, die durch die Außenwand durchschimmern. Die ganze Spermatophorendrüse stellt einen Schlauch von fast gleichmäßigem Kaliber dar, der die accessorische Drüse anderthalbmal an Länge übertrifft. Zwei Drittel ihrer Gesamtlänge, die natürlich individuell verschieden sein kann, kommt auf den dritten Abschnitt, ein Verhältnis, das bei allen Octopoden ziemlich konstant zu sein scheint. Die accessorische Drüse

ist ebenfalls auffällig lang, doppelt so lang wie die gleichfalls sehr gestreckte NEEDHAMsche Tasche. Sie erlaubt keine scharfe Scheidung in Ausführungsgang und Drüse (Fig. 50). Die vorderen zwei Drittel haben sehr viel geringeren Durchmesser als der eingerollte Endabschnitt, sind indessen in ihrer ganzen Ausdehnung drüsiger Natur. Zu den bei *Octopus* beobachteten Biegungen des Schlauches, die auch hier nachweisbar sind, kommen infolge der Verlängerung des ganzen Organs noch andre hinzu. Die accessorische Drüse schiebt sich nun in mehrfachen Windungen zwischen die beiden Pakete des proximalen Vas deferens und der Spermatophorendrüse hinein, diese nach außen etwas überragend. Die Einmündung der Spermatophorendrüse in die accessorische Drüse findet auch hier in der Weise statt, daß der Ausführungsgang ein Stück an ihr entlang läuft und erst dann in sie mündet (Fig. 51). Indessen scheint der Ausführungsgang die drüsigen Anhänge, die sich bei *Octopus* fanden, nicht zu besitzen. Der Blindsack ist nur sehr klein und geradezu rudimentär zu nennen. Er liegt dem obersten Teil der NEEDHAMschen Tasche eng an, läßt indessen immer noch einen aufsteigenden und einen absteigenden Schenkel des distalen Vas deferens unterscheiden, von denen letzterer allerdings sogleich mit der NEEDHAMschen Tasche verschmilzt (Fig. 52).

Immerhin scheint mir die Richtung der Spermatophore dadurch derartig bestimmt zu werden, daß eine doppelte Umkehr auch bei *Ocythoë* notwendig eintreten muß. Das distale Vas deferens führt in eine NEEDHAMsche Tasche, die insofern einen etwas ungewohnten Anblick darbietet, als sie in ihrer ganzen Ausdehnung drüsiger Natur ist. Sie stellt einen lang-cylindrischen, ziemlich weiten Drüsensack dar, der am hinteren Ende noch einen langen viel engeren Schlauch ent-

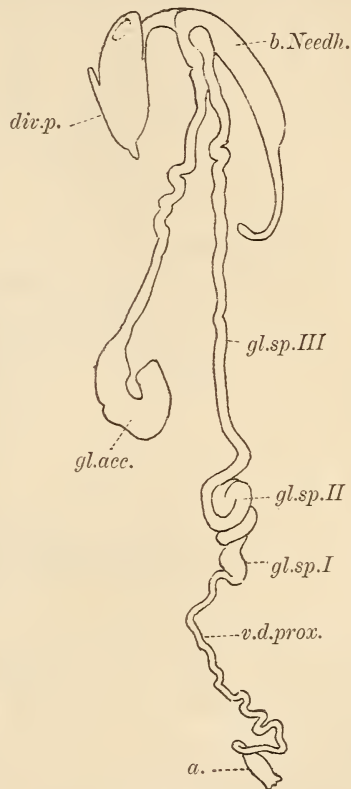


Fig. 50.

Leitungsapparat von *Ocythoë*, auseinandergelegt.

sendet, der im Bogen über das Paket der übrigen Leitungswege hinwegzieht und sich schließlich immer an der Wand der Genital-

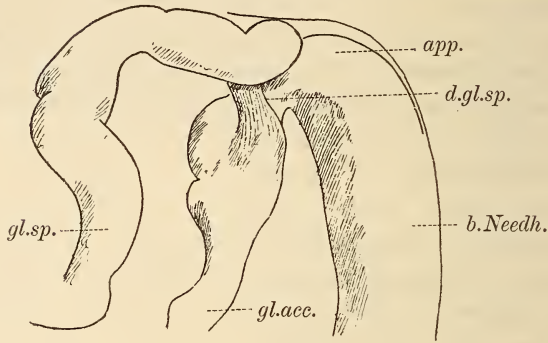


Fig. 51.

Skizze der Einmündung des Ausführungsganges der Spermatophorendrüse bei *Ocythoë*

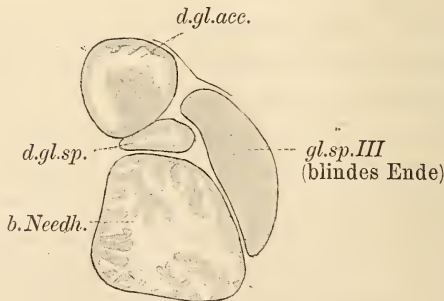
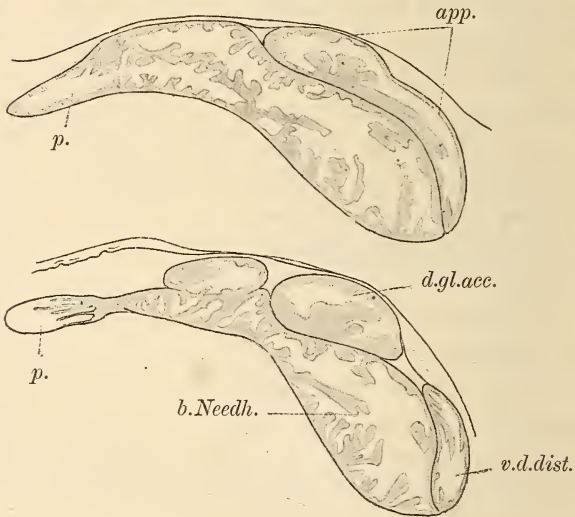


Fig. 52.

Schnittbilder zur Erläuterung des Blindsackes bei *Ocythoë tuberculata*.

tasche entlang ziehend, der Hodenkapsel nähert. Aus der Lage zu den übrigen Organen (Fig. 50) geht unzweifelhaft hervor, daß es sich tatsächlich um die NEEDHAMSche Tasche handelt. Auch würde sich das Homologon des blinden Endschlauches bei *Octopus macropus* in Gestalt des oben erwähnten kleinen Vorsprunges finden lassen. Den Charakter eines Spermatophorenreservoirs scheint das Organ hier ganz verloren zu haben; es ist ein Funktionswechsel eingetreten,

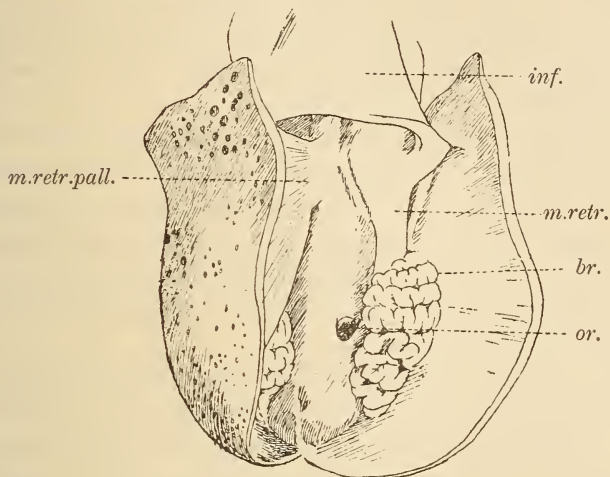


Fig. 53.

Lage der Geschlechtsöffnung bei *Ocythoë tuberculata*.

der schon bei den Octopoden dadurch eingeleitet ist, daß ein Teil der NEEDHAMSchen Tasche drüsige Funktionen übernahm. Es ergibt sich daraus, daß das Spermatophorenreservoir von *Ocythoë* dem der übrigen Octopoden nicht homolog ist. In der Tat zeigt es einen Bau, der von dem der NEEDHAMSchen Tasche grundverschieden ist. Es ist im ungefüllten Zustand klein, oval bis kurz flaschenförmig, gerundet und leicht abgeplattet und sehr muskulös. Auf der einen Seite ist es in ein hinten abgehendes und gerade nach vorn ragendes, blind geschlossenes Röhrchen ausgezogen, auf der andern Seite empfängt es das ein Stück an ihm entlang laufende sogenannte Vas efferens. Dieses »Vas efferens« bildet nun die direkte Fortsetzung der NEEDHAMSchen Tasche. Es kann somit kein Zweifel über die Bedeutung dieses sekundären Spermatophorenreservoirs bestehen. Es ist hervorgegangen aus dem schon bei typischen Octopoden auftretenden Penisdivertikel (Fig. 40). Das Vas efferens von *Ocythoë* entspricht

dem unteren Abschnitt des Penis der übrigen Octopoden¹. Durch Vergleichung mit dem Penisdivertikel anderer Octopoden habe ich mich überzeugt, daß jenes blinde Röhrechen nicht² der ursprünglichen Mündung des Penis, sondern einer seitlichen Ausbuchtung des Divertikels entspricht, in welcher in der Regel das orale Ende der Spermatophore liegt. Wenn also BROCK behauptet, zwei Öffnungen des Spermatophorenreservoirs gesehen zu haben, so halte ich es für möglich, daß er durch ein verletztes Präparat getäuscht wurde. Allerdings fand ich bisweilen sowohl das kleine Röhrechen als auch die eigentliche Mündungsstelle geschlossen, vermute aber, daß normalerweise nur die letztere nach außen aufbricht.

Das Verhalten von *Ocythoë* ist keineswegs sehr überraschend, wenn man sich vergegenwärtigt, daß beispielsweise bei *Octopus macropus* nur eine ganz geringe Zahl von sehr langen Spermatophoren ausgebildet wird, von denen immer eine in das Penisdivertikel abgeschoben wird. Denkt man sich die Zahl der Spermatophoren bis auf eine vermindert, so bleibt überhaupt keine Spermatophore in der NEEDHAMSchen Tasche zurück.

Auch der angeblich auffällig abweichende Bau der Spermatophore selbst scheint durchaus nicht im direkten Gegensatz zu dem Verhalten der übrigen Octopoden zu stehen. Aus der Tatsache, daß der Spermaschlauch bereits in der Spermatophorendrüse in spiraligen Windungen liegt, ergibt sich, daß er der Spermaspirale der übrigen Octopoden homolog ist, die normalerweise in das Etui eingeschlossen bleibt, ausgewickelt aber eine bedeutende Länge erreicht. Es scheint nun, daß das Etui, so weit es die Spermaspirale umgibt, frühzeitig verloren geht, und namentlich an Spiritusexemplaren im Spermatophorenreservoir nicht mehr nachzuweisen ist. Auf diese Weise ist es verständlich, daß LEUCKART sich täuschen ließ und die ausgewickelte Spirale für den eigentlichen Körper der Spermatophore hielt und so als Maß für die Spermatophore drei Rheinische Fuß herausbrachte. Will man aber die Länge dieser Spermatophore mit der der übrigen vergleichen, so darf man die Spirale nicht auseinanderwickeln, und dann ist die Länge nicht so ungeheuerlich. In diesem Punkt muß ich VOGT recht geben, der dieses Verhalten richtig erkannt hat.

Das Spermatophorenreservoir scheint erst bei praller Anfüllung

¹ Das Spermatophorenreservoir erhält seine ventrale Lage dadurch, daß der Penis sich über die Kiemengefäße hinweggekrümmt hat, der ja sonst in die Mantelhöhle vorragt.

² Wie in meiner vorläufigen Mitteilung vermutet wurde.

durch die Spermatophore an einem Orte geringsten Widerstandes gesprengt zu werden. Über die Art und Weise, wie die Spermatophore schließlich das Reservoir verläßt, bin ich nicht völlig ins klare gekommen.

Um noch einmal kurz die Haupteigentümlichkeiten des Leitungsapparates von *Ocythoë* zusammenzufassen, so ist vor allem eine bedeutende Streckung aller Teile im Zusammenhang mit der Bildung einer einzigen Spermatophore sehr auffällig. Der Ausführungsgang der Spermatophorendrüse ist verkürzt, der Blindsack und das distale Vas deferens rudimentär. Indessen muß auch bei *Ocythoë* eine Umkehr der Spermatophore noch stattfinden. Der lange Spermaschlauch wird indessen niemals ausgestreckt, sondern behält durchaus seine spiralförmige Aufwindung bei. Die NEEDHAMSche Tasche hat sich der Form der Spermatophore angepaßt, indem die obere erweiterte Hälfte den Spermaschlauch aufnimmt, während der projektile Schlauch in die viel engere, blind geschlossene untere Hälfte zu liegen kommt. Die Spermatophore bleibt jedoch hier nicht liegen, sondern wird, nun wieder mit dem aboralen Pol voran, in das dem Penisdivertikel homologe sekundäre Spermatophorenreservoir abgeschoben. Ich vermute, daß sie auch mit dem aboralen Pol voran in den Hectocotylus eintritt, konnte indessen den sicheren Nachweis bis jetzt nicht erbringen.

Es scheint mir unzweifelhaft festzustehen, daß *Ocythoë* durchaus als Octopode betrachtet werden kann, ja es scheint mir, daß wir diese Art für viel näher mit den typischen Octopoden verwandt halten müssen, als z. B. *Eledone*, eine Gattung, die jedenfalls schon viel früher sich vom Octopodenstamm abzweigte.

Argonauta argo.

Durch die Liebenswürdigkeit von Prof. CHUN und Herrn Dr. LO BIANCO war ich in der Lage, mehrere der seltenen *Argonauta*-Männchen zu untersuchen. Es existieren bisher nur wenige Angaben in der Literatur über die Anatomie des männlichen Tieres. H. MÜLLER entdeckte es im Jahre 1842 in Messina, begnügte sich aber damit, das Vorhandensein eines Hodens zu konstatieren, so daß wir immer noch keine Kenntnis von den ausleitenden Wegen der *Argonauta* haben.

Bei *Argonauta argo* nimmt der gewaltig entwickelte Hoden fast den gesamten Eingeweidesack für sich in Anspruch (Fig. 54). Der Verdauungsapparat wird schräg nach vorn auf die rechte Seite gedrängt und die Venenanhänge nach vorn verlagert, so daß die Nieren-

öffnungen durch die Kiemen verdeckt werden. Der ausleitende Apparat liegt als flachgedrücktes Paket der linken Seite der Hodenkapsel an. In analoger Weise wie bei *Ocythoë* liegt ein sekundäres Spermatophorenreservoir auf der Ventralseite des Körpers über den Venenanhängen. Es werden somit über drei Viertel des Eingeweidesackes von den Geschlechtsorganen eingenommen.

Was an dem Paket des Leitungsapparates zunächst äußerlich

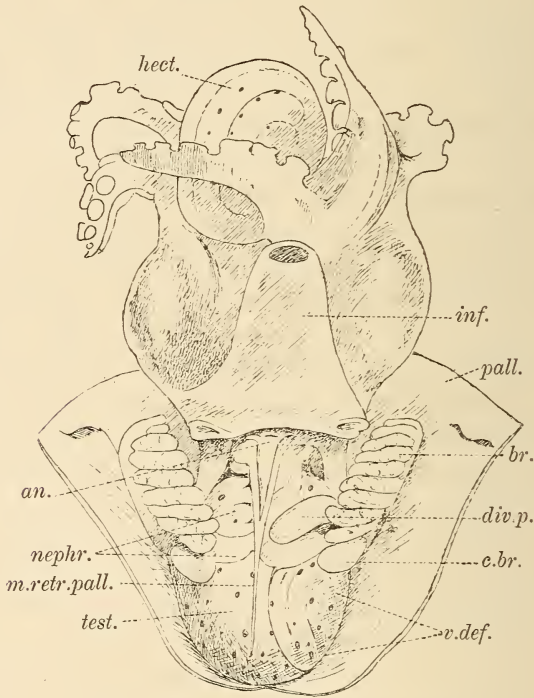


Fig. 54.

Situs von *Argonauta argo* ♂.

auffällt, ist eine auf seiner rechten Seite liegende, halbkreisförmig gebogene Drüse, die mit der sonst hier liegenden accessorigen Drüse wenig Ähnlichkeit hat (Fig. 55). Anderseits bemerkt man auf der linken Seite des Pakets keine Spur von einer NEEDHAMSchen Tasche. Es stellt sich nun heraus, daß die accessorige Drüse fast ganz rückgebildet und zu einem kleinen Blindsack zusammengeschrumpft ist, während die NEEDHAMsche Tasche, eben jene große Drüse, an die durch die Rückbildung der accessorigen Drüse frei gewordene Stelle gerückt ist.

Dieser überraschende Wechsel der Lagerung kommt dadurch zustande, daß der obere Teil des Pakets während der Embryonal-

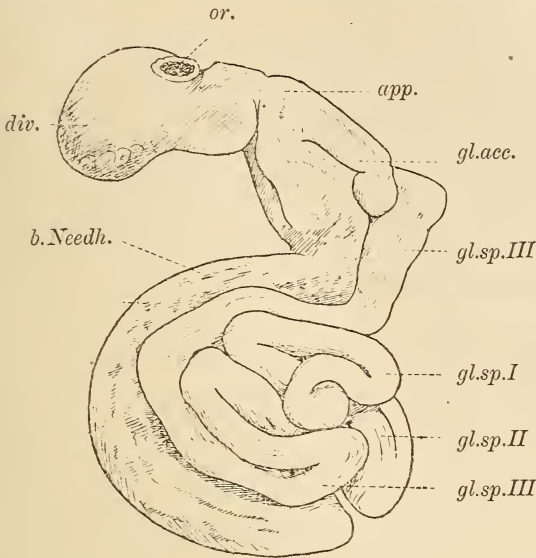


Fig. 55.

Leitungsapparat von *Argonauta argo*. Ventralansicht.

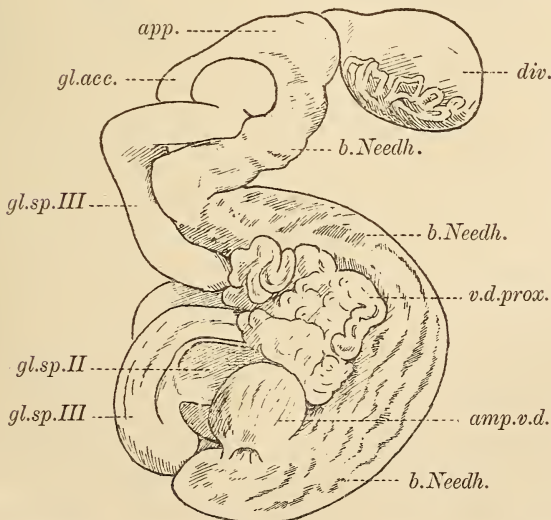


Fig. 56.

Leitungsapparat von *Argonauta argo*. Dorsalansicht.

entwicklung, also zu einer Zeit, wo die NEEDHAMSCHE Tasche noch kurz ist, eine Drehung ausführt, so daß die Tasche, wenn sie sich

im Laufe der weiteren Entwicklung zu strecken beginnt, anstatt den Knäuel des Vas deferens auf der linken Seite zu umwachsen, nun auf die rechte Seite gerät und sich nach Art der accessorischen Drüse, halbkreisförmig um die Spermatophorendrüse herumlegt (Fig. 56). Wie aus Fig. 56 sich ergibt, liegt der Blindsack des distalen Vas deferens und das Ende der Spermatophorendrüse nun auf der Unterseite des Pakets, das Rudiment der accessorischen Drüse an der linken Kante. Die untere Hälfte des Pakets hat ihre Lage durchaus beibehalten. Unmittelbar an der Hodenkapsel liegt das aufgeknäuelte proximale Vas deferens, das mit einer mächtigen, ovalen Ampulle beginnt. Die Spermatophorendrüse ist von beträchtlicher Länge, wenn auch nicht so lang wie bei *Ocythoë*. Die S-förmige Figur ist, im Gegensatz zu *Ocythoë*, durch Verlängerung des zweiten Abschnitts stark gestreckt. Durch Verlängerung des ersten Abschnitts, die diesen zwingt, drei sekundäre Knicke in einer Ebene zu bilden, ist die ursprüngliche Lagerung ziemlich verwischt. Eine deutliche äußere Abgrenzung der Abschnitte der Spermatophorendrüse läßt sich nicht durchführen. Der Blindsack des distalen Vas deferens ist noch mehr rückgebildet als bei *Ocythoë*. Es scheint, daß die Spermatophoren direkt aus der Spermatophorendrüse in den sekundären Spermato-phorensack gelangen können, daß also die doppelte Umkehr und im Zusammenhang damit die polare Differenzierung der Spermatophore hier aufgegeben worden ist. Indessen bedarf diese Frage noch der Untersuchung. Die NEEDHAMSche Tasche ist nach ihrer reichlichen Faltenbildung drüsiger Natur. Von der schlauchförmigen Verlängerung ihres blinden Endes findet sich im Gegensatz zu *Ocythoë* keine Spur. Indessen weiß ich nicht, ob es gerechtfertigt ist, daraus auf eine Rückbildung des projektilen Schlauches der Spermatophore zu schließen. Die rudimentäre accessorische Drüse ist am Ende deutlich keulig oder knollenförmig verdickt, offenbar ein Überrest des ursprünglichen eigentlichen Drüsenkörpers. Das sekundäre Spermato-phorenreservoir ist oval, durchscheinend und dem von *Ocythoë* ähnlich. Es hatte bei einem Exemplar eine große, wulstig gerandete Öffnung an der Stelle des sekundären Durchbruchs. An Stelle des blindgeschlossenen Röhrchens zeigt sich eine beulenartige Vorwölbung.

Der Leitungsapparat von *Argonauta* stellt eine Weiterbildung des Apparates von *Ocythoë* dar und unterscheidet sich von ihm durch die fast vollständig durchgeführte Rückbildung der Teile, die mit der offenbar zwecklos gewordenen doppelten Umkehr in Verbindung stehen.

d. *Opisthoteuthis depressa*.

Ich möchte an dieser Stelle mit einigen Worten auf den Leitungsapparat von *Opisthoteuthis* eingehen. Aus der Beschreibung von Dr. W. TH. MEYER¹ geht hervor, daß wir es mit einer höchst abernanten Form zu tun haben; ich möchte indessen die Vermutung aussprechen, daß, wenn *Opisthoteuthis* ein echter Octopode ist, auch der Leitungsapparat sich mindestens unter Benutzung der bei den übrigen Dibranchiaten vorhandenen Organe differenziert haben muß. Auf Grund des Studiums der Schnitte, die mir Herr Dr. MEYER freundlicherweise zur Verfügung stellte, möchte ich folgende Deutung für annähernd richtig halten.

Der von MEYER als Vas deferens bezeichnete Teil ist durchaus mit dem proximalen Vas deferens der übrigen Cephalopoden vergleichbar, ebenso der erste und zweite Abschnitt der Spermatophorendrüse (Vesicula seminalis), welche indessen beide wie auch das proximale Vas deferens mehr an *Eledone* und *Sepiolo* als an die typischen Octopoden erinnern. Dagegen scheint der dritte Abschnitt² der Spermatophorendrüse nur bis an die Stelle zu reichen, wo auf der einen Seite beim jungen Tier drei kleine Drüsenschläuche, beim erwachsenen Tier eine größere Drüse liegt. Nur bis hierher läßt sich der Wulst verfolgen. An dieser Stelle, wo bei den Decapoden nach der einen Seite der Flimmergang, nach der andern Seite der Ausführungsgang nach der accessorischen Drüse abgeht, scheint auf beiden Seiten eine drüsige Differenzierung eingetreten zu sein, von denen eine einer rudimentären Rangierdrüse (accessorische Drüse) entsprechen könnte; dann würde der von hier aus nach vorn verlaufende Kanal den Ausführungsgang der accessorischen Drüse darstellen, der schließlich unter völligem Schwund des Vas deferens-Blindsackes nach der NEEDHAMSchen Tasche führen würde. Ich halte daher im Einverständnis mit Herrn Dr. MEYER das Spermatophorenreservoir von *Opisthoteuthis* für durchaus homolog der NEEDHAMSchen Tasche, zumal da es, ähnlich wie letztere bei vielen Octopoden, nach vorn bauchig vorgewölbt ist. Ihre bedeutende Verkürzung hängt offenbar mit der Rückbildung der Spermatophoren zusammen. Es bleiben nun die drei gewaltigen Anhangsdrüsen des Penis übrig. Es liegt nahe

¹ W. TH. MEYER, Über den männlichen Geschlechtsapparat von *Opisthoteuthis depressa* Ij. u. Ik. Zool. Anz. März 1906. Nr. 25. — Siehe auch: Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. S. 183. (Zusatz bei der Korrektur.)

² Der Umstand, daß der III. Abschnitt bei *Opisthoteuthis* mit Falten besetzt ist, findet eine Parallele bei *Eledone moschata*.

anzunehmen, daß sie zu dem Penisdivertikel der Octopoden in irgend welcher Beziehung stehen. In der Tat zeigt ein Vergleich mit dem Penis von *Scaevurgus unicolor* (Fig. 42), daß eine solche Beziehung wohl möglich ist. Man denke sich, es sei zunächst zur Entlastung der NEEDHAMSchen Tasche jene Vorpostenstation für die Spermatophoren eingerichtet worden, aber ehe sie zu einer ähnlichen Ausbildung gelangte, wie bei den Hectocotyliferen, durch die beginnende Rückbildung der Spermatophoren wieder unnötig geworden. Die Folge war, daß die NEEDHAMSche Tasche als Reservoir beibehalten wurde, und jenes in der Entwicklung begriffene Gebilde die drüsigen Funktionen übernahm. Die nicht völlig symmetrische Lage der paarigen Drüsen und die innerhalb des Drüsenpakets zu konstatierende Kniebildung des Penis, durch die die unpaare Drüse als hintere Aussackung des distalen Penisabschnittes erscheint (verglichen mit dem aus einer Knotenwindung hervorgegangenen Penisdivertikel), sprechen dafür, daß diese Annahme richtig ist.

Opisthoteuthis würde demnach das Endglied einer von primitiven Octopoden abzweigenden selbständigen Entwicklungsreihe darstellen, deren Zwischenglieder, die wahrscheinlich unter den echten Cirroteuthiden zu suchen sein werden, uns leider zur Untersuchung nicht vorlagen.

Konnten wir die echten Octopoden als eine Umbildung des bei den Decapoden herrschenden Typus betrachten, so zeigt es sich, daß wiederum die Hectocotyliferen und andererseits *Opisthoteuthis* die äußersten Konsequenzen dieser Umbildung gezogen haben. Eine große Zahl der bei den Octopoden vorliegenden anatomischen Verhältnisse lassen sich nur verstehen, wenn wir annehmen, daß die jetzt lebenden Octopoden mit den jetzt lebenden Decapoden gemeinsamen Ursprungs sind und ursprünglich ebenfalls pelagische Lebensweise führten. Während nun die Decapoden pelagische Lebensweise beibehielten, und nur verhältnismäßig geringe Veränderungen erfuhren, die auf eine immer vollkommeneren Anpassung an das pelagische Leben hinausliefen, haben die Octopoden durch einen Wechsel in der Lebensweise bedeutende Umbildungen des ganzen Körpers und vor allem auch der Geschlechtsorgane durchgemacht.

Betrachten wir die jetzigen Octopoden als das Resultat einer solchen, verhältnismäßig spät eingetretenen Umbildung, so müssen wir sie unbedingt als den jüngeren Dibranchiatenstamm bezeichnen.

Ich halte es für nicht angebracht, die Spermatophoren der Octopoden als Rück- und Umbildungen der Spermatophoren etwa eines *Illex* zu

betrachten. Wir haben in den komplizierten Anheftungsmechanismen der Spermatophore mancher Decapoden einen Höhepunkt der Entwicklung, der gewiß nicht von der Octopodenspermatophore erreicht worden ist. Gleichwohl muß nach dem Bau des Leitungsapparates eine gewisse Differenzierung zum Zweck der äußeren Befruchtung im Anschluß an die pelagische Lebensweise bei den Stammformen der Octopoden bestanden haben, und es sprechen viele Gründe dagegen, die Octopoden etwa als von Anfang an mit den Decapoden parallel laufende »litorale Facies« aufzufassen.

3. Übersicht über die Umbildungen des Leitungsapparates bei den einzelnen Arten.

Betrachten wir vergleichend die verschiedenen Formen des Leitungsapparates der Dibranchiaten, so erhalten wir eine fast kontinuierliche Reihe von Übergängen, als deren Endglieder wir einerseits *Pterygioteuthis* und *Calliteuthis*, andererseits *Argonauta* und *Opisthoteuthis* auffassen können. Es scheint also die tatsächliche Verwandtschaft aller dieser Arten außer allem Zweifel zu stehen. Da nun der Leitungsapparat der Decapoden sich unmöglich als das Umbildungsprodukt des Octopodenapparates auffassen läßt, wohl aber das Umgekehrte mit Leichtigkeit für jedes einzelne Organ durchgeführt werden kann, ich erinnere nur an die Ausbildung des sekundären Spermatophorenreservoirs, das Verschmelzen des distalen Vas deferens mit der NEEDHAMSchen Tasche usw., da ferner der Bau des Decapodenapparates auch ohne den Vergleich mit den Octopoden verständlich ist, so habe ich mich überzeugt, daß die Decapoden zweifellos als die Vorgänger der Octopoden zu gelten haben. Schwieriger ist es, innerhalb der Decapodengruppe sicher die primitiven von den jüngeren Formen zu sondern. Indessen lassen sich doch, wenn wir die in der Umbildung zu den Octopoden ausgesprochene Entwicklungsrichtung berücksichtigen, gewisse Formen als typische Decapoden von andern trennen, die sich dem Octopodentypus nähern. Solche Annäherungen an das Verhalten der Octopoden haben wir in dem Auftreten von Querfalten in der accessorischen Drüse bei *Sepia*, dem Bau des ersten Abschnittes der Spermatophorendrüse bei *Sepiola*, der beginnenden Differenzierung eines Halses der NEEDHAMSchen Tasche bei *Rossia* und endlich in dem Zusammenrücken aller Teile bei andern Myopsiden.

Aus dem Umstand, daß der Blindsack bei den Octopoden verschwindet, der erste Abschnitt der Spermatophorendrüse rückgebildet

wird, und die NEEDHAMSche Tasche eine Arbeitsteilung in ein Reservoir und einen muskulösen Penis aufweist, können wir schließen, daß diejenigen Formen das primitivste Verhalten zeigen, bei denen der Blindsack und der erste Abschnitt der Spermatophorendrüse relativ am größten, und wo von einer Trennung der Tasche in Fundus und Penis noch keine Andeutung vorhanden ist. Aus diesem und noch andern Gründen möchte ich CHUN darin unbedingt bestimmen, wenn er die Oegopsiden als die primitivsten der jetzt lebenden Cephalopoden betrachtet, da in dieser Gruppe sich mehr ursprüngliche Verhältnisse gehalten haben, als in irgend einer andern.

Wollen wir aber nach der tatsächlichen Urform des Leitungsapparates suchen, so dürfen wir nicht ohne weiteres zu den Oegopsiden greifen, sondern müssen aus allen Gruppen die offenbar primitiven Verhältnisse zusammensuchen.

Wenn die komplizierten Anhangsapparate der Spermatophorendrüse der Decapoden uns Zweifel machen können, so zeigt uns doch das, wenn auch vielleicht sekundär primitive Verhalten der Octopoden, daß wir diese Drüse nur als einen differenzierten Teil des Leitungsweges, also eines einfachen Kanals auffassen dürften. Andererseits können wir den Blindsack des distalen Vas deferens als eine bloße Knickung dieses Kanals ansehen, da wir ein solches Verhalten bei *Sepiolo (japonica)* noch vor uns haben, und da sich wohl die Entstehung des Blindsackes aus einem Knick, nicht aber das Umgekehrte begreifen ließe. In ähnlicher Weise zeigt sich durch die Vergleichung verschiedener, besonders noch unausgebildeter Formen, daß auch die Einmündungsweise des distalen Vas deferens in die NEEDHAMSche Tasche eine Biegungsstelle des Ganges und die Tasche nur eine Differenzierung der distalen Partie des Leitungsweges darstellt.

Wir sind also per exclusionem zu dem Resultat gekommen, daß die Urform des Leitungsapparates ein einfacher Kanal ist, welcher eine einzige Anhangsdrüse, eben die accessorische Drüse, besitzt. Alle Angaben über eine »Zweizahl der Prostata« usw. sind durchaus von der Hand zu weisen. Paarige Anhangsdrüsen kennen wir bei Dibranchiaten nur bei *Opisthoteuthis*. Obwohl diese vielleicht mit viel größerem Recht den Namen »Prostata« führen könnten als die accessorische Rangierdrüse, so konnte doch keiner der Autoren diese erst jetzt von MEYER beschriebene Form im Auge haben. Daß diese paarigen Drüsen als sekundäre Differenzierungen der distalen Partie der NEEDHAMschen Tasche aufzufassen sind und keinesfalls als primäre Anhangsorgane, brauche ich wohl nicht zu wiederholen.

Indem ich mir vorbehalte, im nächsten Kapitel diese Urform des Leitungsapparates weiter zu analysieren, möchte ich hier nur eine gedrängte Übersicht der von den Oegopsiden zu den höchsten Octopoden fast in gerader Linie fortschreitenden Umbildungsreihe der einzelnen Organe anschließen.

Wir beobachten, daß das proximale Vas deferens im allgemeinen geringe Veränderungen durchgemacht hat. Abgesehen von der ampullenartigen Erweiterung des Anfangsteils, die bei vielen Formen eintritt, wiederholen die Octopoden das Vas deferens der Decapoden, während sich anderseits für das Verhalten bei *Eledone* und *Opisthotenthis* eine Analogie in *Sepiola* findet. Die Spermatophorendrüse, bei den Oegopsiden durch die scharfe Sonderung der Abschnitte am höchsten differenziert, sehen wir bei den Octopoden zu einem einfachen Schlauch werden, der durch Verlängerung der Teile den Mangel einer Differenzierung ersetzt. Auch hier fanden wir in *Eledone* vermittelnde Übergänge. Im Gegensatz zur Spermatophorendrüse nimmt die accessorische Drüse in der Octopodengruppe an Bedeutung zu. Die schon bei *Sepia* beginnende und bei *Eledone* noch nicht völlig durchgeführte Ausgestaltung durch verschmelzende Sekundärfalten führt von der einfach längs gefalteten Drüse der Oegopsiden zu dem massigen Organ der Octopoden, das erst bei den abgeleiteten Formen zu verschwinden beginnt. Für den Blindsack des distalen Vas deferens dagegen konstatieren wir eine ständige Rückbildung von der relativ bedeutenden Ausbildung bei manchen Oegopsiden bis auf minimale Rudimente bei den Hectocotylieren. Das distale Vas deferens, d. h. der undifferenzierte Teil des Leitungsweges, ist da, wo es offenbar einen zwecklosen Umweg beschrieb, mit der Wand der ihm zunächst liegenden NEEDHAMSchen Tasche verschmolzen oder, was im Prinzip auf das gleiche hinausläuft, bedeutend verkürzt worden (wie bei *Eledone moschata*). Wieder haben wir in der Gattung *Eledone* die vermittelnden Übergänge.

Die bedeutendsten Umbildungen hat der distalste Abschnitt, die NEEDHAMSche Tasche, erfahren. Die auffällige Spiralwindung ist bei den Sepiolini noch locker. Bei andern Decapoden haben sich die Windungen aneinander gelegt, so daß es durch teilweise Verschmelzung der Wände der Tasche zur Bildung eines Wulstes gekommen ist. Während die Spiralwindung selbst bei den Octopoden mehr und mehr verwischt wird, erhält sich bei ihnen der Wulst. Gleichzeitig tritt, schon bei *Sepia* und *Rossia* angebahnt, eine Arbeitsteilung der NEEDHAMSchen Tasche in Spermatophorenreservoir und muskulösen

Penis ein, während der Fundus der Tasche drüsige Funktionen übernimmt. Ein Schritt weiter, und die Aussackung dieses Penis, deren erste Andeutung wir bei *Eledone* beobachten, wird zum sekundären Spermatophorenreservoir: der Fundus der Tasche ist vollständig zur Drüse geworden. Das Verhalten von *Argonauta* und *Opisthoteuthis* deutet entschieden darauf hin, daß auch der NEEDHAM'Schen Tasche ein Rückbildungsprozeß bevorsteht.

Das einzige Organ, auf welches eine scharfe Trennung der Decapoden und Octopoden sich gründen könnte, ist der Flimmergang, der den letzteren fehlt, ohne daß sich irgendwelche Übergangsstadien der Rückbildung fänden. Indessen kann diese Lücke wohl kaum die Einheitlichkeit stören.

Charakteristisch ist, daß die Neubildungen im wesentlichen an die distalen Partien des Leitungsapparates anknüpfen, während die proximalen eine regressive Entwicklung aufweisen. So haben wir den überraschenden Gegensatz, daß bei den primitiven Oegopsiden der erste Abschnitt der Spermatophorendrüse, bei *Opisthoteuthis* das Penisdivertikel alle übrigen Teile an Bedeutung übertrifft.

Ich kann mir diese Erscheinung nur durch die Annahme erklären, daß den Organen eine gewisse individuelle Entwicklung zukommt, die, nachdem sie ihren Höhepunkt überschritten hat, schließlich eine gewisse Altersgrenze erreichen muß. Organe, die den Höhepunkt ihrer Entwicklung noch nicht überschritten haben, werden bei einer Änderung der Existenzbedingungen umgebildet (Penisdivertikel von *Opisthoteuthis*), während alternde Organe bei einem Wechsel der Existenzbedingungen nicht mehr ausgestaltet werden können und zugrunde gehen. Wir finden also ein Fortschreiten von den proximalen zu den distalen Partien, indem zunächst der (dem Hoden zunächst gelegene) mesodermale Teil des Leitungsapparates und endlich in immer höherem Maße die distalen (ektodermalen?) Teile des Leitungsapparates zu Neubildungen benutzt werden, da die früher differenzierten Teile sich nicht mehr ausgestalten lassen.

III. Phylogenetische Entwicklung des Leitungsapparates.

Ich habe versucht zu zeigen, daß alle verschiedenen Formen des Leitungsapparates bei den einzelnen Arten sich als Umbildungen einer einheitlichen Grundform auffassen lassen, die wir annähernd bei den Oegopsiden vorfinden. Es gelang nachzuweisen, daß der Leitungsapparat sich im wesentlichen auf einen einfachen Kanal

zurückführen läßt und daß, mit Ausnahme der accessorischen Drüse, welche wir als ein in diesen einmündendes Anhangsorgan auffassen mußten, alle drüsigen Apparate Differenzierungen der Wände dieses Kanals darstellen. Von dem nur bei Dekapoden vorkommenden Flimmergang soll hier einstweilen abgesehen werden, da er für die Ausleitung der Geschlechtsprodukte nebensächlich ist, dagegen möchte ich den Versuch machen, die accessorische Drüse als ein die Harmonie störendes Gebilde zu beseitigen.

Als Ausgangspunkt wähle ich die Beobachtung, daß sich, wie schon mehrfach angedeutet, eine Reihe von außerordentlich konstanten Windungen oder Knickungen des Leitungsweges nachweisen lassen, die der Differenzierung als Grundlage dienen, und von denen die definitive Lagerung der einzelnen Organe bestimmt wird. Während das proximale Vas deferens, fast in seiner ganzen Ausdehnung von gleichartiger Struktur, je nach seiner Länge bald ganz gerade, bald in mehr oder weniger Windungen angeordnet ist, sind die Windungen der Spermatophorendrüse bereits so konstant, daß sie einen Anhaltspunkt für die Trennung der histologisch verschiedenen Abschnitte geben.

Die Einmündung des proximalen Vas deferens in den ersten Abschnitt der Drüse findet in der Weise statt, daß es zunächst ein Stückchen gerade nach vorn an diesem entlang läuft, dann plötzlich umknickt und gerade die entgegengesetzte Richtung einschlägt, indem es sich gleichzeitig zu einem drüsigen Hohlraum erweitert. Schon nach kurzem Verlauf wiederholt sich das gleiche: der Drüsenkanal biegt nach vorn um und verläuft nun wieder in der ursprünglichen Richtung des einmündenden Vas deferens. Die so entstandene drüsig differenzierte Schleife, deren beide Schenkel bei vielen Arten völlig verschmelzen können, bildet den ersten Abschnitt; dieser bildet also zusammen mit dem einmündenden Endabschnitt des proximalen Vas deferens eine S-förmige Figur. Der zweite Schenkel des ersten Abschnitts wiederholt nun das gleiche Verfahren: nachdem er bis in die Höhe des ersten vorgeückt ist, biegt er wieder nach rückwärts um. Diese Stelle, welche den Übergang zum zweiten Abschnitt bezeichnet, zeigt oft anstatt eines scharfen Knicks, den die enorme Oberflächenvergrößerung und Verdickung der Wände nicht gestatten, nur eine bogenförmige Krümmung. Tatsächlich verläuft das Lumen des zweiten Abschnitts schließlich wieder in entgegengesetzter Richtung wie der zweite Schenkel des ersten Abschnitts. Auch das Ende des zweiten und der Beginn des dritten Abschnitts wird durch einen ziemlich

plötzlichen Knick markiert. Wir erhalten also, wenn wir von der speziellen Zusammensetzung des ersten Abschnitts absehen, für die gesamte Spermatophorendrüse wieder eine S-förmige Knickfigur, auf die ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung hingewiesen habe.

Denken wir uns den Leitungsapparat etwa so orientiert, daß die Richtung der Knicke, die meist etwas verlagert sind, ungefähr senkrecht zur Längsachse des Tieres steht, so konstatieren wir vier abwechselnd nach links und rechts verlaufende, also regelmäßig alternierende Knicke. Es könnte dieses Verhalten die Vermutung nahe legen, daß es sich hier um eine Gesetzmäßigkeit handelt. In der Tat verläuft auch der Ausführungsgang der Spermatophorendrüse wieder in entgegengesetzter Richtung wie der dritte Abschnitt: Ging dieser nach rechts, so biegt der Ausführungsgang scharf nach links ab. Sollte wirklich eine gesetzmäßige Anordnung dieser Knicke vorliegen, so müßte man nun erwarten, daß der Ausführungsgang in scharfem Knick nach rechts umböge. Er führt aber in die accessorische Drüse. Es finden sich nun zwei Fälle realisiert: Entweder der Ausführungsgang der accessorischen Drüse verläuft gesondert und dann gerade in entgegengesetzter Richtung wie der Ausführungsgang der Spermatophorendrüse; die Spermatophoren gehen dann durch den einen hinein und durch den andern hinaus, oder es existiert nur ein Gang, und die Spermatophoren verlassen die accessorische Drüse auf dem gleichen Wege, auf dem sie hineingekommen sind. Wäre es nun nicht naheliegend, anzunehmen, daß dieser einfache Gang aus der Verschmelzung zweier gesonderter Gänge entstanden wäre, ja daß die Drüse selbst auf die Verschmelzung zweier Schenkel eines an dieser Stelle liegenden Knickes zurückgeführt werden könnte? Diese Auffassung würde die eigentümliche Gepflogenheit der Spermatophoren, jedesmal in die Drüse hineinzugehen und wieder umzukehren verständlich machen, als eine Reminiszenz aus der Zeit, da noch eine einfache Biegung an dieser Stelle bestand. Wir würden also, wenn diese Annahme richtig ist, in der accessorischen Drüse einen Knick von links nach rechts vor uns haben und damit bereits sechs regelmäßig zwischen links und rechts alternierende Knicke.

Um so unangenehmer fällt es auf, daß der nächste, stets sehr deutlich ausgesprochene Knick, der Blindsack des distalen Vas deferens, wieder von links nach rechts umbiegt, also in gleicher Richtung wie der hypothetische Knick der accessorischen Drüse, und damit die ganze Gesetzmäßigkeit durchbricht. Die Einmündungsstelle des distalen Vas deferens an der Basis der NEEDHAMschen Tasche

bildet allerdings wieder einen mit dem Blindsack alternierenden Knick.

Indessen zeigt es sich, daß der Widerspruch nur ein scheinbarer ist. Es fällt zunächst auf, daß die NEEDHAMSche Tasche in der Regel in der Längsachse des Tieres liegt, während die übrigen, differenzierten Teile des Leitungsapparates, die accessorische Drüse und die einzelnen Abschnitte der Spermatophorendrüse, mit ihren Längsachsen zwar alle untereinander parallel verlaufen, mit der des Tieres aber einen gewissen, wenn auch nicht rechten Winkel bilden (wie aus der schematischen Zeichnung [Fig. 57] hervorgeht). Während die Windungen der genannten Teile ziemlich deutlich in einer Ebene angeordnet sind, fällt die NEEDHAMSche Tasche aus dieser Ebene heraus. Denken wir uns nun NEEDHAMSche Tasche und distales Vas deferens um den Blindsack als Achse nach rechts hinten um das Paket herumgedreht, so erhalten wir eine Lagerung, die allen gewünschten Anforderungen entspricht. Die Längsachse der NEEDHAMSchen Tasche liegt nun der der übrigen Organe parallel, sie liegt in einer Ebene mit ihnen, und der Blindsack, wie auch die Mündung des distalen Vas deferens fügen sich ohne weiteres in die Reihe der regelmäßig alternierenden Knicke. Es hat also den Anschein als sei dies die ursprüngliche Lagerung der NEEDHAMSchen Tasche und als habe sie aus irgendwelchen Gründen die Drehung oder Wanderung ausgeführt, die wir sie eben in Gedanken in umgekehrter Richtung zurücklegen ließen. Eine einfache Überlegung erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß diese Annahme richtig ist. Mit der Ausbildung der NEEDHAMSchen Tasche als Spermatophorenreservoir und mit der Zunahme der Spermatophorenproduktion mußte eine beständige Vergrößerung dieses Organs eintreten. Links, an der Mündungsstelle, an der Epidermis festgewachsen, konnte sie sich nur in der Richtung nach rechts ausdehnen, wo sie an den übrigen Organen des Eingeweidesackes bald auf Widerstand stoßen mußte. Sie konnte sich also nur soweit verlängern, wie ihr die dort lagernden Organe gestatteten. Ging die Verlängerung aber noch weiter, so mußte die Tasche gewissermaßen abgleiten und eine andre Richtung einschlagen, in der sie mehr Platz hatte.

Die notwendige Folge der stetig zunehmenden Vergrößerung und Verlängerung der NEEDHAMSchen Tasche ist, daß sie sich schließlich in der Richtung des geringsten Druckes einstellen muß, d. h. in die Längsachse des Tieres. Und nicht genug damit, sie muß auch noch auf die linke Seite des Pakets der übrigen Leitungswege rücken,

weil nur hier der durch die abstehende Kieme stets freigehaltene Raum eine weitere Ausdehnung gestattet. Sie wird aus der Lage rechts von dem Paket zunächst auf die Dorsalseite hinter dieses, schließlich aber ganz auf die linke Seite des Eingeweidesackes rücken, wo sie wenigstens nach einer Seite größere Ausdehnungsmöglichkeit hat (Fig. 57).

Ich habe versucht einen Fall aufzufinden, wo diese ursprüngliche Lage der NEEDHAM'Schen Tasche noch beibehalten wäre, und glaubte

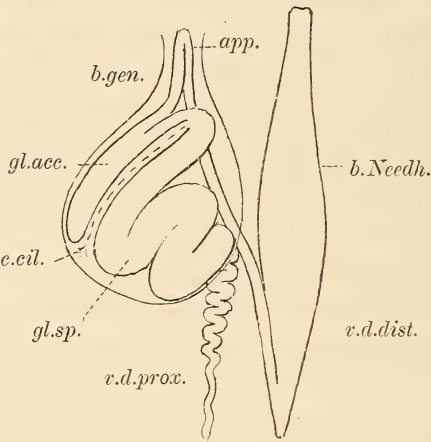


Fig. 57.

Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der Organe des Leitungsapparates.

anfängs eine solche Form in *Argonauta* gefunden zu haben. Indessen wäre es ja von vornherein auffallend gewesen, wenn diese aberante Form ein so primitives Verhalten zur Schau tragen würde, und ich erinnere daran, daß im Vorstehenden gezeigt wurde, daß bei *Argonauta* die NEEDHAM'Sche Tasche erst sekundär, infolge der Rückbildung der accessorischen Drüse und einer Drehung des oberen Teiles des ganzen Pakets wieder auf die rechte Seite gerückt

ist. Indessen finden wir bei jugendlichen Tieren, bei denen die NEEDHAM'Sche Tasche noch nicht differenziert ist, deutliche Anklänge an das primitive Verhalten. Ich verweise auf die Abbildung des jungen und geschlechtsreifen Leitungsapparates von *Eledone* und *Octopus*, an denen sich diese Wanderung ausgezeichnet demonstrieren läßt. Die Zahl der Beispiele ließe sich indessen noch vermehren.

Um noch einmal kurz das Gesagte zu rekapitulieren, so haben wir, die Richtigkeit der Annahmen vorausgesetzt, acht in einer Ebene verlaufende regelmäßig alternierende Knicke vom ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse bis zur NEEDHAM'Schen Tasche, die wir bei keinen der untersuchten Dibranchiaten vermissen. Erinneert man sich nun, daß auch das proximale Vas deferens bei allen, besonders deutlich bei den primitiven Oegopsiden, ferner bei den meisten Myopsiden deutlich schlangenförmige Windungen beschreibt, ja daß sich selbst bei Octopoden diese noch nachweisen lassen, wie aus der Ab-

bildung (Fig. 59) hervorgeht, so möchte ich in Anbetracht der Tatsachen mit aller Entschiedenheit die Behauptung aussprechen: Der männliche Leitungsapparat der dibranchiaten Cephalopoden ist aus einem einfachen Kanal hervorgegangen, der in einer Ebene regelmäßig alternierende Windungen beschrieb, die der Differenzierung als Grundlage dienen (Fig. 58).

Es ist zu vermuten, daß der uns jetzt vorliegende Leitungsapparat früher einmal alle die Differenzierungen, die wir jetzt an ihm wahr-

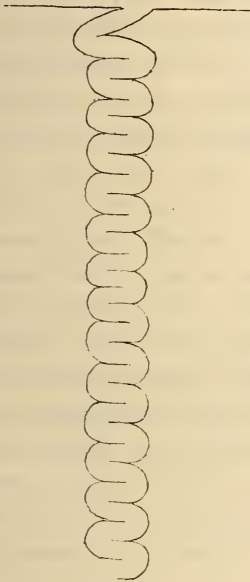


Fig. 58.

Schematische Darstellung der primären Windungen des Leitungsapparates.

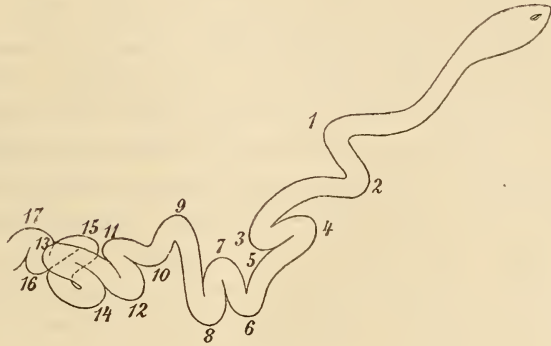


Fig. 59.

Ein Teil des proximalen Vas deferens von *Scaevirgus tetracirrus*.

nehmen, noch nicht besaß und einen einfachen, geraden Kanal darstellte. Nach unsrer Annahme legte sich nun dieser Kanal zunächst in regelmäßige Windungen von rechts nach links, so daß eine in einer Ebene verlaufende Schlangenlinie entstand, an die dann die weitere Differenzierung anknüpfte.

Fragen wir uns nun nach den Bedingungen, unter denen eine solche Figur überhaupt entstehen kann, so kommen wir zu folgendem Resultat: ein gerade gestreckter Kanal von überall gleichem Durchmesser, der an seinen beiden Enden fixiert ist und eine aktive Verlängerung erfährt, muß sich krümmen. Die Krümmung wird in eine Ebene fallen, wenn durch einen zu dieser Ebene senkrechten Druck

Exkursionen in der Richtung dieses Druckes ausgeschlossen sind. Ist die seitliche Exkursionsmöglichkeit unbegrenzt, so muß der Kanal eine einzige Windung bilden. Ist sie durch seitlichen Druck beschränkt, so müssen mehrere Windungen entstehen. Die Zahl der Windungen wird dabei um so größer sein, je größer der seitliche Druck und je geringer der Durchmesser des Kanals ist. Sie muß also unter gleichen Bedingungen immer die gleiche sein. Die Windungen werden regelmäßig, d. h. gleich groß ausfallen, wenn der seitliche Druck überall gleichmäßig verteilt ist. Wird der seitliche Druck unendlich groß, so müssen unendlich viel Windungen entstehen, ein Fall, der praktisch nie eintritt, weil die Exkursionsmöglichkeit gleich Null wird, sobald der seitliche Druck so groß geworden ist, daß der Druck des sich streckenden Ganges ihn nicht mehr überwinden kann. Der seitliche Druck muß also, wenn eine derartige Schlangenlinie entstehen soll, immer geringer sein als der des sich streckenden Kanals, mit einem Wort, es muß eine gewisse seitliche Exkursionsmöglichkeit immer vorhanden sein. Der Kanal wird sich dann jedesmal so weit nach der einen Seite krümmen, bis er den dort wirkenden Druck nicht mehr überwinden kann. Durch die Krümmung entsteht auf der andern Seite eine Stelle verminderten Druckes. Der Kanal wird also nun umkehren und eine Krümmung nach der andern Seite bilden, die wieder schließlich auf Widerstand stoßen muß, und, da wir gleiche seitliche Drucke vorausgesetzt haben, gleich groß werden muß wie die vorhergegangene. Auf diese Weise muß eine regelmäßige, in einer Ebene verlaufende Schlangenlinie entstehen.

Wir haben bisher vorausgesetzt, daß der Abstand der beiden Fixationspunkte des sich verlängernden Kanals sich nicht veränderte. Vergrößert sich dieser Abstand, während gleichzeitig der Kanal sich verlängert, so werden keine Windungen entstehen, da sie durch das Auseinanderrücken der Fixationspunkte wieder gestreckt werden. Verringert er sich, so müssen die Windungen eines sich verlängernden Kanals verstärkt werden. Andererseits muß durch aktive Verringerung des Abstandes zwischen den Fixationspunkten ein gerader Kanal, dessen Länge sich nicht verändert, sich in genau derselben Weise krümmen, wie ein sich verlängernder Kanal zwischen zwei Fixationspunkten, deren Abstand unverändert bleibt. Er muß also unter den oben festgestellten Bedingungen ebenfalls eine in einer Ebene verlaufende regelmäßige Schlangenlinie beschreiben.

Wir wollen einstweilen unentschieden lassen, welcher von beiden

Faktoren für das Zustandekommen der Windungen, die wir tatsächlich beobachten, verantwortlich zu machen ist, und wollen uns darauf beschränken festzustellen, ob die speziellen Bedingungen für das Entstehen einer regelmäßigen Schlangelinie vorhanden sind oder vorhanden waren. Es sei ferner hier daran erinnert, daß, da wir es mit äußerst langsam sich entwickelnden Organismen zu tun haben, auch das konstante Gleichbleiben dieser Bedingungen in irgend einer Weise garantiert werden muß.

Ein Blick auf einen erwachsenen, jetzt lebenden Cephalopoden lehrt, daß alles andre existiert als diese gleichmäßigen Druckverhältnisse. Wir finden den Leitungsweg dorsal von der linken Kieme, an einer Stelle, wo er auf der linken Seite von der Hauptmasse des Eingeweidetasches begrenzt ist und nach der andern Seite, von der Kieme vor Druck geschützt, eine fast unbegrenzte Ausdehnungsmöglichkeit besitzt.

Kann aber nicht die Lage des Leitungsapparates ursprünglich eine andre gewesen sein, die auch andre Druckverhältnisse zeigte? Muß nicht gerade seine jetzige Lage, die ja vor allem auf den Füllungszustand und die hohe Differenzierung seiner einzelnen Abschnitte Rücksicht nimmt, uns stutzig machen?

Alle durch auffällige Größe ausgezeichneten Organe des Leitungsapparates knüpfen an bereits vorhandene Windungen an. Die Windungen sind also das Primäre. Der Kanal kann, als die Windungen entstanden, keine oder nur unbedeutende Differenzierungen gehabt haben, da diese das Entstehen regelmäßiger Windungen verhindert hätten. Es ist nun als wahrscheinlich anzunehmen, daß, sobald eine bedeutende Vergrößerung der differenzierten Teile eintrat, Lageverschiebungen erfolgten, deren Resultat die jetzige Lage des Pakets ist.

Die Entwicklungsgeschichte muß hier Aufschluß geben. Allein öffnen wir einen jungen *Octopus* von 4 mm bis 1 cm Mantellänge, so finden wir den Leitungsapparat bereits dorsal von der Kieme, also an seiner definitiven Stelle (Fig. 60). Anders ist es bei jungen Oegopsiden. Aus der beigegebenen Abbildung (Fig. 61) von *Illex coindetii* geht hervor, daß das Paket des Leitungsweges beim jugendlichen Tier noch nicht dorsal von der Kieme, sondern hinter ihr liegt, und wir beobachten erst in der späteren Entwicklung, daß er sich teilweise unter die Kieme schiebt und dorsal von ihr zu liegen kommt. Und, wie ich, eine Mitteilung von DÖRING benutzend, wohl vorausgreifen darf: auch der weibliche Leitungsweg wird bei *Illex* an dieser Stelle

angelegt, rückt aber im Verlaufe seines Wachstums nicht unter der Kieme hindurch, sondern rechts über die Kiemengefäße hinweg, so daß er ventral zu liegen kommt und damit jene auffällige Eigentümlichkeit von *Illex* herbeiführt, die schon POSSELT beim Vergleich mit andern Cephalopoden aufgefallen war. Um so weniger kann das Verhalten von *Illex* nach den obigen Ausführungen wundernehmen. Die Lage des Oviducts bei *Illex* ist die ursprüngliche Lage des Leitungsweges, das Unter-die-Kieme-Rücken ist eine sekundäre Erscheinung bei den höheren Cephalopoden. Erst bei den Octopoden ist die dorsale Lage zu einer so festen Einrichtung geworden, daß sie schon in der Embryonalentwicklung eingenommen wird, während die Decapoden in der Jugend das alte Verhalten mehr oder weniger deutlich rekaptulieren. Es spricht also alles dafür, daß die Leitungsweg bei beiden Geschlechtern ursprünglich ventral gelegen waren. Erinnern wir uns ferner der Tatsache, daß der Leitungsweg, der bei den Octopoden von den Venenanhängen, dem Kiemenherz und andern Organen fast vollständig verdeckt

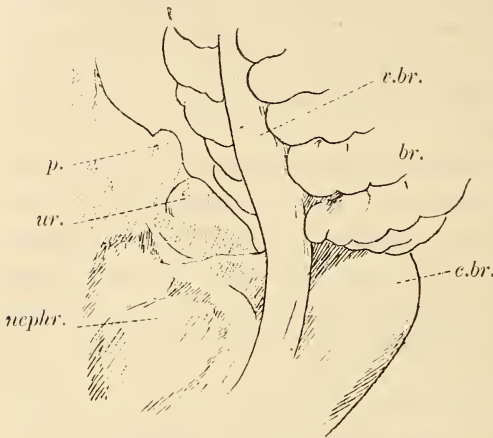


Fig. 60.

Anlage des Leitungsapparates eines *Octopus vulgaris* von 4 mm Mantellänge.

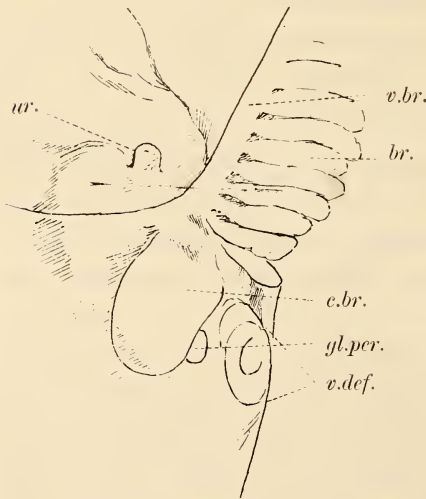


Fig. 61.

Anlage des Lungseitapparates eines *Illex coindetii* von 15 mm Mantellänge.

und zwischen sie eingelagert, bei *Illex* und andern Decapoden weit mehr oberflächlich sichtbar ist, und daß er endlich bei den Embryonen völlig an der Oberfläche liegt, so kommen wir zu dem

Verhalten von *Illex* herbeiführt, die schon POSSELT beim Vergleich mit andern Cephalopoden aufgefallen war. Um so weniger kann das Verhalten von *Illex* nach den obigen Ausführungen wundernehmen. Die Lage des Oviducts bei *Illex* ist die ursprüngliche Lage des Leitungsweges, das Unter-die-Kieme-Rücken ist eine sekundäre Erscheinung bei den höheren Cephalopoden. Erst bei den Octopoden ist die dorsale Lage zu einer so festen Einrichtung geworden, daß sie schon in der Embryonalentwicklung eingenommen wird, während die Decapoden in der Jugend das alte Verhalten mehr oder weniger deutlich rekaptulieren. Es spricht also alles dafür, daß die Leitungsweg bei beiden Geschlechtern ursprünglich ventral gelegen waren. Erinnern wir uns ferner der Tatsache, daß der Leitungsweg, der bei den Octopoden von den Venenanhängen, dem Kiemenherz und andern Organen fast vollständig verdeckt

Resultat, daß der Leitungsweg, bevor bedeutende Differenzierungen eintraten, auf der Oberfläche des Eingeweidesackes und zwar auf der Ventralseite gelegen war.

Und auf der Ventralseite ist es, wo wir in der Tat die Bedingungen vorfinden, die zum Zustandekommen der Schlangenfigur erforderlich sind. Hier ist durch den Druck des bei jedem Atemzug gegen den Eingeweidesack gepreßten Mantels jede Möglichkeit einer Exkursion nach oben und unten ausgeschlossen und hier sind, da der Kanal oberflächlich, also nicht zwischen unregelmäßig gestalteten Organen, sondern in das überall gleichartige Bindegewebe eingebettet verläuft, alle Bedingungen für eine gewisse, doch nicht unbeschränkte Bewegungsfreiheit in einer Ebene vorhanden. Durch die starre, innere Schale ist vor allem auch das konstante Gleichbleiben dieser Bedingungen garantiert, da sie den Kontraktionen des Mantels als unveränderliches Widerlager dient.

An dieser Stelle lag also der männliche Leitungsweg, als jene Windungen entstanden, die durch weitgehende Differenzierung ein für allemal festgelegt wurden und nur im Vas deferens und sekundär bei den ganz aberranten Hectocotyliferen einen Rückbildungsprozeß durchmachten. Fand aber hier überhaupt die Bildung von Windungen statt, so mußten diese regelmäßig werden, einerlei ob aktive Verlängerung des Ganges oder Zusammenrücken der Fixationspunkte die Ursache ihres Entstehens war. Unsrer vorläufigen Annahmen waren also berechtigt: die accessorische Drüse entspricht einem primären Knick und ist ein Verschmelzungsprodukt; die NEEDHAMsche Tasche lag ursprünglich nicht links, sondern rechts von den übrigen Organen. Die Grundlage für die Differenzierungen des männlichen Leitungsweges war eine durch regelmäßiges Alternieren von Knicken gebildete Schlangenlinie.

Gegen diesen Satz erheben sich indessen zahlreiche Einwände. Wenn die Ausdehnungsbedingungen wirklich vollkommen gleichmäßig waren, so mußte es theoretisch gleichgültig sein, nach welcher Seite der Gang zuerst ausbiegen sollte. Es wäre also zwar stets die gleiche Zahl von Windungen angelegt worden, aber diese wären nicht immer die gleichen, sondern ebenso oft auch die entgegengesetzten. Es wäre also nicht möglich, daß die einzelnen Windungen jedesmal die gleiche Richtung erhalten, daß z. B. die NEEDHAMsche Tasche (in ihrer ursprünglichen Lage) stets in der Richtung von rechts nach links mündet.

Diese Schwierigkeit würde tatsächlich eintreten, wenn es sich

um einen unpaaren Leitungsweg in der Medianlinie des Tieres handelte. In Wirklichkeit aber haben wir paarige, von der unpaaren Gonade ausgehend divergierende Leitungswege, von denen einer im männlichen Geschlecht in der Regel rückgebildet ist, während der andre in der linken Hälfte des Tieres liegt. Durch die asymmetrische Lage des einzelnen Leitungsweges wird die Richtung der ersten Windung bestimmt: Sie muß von der Hodenkapsel an divergierend in der linken Hälfte des Tieres nach links, in der rechten nach rechts verlaufen. Die Probe auf das Exempel liefert *Calliteuthis*, wo wir zwei spiegelbildlich gleiche männliche Leitungswege rechts und links ausgebildet finden.

Wenn aber, so könnte man nun einwenden, die Ausdehnungsbedingungen wirklich sonst überall die gleichen waren, warum trat eine Differenzierung an ganz bestimmten Stellen ein, warum wurde nicht z. B. eine weiter hinten gelegene Stelle des Vas deferens als Grundlage der Differenzierung verwendet?

Dieser Einwand ist berechtigt, und es läßt sich in der Tat nachweisen, daß die Ausdehnungsbedingungen nicht gleichmäßig waren. Schon im allgemeinen Teil dieser Arbeit ist darauf hingewiesen worden, daß die differenzierten Teile des Leitungsapparates in einem Hohlraum liegen, den wir als Genitaltasche bezeichnen. Vorausgesetzt, daß diese Tasche, die wir als eine ektodermale Einstülpung betrachten, zu der Zeit, als die Windungen entstanden, schon existierte, so ist es evident, daß die Windungen des sich faltenden Kanals entlang dieser Tasche mehr Exkursionsbreite zur Verfügung hatten, als in den unteren Partien des Vas deferens, zu denen die Tasche nicht herabreichte. Ebenso selbstverständlich ist es, daß nur hier eine weitere Vergrößerung und Ausgestaltung der gebildeten Windungen möglich war, da sich hier der geringste Widerstand bot. Die Folge war, daß sich die in Kontakt mit der Tasche tretenden Windungen ganz in diese hineindrängten; wir finden es nun nicht mehr merkwürdig, daß gerade die differenzierten Teile in eine besondere Tasche eingeschlossen sind, denn das Vorhandensein dieser Tasche war die Bedingung für das Zustandekommen einer Differenzierung. In dieser Tasche liegen die Spermatophorendrüse, die accessorische Rangierdrüse und der Blindsack. Daß der Blindsack gegenwärtig kein hochdifferenziertes Organ mehr darstellt, hat seine besondere Bewandtnis und soll noch auseinandergesetzt werden. Das distale Vas deferens und die NEEDHAMSche Tasche liegen außerhalb der Tasche. Die NEEDHAMSche Tasche, zu weit rechts gelegen, war

nicht mit der Genitaltasche in Kontakt getreten: sie allein konnte ihre Lage nicht beibehalten, sondern mußte eine Wanderung antreten, bis auch sie, die am meisten platzbedürftige, sich einerseits an die Genitaltasche anlehnen, anderseits nach der linken Seite des Körpers sich beliebig ausdehnen konnte. Da die NEEDHAMSche Tasche mit ihrer Differenzierung an bereits vorhandene Windungen anknüpft, muß sie ihre Wanderung erst begonnen haben, als die Zusammenschiebung beendet war. Da nun die übrigen Organe sich schon während der Zusammenschiebung so vergrößerten, daß sie sich in die Genitaltasche hineinschoben, so scheint es, daß die NEEDHAMSche Tasche sich erst später wie sie differenziert hat. Erst die vermehrte Spermatophorenbildung im Zusammenhang vielleicht mit der Seltenheit der Begattung mußte ein Reservoir notwendig machen. In dem Maße, wie der Endabschnitt des distalen Vas deferens sich zu differenzieren begann, mußte er die oben geschilderte Wanderung antreten, und zwar, da der Weg nach oben (ventral) durch die bereits ausgebildete accessorische Rangierdrüse versperrt war, unten herum. Die NEEDHAMSche Tasche kam also zunächst dorsal von dem übrigen Paket zu liegen, rückte aber sehr bald ganz auf die linke Seite, in die Richtung des geringsten Druckes. Bereits mit der beginnenden Differenzierung mußte das ganze Paket seinerseits die Wanderung nach links beginnen und ungefähr gleichzeitig an der Kiemenwurzel ankommen, wie die NEEDHAMSche Tasche ihre Drehung beendet und sich in die Längsachse des Tieres eingestellt hatte. Erst mit zunehmender Vergrößerung schob sich dann zunächst die NEEDHAMSche Tasche unter der Kieme hindurch auf die Dorsalseite.

Eine weitere Folge ihrer Verlängerung war die spiralige Drehung der NEEDHAMSchen Tasche. Wir haben es hier mit einer ganz ähnlichen Erscheinung zu tun wie bei der Entstehung der Schlangelinie. Es handelt sich hier um die (bestimmt aktive) Verlängerung eines Ganges zwischen zwei festgelegten Punkten, nur mit dem Unterschied, daß die entstehenden Windungen keinesfalls in eine Ebene fallen können, da ja kein einseitiger Druck vorliegt. Der Gang wird in einem solchen Falle, wenn nur einigermaßen gleichmäßige Druckbedingungen vorliegen, eine Spiralwindung annehmen. Diese Bedingungen sind insofern erfüllt, als die Tasche sich nach ihrer Wanderung einerseits an die nachgiebige Genitaltasche anlegt, anderseits an die ebenfalls nachgiebige Haut des Eingeweidetasches. Der Kanal gestattet jedoch, da er mittlerweile zu einem dicken Reservoir geworden ist, nur wenige Windungen, denen das distale

Vas deferens natürlich folgt, da es schon mit der NEEDHAM'Schen Tasche zu verschmelzen begonnen hat. Die Verlängerung des Organismus nimmt aber noch zu. Mehr Windungen können nicht angelegt werden. Die Folge ist, daß sich das distale Ende der NEEDHAM'Schen Tasche in das Lumen der Mantelhöhle vorschiebt. So ragt sie endlich bei vielen Decapoden in Gestalt eines mehrere Zentimeter langen Halses in die Mantelhöhle. Andererseits wird sie unter gleichzeitiger Streckung des distalen Vas deferens nach hinten derart verlängert, daß sie z. B. bei *Loligo* sich noch in die Hodenkapsel hineinstülpt.

So hätten wir, ohne auf einzelnes einzugehen, in kurzen Zügen die Umwandlungen verfolgt, die etwa zu dem Verhalten eines Decapoden führen. Die Umbildungen, die sich in der Gruppe der Octopoden vollzogen haben, sind zum Teil darauf zurückzuführen, daß die Körperform des Tieres gedrungenere wurde. Alle Teile rücken näher zusammen, der Leitungsapparat bildet mit der Hodenkapsel zusammen einen ovalen bis kegelförmigen Körper. Infolgedessen hat die bereits beträchtlich verlängerte NEEDHAM'Sche Tasche in der Längsachse des Tieres keinen Platz mehr. Wir finden sie deswegen mit ihrer hinteren Hälfte über das Paket des Leitungsapparates hinweggeschlagen, so daß sie dieses von links her (ventral) zum Teil verdeckt. Gleichzeitig sehen wir, daß das distale (ectodermale?) Ende der NEEDHAM'Schen Tasche eine Erweiterung erfahren hat, die, wie es scheint, darauf abzielt, die NEEDHAM'Sche Tasche zu entlasten. Wir finden, daß immer häufiger einzelne Spermatophoren außerhalb des Eingeweidesackes aufbewahrt werden, während gleichzeitig die Zahl der Spermatophoren vermindert wird. Bei *Argonauta* und *Ocythoë* ist endlich aus dem Penisdivertikel ein sekundäres Spermatophorenreservoir geworden, das am oberen Rande des Eingeweidesackes ventral gelegen ist. Und da lehrt nun ein Vergleich, daß die Kiemen, die bei den beschalteten Decapoden zu beiden Seiten standen, bei den Octopoden näher aneinander gerückt sind und auf der Ventralseite zwischen sich eine Stelle geringsten Druckes freigelassen haben, gerade da, wo ursprünglich bei den beschalteten Formen der größte Druck geherrscht hatte.

Es entspricht also wieder die Lage des sekundären Spermatophorenreservoirs einer Stelle geringsten Druckes, wie denn alle diese Erscheinungen glänzend beweisen, daß die Organbildung unter allen Umständen mit Rücksicht auf die bestehenden Druckverhältnisse vor sich geht, und daß Umbildungen der Organe und Änderungen der Druckverhältnisse Hand in Hand gehen. Alle Änderungen der Druck-

verhältnisse gehen in letzter Linie auf Umbildungen zurück, die auf biologischen Ursachen beruhen.

Es wurde oben auseinandergesetzt, daß ein Teil des Leitungsweges sich in eine ihm seitlich anliegende Tasche hineingestülpt und dann differenziert hat. Ich komme bei dieser Gelegenheit zu der Frage: hat das biologische Prinzip der Spermatophorenbildung dazu geführt, in Gestalt jener ectodermalen Tasche neue Druckverhältnisse herbeizuführen, oder existierte die Tasche schon, ehe sie für eine Differenzierung des Leitungsweges in Betracht kam? Der erstere Fall ist meiner Ansicht nach ausgeschlossen, denn wir kennen keine prospective Schaffung neuer Organe in Hinblick auf entfernte Zwecke. Die Tasche trat erst in dem Moment in Beziehung zur Spermatophorenbildung, als der Kanal sich an sie herandrängte. War sie vorher vorhanden, so muß sie andre Funktionen gehabt haben.

Ich komme nun zu einer Tatsache zurück, die ich, da sie für die bisherige Auseinandersetzung nebensächlich war, außer acht gelassen habe, die aber nichtsdestoweniger von hohem Interesse ist. Es existiert nämlich bekanntlich eine Verbindung zwischen der Genitaltasche und dem Leitungsweg in Gestalt des *Canalis ciliatus*, eines dünnen, flimmernden Ganges, der am Ende des dritten Abschnittes an genau der gleichen Stelle abgeht wie der Ausführungsgang der Spermatophorendrüse, und mit ihm wenigstens anfangs das gleiche Kaliber und die gleichen Längsfalten gemeinsam hat. Dieser Kanal mündet in der Nähe des blinden Endes der accessorischen Drüse in die Tasche, verläuft also stets zwischen der accessorischen Drüse und dem dritten Abschnitt der Spermatophorendrüse. Wie kommt er in diese Lage? Es bestehen zwei Möglichkeiten. Entweder ist der Kanal nach der Entstehung der Schlangelinie sekundär zwischen die Organe hineingewuchert, um eine Verbindung der Genitaltasche mit dem Leitungsweg herzustellen, oder er hat an der Biegung teilgenommen.

Die erstere Annahme scheint mir schon aus dem Grunde unzulässig zu sein, daß der Kanal den Octopoden vollständig fehlt. Da im übrigen die Octopodenorganisation durchaus einheitlich von der der Decapoden abzuleiten ist, können wir nur annehmen, daß der Flimmergang hier rückgebildet ist. Es wäre ein höchst auffälliges Verhalten, wenn sich plötzlich an einer Stelle, wo man es am wenigsten erwartete, etwas wie ein Organ bilden wollte, um dann, ohne daß ich die geringste Differenzierung hätte nachweisen lassen, wieder zu verschwinden.

Denken wir uns im Gegensatz dazu, es wäre eine solche Verbindung zwischen der Tasche und dem Leitungsweg schon damals vorhanden gewesen, so mußte er, da die Entstehung der Windungen der Einstülpung in die Tasche unmittelbar vorauf ging oder was wahrscheinlicher ist, mit ihr zusammenfiel, von dem sich faltenden Kanal mit ergriffen, umgebogen und in die Tasche hineingezogen

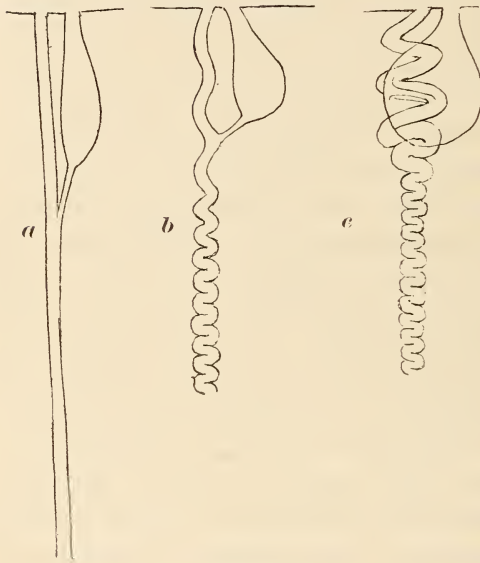


Fig. 62.

Versuch einer schematischen Darstellung für das Verhalten von Tasche und Flimmergang bei der Faltung.

werden, kurz er mußte in die Lage kommen, in der wir ihn jetzt finden. Aus dem geringen Widerstand, den der Flimmergang dieser Bewegung entgegengesetzte, können wir schließen, daß er bereits damals wenig differenziert gewesen ist. Aus dem Umstand, daß die NEEDHAMSche Tasche, d. h. die oberste Partie des Leitungsweges, nicht in die Tasche gelangt, ergibt sich ferner der Schluß, daß die Tasche an ihrem distalen Ende, wo nicht geschlossen, so doch bedeutend enger war als am

unteren, daß sie also eine Gestalt gehabt haben muß, die etwa der jetzigen entsprach.

Aus alledem scheint mir mit unzweifelhafter Sicherheit hervorzugehen, daß Tasche und Flimmergang bereits in einer von der heutigen wenig abweichenden Gestalt existierten, ehe der Leitungsweg jene schlängelförmig gebogene Gestalt anzunehmen begann. Wir kommen also zu einer Urform des Leitungsapparates, die in Fig. 62 *a* wiedergegeben ist.

Handelt es sich wirklich, wie aus dem Verhalten bei *Illex* hervorzugehen scheint, um eine ectodermale Tasche, so würden Tasche und Flimmergang eine Parallele liefern zu der Verschmelzung der nach DÖRING ectodermalen Eileiterdrüse mit dem Oviduct. Wir würden dann in dem Flimmergang einen alten, nun nicht mehr benutzten Leitungsweg vor uns haben.

Nehmen wir nun an, der jetzige Leitungsweg, von der Spermatophorendrüse an gerechnet, sei eine Neubildung, so sind verschiedene Möglichkeiten zu diskutieren. Entweder ist er mesodermal wie der hintere Abschnitt und durch Wucherung des Endes bis zum schließlichen Durchbruch an die Peripherie gelangt. Eine solche Wucherung müßte aber schon bei ihrer Anlage irgend eine Funktion haben und nur gleichsam zufällig nach außen durchbrechen, nun einen neuen Weg eröffnend. Das würde aber eine Differenzierung voraussetzen, die das Entstehen scharfer Knicke unmöglich gemacht hätte. Außerdem hätte eine Drüsenaussackung, die sich etwa gebildet hätte, nie diese, für die Einmündung so unzweckmäßige Richtung eingeschlagen. Wir beobachteten nie, daß eine Anhangsdrüse ihr blindes Ende distalwärts richtet.

Oder man könnte annehmen, daß er sich von der Tasche abgespalten habe. Dann müßte das der Tasche entsprechende Stück ectodermal sein, eine Möglichkeit, die nicht durchaus von der Hand zu weisen ist.

Die Gleichartigkeit der Beschaffenheit des Flimmerganges und des Ausführungsganges der Spermatophorendrüse (Fig. 63) und der Umstand, daß die Cilien in beiden in der gleichen Richtung schlagen, läßt den Gedanken aufkommen, daß möglicherweise die Tasche ectodermal, der Flimmergang aber mesodermal ist. Wir hätten es dann mit einem ur-

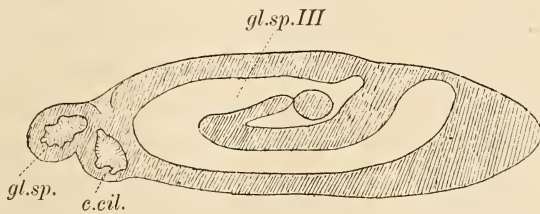


Fig. 63.

Abgangsstelle des Flimmerganges bei *Pterygioteuthis*, um die Gleichartigkeit der beiden Kanäle zu zeigen.

sprünglich selbständigen, mesodermalen Leitungsweg zu tun, der mit dem andern bis zum Ende des dritten Abschnitts verschmolzen ist. Folgende Überlegung erhebt diese Wahrscheinlichkeit zur Gewißheit. Wir haben an verschiedenen Stellen des Leitungsapparates das Auftreten von Wülsten beobachtet. Auffallenderweise entstehen solche Wülste immer da, wo zwei Gänge miteinander verschmelzen, wie z. B. im Blindsack, im Ausführungsgang der accessorischen Drüse und an der Basis der NEEDHAM'Schen Tasche. Und ein genau solcher Wulst, der, wie die Abbildungen lehren, in der gleichen Weise aufgebaut ist, wie jene, durchzieht die ganze Spermatophorendrüse. Hier konnte sich ein solcher Überrest der verschmolzenen Wände halten, weil seine Existenz physiologische

Bedeutung hatte. Im proximalen Vas deferens ist der Wulst verschwunden; in der Spermatophorendrüse ist die Verschmelzung unvollständig. Der Flimmergang endlich ist noch jetzt unverschmolzen.

Nur wenn die beiden Gänge eng aneinander lagen, konnten sie sich im gleichen Sinne knicken lassen. Es fand also die Bildung der Schlangenwindung erst statt, als die Verschmelzung bereits etwa ihren jetzigen Grad erreicht hatte. Vollständig konnte sie aber keinesfalls sein, da der Wulst ja heute noch existiert. Es muß also damals eine gewisse, wenn auch gleichförmige Differenzierung der Spermatophorendrüse bestanden haben.

Durch diese Erwägung kommen wir zu der merkwürdigen Tatsache, daß jeder einzelne Leitungsweg das Verschmelzungsprodukt von zwei Gängen darstellt, daß also die dibranchiaten Cephalopoden ursprünglich vier getrennte Leitungswege besaßen.

Es ist bisher verschwiegen worden, daß nicht nur beim männlichen, sondern auch beim weiblichen Geschlecht eine derartige Schlangenwindung des Leitungsapparates nachweisbar ist, wie aus der Abbildung des Oviducts von *Illex* hervorgeht (Fig. 64). Die Vermutung liegt nahe, daß, wenn die Vierzahl der Leitungswege im männlichen Geschlecht sich findet, sie auch im weiblichen Geschlecht die ursprüngliche Zahl darstellen muß. Wo ist nun das zweite Paar der Leitungswege im weiblichen Geschlecht? Es fehlt vollständig. Indessen findet sich, wie mir DÖRING mitteilt, in der Gleichartigkeit der ectodermalen Anlagen der Nidamentaldrüsen und der Eileiterdrüse, eine Tatsache, die die Vermutung nahe legt, es könnten auch die Nidamentaldrüsen die Endabschnitte zweier ursprünglich vorhandener Oviducte darstellen. Da sich nun aber von einem zweiten Oviductpaar nicht die geringste Anlage findet, wäre es meiner Ansicht nach nicht ausgeschlossen, daß der einzige Oviduct das Verschmelzungsprodukt zweier Gänge darstellt. Daß sich von einem Wulst hier nicht die geringste Spur findet, kann nicht wundernehmen, da ein solcher ja nur da sich halten konnte, wo er eine funktionelle Bedeutung behielt.

Andererseits müßte die geschilderte Schlangenlinie im weiblichen Geschlecht selbständig und abhängig entstanden sein oder wir haben in dieser nach der Verschmelzung zweier Gänge entstandenen Schlangenlinie den Ausgangspunkt für die Entwicklung sowohl des männlichen als auch des weiblichen Leitungsweges.

Das erstere scheint zunächst recht unwahrscheinlich zu sein; wie ich aber noch zu zeigen hoffe, würde gerade eine derartige

Convergenzerscheinung durchaus nichts Überraschendes sein. Man muß sich also hüten aus dem Vorhandensein dieser Figur bei beiden Geschlechtern voreilige Schlüsse ziehen zu wollen. Dagegen ist es von großem Interesse, die zweite Möglichkeit trotzdem näher ins Auge zu fassen.

Wir haben gesehen, daß im männlichen Geschlecht vor der Bildung der Schlangelinie schon jene Tasche existierte, welche durch einen Verbindungsgang mit dem Hauptgang zusammenhing. Es ist nun selbstverständlich, daß wenn die Bildung der Schlangelinie nicht eine bloße Convergenzerscheinung ist, auch diese Nebenumstände in beiden Geschlechtern vorhanden gewesen sein müssen. Ich habe schon vorhin darauf hingedeutet, daß die Genitaltasche mit der Eileiterdrüse in Verbindung gebracht werden kann. In diese Eileiterdrüse ist nun bei allen Dibranchiaten das Ende des Oviducts ein Stück hineingestülpt. Nehme man nun wieder die gleiche Figur als Ausgangspunkt für die schlangenförmige Zusammenschiebung, nur mit dem Unterschied, daß diesmal nicht die Spermatophoren bildenden Organe sich vergrößern und jener Verbindungsgang nicht in dem Grade reduziert wird, wie wir vorhin annahmen, so wird der letztere, anstatt sich von dem sich faltenden männlichen Gang mitnehmen und in die entgegengesetzte Lage bringen zu lassen, sich vielmehr in die ectodermale Tasche einstülpen. Auf diese Weise erhalten wir eine Bildung, die mit dem Bau der Eileiterdrüse überraschende Ähnlichkeit hat. Der Flimmergang entspricht jenem in die Eileiterdrüse eingestülpten Teil des Oviducts. Der distale Teil des männlichen Ganges verschwindet im weiblichen Geschlecht so spurlos wie der Flimmergang bei den männlichen Octopoden. Die Nidamentaldrüse bezeichnet vielleicht noch die Gegend, wo er ursprünglich mündet, wenn man voraussetzen will, daß solche Stellen besonders für die Bildung ectodermaler Einstülpungen disponiert sind¹.



Fig. 64.
Oviduct von *Murex coindetii* (nach DÖRING).

¹ Sollte eine weitere Untersuchung den Nachweis bringen, daß das ganze distale Vas deferens ectodermal ist, so könnte dieser Teil möglicherweise der Nidamentaldrüse direkt homolog sein. Der Ausführungsgang der Spermatophorendrüse würde dann eine Art von Flimmergang im andern Geschlecht darstellen, der aber vollständig verschwunden ist.

Es sind also gewichtige Anhaltspunkte vorhanden, den Ausgangspunkt für die Entstehung der Schlangelinie als eine beiden Geschlechtern gemeinsame Urform anzusehen. Die Vorfahren der jetzt lebenden Dibranchiaten waren demnach Zwitter.

Vielleicht bringt ein günstiger Zufall noch Beweise für die Richtigkeit dieser Anschauung, von der ich vollkommen überzeugt bin. Einstweilen möchte ich darauf verzichten, unter diesem Gesichtspunkt auf die Verbreitung des Hermaphroditismus bei den Mollusken, und auf die Frage, ob er ein primitives oder ein sekundär erworbenes Verhalten darstellt, näher einzugehen.

Auf einen Punkt möchte ich indessen noch zu sprechen kommen, nämlich daß auf jeden Fall zu der Zeit, als die Bildung der Schlangelinie stattfand, schon eine gewisse Trennung der Geschlechter vorliegen mußte. Nur die Annahme, es sei schon damals der weibliche Gang bei den einen Individuen etwas reduziert, die Spermatophoren bildenden Abschnitte dagegen bis zu einem gewissen Grade differenziert gewesen, während im Gegensatz dazu bei den übrigen Individuen der weibliche Anteil betont wurde, nur diese Annahme macht den tatsächlich bei beiden Geschlechtern verschiedenen Verlauf der Faltung verständlich. Es würde also doch eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür bestehen, daß die Schlangelinie selbst als eine Convergencescheinung aufgefaßt werden müßte.

Die Tatsache, daß der Wulst der Spermatophorendrüse schon existierte, ehe die Zusammenschiebung stattfand, macht es wahrscheinlich, daß Spermatophoren von einer gewissen Länge schon damals gebildet wurden. Polar differenziert konnten allerdings diese Spermatophoren nicht sein. Bevor sich die doppelte Umkehr festgesetzt hatte, mußte es gleichgültig sein, wenn die Spermatophoren bald mit diesem, bald mit jenem Ende voran die distalen Abschnitte erreichten. Die merkwürdige Einrichtung der doppelten Umkehr mußte also der Entstehung polar differenzierter Spermatophoren vorausgegangen sein.

Herr Professor MAYER in Neapel machte mich darauf aufmerksam, daß ähnliche Umkehrvorgänge bei Cypriden beobachtet worden sind, nur daß es sich dort nicht um Spermatophoren, sondern um enorm verlängerte Spermatozoen handelt.

Der Vergleich mit *Cypris* erwies sich als sehr fruchtbar für das theoretische Verständnis des Entstehens der Umkehr.

Aus der Arbeit von STUHLMANN, welcher die Geschlechtsorgane von *Cypris monacha* und *Cypris punctata* einer Untersuchung unterzog, geht hervor, daß die Spermatozoen, die bei einer Art die doppelte

Körperlänge erreichen, in einem langen Blindschlauch umkehren müssen. Es ist nun interessant, daß dieser Blindschlauch, wie er nachweist, nur eine Aussackung des Vas deferens darstellt, die in der Ontogenie erst relativ spät im Anschluß an einen einfachen Knick auftritt, der, wie es scheint, dadurch entstanden ist, daß das wachsende Vas deferens an dem unpaaren Auge auf Widerstand stieß und nach unten abzubiegen gezwungen war (Fig. 65). Mit zunehmendem Wachstum mußte sich der Knick verschärfen; ein Ausweichen war, wie aus der schematischen Abbildung ersichtlich ist, infolge der Anfangsrichtung des Vas deferens nur noch nach oben möglich. Es mußte also der Knick an dem Auge irgendwie oben entlang gleiten. Würde es sich nun um den Transport gewöhnlicher, kleiner Spermatozoen handeln, so könnten diese offenbar den schärfsten Knick ungehindert passieren. Anders ist es, wo wir Gebilde von einer gewissen Länge vor uns haben. Bei diesen würde sich beim Passieren eines derartig verschärften Knickes der Reibungswiderstand sehr unangenehm bemerkbar machen. Die nächste Reaktion des Organismus würde also darauf hinzielen,

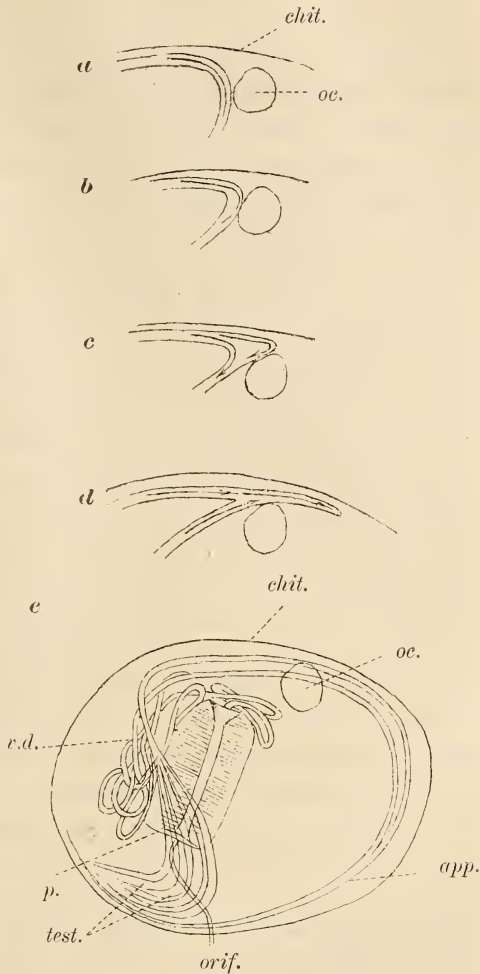


Fig. 65.

Schematische Darstellung des Entstehens der Umkehr bei *Cypröis monacha*. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* fünf Stadien der zunehmenden Verkürzung der Schale. Bei *a* können die Spermatozoen noch bequem passieren, bei *b* nur unter bedeutender Reibung; bei *c* beginnende Verschmelzung. Von den Spermatozoen stauen sich die einen in dem entstandenen Blindsack und verstopfen diesen; die andern passieren glatt wie bei *a*. Bei *d* hat die Länge des Blindsacks die Länge des Spermatozoons erreicht. Es können nun die sich im Blindsack stauenden Spermatozoen seitlich ausweichen und umkehren. Bei *e* ist der direkte Weg aufgegeben und die Umkehr zu einer definitiven Einrichtung geworden. Daher ist eine weitere Verschmelzung nicht mehr eingetreten.

einen möglichst geraden und glatten Weg für die großen Spermatozoen offen zu halten. Es würde eine teilweise Verschmelzung des Knicks und damit eine Erweiterung des Lumens an dieser Stelle eintreten. Damit würde zunächst die bequeme Passage der Spermatozoen gesichert sein. Verlängert sich aber das Vas deferens noch mehr, nimmt infolgedessen die Verschärfung des Knickes beständig zu, so muß immer wieder die gleiche Reaktion nötig werden, es wird also durch successives Verschmelzen der beiden Schenkel des Knickes und beständiges Weiterhinausrücken der verschmolzenen Partien schließlich ein derartiger Blindsack entstehen. Nun wäre zwar die glatte Passage vor dem Auge immer vorhanden, es könnte aber doch nicht verhindert werden, daß die Spermatozoen auch in den über das Auge weggeschobenen Teil des Lumens hineingeraten. Sie würden es immer häufiger tun, je mehr der Knick sich verschärfte, da der Blindsack viel mehr in ihre Bewegungsrichtung fällt, als der andre Schenkel des Knickes, in den sie eigentlich hinein sollen. Es würde anstatt einer glatten Passage eine Stauung entstehen. Der Blindsack ist also offenbar ein unzweckmäßiges Gebilde.

Man kann leicht zeigen, daß die Ansicht, es könne in dieser Weise durch (aktive) Verlängerung des Vas deferens ein derartiger Blindsack entstehen, unbedingt falsch ist. Bei einem aktiv hinausgeschobenen Knick würde vor allem die nächstliegende Reaktion die Rückbildung des unzweckmäßigen Gebildes sein. Es ist aber von vornherein ausgeschlossen, daß ein Knick sich durch aktive Verlängerung seines Ganges verschärft, denn der Gang würde sich immer in zweckmäßigen Grenzen halten, er würde sich aktiv nur so weit krümmen, wie es im Interesse der glatten Passage der Spermatozoen noch zulässig ist. Jede kleinste Abweichung würde durch entgegengesetzte Reaktion sofort ausgeglichen werden. Wenn trotzdem eine derartig zunehmende Knickung entsteht, so muß es sich um eine passive Bildung handeln. Nicht Verlängerung des Vas deferens, sondern Verkürzung der Schale ist die Ursache für das Entstehen des Blindsackes. Der Gang, dessen Länge immer die gleiche bleibt, wird durch die zunehmende Verkürzung der Schale passiv geknickt. Der Knick verschärft sich mehr und mehr. Die aktive Reaktion beschränkt sich darauf, immer in der geschilderten Weise einen geraden Weg offen zu halten, kann aber nicht das Entstehen des Blindsackes verhindern. So lange die Schale fortfuhr sich zu verkürzen, mußten alle Bemühungen, den Blindsack rückzubilden, erfolglos bleiben, da ja immer wieder neu verschmolzen werden mußte.

Alle Rückbildungsversuche konnten ihn höchstens spitzer machen. Die Spermatozoen werden aber in einem solchen Falle keineswegs immer den vorschrittmäßigen Weg benutzen, sondern geradeaus in den Blindsack laufen und sich stauen. Sie werden zwar endlich doch herum kommen, aber einen bedeutenden Reibungswiderstand zu überwinden haben. Sobald nun der Blindsack die Länge der ihn passierenden Gebilde erreicht, ist die Möglichkeit eines seitlichen Ausweichens gegeben, während gleichzeitig die Schwierigkeiten, im Fundus des zugespitzten Blindsackes umzubiegen, noch gestiegen sind. Die Spermatozoen werden nun, wenn sie sich im Fundus stauen, nicht mehr umbiegen, sondern seitlich ausweichen und schließlich auf diese Weise in den andern Schenkel des Knicks gelangen. Von diesem Moment an ist der Blindsack zu einer zweckmäßigen Einrichtung geworden. Die weitere Verschmelzung des hinausrückenden Knicks unterbleibt, da es ja keinen Sinn mehr hat, einen direkten Weg offen zu halten. Wir finden daher, daß der Knick sich weit über das Auge hinweggeschoben hat, ohne daß auf der ganzen Strecke seine Schenkel verschmolzen wären. Nur eine Verlängerung der Spermatozoen muß auch eine Verlängerung des Blindsackes mit sich bringen. Die Länge des Blindsackes entspricht demnach immer der Länge der Spermatozoen. Bei *Cypris punctata* mit ihren Riesenspermatozoen umkreist er zweimal die ganze Innenseite der Schale.

Wir kommen also zu folgendem Resultat: Wenn Gebilde von einer gewissen Länge einen passiv sich verschärfenden Knick passieren müssen, so entsteht ein Blindsack, der zu einer Umkehrtasche werden muß, sobald seine Länge die Länge der ihn passierenden Gebilde erreicht hat, unter der Voraussetzung, daß die Verschärfung des Knickes schneller vor sich geht als das Eintreten der ausgleichenden Reaktion.

Daß die letztere Voraussetzung zutrifft, ist einleuchtend. Eine Verkürzung oder Verkleinerung der Schale bei Cypriden wäre nichts besonders Überraschendes; derartige Erscheinungen sind als Anpassungen an das Schweben im Wasser ungemein häufig. Wir wissen aber, daß auf äußere Einflüsse die äußere Form eines Tieres rascher reagiert als die inneren Organe, zumal hier, wo nur die Gestalt und Größe der Schale, nicht aber die inneren Organe für die Schwebefähigkeit von Wichtigkeit sein konnten.

Finden wir nun bei Cephalopoden derartige Umkehrtaschen im Vas deferens ausgebildet, so können wir mit absoluter Bestimmtheit behaupten, daß die zu ihrer Bildung führenden Knicke passiv ent-

standen sind. Wir können nun den Fall einer aktiven Verlängerung des Ganges bei gleichbleibendem Abstand der Fixationspunkte bestimmt ausschließen. Das Vas deferens hat seine Länge nicht geändert, aber der Abstand zwischen seinen Fixationspunkten hat sich verringert. Die Schlangenlinie ist demnach das Produkt einer Zusammenschiebung und ihre Ursache eine Verkürzung des ganzen Körpers.

Die passive Entstehung der Windungen hat man sich nicht grob mechanisch vorzustellen, sondern als direkte Reaktion. Der Leitungsweg wurde in jeder Ontogenie in der gleichen Länge angelegt, während die Gesamtlänge des Körpers von Ontogenie zu Ontogenie geringer wurde. Er mußte daher, wenn eine Verkürzung des Ganges nicht eintreten sollte, vor allem durch veränderte Lagerung reagieren, zunächst ohne Rücksicht darauf, ob dadurch im einzelnen zweckmäßige oder unzureichende Zustände herbeigeführt wurden. Die Ontogenie ist nur eine Rekapitulation der Figur, die die phylogenetische Entwicklung des Vas deferens mit Rücksicht auf die gegebenen Druckverhältnisse hervorbringen mußte. Ohne die Gültigkeit mechanischer Gesetze für die Ontogenie bestreiten zu wollen, möchte ich doch daran festhalten, daß sie hier nicht so in die Erscheinung treten. Das Wachstum der Organe ist bereits mit Rücksicht auf ihre definitive Lagerung reguliert, so daß größere Gleichgewichtsstörungen nicht vorkommen. Es sind also auch die passiven Krümmungen in letzter Linie aktiv, nur daß sie einer höheren Zweckmäßigkeit gehorchen. Wenn beispielsweise ein Mensch durch eine Tür gehen will, die für ihn zu niedrig ist, so wird er sich bücken, und zwar ohne Rücksicht darauf, daß sein Magen etwas gedrückt wird, obwohl das eigentlich unzureichend ist. Solche sekundäre Unzureichlichkeiten haben wir hier in der Verschärfung der Knicke.

Wir haben uns davon überzeugt, daß im Zusammenhang mit der Ausbildung eines Wulstes in der Spermatophorendrüse offenbar schon Spermatophoren von einer gewissen Länge gebildet wurden, ehe die Zusammenschiebung des Ganges stattfand. Die Spermatophoren hatten, wenn sie die Drüse verließen, noch drei Knicke zu passieren. Da der distale Teil nicht ein Verschmelzungsprodukt war und also wahrscheinlich nur die halbe Dicke der Spermatophorendrüse besaß, mußten hier besonders scharfe Knicke entstehen. Es mußte also auch hier wie im Vas deferens von *Cypris* zu einem Widerstand kommen zwischen der fortwährenden Verschärfung der Knicke und dem Bestreben, aus Gründen der Sparsamkeit und Zweck-

mäßigkeit, den Weg der Spermatophoren immer, unter möglichst geringer Reibung an den Wänden, so gerade wie möglich zu gestalten. Da nun der Leitungsweg fortfuhr sich zusammenzuschieben, so mußte an allen drei Knicken ein derartiger Blindsack entstehen, wie wir ihn bei *Cypris* beobachten. Tatsächlich haben wir in der accessorischen Drüse und der Spitze der NEEDHAMSchen Tasche solche Blindsäcke vor uns, die sich notwendigerweise zu Umkehrstationen herausbilden mußten. Die Verschiedenheit ihrer Ausbildung geht auf zweierlei zurück. Einerseits wurde die accessorische Drüse zu einer Anhangsdrüse umgestaltet und infolgedessen beträchtlich verlängert, ein Prozeß, der wahrscheinlich mit einer Verlängerung der Spermatophoren Hand in Hand ging, anderseits mußte, sobald die Umkehr einmal feststand, eine polare Differenzierung der Spermatophoren Selectionswert besitzen. Diese konnte wohl dadurch zustande kommen, daß die umhüllenden Secrete so reichlich abgeschieden wurden, daß die Spermatophore beim Passieren der Spermatophorendrüse immer noch einen kleinen Schwanz von überschüssigem Secret nach sich zog. Wurde nun dieser in gleicher Weise wie der eigentliche Spermaschlauch im dritten Abschnitt mit einer Hülle umgeben, so war die polare Differenzierung fertig. Wurde die Spermatophore nun gleichzeitig verlängert, so war dadurch zwar eine Verlängerung der accessorischen Drüse notwendig, nicht aber eine solche der zweiten Umkehrstation. Das weichere Schwanzende konnte, wie bei *Sepiolo* gezeigt wurde, sich krümmen und somit trotzdem ein seitliches Ausweichen der Spermatophore, also eine Umkehr ermöglichen.

Gegen diese Erklärung der doppelten Umkehr könnte sogleich der gewichtige Einwand gemacht werden, warum denn der Blindsack des distalen Vas deferens sich nicht zu einer derartigen Umkehrtasche ausgebildet hat. Allerdings hätten unbedingt drei Umkehrstationen entstehen müssen, wenn der Kanal überall die gleiche Dicke besessen hätte. Allein er muß eine Differenzierung gezeigt haben: der Blindsack bezeichnet die Lage einer drüsigen Verdickung des Kanals, die einen so scharfen Knick nicht gestattete, sondern der Spermatophore erlaubte, in der gewohnten Weise hindurchzugleiten. Ich möchte hier an das blinde Divertikel erinnern, das das distale Vas deferens bei den Decapoden ins Innere des Blindsackes entsendet, und das wahrscheinlich das Rudiment einer früher bedeutender entwickelten Anhangsdrüse darstellt. Praktisch käme es auf das gleiche hinaus, ob der geknickte Kanal selbst eine Strecke weit verdickt war oder ob eine zwischen seinen Schenkeln liegende

Drüse die Schärfe des Knickes milderte. Diese postulierte Drüse verlor offenbar mit dem Übergang zur Getrenntgeschlechtlichkeit ihre Bedeutung und wurde schleunigst rückgebildet. Möglich, daß die Stelle der ersten Umkehr, wo ja sowieso ein Blindsack entstehen mußte, ihre Funktionen übernahm. Die beiden Schenkel legten sich mit fortschreitender Rückbildung der Drüse eng aneinander an, so daß nunmehr doch ein scharfer Knick entstand. Zunächst war dadurch die Gefahr vorhanden, daß sich hier doch noch eine Umkehrstation bildete, die dann heillose Verwirrung angerichtet hätte, da die Spermatophoren soeben angefangen hatten, sich polar zu differenzieren. Es ist wohl möglich, daß dieser Fall unter pathologischen Umständen eintrat; solche Individuen waren aber von der Fortpflanzung ausgeschlossen, da ihre Spermatophoren nicht funktionieren

konnten. Durch eine Verlängerung der Spermatophore konnte das Unglück noch eine Zeit lang hinausgeschoben werden. Inzwischen war aber die Zusammenschiebung des Kanals beendet und eine weitere Verhärfung dieses Knickes fand nun nicht mehr statt. Wenn die aus ökonomischen Gründen für den Weg der Spermatophore notwendige Reaktion nun eintrat, kam es nicht mehr zur Entstehung eines Blindsackes, da das nutzlose Ende jedesmal bei weiterem Zurückweichen des Leitungsweges sogleich rückgebildet werden konnte.

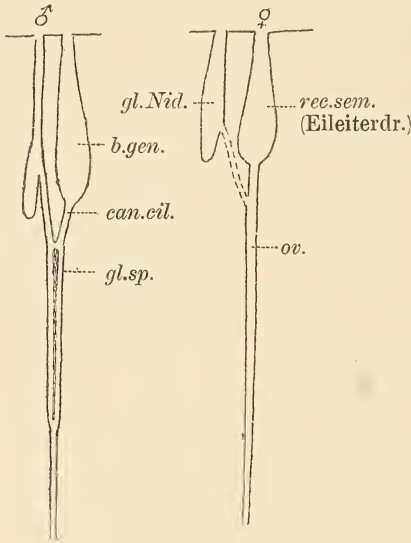


Fig. 66.

Hypothetischer Urleitungsapparat der Dibranchiaten vor der Bildung der Schlangengewindungen.

Die Folge war die successive Rückbildung des Blindsackes, die wir in der Dibranchiatenreihe beobachten, und die bei *Argonauta* und *Opisthoteuthis* endlich zum vollständigen Schwund des nutzlosen Gebildes geführt hat.

Um nun zu der Frage nach der Urform des Leitungsapparates zurückzukommen, so müssen wir eingestehen, daß wir unsre ursprüngliche Annahme, es habe sich, als die Zusammenschiebung stattfand, um einen undifferenzierten Gang gehandelt, aufgeben mußten. Fig. 66

stellt den Versuch einer Rekonstruktion des männlichen und weiblichen Leitungsweges vor der Zusammenschiebung dar. Wir haben im männlichen Geschlecht ein sehr langes Vas deferens, das sich zu einer Spermatophorendrüse schwach erweitert, in der man den Wulst erkennt. Von dieser gehen zwei dünne Gänge aus, von denen einer den Leitungsweg bildet und nach kurzem Verlauf eine Strecke weit drüsig verdickt erscheint, distalwärts sich aber wieder verengert, während der andre, dünnere, die Verbindung mit der leeren und daher vielleicht schon etwas rückgebildeten Tasche vermittelt. Im weiblichen Geschlecht dagegen ist diese Tasche noch in voller Funktion. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich in ihr ein Receptaculum seminis erblicke, indem ich daran erinnere, daß die Eileiterdrüse bei vielen Cephalopoden zur Aufnahme der Spermatophoren dient. Der Verbindungsgang ist dicker als der männliche Gang. Die Ausbildung des Wulstes und der drüsigen Verdickungen hat abgenommen, ohne daß jedoch eine Rückbildung des männlichen Ganges schon eingetreten wäre. Es ist schon auseinandergesetzt worden, wie durch Zusammenschieben dieser mutmaßlichen Urformen das jetzige Verhalten herbeigeführt wurde. Da wir erkannt haben, daß diese Zusammenschiebung eine gemeinsame Ursache in der Verkürzung des Körpers hatte, daß aber der Ausgangspunkt in beiden Geschlechtern verschieden war, so ergibt sich, daß wir es lediglich mit einer Converganzerscheinung zu tun haben, wenn die Schlangenlinie bei beiden Geschlechtern nachweisbar ist. Eine gewisse Trennung der Geschlechter bestand schon vor der Zusammenschiebung.

Die Trennung der Geschlechter steht offenbar mit der Verkürzung des Körpers nicht in ursächlichem Zusammenhang. Es wäre aber möglich, daß beide Erscheinungen auf einer gemeinsamen höheren Ursache beruhen. Wir wissen, daß derartige Umbildungen den Wechsel der Lebensbedingungen zu begleiten pflegen. Es ist nun sehr naheliegend zu vermuten, daß die jetzt pelagisch lebenden dibranchiaten Cephalopoden, welche rudimentäre Schalen besitzen, ursprünglich nicht pelagisch lebten, daß sie erst beim Übergang zur pelagischen Lebensweise getrenntgeschlechtlich wurden und daß die Verkürzung des Körpers in irgend einer Beziehung zu der Rückbildung der Schale steht. Die jetzt lebenden Decapoden haben eine starre, innere Schale, die stets bis ans hintere Körperende reicht. Das Vorhandensein einer starren Schale ist die erste Bedingung für das Zustandekommen regelmäßiger Windungen. Wenn diese auf Verkürzung des Körpers zurückgehen, so muß auch die Schale früher

länger gewesen sein. Es scheint, daß Rückbildung der Schale und Verkürzung des Körpers immer Hand in Hand gegangen sind.

Wenn aber alle Umbildungen wirklich durch einen Wechsel der Lebensbedingungen hervorgerufen waren, so mußten sie gleichzeitig eintreten. Nun es sei! Wie sich aus einem Vergleich eines Sepienschulpes und einer Belemnitenchale ergibt, schritt die Rückbildung der Schale von hinten nach vorn fort. Angenommen, die Verkürzung des Körpers und die Trennung der Geschlechter begannen gleichzeitig, so begann die Verkürzung des Körpers und damit die Zusammenschiebung des Vas deferens am hinteren Ende des Körpers. Die Trennung der Geschlechter setzte ein in der Gestaltung der distalen (differenzierten) Teile des Leitungsapparates. Als die Zusammenschiebung diesen distalen Abschnitt erreichte, war schon eine gewisse Trennung der Geschlechter eingetreten. Das Resultat mußte in beiden Geschlechtern verschieden ausfallen, wie wir tatsächlich beobachten.

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß die pelagisch lebenden, getrenntgeschlechtlichen Dibranchiaten aus nicht pelagisch lebenden, hermaphroditischen Stammformen mit längerem Körper und längerer Schale hervorgegangen sind.

Wie weit wir berechtigt sind, hieraus auf die Organisation der Belemniten irgendwelche Schlüsse zu ziehen, darüber will ich mir kein Urteil erlauben, da ich keinen sicheren Anhaltspunkt dafür gefunden habe, daß es sich in diesen Stammformen wirklich um Belemniten handelte.

Ich halte es für nicht ausgeschlossen, daß eine genauere Untersuchung des Leitungsapparates weitere Aufschlüsse in phylogenetischer Beziehung bringen könnte. Es scheint, daß das Studium hoch differenzierter Tiere unter Umständen mehr Schlüsse auf ursprüngliche Verhältnisse ermöglicht, als das Studium der sogenannten »primitiven Formen«. Diese sind nur zu oft das Resultat weitgehender Rückbildungen, während jene die altertümlichen Verhältnisse, wenn auch mannigfach ausgestaltet, getreu bewahrt haben. Ich hoffe, nach dem Abschluß der histologischen Untersuchung eine klarere Darstellung der phylogenetischen Umbildungen des Leitungsapparates geben zu können, als es mir zurzeit möglich ist.

Leipzig, im August 1906.

Literaturverzeichnis.

1817. CUVIER, Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris.
1842. MILNE EDWARDS, Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacées des côtes de France. IV. Sur les spermatophores des Céphalopodes. Ann. sc. nat. (2.) t. XVIII.
1842. PETERS, Zur Anatomie der Sepiola. MÜLLERS Archiv.
1847. REINHARD u. PROSCH, Om Sciadephorus Mülleri (Eschr.). En Undersøgelse af I. T. REINHARD og V. PROSCH. Kgl. Danske Videnskabelige Selskabs naturvidenskabelige og mathemat. afdel. I. Bind. Kjöbenhavn.
1847. LEUCKART, Über die männlichen Geschlechtstheile der Sepiola vulgaris. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. XIII. Bd. I.
1850. DUVERNOY, Fragments sur les organes de génération de divers animaux Mémoires des l'Academie des sciences. Tome XXIII.
1852. H. MÜLLER, Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellten vergleichend-anatomische Untersuchungen. Diese Zeitschr. Bd. IV.
1852. VERANY u. VOGT, Mémoire sur les Hectocotyles et les mâles de quelques Céphalopodes. Ann. sc. nat. Tome XVII.
1853. H. MÜLLER, Über das Männchen von Argonauta argo und die Hectocotylen. Diese Zeitschr. Bd. IV.
1853. LEUCKART, Die Hectocotylie von Octopus carenae. Zool. Untersuchungen Heft III. Gießen.
1856. J. VAN DER HOEVEN, Beitrag zur Kenntniß von Nautilus. Amsterdam 1856.
1878. J. BROCK, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. I. Beitrag. Diese Zeitschr. Bd. XXXII.
1880. — Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. VI.
1880. W. VIGELIUS, Über das Excretionssystem der Cephalopoden. Niederländ. Archiv f. Zoologie. Bd. V.
1881. A. E. VERRILL, North American Cephalopods. Transactions of the Connecticut Academy 1878—80.
1882. J. BROCK, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. II. Beitrag. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882. S. 558.
1884. GROBBEN, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. V.
1886. — Zur Kenntniß der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden.
1894. E. RACOVITZA, Notes de biologie. I. Accouplement et fécondation chez l'Octopus vulgaris. III. Moeurs et fécondation de la Rossia macrosoma. Arch. d. Zool. exper. (3.) T. II.
1896. G. JATTA, I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli (Sistematica), Monografia. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 23. Monogr.
1905. CHUN, Über einen unbekannt gebliebenen Flimmertrichter bei Cephalopoden. (Mit 8 Fig.) Zool. Anz. Bd. XXVIII, Nr. 19/20.

1906. CHUN, Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 25, 26. Mit 5 Fig.
1906. MARCHAND, Beitrag zur vergleichenden Anatomie des männlichen Geschlechtsapparates der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 25, 26. Mit 3 Fig.
1906. W. TH. MEYER, Über den männlichen Geschlechtsapparat von *Opisthoteuthis depressa* (Ijima und Ikeda). Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 25, 26. (1 Fig.)
1906. — Die Anatomie von *Opisthoteuthis depressa*. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV. Heft 2.
- (1886. STUHLMAN, Beiträge zur Anatomie der inneren männlichen Geschlechtsorgane und der Spermiogenese der Cypriden. Diese Zeitschr. Bd. XLIV.)

Erklärung der bei der Figurenbezeichnung gebrauchten Abkürzungen.

- a.(amp.)*, Ampulle des Vas deferens;
abor., aboraler Pol;
an., After;
app.(Appendix), Blindsack des distalen Vas deferens;
art., Arterie;
art.abd.,
art.br.,
art.gen.,
art.pall., } Abdominal-, Kiemen-, Genital- und Mantelarterie;
br.(branchia), Kieme;
b.(bursa)atr., Tintenbeutel;
b.gen., Geniteltasche;
b.N.(Needh.), NEEDHAMSche Tasche;
c.(can.)cil., Canalis ciliatus, Flimmergang;
can.vp., Wasserkanal;
cav.pall., Mantelhöhle;
coel., Cölo, Visceropericardialhöhle;
coec.int., Blindsack des Darmes;
coll., quellende Substanz;
coll.p., Hals des Penis;
c.br.(cor.branch.), Kiemenherz;
div.p.(pen.), Penisdivertikel;
div.coec., blinder Anhang;
d.(ductus)b.atr.,
d.gl.atr., } Ausführgang des Tintenbeutels;
d.gl.acc., Ausführgang der accessorischen Drüse;
d.gl.sp.,
d.sp., } Ausführgang der Spermatophorendrüse;
f.(fundus), Spitze der NEEDHAMSchen Tasche;

- fil.*, Endfaden;
gl.(glandula), Drüse;
gl.acc., accessorische Drüse (Prostata);
gl.atr., Tintenbeutel;
gl.Nid., Nidamentaldrüse;
gl.ov., Eileiterdrüse;
gl.per., Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang);
gl.sp.I, II u. III, erster, zweiter und dritter Abschnitt der Spermatophorendrüse (Vesicula seminalis);
hect., Hectocotylus;
int., Darm;
m.retr.cap.,
m.retr.inf.,
m.retr.pall.med., } Rückziehmuskel des Kopfes, Trichters, Mantels;
neph., Harnsack (Niere);
or.(orificium), Mündung, oraler Pol;
p.(pen.), Penis (distaler Teil der NEEDEHAMSchen Tasche);
rec.sem., Receptaculum seminis;
rect., Enddarm;
res.sp.II, sekundäres Spermatophorenreservoir;
sept.pall., Mantelseptum = *m.retr.pall.*;
st., Magen;
sp., Sperma;
t.(testis), Hoden;
term., Endabschnitt;
ur., Nierenpapillen (Ureter);
v.(vena), Vene;
v.abd.,
v.pall.,
v.br.,
v.gen., } Abdominal-, Mantel-, Kiemen-, Genitalvene;
v.d.(v.def.), Vas deferens;
v.d.dist., distales }
v.d.prox., proximales } Vas deferens;
v.p., Visceropericardialhöhle (Cölom).
-