© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden.

Von

Walter Döring

aus Schönefeld bei Leipzig.

Mit 59 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite

Einleitung: Fragestellung, Literatur, Material und Methode 112
A. Der Bau des weiblichen Geschlechtsapparates.
I. Seine spezielle Ausbildung bei den einzelnen Formen *Sepia elegans*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*, *Loligo marmorae*, *Rossia macrosoma* und *Sepiola Rondeletii* 117
1. Der Leitungsweg 117
a. Der Eileiter.
b. Die Eileiterdrüse.
2. Der accessorische Drüsenapparat 142
a. Die Nidamentaldrüsen.
b. Die accessorischen Nidamentaldrüsen.
II. Seine typische Ausbildung und Differenzierungstendenz auf Grund eines Vergleiches der einzelnen Apparate 150
B. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates 156
I. Ihr spezieller Verlauf bei *Sepia* 156
1. Der Leitungsweg 157
2. Der accessorische Drüsenapparat 170
II. Ihr typischer Verlauf auf Grund eines Vergleiches der Entwicklung von *Sepia* mit Entwicklungsstadien andrer Formen *Loligo*, *Sepiola*, *Illex*, *Octopus* 182
Schluß: Hauptergebnisse 188
Literaturverzeichnis 188

Fragestellung, Literatur, Material und Methode.

Die Diskussion der Cölomfrage hat die Aufmerksamkeit der Zoologen erneut auf die Geschlechtsorgane der Mollusken gelenkt. In der Tat zeigen diese Organe derartig interessante Beziehungen zu Cölom

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Nephridien, daß durch ihr genaues Studium manch wertvoller Einblick in Bau und Bedeutung der sekundären Leibeshöhle gewonnen wurde. Für die Morphologie des Genitalapparates der Mollusken förderten die zahlreich angestellten Untersuchungen das wichtige Resultat, daß die Gonadenhöhle nur als ein Teil der sekundären Leibeshöhle aufzufassen ist (ZIEGLER, 1898, S. 44).

Diesem wertvollen Ergebnis gegenüber muß es immerhin befremden, daß die morphologische Deutung der Ausführungsgänge für zahlreiche Mollusken noch aussteht. Wohl wissen wir, daß ein großer Teil von ihnen die Nephridien als Leitbahnen benutzt; welcher morphologische Wert dagegen den selbständigen Leitungswegen der übrigen Formen zukommt, steht nur in vereinzelten Fällen fest. Völlig unaufgeklärt sind in dieser Beziehung die Ausführungsgänge der Cephalopoden, die gleichfalls selbständige Leitungswege darstellen.

Die vorliegende Arbeit will in ihrem Kern einen Beitrag zu dieser Frage nach dem morphologischen Wert der Leitungswege der Cephalopoden liefern. Sie beschränkt sich auf den weiblichen Geschlechtsapparat der Myopsiden, befaßt sich also mit einem Leitungswege, der sich durch relative Einfachheit auszeichnet und daher für den vorgezeichneten Zweck besonders geeignet erscheint.

Ihr Schwerpunkt liegt naturgemäß in der Untersuchung der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates. Diese wurde auch schon deshalb in den Vordergrund gerückt, weil die Entwicklung des Leitungsweges bisher überhaupt noch nicht und die des accessorischen Drüsenapparates nur in ihren letzten Phasen untersucht wurde. Über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates hingegen sind wir bereits recht gut unterrichtet. Die anatomische Untersuchung bietet daher im wesentlichen eine Bestätigung, Berichtigung und Ergänzung schon vorliegender Resultate.

Da speziell über das Ovarium der Cephalopoden in neuester Zeit mehrere sehr eingehende Arbeiten erschienen sind (BERGMANN, 1902 und 1903, SCHWEIKART, 1903), so wurde auf dessen Studium verzichtet und nur Leitungsweg und accessorischer Drüsenapparat untersucht.

Überschauen wir die unserm Thema zugrunde liegende Literatur, so finden wir neben zahlreichen Einzeluntersuchungen nur wenige vergleichend anatomische Arbeiten.

Der erste, der über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates der Cephalopoden berichtete, war SWAMMERDAM. In einer Zugabe zu seiner »Biblia naturae« (1738) beschrieb er den weiblichen Geschlechtsapparat einer *Sepia*. Er wies darin nicht allein bereits dessen haupt-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sächlichste Teile nach, sondern gab auch eine scharf umrissene, in den wesentlichsten Punkten zutreffende Darstellung der Lage und äußeren Form der einzelnen Teile (deutsche Übersetzung 1752, S. 354, Taf. LII, Fig. 10).

Während Swammerdam diese Beschreibung im Rahmen der gesamten *Sepia*-Anatomie lieferte, berichtete Needham im Jahre 1745 in seinem »Account of some new microscopical decoveries« nur einige interessante Einzelheiten, die er bei der mikroskopischen Untersuchung einer *Loligo* fand. Er entdeckte die accessorischen Nidamentaldrüsen, die ihm wegen ihrer rötlichen Farbe und ihres klebrigen Inhaltes auffielen, und die Eileiterdrüse, die er freilich recht ungenau beschrieb und abbildete (französische Übersetzung 1747, S. 39 u. 40, Taf. II E).

Die erste vergleichend anatomische Behandlung unsres Themas finden wir in Cuviers »Leçons d'anatomie comparée« (1805). In diesen berühmten Untersuchungen berücksichtigte er allerdings vorwiegend den »poulpe« (*Octopus vulgaris*) und »calmar sagitté« (*Ommastrephes sagittatus*), lieferte aber im Anschluß an diese Formen auch eine äußerst prägnante und exakte Beschreibung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris*. Vor allem stellte er den lamellösen Bau der Eileiterdrüsen dieser Formen fest und konstatierte ihre Homologie mit den Eileiterdrüsen von *Ommastrephes* und *Octopus*. Außerdem entdeckte er die Nidamentaldrüsen, deren Lage und blätterigen Bau er klar und treffend beschrieb (Leçons, tome V, p. 170/71).

Mit dem Bau des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepiola* befaßte sich als erster Grant in seiner Untersuchung »On the anatomy of the *Sepiola vulgaris* (Leach) and account of a new species from the coast of Mauritius« (1835). Wenn er auch den Bau des Leitungsweges nicht richtig erkannte, so ist es doch sein Verdienst, zuerst die accessorische Nidamentaldrüse mit ihren »numerous small convoluted coeca« richtig beschrieben zu haben (S. 84). Diese Beobachtungen ergänzte 1842 Peters in seiner Untersuchung »Zur Anatomie der *Sepiola*«, indem er die beiden Mündungsfelder der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepiola* feststellte (S. 335).

Einen sehr wesentlichen Fortschritt in der Kenntnis der weiblichen Geschlechtsorgane der Cephalopoden bedeutete Owens Artikel »Cephalopoda« in Todds »Cyclopaedia of anatomy and physiology« (1835). Nicht allein, daß dieser hervorragende Forscher den weiblichen Geschlechtsapparat einiger noch nicht untersuchter Formen (*Nautilus*, *Rossia*) beschrieb, er ergänzte, berichtigte und vertiefte zugleich die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bisherigen Resultate sehr wesentlich und stellte vor allem auf Grund seiner Ergebnisse vier Typen des weiblichen Geschlechtsapparates auf, den *Nautilus*-, *Sepia*-, *Loligo sagittata*- und Octopoden-Typus. Im *Sepia*-Typus vereinigte er die Geschlechtsapparate der wichtigsten Myopsiden *Sepia*, *Loligo*, *Rossia* und *Sepiola* und charakterisierte sie treffend, indem er von ihnen hervorhob ». . . there is one oviduct, but there are tow separated nidamental glandular laminated organs« (Vol. I, S. 556). Seine 1841 erschienenen »Descriptions of some new and rare Cephalopoda« enthalten mehrere wertvolle Beobachtungen über die accessorischen Nidamentaldrüsen von *Sepia*, *Sepiola* und *Rossia*.

Die letzten Untersuchungen größeren Stils verdanken wir dem ausgezeichneten Cephalopodenforscher Brock [»Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden« (1879), »Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden« (1880) und »Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden« (1882)]. Ihm gebührt vor allem das Verdienst, als erster die Histologie des weiblichen Geschlechtsapparates eingehend berücksichtigt zu haben. Doch soll auf seine Resultate erst später genauer eingegangen werden.

Schließlich sei noch der Untersuchungen Grobbens und Racovitzas gedacht. Grobben behandelte in seiner Arbeit »Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden« (1883) fast ausschließlich das Verhältnis der Gonade zum Cölom und löste dadurch eine Frage von fundamentaler Bedeutung, ging aber auf den Bau des Leitungsweges und accessorischen Drüsenapparates nicht näher ein.

Racovitza verfolgte in seinen Studien »Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes« (1894) und seinen »Notes de biologie III. Mœurs et reproduction de la *Rossia macrosoma*« (1894) vorwiegend physiologische Interessen, bereicherte aber zugleich unsre anatomischen Kenntnisse über den weiblichen Geschlechtsapparat der Cephalopoden durch wertvolle Mitteilungen über den Bau der Mündungsfelder des Oviducts bei *Rossia* und *Sepiola*.

Daß über die Entwicklung des Leitungsweges keine Literatur vorliegt, wurde bereits erwähnt. Für die Entwicklung des accessorischen Drüsenapparates kommen nur wenige Beobachtungen Brocks über die späteren Stadien der accessorischen Nidamentaldrüse in Betracht, die aber erst bei der Darstellung dieser Entwicklung berücksichtigt werden sollen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Leipziger Zoologischen Institut auf Anregung des Herrn Prof. Chun angestellt. Das Material stammte im wesentlichen aus den Zoologischen Stationen von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Neapel und Roscoff. Leider war es mir nicht möglich, auch lebendes Material zu studieren, so daß auf die Behandlung der biologischen Seite des Themas und die histologische Untersuchung frischer Gewebe verzichtet werden mußte. Konserviert waren die geschlechtsreifen Tiere teils mit Sublimat, teils mit Formol.

Da der Leitungsweg und accessorische Drüsenapparat auf der Ventralseite des Eingeweidesackes liegen, so erwies es sich als vorteilhaft, von der Dorsalseite her zu präparieren. Es ließen sich dabei die Lagebeziehungen leicht erkennen, ohne daß Teile des Apparates selbst herausgenommen werden mußten. Zur genauen Feststellung dieser Lageverhältnisse, insbesondere zur schärferen Fixierung der Beziehung des Leitungsweges zur sekundären Leibeshöhle wurden außerdem einige Eingeweidesäcke kleinerer Exemplare von *Sepia elegans* und *Sepiola Rondeletii* in toto in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Injektionspräparate konnten nicht hergestellt werden, so daß die Untersuchung der Circulationsverhältnisse wesentlich von dem Füllungszustande der Gefäße in den einzelnen Genitalbezirken abhängig war. Da es sich außerdem meist um schwächere Seitenzweige der Hauptgefäße handelte, so konnte die Vascularisierung nur bei besonders günstigen Exemplaren festgestellt werden.

Für das Studium der Innervation des weiblichen Geschlechtsapparates stellte es sich als zweckmäßig heraus, nur Formolmaterial zu verwenden und dieses längere Zeit zu wässern. An solchem Material war die Wand des Eingeweidesackes, in der die in Betracht kommenden Nerven zum Teil verlaufen, etwas durchscheinend, ein Umstand, der die Präparation wesentlich erleichterte.

Die Embryonen waren ebenfalls mit Sublimat oder Formol konserviert, doch lieferte die von Faussek empfohlene Pikrinsäure die besten Resultate. Das Ausspringen des Dotters beim Schneiden wurde durch Überstreichen des Blockes mit einer Lösung von Mastixcollodium leicht vermieden. Durch Anwendung sehr verdünnter Lösungen ließen sich die Nachteile dieses Verfahrens, das langsame Trocknen der aufgetragenen Schicht und das Aufrollen der Schnitte, wesentlich abschwächen.

Als Färbemittel bewährte sich neben Säurekarmin und Hämalaun vor allem Ehrlichs Hämatoxylin, das sich für Übersichtsbilder vorzüglich eignete. Auch Heidenhains Hämatoxylinfärbung wurde erfolgreich angewendet.

Da über die Orientierung des Cephalopodenkörpers noch immer keine Einigung erzielt wurde, so ist sie zunächst noch eine rein metho-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dische Frage und soll daher gleich an dieser Stelle für die vorliegende Arbeit festgesetzt werden. Es gilt der Kopf als Vorderende, die Spitze des Eingeweidesackes als Hinterende, die Schalenseite als Dorsalseite und die Trichterseite als Ventralseite.

Bevor ich zur Behandlung des Themas selbst übergehe, drängt es mich, den Herren Professoren Chun, zur Strassen und Woltereck für die liebenswürdige Unterstützung, die ich bei ihnen während meiner Arbeit fand, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Zu aufrichtigem Danke fühle ich mich auch der Zoologischen Station zu Roscoff verpflichtet, die mir in freigebigster Weise vorzüglich konserviertes Embryonalmaterial unentgeltlich zur Verfügung stellte.

A. Der Bau des weiblichen Geschlechtsapparates.

I. Seine spezielle Ausbildung bei den einzelnen Formen.

1. Der Leitungsweg.

Sepia elegans Blainv.

Der Leitungsweg von *Sepia elegans* (Fig. 1 und 2) ist ein unpaares, nur linksseitig entwickeltes Organ. Er verbindet die sekundäre Leibeshöhle mit der Mantelhöhle und erstreckt sich im wesentlichen von hinten nach vorn. Sowohl nach seinem Bau, als nach seiner Entwicklung zerfällt er in zwei scharf unterschiedene Teile, den Eileiter und die Eileiterdrüse. Der Eileiter bildet den proximalen, die Eileiterdrüse den distalen Abschnitt des Leitungsweges. Bei dieser Lagebeziehung ist es nicht allein anatomisch, sondern auch physiologisch wichtig, daß die Eileiterdrüse dem

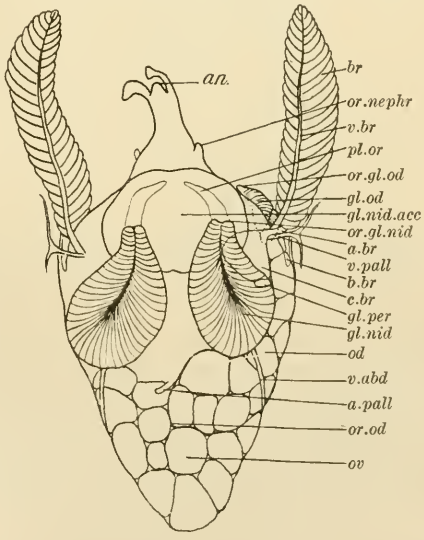

Fig. 1.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepia elegans*. Ventralansicht. 2,25 : 1. *an*, After; *a.br*, Kiemenarterie; *a.pall*, Mantelarterie; *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *od*, Eileiter; *or.nephr*, Mündung der Niere; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *ov*, Ovarium; *pl.or*, Mündungsfeld der accessorischen Nidamentaldrüse; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eileiter direkt vorgeschaltet ist, so daß sie von den austretenden Eiern passiert werden muß. Die Länge der Eileiterdrüse beträgt $^1/_2$ bis $^1/_3$ von der des Eileiters, ihre Breite kommt etwa dessen größtem Querdurchmesser gleich.

Der Eileiter ist in ungefülltem Zustande ein plattgedrückter, nach hinten zu erweiterter Gang (Fig. 2), wird aber, wenn er sich mit Eiern füllt, zu einem weiten, sackartigen Hohlraum, der nur in seinem Vorderabschnitte den Charakter eines Ganges beibehält (Fig. 1). Sein Hinterende mündet nahe der Medianebene zwischen dem Hinterende des

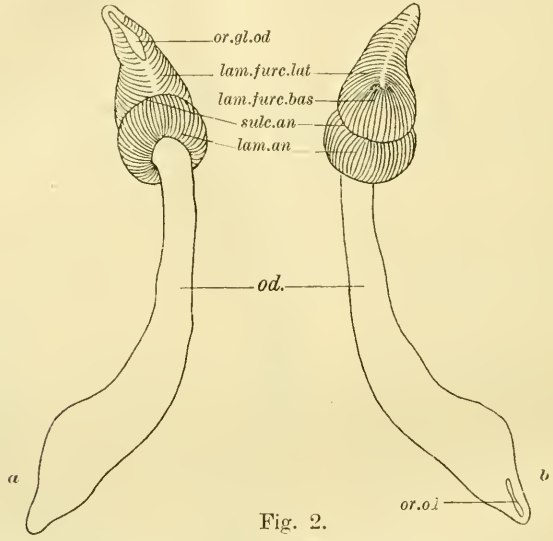

Fig. 2.

Leitungsweg von *Sepia elegans*. *a*, Lateral-, *b*, Medialansicht. 4,5 : 1. *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc.bas*, Basis des Gabelsystems; *lam.furc.lat*, Schenkel des Gabelsystems; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *sulc.an*, Ringfurche.

Eingeweidesackes und den Hinterrändern der Nidamentaldrüsen durch einen kurzen, schmalen Spalt in das Cölom (Fig. 2 *or.od*). Von da zieht er in schön geschwungenem Bogen zur Lateralwand des Eingeweidesackes. Er verläuft dabei lateral von der linken Nidamentaldrüse, dem dorsalen Nierensacke und dem Kiemenherzen und mündet schließlich an der Basis der linken Kieme in die Eileiterdrüse (Fig. 1). In seinem ganzen Verlaufe schmiegt er sich zwischen die Wände der Mantelhöhle und der sekundären Leibeshöhle, eine Lage, die zusammen mit der geringen Dicke seiner eignen Wand die erwähnte plattgedrückte Form erklärt. Sein Vorderabschnitt nimmt einen besonders charakteristischen Verlauf. Er zieht an der Basis der dorsalen Wand des Cölomdivertikels hin, in den sich das Kiemenherz einstülpt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bevor er in die Eileiterdrüse mündet, schiebt sich eine Tasche zwischen ihn und die Mantelhöhlenwand. Diese Tasche (Fig. 1 und 3 *b.br*) sackt sich von der Kiemenwurzel her nach hinten zu ein und schmiegt sich der Lateralwand des Eingeweidesackes an. Vorn öffnet sie sich mit breiter Mündung in die Mantelhöhle, nach hinten zu verschmälert sie sich rasch. Während an ihrer medialen Wand der Oviduct hinzieht, finden wir in ihrer lateralen Wand den Retractor branchiae und die Vena pallialis (Fig. 3 *m.retr.br* und *v.pall*). Dies ist wichtig; denn sowohl dieses Gefäß, als auch dieser Muskel lassen sich bei dem primitiven Oigopsiden *Illex* und dem Myopsiden *Loligo* in dem Suspensorium branchiae nachweisen, das sich bei diesen Formen weit nach hinten erstreckt und mit freiem Ventralrande dem Eingeweidesacke lose aufliegt. Wir dürfen daraus mit ziemlicher Sicherheit den Schluß ziehen, daß die Kiemenwurzeltasche phylogenetisch durch Verwachsung des freien Randes eines solchen Kiemenbandes mit dem Eingeweidesacke entstanden ist. Wie später ausgeführt werden soll, ist diese Taschenbildung vielleicht bedeutungsvoll für die phylogenetische Umlagerung des Oviductes gewesen.

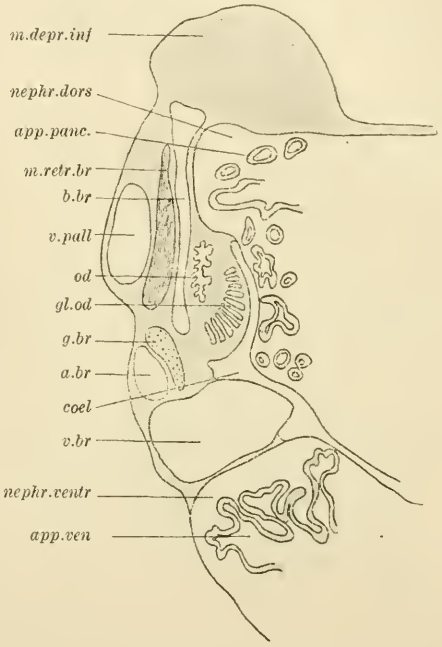

Fig. 3.

Teil eines Querschnittes durch den Eingeweidesack von *Sepia elegans*. 13,5 : 1. *a.br*, Kiemenarterie; *app.panc*, Pancreasanhänge; *app.ven*, Venenanhänge; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *coel*, Cölom; *g.br*, Kiemenganglion; *gl.od*, Eileiterdrüse; *m.depr.inf*, Depressor infundibuli; *m.retr.br*, Retractor branchiae; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *od*, Eileiter; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Von Bedeutung sind schließlich noch die Beziehungen des Oviductes zu den größeren Gefäßen (Fig. 1). Die hier in Betracht kommenden Arterien und Venen ziehen sämtlich ventral über ihn hin. An der Grenze des hinteren Drittels verläuft die linke Vena abdominalis, und kurz vor seiner Mündung überkreuzen ihn die Vena pallialis und die Arteria und Vena branchialis. Das venöse Blut des Oviductes sammelt sich in einer Vene, die in die Vena

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

abdominalis mündet. Die Arterie des Oviductes konnte leider nicht festgestellt werden.

Die Wand des Eileiters wird aus hohem, flimmerndem Cylinderepithel und dichtem, fibrillärem Bindegewebe gebildet. Das Bindegewebe dringt in mehreren längs gestellten, leistenartigen Erhebungen, an denen wieder Seitenleisten auftreten können, gegen das Lumen vor. In ähnlicher Weise erhebt sich das einschichtige Epithel zu zahlreichen mehrschichtigen Längsverdickungen, so daß die Wand von vornherein eine relativ große Oberfläche besitzt. Beim Durchtritt der Eier flachen sich dann sowohl die bindegewebigen, als auch die epithelialen Leisten ab und formen sich weiter die hohen Cylinderzellen zu niedrigen Plattenzellen um. Dadurch wird die enorme Ausdehnung des Oviductes zur Brunstzeit ermöglicht. An den Flimmerzellen fallen die relativ großen, scharf abgesetzten Basalkörperchen der Cilien auf.

Die Eileiterdrüse (Fig. 2 und 4), in die der Oviduct mündet, stellt eine bilateral-symmetrisch geformte Flasche dar, die sich nach hinten zu allmählich erweitert. Die Symmetrieebene dieser Flasche, die im inneren Bau noch schärfer hervortritt, fällt in eine Frontalebene. Die Hinterhälfte liegt an der medialen Wand der Kiemenwurzeltasche, während die Vorderhälfte direkt an die Mantelhöhle grenzt und mit ihrer Spitze in diese frei hineinragt (Fig. 1 *or.gl.od*). In der Brunstperiode erhebt sich die Drüse infolge weitgehender Schwellung ihrer Gewebe mit ihrer gesamten äußeren Hälfte über die Wand des Eingeweidesackes. An ihrer medialen, nach innen gewandten Seite zieht die Scheidewand zwischen dem pericardialen Teile des Cöloms und dem dorsalen Nierensacke hin, so daß sie demnach hier an beide Räume grenzt. Ihre Mündung in die Mantelhöhle liegt in der Mitte zwischen Kiemenbasis und Nierenpapille. Sie wird durch einen kurzen Längsspalt des Vorderendes gebildet, der sich in der Brunstzeit wesentlich verlängert und dann fast bis zur Mitte der Drüse reicht (Fig. 2 *or.gl.od*).

Der innere Bau der Eileiterdrüse (Fig. 4) wird wesentlich beeinflußt durch die Art, wie der Eileiter in die eben beschriebene Drüsenflasche mündet. Obwohl die Eileiterdrüse dem Eileiter vorgeschaltet ist, so tritt dieser doch nicht genau in der Mitte ihrer Hinterseite, sondern etwas vor dieser Stelle, an ihrer Lateralseite in sie ein (Fig. 4*a*). Er stülpt dabei ihre Wand weit in das Lumen vor, so daß ein scharf ausgeprägter Zapfen entsteht (Fig. 4*a* und *b*, *con*). Dieser Zapfen beherrscht den gesamten inneren Bau der Drüse. Er ist maßgebend für die Gruppierung der Drüsenlamellen und wird dadurch zugleich die Ursache

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einer deutlichen Gliederung der Eileiterdrüse in einen proximalen und distalen Abschnitt.

Diese Gliederung prägt sich schon äußerlich durch eine ringförmige Einschnürung aus, die etwa an der Grenze des hinteren Drittels verläuft (Fig. 2 *sulc.an*). Längs der Einschnürung verläuft an der Innenwand der Drüsenflasche eine Ringleiste, die, deutlich abgesetzt, in den Hohlraum vorspringt und die innere Grenze der beiden Abschnitte bildet (Fig. 4*a*, *reg.an*). Ringfurche und Ringleiste stehen senkrecht zur Richtung des Zapfens. Da nun dieser nicht in der Richtung des Oviductes liegt, sondern von ihr um einen Winkel von 30 bis 40° medianwärts abbiegt (Fig. 4 *a*), so ergibt sich, daß der distale Abschnitt zu einem großen Teile durch den proximalen von außen her überlagert wird.

Die Innenwand der Drüse ist in

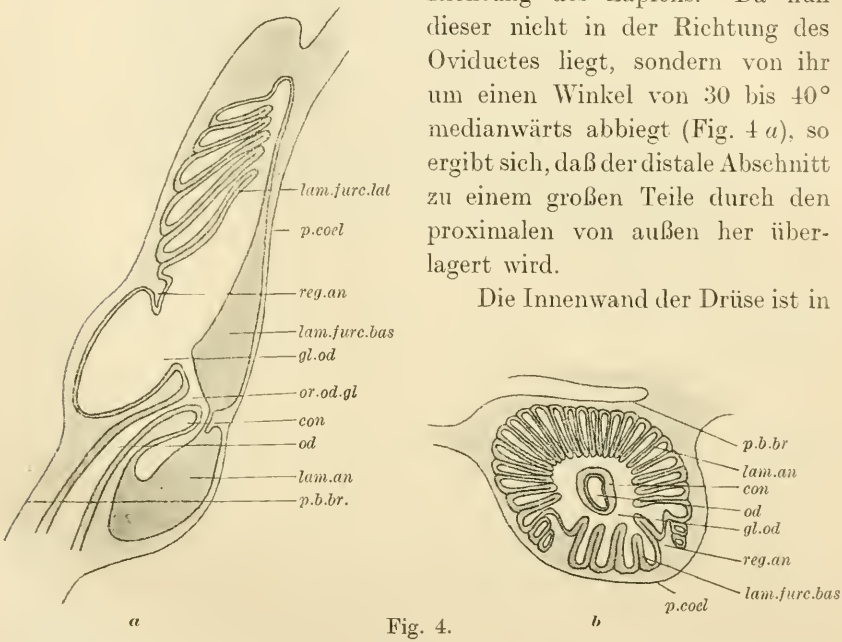

Fig. 4.

a, Längsschnitt; *b*, Querschnitt durch die Eileiterdrüse von *Sepia elegans* (halbschematisch). 45 : 1. *con*, Zapfen; *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc.bas*, Basis des Gabelsystems; *lam.furc.lat*, Schenkel des Gabelsystems; *od*, Eileiter; *or.od.gl*, Mündung des Eileiters in die Eileiterdrüse; *p.coel*, Wand des Cöloms; *p.b.br*, Wand der Kiemenwurzeltasche; *reg.an*, Ringleiste.

eine große Zahl (70—80) Lamellen differenziert, die in ihrer Gesamtheit durch die Ringleiste in ein proximales, ringförmig gruppiertes und ein distales, gabelförmig angeordnetes System gegliedert werden. Das Ringsystem (Fig. 2 und 4 *lam.an*) besteht aus annähernd 40 halbkreisförmigen Lamellen, die den Zapfen radiär umstellen. Sie sind an die Ringleiste, die periphere Wand und die hintere Hälfte des Zapfens angeheftet und springen kulissenartig in das Lumen vor.

An das Ringsystem schließt sich nach vorn das Gabelsystem an, das ebenfalls aus 30 bis 40 Lamellen besteht. Die halbringförmige

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gabelbasis (Fig. 2 und 4 *lam.furc.bas*) liegt medial vom Lamellenring. Die Lamellen, die sie bilden, sind annähernd dreieckig geformt, werden nach vorn zu niedriger und verlieren sich schließlich als feine Falten in der Wand der Eileiterdrüse. Sie sind radiär um einen Punkt gruppiert, der in der Mitte der Medialfläche des distalen Abschnittes liegt. Hinten lehnen sich die Lamellen der Gabelbasis an die Ringleiste an, während ihr Außenrand der Drüsenwand aufsitzt. Der übrige Teil ihres Randes ist frei und springt teils gegen den Zapfen, teils in das Hauptlumen des vorderen Abschnittes vor.

Dieser Halbring geht allmählich in die beiden Gabelschenkel über, die durch zwei symmetrisch zur Hauptebene gruppierte Lamellenreihen gebildet werden (Fig. 2 und 4 *a*, *lam.furc.lat*). Die Lamellen sind ungefähr halbkreisförmig gestaltet, ragen nach innen frei in das Lumen vor und sind derart an die Wand der Drüse befestigt, daß sich ihre Flächen, von der Lateralseite her betrachtet, schräg kopfwärts neigen.

Aus der geschilderten Anordnung der Lamellen ergibt sich, daß sich die Eileiterdrüse aus zahlreichen Drüsenfächern zusammensetzt, die aber insgesamt mit einem axialen Hauptlumen kommunizieren. Bemerkenswert ist die fast geometrische Regelmäßigkeit, in der sich diese Drüsenfächer gruppieren.

Von den Gefäßen wurde wieder nur die Vene nachgewiesen. Ihre Hauptäste verlaufen in der Ringleiste und vereinigen sich an der Medialwand zu einem Gefäße, das in die Vena pallialis mündet.

Das Drüsenepithel, das sowohl die Wand der Drüse, als auch die Lamellen bedeckt und das Lumen allseitig begrenzt, ist einschichtig und setzt sich aus schlauchförmigen Drüsenzellen und keil- bis pfriemenförmigen, flimmernden Zwischenzellen zusammen. Während es an der Wand der Drüse in einfacher Schicht dem umhüllenden fibrillären Bindegewebe aufsitzt, ruht es bei den Lamellen auf einem System bindegewebiger, gefäßreicher Septen, das aus einem großen Hauptseptum und senkrecht zu diesem gestellten, in gleichen Abständen vorspringenden Nebensepten besteht (Fig. 5 *sept.princ* und *sept.lat*). Da das Epithel trotzdem überall gleich hoch ist, so sind die dem Hauptseptum aufsitzenden Zellen sehr lang, die den Nebensepten aufsitzenden um so kürzer, je näher deren peripherem Rande sie angeheftet sind.

Zur Brunstzeit bilden sich in den Drüsenzellen zahlreiche Secretvacuolen, die das Plasma bis auf dünne Zwischenlamellen verdrängen und ein im konservierten Zustande stark lichtbrechendes, mit Ehrlichs Hämatoxylin nur schwach färbbares Secret enthalten. Infolge der Schwellung der Drüsenzellen werden die flimmernden Zwischenzellen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die anfangs dicht beieinander liegen, auseinander gedrängt, verlieren ihren Zusammenhang mit der ernährenden Basis und degenerieren (Fig. 5 *c.int*). Letzteres läßt sich an der fortschreitenden Reduktion des Chromatins der Kerne deutlich beobachten.

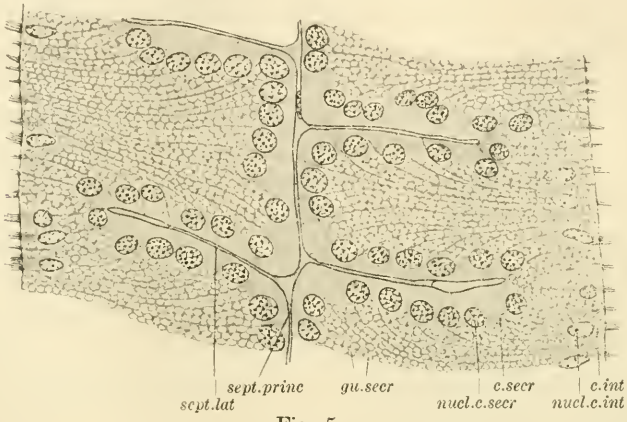

Fig. 5.

Querschnitt durch eine Lamelle der Eileiterdrüse von *Sepia elegans*. 420 : 1. *c.int*, Zwischenzelle; *c.secr*, Secretzelle; *gu.secr*, Secrettropfen; *nucl.c.int*, Kern einer Zwischenzelle; *nucl.c.secr*, Kern einer Secretzelle; *sept.lat*, Nebenseptum; *sept.princ*, Hauptseptum.

In der Nähe ihres freien Randes werden die Lamellen nur noch von dem Hauptseptum durchzogen, bilden also hier ein ganz einfaches, einschichtiges Epithel. Außerdem enthalten hier die Vacuolen der Drüsenzellen ein viel helleres, nicht färbbares Secret. Da an diesen Stellen die Zwischenzellen noch in Gruppen beieinander liegen und nur wenig degeneriert sind, so handelt es sich offenbar um ein früheres Stadium des Secretionsprozesses.

Was schließlich den Weg angeht, den die Eier in diesem Leitungswege einschlagen, so läßt sich leicht feststellen (Fig. 1), daß sie den hinteren Abschnitt des Eileiters meist zu drei bis vier nebeneinander passieren. Infolge des Druckes, den sie einesteils gegeneinander und den andernteils die angrenzenden Organe auf sie ausüben, erfahren sie dabei eine sehr verschiedene polyedrische Abplattung. Im vorderen Abschnitt gleiten sie einzeln weiter, indem sie zugleich ihre definitive ellipsoide Gestalt annehmen.

Da bei den untersuchten brünstigen Exemplaren keine Eileiterdrüse mit gerade durchtretenden Eiern angetroffen wurde, so läßt sich nur vermuten, daß die Eier einen ähnlichen Weg nehmen wie bei *Loligo vulgaris*, wo er sich unzweideutig feststellen ließ. Danach würden sie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach dem Verlassen des Zapfens direkt in das Centrum der Gabelbasis treten und sich von hier aus in dem Grenzstreifen weiter bewegen, der die Lamellen der Gabelschenkel trennt. Wahrscheinlich sacken sie dabei wie bei *Loligo vulgaris* diesen Grenzstreifen medianwärts aus. Gestützt wird diese Vermutung durch die angeführte kopfwärts gerichtete Neigung der Lamellen der Gabelschenkel, die sich sehr leicht als eine Anpassung an den einseitig wirkenden Druck der austretenden Eier deuten läßt.

Aber selbst wenn die Eier den beschriebenen Weg nehmen, scheint es doch, als müßten sie infolge des bedeutenden Umfanges, den sie im Vergleich zur Eileiterdrüse haben (Fig. 1), die Lamellen mit Notwendigkeit bedeutend verzerren, wenn nicht gar zerstören. Da dies aber höchstwahrscheinlich nicht geschieht, so müssen wir annehmen, daß sich die Eier beim Durchtreten durch die Drüse bedeutend in die Länge strecken.

Der Leitungsweg dieser Species von *Sepia* wurde noch nicht beschrieben. Obwohl er mit dem mehrfach untersuchten Leitungsweg von *Sepia officinalis* fast völlig übereinstimmt, soll doch erst nach Beschreibung des Leitungsweges dieser Form zu der vorliegenden Literatur Stellung genommen werden.

Sepia officinalis L.

Der Leitungsweg von *Sepia officinalis* (Fig. 6) zeigt nur geringfügige Abweichungen von dem eben beschriebenen Bau, so daß es genügt, diese kurz anzuführen. Die Eileiterdrüse, deren Distalsystem relativ größer ist als bei *Sepia elegans*, mündet weiter vorn, grenzt in ganzer Ausdehnung direkt an die Mantelhöhle und erhebt sich fast völlig frei über die Wand des Eingeweidesackes. Wie Brock (1879, S. 77) bereits feststellte, inseriert an der medialen Wand ihres distalen Abschnittes ein schmales Muskelband, das zur muskulösen Leberkapsel zieht und eine Ausstrahlung derselben darstellt. Wahrscheinlich hat es die Funktion, die Eileiterdrüse bei ihrer Schwellung und der damit verbundenen Aussteifung dem Eingeweidesacke dichter anzupressen, so daß dann die Eier den Weg zum Trichter leichter finden.

Die Beziehungen des Oviductes zu den Gefäßen sind dieselben wie bei *Sepia elegans*.

Während es bei *Sepia elegans* nicht gelang, die Innervation der Eileiterdrüse festzustellen, hatte die Präparation zweier größerer Exemplare von *Sepia officinalis* Erfolg. Es ergab sich, daß die Eileiterdrüse innerviert ist. Der Nerv, der an sie herantritt, ist ein feiner Seitenzweig des linken Kiemennerven. Kurz nachdem sich der linke Visceralnerv

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in einen medialen und lateralen Ast, den Nervus branchialis, gegabelt hat, zweigt sich von letzterem lateralwärts der Nerv der Eileiterdrüse ab (Fig. 6 *n.gl.od*). Er zieht an der Medialseite des Distalsystems nach hinten und tritt an der Ringfurche in die Drüse ein.

Die Histologie des Leitungsweges, insbesondere die der Eileiterdrüse, stimmt mit der von *Sepia elegans* überein.

Wenden wir uns zu der Literatur, die über den Leitungsweg von *Sepia officinalis* vorhanden ist, so müssen wir besonders die sehr eingehende Untersuchung Brocks »Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden« berücksichtigen (1879, S. 70, 75, 76, 82). Während Cuvier von der Lage des Leitungsweges nur die seiner äußeren Mündung angab (1805, S. 171 »près de la branchie gauche«), stellte Brock als erster die angeführten Lagebeziehungen zu den übrigen Organen fest, übersah jedoch die Kiemenwurzeltasche und ging vor allem nicht auf das sehr charakteristische Lageverhältnis zum Cölom ein. Doch erklärt sich die letztere Lücke seiner Arbeit dadurch, daß der Bau des Cöloms der Cephalopoden erst 1884 durch Grobben aufgeklärt wurde.

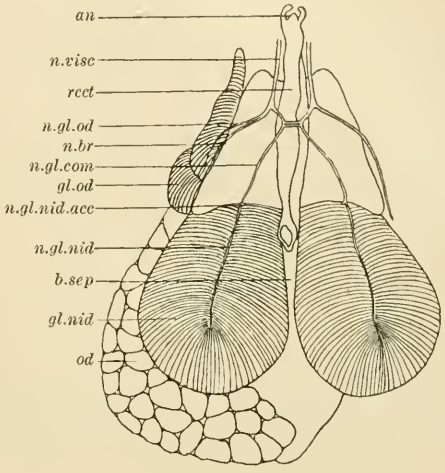

Fig. 6.

Drüsennerven des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepia officinalis*. Dorsalansicht des Leitungs- und Drüsenapparates. 1,5 : 1. *an*, After; *b.sep*, Tintenbeutel; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *n.br*, Kiemennerv; *n.gl.com*, Nerv des accessorischen Drüsenapparates; *n.gl.nid.acc*, Nerv der accessorischen Nidamentaldrüse; *n.gl.nid*, Nerv der Nidamentaldrüse; *n.gl.od*, Nerv der Eileiterdrüse; *n.visc*, Visceralnerv; *od*, Eileiter; *rect*, Rectum.

Von vornherein unwahrscheinlich ist Brocks Auffassung von dem Verhältnis der Eileiterdrüse zum Eileiter. Obwohl schon Cuvier von einem »oviductus terminé par une glande« (1805, S. 171) und Owen immer nur von »terminal glands« spricht (1835, S. 557), hält Brock den distalen Teil der Eileiterdrüse für das äußere Endstück des Eileiters, auf den sich nur die Drüsensubstanz fortsetzt (1879, S. 76). Nach seiner Auffassung ist also die Eileiterdrüse dem Oviduct nicht vorgeschaltet, sondern in ihn eingeschaltet. Spricht schon der völlig übereinstimmende Bau beider Abschnitte gegen eine derartige Deutung, so wird sie durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Entwicklung der Drüse völlig widerlegt. Denn wie später gezeigt werden soll, gehen sämtliche Lamellen aus einer einheitlichen Anlage hervor. Der Grund des Irrtums ist wohl darin zu suchen, daß Brock bei seiner morphologischen Deutung von den Octopoden ausging, deren Eileiterdrüse in den Oviduct eingeschaltet ist. Doch wird sich zeigen, daß diese Lage der Eileiterdrüse wahrscheinlich erst sekundär durch Umbildung des distalen Drüsenabschnittes entstanden ist.

So zutreffend in der Hauptsache Brock den Bau der Eileiterdrüse beschrieb, so kam er doch über diesen Punkt zu keiner völligen Klarheit. Dies liegt vor allem daran, daß er den Zapfen übersah, der den gesamten Bau der Drüse beherrscht. Leider begegnen wir außerdem auf seinem Situsbild (Taf. II, Fig. 19) demselben Fehler, den wir in der Neuausgabe von Cuviers »Règne animal« finden. In die ventrale Seite (genauer laterale Seite) des Lamellenringes schneidet eine längsgerichtete, tiefe Furche ein, zu der sich die Lamellen senkrecht stellen, eine Bildung, die ich bei keinem Tiere vorfand.

Wenn so Brocks Beschreibung des gröberen Baues des Leitungsweges von Irrtum nicht ganz frei ist, so ist seine Darstellung des histologischen Baues um so vorzüglicher. Er war der erste, der die interessante Histologie der Eileiterdrüse aufhellte. Zwar beschrieb er nur die Struktur der Nidamentaldrüsen, wies aber mit Recht darauf hin, daß die Eileiterdrüse genau denselben Bau besitzt. In histologischer Beziehung bestätigte ich daher im wesentlichen nur das, was Brock bereits feststellte. Eins nur konnte ich nicht beobachten, nämlich den Zerfall des zwischen den Vacuolen befindlichen Plasmas in Körnchen. Es schien vielmehr, als handle es sich lediglich um Secrettröpfchen, die direkt aus den zuerst auftretenden Vacuolen hervorgehen. Dafür spricht die Tatsache, daß das Plasma bereits auf sehr frühen Stadien der Secretion bis auf dünne Zwischenlamellen verdrängt war. Da jedoch keine fortlaufende Reihe von Secretionsstadien gewonnen wurde, so muß es bei dieser Andeutung bewenden.

Auf die wichtige Frage, ob die Eileiterdrüse innerviert ist, geht Brock nicht ein. Dagegen finden wir in Chérons »Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux« (1866) eine allerdings sehr allgemein gehaltene Angabe über diesen Punkt. Nach Chéron gabelt sich jeder Visceralnerv nahe den Nierenmündungen in einen lateralen und einen medialen Zweig. Jener zieht zur Kieme, dieser vereinigt sich mit dem medialen Zweige der andern Seite zu einer Schlinge. Von ihr entspringen nach beiden Körperseiten je zwei Nerven »qui se portent à la glande ovarienne et

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aux oviductes ou au pénis, voire même aux glandes nidamentaires« (S. 55). In seiner Abbildung (Taf. II, Fig. 16) führt er auch einen dieser Nerven in die Gegend des Oviductes, von dem allerdings leider nur die Mündung gezeichnet ist. Ein Zweig des Nervus branchialis, der die Eileiterdrüse innerviert, ist ihm demnach nicht bekannt.

Dagegen findet meine Darstellung der Innervation der Eileiterdrüse in der Beschreibung und Abbildung des Nervensystems von *Ommastrephes todarus* durch Hancock eine Stütze. Er schrieb in seiner Untersuchung »On the nervous system of *Ommastrephus todarus*« (1852, S. 10): »These two branches from the ganglion on the vena cava (die Kiemennerven) give off in their course each a nerve or two, wich go to the generative organs.« Aus der Abbildung des Nervensystems (Taf. II, Fig. 1) geht weiter hervor, daß diese Genitalnerven ganz ähnlich verlaufen wie der Nerv der Eileiterdrüse bei *Sepia officinalis*. Da Hancock aber über die Verteilung der Nerven in die einzelnen Genitalorgane nichts Näheres mitteilt, so ist nicht ausgeschlossen, daß wir in ihnen lediglich die Eileiterdrüsennerven von *Ommastrephes todarus* vor uns haben.

Loligo vulgaris Lam.

Der Leitungsweg von *Loligo vulgaris* (Fig. 7 und 8) zeichnet sich dadurch aus, daß er nach Öffnung der Mantelhöhle in ganzer Ausdehnung übersehen werden kann. Bei oberflächlichem Vergleich seiner beiden Abschnitte springt vor allem deren abnormes Größenverhältnis in die Augen. Während die Eileiterdrüse bei *Sepia elegans* nur wenig breiter ist als die breiteste Stelle des Oviductes, ist sie bei *Loligo vulgaris* zehnmal so breit als der Eileiter. Das Längenverhältnis dagegen ist dasselbe.

Der Eileiter (Fig. 7 und 8 *od*) ist ein plattgedrückter, auffallend enger, in ganzer Länge gleich weiter Kanal. Seine innere Mündung in die sekundäre Leibeshöhle, ein längs gerichteter, langer Spalt (Fig. 7 und 8 *or.od*), liegt etwas links von der Medianebene zwischen dem Hinterende des Eingeweidesackes und den Hinterenden der Nidamentaldrüsen. Verfolgen wir den Weg, den der Eileiter einschlägt, so konstatieren wir zunächst, daß er im Gegensatz zum Oviduct von *Sepia* mehrere dicht aneinander gedrängte Schlangenwindungen bildet. Die Schlängelung bewegt sich medianwärts, legt ihre Windungen annähernd parallel der Hauptachse des Körpers und schließt mit einem lateralwärts gewendeten Endstück ab, das in die Eileiterdrüse mündet. Die einzelnen Windungen, deren wir drei zählen, sind sowohl unter sich, als auch in ihren Schenkeln verschieden groß.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei dieser Unregelmäßigkeit, die der Verlauf des Oviductes zeigt, ist es äußerst bemerkenswert, daß er bei allen Exemplaren von *Loligo vulgaris* völlig übereinstimmt, also typisch ist. Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich in den nahen phylogenetischen Beziehungen der *Loligo vulgaris* zu einer *Illex*-ähnlichen Form, worauf aber erst später eingegangen werden soll.

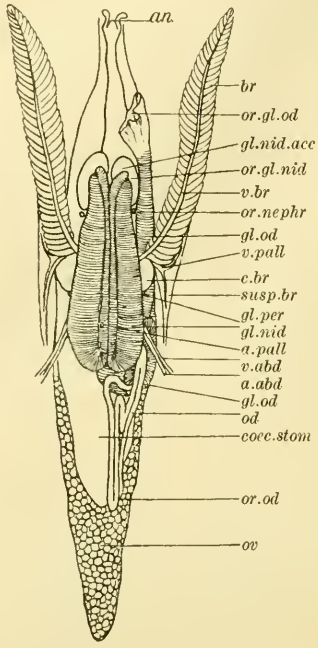

Fig. 7.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates von *Loligo vulgaris*. Ventralansicht. 0,75 : 1. *an*, After; *a.abd*, Abdominalarterie; *a.pall*, Mantelarterie; *br*, Kieme; *c.br*, Kiemenherz; *coec.stom*, Magenblindsack; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *od*, Eileiter; *or.nephr*, Nierenmündung; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *ov*, Ovarium; *susp.br*, Kiemenband; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Der gesamte Windungskomplex liegt hinter den Nidamentaldrüsen zwischen den Wänden der Mantelhöhle und der sekundären Leibeshöhle und überdeckt zum Teil den gewaltig entwickelten Magenblindsack. Damit steht im Zusammenhange, daß Kiemengefäße, Mantel- und Abdominalvene nicht über ihn hinziehen. Die Mündung des Oviductes in die Eileiterdrüse, die übrigens von der ersten Oviductwindung völlig überdeckt wird, liegt in gleicher Transversalebene wie der Hinterrand der Nidamentaldrüsen, hat also keine nähere Beziehung zur Kiemenwurzel.

Die Eileiterdrüse (Fig. 7 *gl.od* und Fig. 8) hat die Form einer langhalsigen, relativ engen, nur hinten bauchig erweiterten Flasche und zeichnet sich vor den Eileiterdrüsen der übrigen Myopsiden durch ihre außerordentliche Größe aus. Während die Eileiterdrüse bei *Sepia elegans* nur $^1/_6$ der Länge des Eingeweidesackes mißt, ist sie bei *Loligo* nahezu halb so lang als dieser. Ihre größte Breite erreicht zudem fast die Hälfte der mittleren Breite des Eingeweidesackes.

Die Folge dieser enormen Entwicklung ist, daß auch ihre Lage wesentlich von der Lage der Eileiterdrüse bei *Sepia* abweicht. Ihr Hinterende liegt dicht hinter dem Hinterrande der linken Nidamentaldrüse, ihr Vorderende in der Mitte zwischen After und Nierenmündung, während sich letzteres bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sepia in der Mitte zwischen Kiemenbasis und Nierenmündung findet. Ventral und lateral schmiegt sie sich der Mantelhöhlenwand dicht an, wird aber in ihrer hinteren Hälfte zum Teil von den Nidamentaldrüsen und in ihrer Mitte von dem linken Kiemenherzen überdeckt. Medial grenzt sie an den linken Nierensack, die linke Nidamentaldrüse und die linke accessorische Nidamentaldrüse, dorsal an das Cölom, den linken Nierensack, die Leber und den Tintenbeutel, auf dem auch ihre Mündung liegt.

Von besonderem Interesse ist die Beziehung der Eileiterdrüse zur Kiemenbasis. Das Kiemenband (Fig. 7 *susp.br*) reicht bei *Loligo vulgaris* weit nach hinten und ragt hier mit freiem Rande in die Mantelhöhle vor, so daß eine Sonde zwischen ihm und dem Eingeweidesacke hindurchgeführt werden kann. Es ergibt sich daraus, daß eine Kiemenwurzeltasche wie bei *Sepia* nicht entwickelt ist, der Leitungsweg vielmehr an der Kiemenbasis einen völlig freien Durchgang passiert.

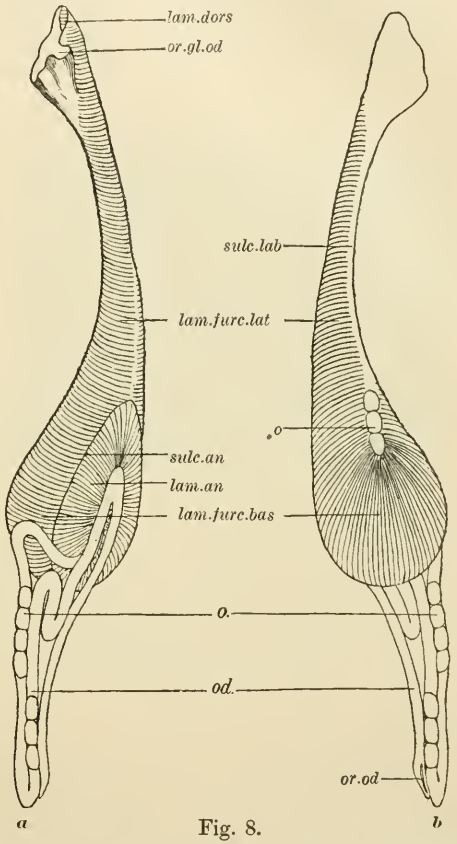

Fig. 8.

Leitungsweg von *Loligo vulgaris*. *a*, Ventral-, *b*, Dorsalansicht. 1,5 : 1. *lam.an*, Ringsystem; *lam.dors*, Dorsalreihe des Gabelsystems; *lam.furc.bas*, Basis des Gabelsystems; *lam.furc.lat*, Schenkel des Gabelsystems; *o*, Ei; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom, *sulc.an*, Ringfurche, *sulc.lab*, Gleitrinne.

Der Bau der Eileiterdrüse stimmt in seinen Grundzügen mit dem der *Sepia*-Eileiterdrüse überein, zeigt aber im einzelnen mannigfache Abweichungen. Wie bei *Sepia* stülpt das Vorderende des Oviductes die Wand der Drüse in Form eines Zapfens vor. Wie dort läßt sich ein Ringsystem und ein Gabelsystem unterscheiden, die beide durch eine ringförmige Einschnürung gegeneinander abgegrenzt sind. Da aber

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Ringfurche bei weitem nicht so tief einschneidet, so setzen sich beide Systeme äußerlich nicht scharf voneinander ab, und die Drüse zeigt infolgedessen einen viel einheitlicheren Bau. Bei näherem Zusehen läßt sich erkennen, daß das Ringsystem bedeutend schwächer entwickelt ist als das Gabelsystem und sich außerdem nicht wie bei *Sepia* hinten, sondern ventral an dieses anschließt. Ferner sind die Drüsenblätter relativ dünner und dementsprechend zahlreicher.

Eine abweichende Bildung zeigt auch die Mündung der Eileiterdrüse in die Mantelhöhle (Fig. 8 *or.gl.od*). Die Drüse erweitert sich vorn zu einem geräumigen, medianwärts gewendeten Endabschnitt, der eine Aussackung des medialen Grenzstreifens zwischen den beiden Lamellenreihen des Gabelsystems darstellt. Nach vorn zu wird die Erweiterung immer größer und schiebt sich hier auch dorsal unter die Dorsalreihe des Gabelsystems, so daß diese nicht mehr an einer einfachen Wand, sondern an einer Duplikatur entspringt.

Aus der Lage der Eileiterdrüse ergibt sich bereits, daß die Kiemengefäße und die Mantelvene etwa in der Mitte des Gabelsystems ventral über sie hinziehen. Das Ringsystem und die Gabelbasis überkreuzen außerdem die linke Vena abdominalis und die dicht neben ihr hinziehende Arteria abdominalis (Fig. 7). Außer den Beziehungen dieser Gefäße zur Eileiterdrüse ließ sich auch die Arterie nachweisen, welche die Drüse versorgt. Sie entspringt mit der Arterie der Nidamentaldrüsen aus einem gemeinsamen Stamme, der sich von der Aorta posterior kurz vor ihrer Gabelung in die Abdominalarterien und die Pallialarterie abzweigt. Indem sie neben der linken Arteria abdominalis hinzieht, gelangt sie an die Ventralseite des Gabelsystems und tritt hier in die Drüse ein.

Das Drüsenepithel der Eileiterdrüse (Fig. 9) ist wesentlich einfacher gestaltet als bei *Sepia*. Die Lamellen werden nur von einem einfachen Septum durchsetzt, dem die Secret- und Zwischenzellen aufsitzen. An den Drüsenzellen ließ sich eine ähnliche Erscheinung beobachten, wie sie Meyer am Epithel der unpaaren Drüse des männlichen Geschlechtsapparates von *Opisthoteuthis depressa* feststellte (1906, S. 235, Taf. XIV, Fig. 16). Die ganz wie bei *Sepia* auftretenden Secrettröpfchen werden durch eine Schicht dichten Plasmas in eine basale und periphere Secretmasse geschieden. Da die Secretzellen, die nahe am freien Rande der Lamellen liegen und sich auf einem früheren Stadium der Secretion befinden, zunächst ihr gesamtes Plasma in Secrettropfen umgewandelt haben, so wird vielleicht mit fortschreitender Abstoßung des Secrets vom Kern her neues Plasma regeneriert und peripherwärts nachge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schoben. Wandelt sich dann auch dieses Plasma in Secret um, so bleibt ein Teil von ihm als Grenzschicht zwischen alter und neuer Secretmasse übrig. Die Flimmerzellen degenerieren wie bei *Sepia*. In einem vorgerückten Secretstadium wie dem oben beschriebenen sind sie bis auf einzelne verstreute Trümmer gänzlich geschwunden.

Ein glücklicher Zufall ermöglichte es, auch den Weg der Eier innerhalb der Eileiterdrüse festzustellen. Sie passieren den Zapfen in einer einzigen Reihe und gleiten nach ihrem Eintritt in die Drüse direkt in das Centrum der Gabelbasis. Von hier aus bewegen sie sich in einer Rinne weiter, die an der Innenseite der Drüse zwischen den beiden Lamellenreihen ausgesackt ist und vorn in die Enderweiterung der Eileiterdrüse übergeht (Fig. 8 *sulc.lab*). Auf diese Weise kommen die Eier mit den Lamellen selbst in keine direkte Berührung und können deren Funktion nicht wesentlich beeinträchtigen. Da sich die rinnenförmige Aussackung nur bei solchen Exemplaren fand, die zur Zeit der Eiablage konserviert waren, so ist diese Bildung offenbar das Produkt rein mechanischer Ausweitung durch die vordringenden Eier. Richtung gebend bei diesem Wege an der Innenseite der Eileiterdrüse ist der einwärts gewendete Zapfen, der demnach nicht allein morphologische, sondern auch physiologische Bedeutung hat.

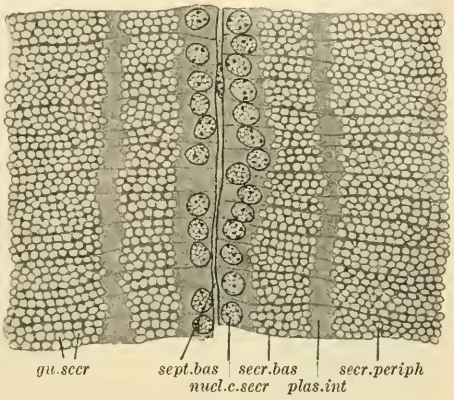

Fig. 9.

Querschnitt durch eine Lamelle der Eileiterdrüse von *Loligo vulgaris*. 420 : 1. *gu.secr*, Secrettropfen; *nucl.c.secr*, Kern einer Secretzelle; *plas.int*, protoplasmatische Zwischenschicht; *secr.bas*, basale Secretmasse; *secr.periph*, periphere Secretmasse; *sept.bas*, Basalseptum.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß der Leitungsweg von *Loligo vulgaris* von Needham entdeckt, aber falsch beschrieben wurde. Cuvier berichtete über ihn: »L'oviductus du calmar commun est plus long que celui des autres, et fait deux circonvolutions« (1805, S. 171). Owen bestätigte dies und fügte hinzu: »... its terminal gland is relatively larger and longer (than in the *Sepia*)« (1835, S. 558). Erst Brock gab eine ausführliche Darstellung dieses Leitungsweges (1879, S. 90/92). Seine Angaben sind richtig und brauchten daher nur ergänzt zu werden. Dies betraf hauptsächlich die unter allen Myopsiden einzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dastehende Lage der Eileiterdrüsenmündung, die Beziehungen des Leitungsweges zum Kiemenbande und zu den Gefäßen, die Art, wie die charakteristische Mündung der Eileiterdrüse zustande kommt, und den Weg der Eier in der Drüse. Nicht beachtet hat Brock aber vor allem die wichtige Tatsache, daß der unregelmäßige Verlauf des Oviductes typisch ist.

Loligo marmorae Verany.

Sowohl Oviduct als auch Eileiterdrüse dieser Form zeigen einige äußerst charakteristische Unterschiede gegen den eben beschriebenen Bau.

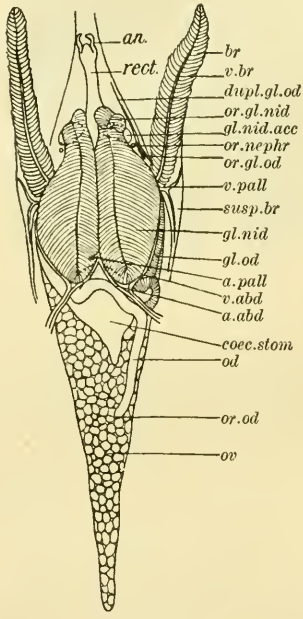

Fig. 10.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates von *Loligo marmorae*. Ventralansicht. 1,5 : 1. *an*, After; *a.abd*, Abdominalarterie; *a.pall*, Mantelarterie; *br*, Kieme; *coec.stom*, Magenblindsack; *dupl.gl.od*, Duplikatur der Eileiterdrüse; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *od*, Eileiter; *or.nephr*, Nierenmündung; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *ov*, Ovarium; *rect*, Rectum; *susp.br*, Kiemenband; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Der Eileiter (Fig. 10 und 11 *od*) ist zwar ebenfalls geschlängelt, weist aber nur eine einzige scharf ausgeprägte Windung auf. Diese bildet den distalen Abschnitt des Oviductes, liegt quer zur Längsachse des Körpers, reicht bis zum Hinterende der rechten Nidamentaldrüse und wird zum Teil von beiden Nidamentaldrüsen überdeckt. Der proximale Abschnitt dagegen verläuft gestreckt und biegt nur an seinem Hinterende ein wenig medianwärts um. Das Wesentliche dabei ist die deutlich hervortretende Reduktion der Windungen und die dadurch bedingte Vereinfachung des Verlaufes, die den Oviduct dieser Form denjenigen der Myopsiden *Sepia*, *Sepiola* und *Rossia* nähert.

Bemerkenswert ist weiter, daß im Gegensatz zu *Loligo vulgaris* die Vena abdominalis und die Arteria abdominalis über ihn hinziehen (Fig. 10 *v.abd* und *a.abd*). Sie verlaufen gemeinsam zwischen den beiden Schenkeln der Schlangenwindung und trennen sich am Hinterende der linken Nidamentaldrüse, indem sie dabei den Weg des Oviductes schneiden. Außerdem liegt auch die korrespondierende rechte Abdominalarterie über dem vorderen Schenkel der Schlangenwindung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Eileiterdrüse (Fig. 10 *gl.od.* und Fig. 11) ist wesentlich gedrungener gebaut als die von *Loligo vulgaris*, ihr Hinterabschnitt bauchiger, ihr Vorderabschnitt kürzer als bei dieser Form. Damit steht im Zusammenhange, daß ihre Mündung ein sehr beträchtliches Stück weiter hinten liegt. Sie findet sich dicht vor der Kiemenwurzel (Fig. 10 *or.gl.od*), eine Lage, die wir bereits bei *Sepia* konstatierten. Auch die Mündung selbst zeigt eine andre Bildung als bei *Loligo vulgaris*. Sie stellt einen einfachen, auffallend langen Längsspalt dar, der nur von einer lateralen Falte zum Teil überdeckt wird, im übrigen aber nichts von der Enderweiterung aufweist, die für die Ausgangsform charakteristisch ist. Von besonderem Interesse aber ist der Umstand, daß sich das Vorderende der Eileiterdrüse kopfwärts in eine Duplikatur fortsetzt, die ungefähr dort, wo bei *Loligo vulgaris* die Mündung liegt, im Epithel des Eingeweidesackes verstreicht. Da außerdem die Mündung nach vorn zu in einen äußerst feinen Schlitz ausläuft, so ist es mindestens wahrscheinlich, daß wir in der erwähnten Falte den reduzierten vorderen Abschnitt der Eileiterdrüse vor uns haben.

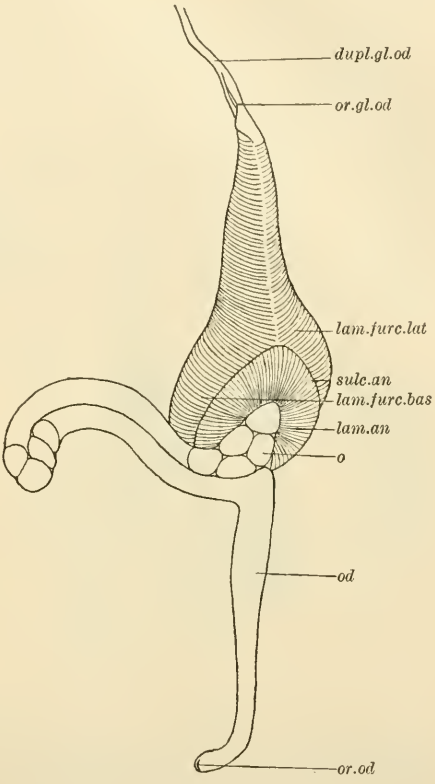

Fig. 11.

Leitungsweg von *Loligo marmorae*. Ventralansicht. 3,75 : 1. *dupl.gl.od*, Duplikatur der Eileiterdrüse; *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc.bas*, Basis des Gabelsystems; *lam.furc.lat*, Schenkel des Gabelsystems; *o*, Ei; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *sulc.an*, Ringfurche.

Wie durch die gedrungene Form, so nähert sich die Eileiterdrüse auch dadurch den übrigen Myopsiden, daß ihr Ringsystem nicht mehr rein ventral vom Gabelsystem, sondern zugleich auch hinter ihm liegt.

Die histologischen Strukturen sind ganz dieselben wie bei *Loligo vulgaris*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dasselbe gilt vom Weg der Eier. Es fand sich auch hier eine Aussackung an der Innenseite des Gabelsystems vor, in der die Eier die Drüse passierten.

Beschrieben wurde der Leitungsweg von *Loligo marmorae* noch nicht.

Rossia macrosoma d. Ch.

Während wir bei *Loligo* nach Öffnung der Mantelhöhle den gesamten Leitungsweg übersehen können und bei *Sepia* wenigstens den größten Teil der Eileiterdrüse wahrnehmen, so läßt die Wand des Eingeweidesackes bei *Rossia* nur das äußerste Vorderende der Eileiterdrüse erkennen. Nach Entfernung der auffallend dicken Körperdecke stellt sich heraus, daß *Rossia* einen relativ schwach entwickelten Leitungsweg besitzt (Fig. 12). In seinem ganzen Habitus, vor allem auch in dem Größenverhältnis des Eileiters zur Eileiterdrüse, zeigt er Ähnlichkeit mit dem Leitungsweg von *Sepia*. Dagegen ergibt sich als sehr wesentlicher Unterschied gegen *Sepia* und auch *Loligo*, daß der Leitungsweg in ganzer Ausdehnung ventral liegt.

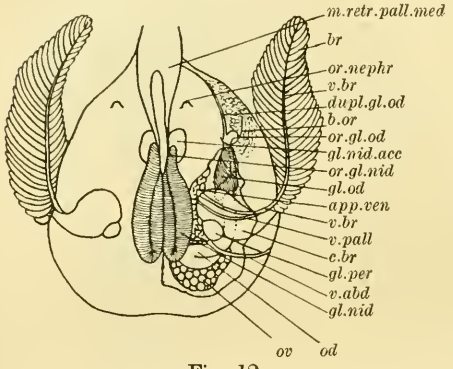

Fig. 12.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates von *Rossia macrosoma*. Der Eingeweidesack ist links geöffnet. Ventralansicht. 1,5 : 1. *app.ven*, Venenanhänge; *br*, Kieme; *b.or*, taschenförmige Einsenkung des Mündungsfeldes; *c.br*, Kiemenherz; *dupl.gl.od*, Duplikatur der Eileiterdrüse; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *m.retr.pall.med*, Retractor pallii mediauus; *od*, Eileiter; *or.nephr*, Nierenmündung; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *ov*, Ovarium; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Der Oviduct (Fig. 12 und 13 *od*) ist gleich weit. Er beginnt hinten mit einer kurzen, medianwärts gewendeten Schleife und beschreibt einen leicht gekrümmten Bogen. In seiner proximalen Hälfte verläuft er zwischen Cölom- und Mantelhöhlenwand, in seiner distalen Hälfte in der dorsalen Wand der Cölomkammer für das Kiemenherz. Seine Mündung in das Cölom (Fig. 13 *or.od*), eine nach vorn gekehrte, runde Öffnung mit kerbig eingeschnittenem Rande findet sich links vom Hinterende der linken Nidamentaldrüse. Von da wendet sich der Eileiter in kurzem Bogen zur Dorsalseite der linken Nidamentaldrüse, biegt hier scharf lateralwärts um und zieht im Bogen ventral über seinen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Endabschnitt zur Dorsalseite des linken Kiemenherzens, um an dessen Vorderrande in die Eileiterdrüse zu münden. Dabei wird er in seinem hinteren Drittel von der Vena abdominalis, in seinem vorderen Drittel von der Vena pallialis und Vena branchialis ventral überkreuzt.

Die Eileiterdrüse (Fig. 13), deren Hinterhälfte in derselben Cölomwand wie der distale Oviductabschnitt, deren Vorderhälfte dagegen zwischen den Wänden der Mantelhöhle und des Cöloms liegt, hat die

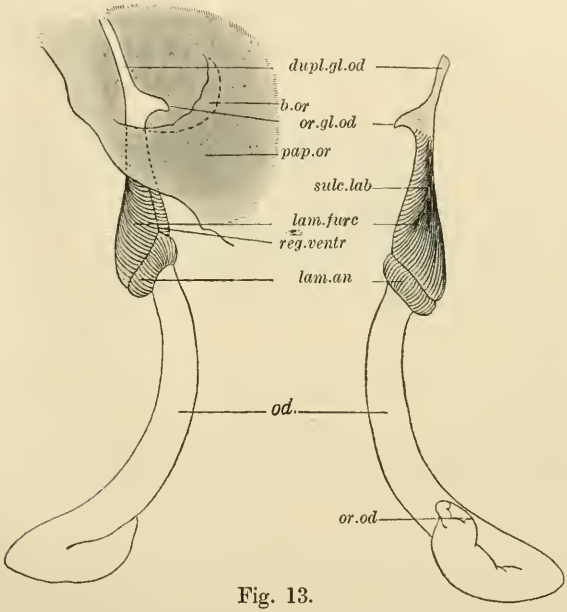

Fig. 13.

Leitungsweg von *Rossia macrosoma*. *a*, Ventral-, *b*, Dorsalansicht. 5,25 : 1. *b.or*, taschenförmige Einsenkung des Mündungsfeldes; *dupl.gl.od*, Duplikatur der Eileiterdrüse; *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc*, Gabelsystem; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *pap.or*, Papille des Mündungsfeldes; *reg.ventr*, ventrale Längsleiste; *sulc.lab*, Gleitrinne.

Form einer länglichen, nach hinten zu allmählich erweiterten Flasche. Ihre Gliederung ist scharf ausgeprägt und läßt ein schwach entwickeltes Ringsystem und ein stark ausgebildetes Gabelsystem erkennen, die ganz ähnlich zueinander liegen wie bei *Sepia*. Auch die Gruppierung der Lamellen in beiden Systemen ist im wesentlichen dieselbe wie bei *Sepia*, insbesondere ordnen sich auch hier die Ringlamellen um einen gut entwickelten Zapfen. Dagegen sind die Lamellen der Gabelschenkel auf der Ventralseite der Drüse an einer Längsleiste befestigt, die beide Reihen scharf begrenzt (Fig. 14 *reg.ventr*). Auf der Dorsalseite ist zwischen diesen Reihen eine Rinne ausgebildet (Fig. 14 *sulc.lab.*), die offenbar

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Gleitbahn für die Eier darstellt. Sie erstreckt sich von dem Centrum der Gabelbasis bis zur Mündung der Eileiterdrüse und setzt sich nach vorn zu durch zwei leistenartige Vorsprünge immer schärfer von den Lamellenreihen ab (Fig. 14). Auf ihrer Wand erheben sich eine Anzahl Längsfalten, die Fortsetzungen der Lamellen des Distalsystems darstellen und wahrscheinlich beim Durchtritt der Eier verstreichen.

Bemerkenswert ist die Mündung der Eileiterdrüse. Sie findet sich als lateral gerichteter Spalt schräg hinter der Mündung der linken Niere. An das Vorderende der Drüse, das sich frei über den Eingeweidesack erhebt, schließt sich ähnlich wie bei *Loligo marmorae* eine Duplikatur

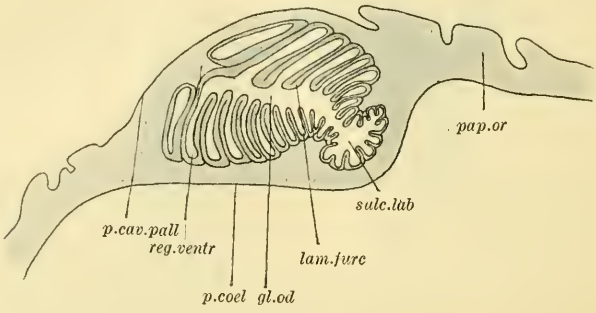

Fig. 14.

Querschnitt durch den distalen Abschnitt der Eileiterdrüse von *Rossia macrosoma*. 26,25 : 1. *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam.furc*, Gabelsystem; *pap.or*, Papille des Mündungsfeldes; *p.cav.pall*, Wand der Mantelhöhle; *p.coel*, Wand des Cöloms; *reg.ventr*, ventrale Längsleiste; *sulc.lab*, Gleitrinne.

an, die im Bogen zum Retractor pallii medianus zieht. Weiter zeigt auch das Mündungsfeld eine besondere Differenzierung (Fig. 13). Einesteils erhebt sich die Körperhaut im Umkreise der Mündung, besonders aber links von der Duplikatur zu zahlreichen unregelmäßig geformten, dicht gedrängten Papillen, andernteils ist dicht hinter der Mündung eine seichte, taschenförmige Einsenkung der Körperhaut entwickelt, die sich mit sichelförmig geschwungenem Rande schräg nach vorn öffnet. Nach Beobachtungen von Maehrenthals und Racovitzas dient dieses eigenartige Mündungsfeld zur Anheftung der Spermatophoren.

Da die untersuchten Rossien noch nicht die volle Geschlechtsreife erlangt hatten, so konnte über den histologischen Bau der Drüsenlamellen nichts Typisches festgestellt werden. Es ließ sich lediglich eine basale und eine periphere Schicht dicht gedrängter Kerne unterscheiden, von denen die ersteren wohl zu Drüsenzellen, die letzteren zu Zwischenzellen gehörten. Cilien waren nicht vorhanden, aber wohl

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erst durch die Konservierung verloren gegangen. Die Bindegewebssepten sind in diesem Zustande wie bei *Loligo* einfach.

Das Mündungsfeld trägt ein einfaches, mit einer Cuticula versehenes, niedriges Cylinderepithel, in dem sich sehr große, flaschenförmige Schleimzellen finden. Das subepitheliale Bindegewebe bildet eine sehr dicke Schicht dicht verfilzter Fibrillen, deren Bildungszellen zu Zellnestern und Zellsepten vereinigt sind.

Die einzige ausführliche Darstellung und zugleich die einzige Abbildung des Leitungsweges von *Rossia* verdanken wir Owen (Cyclopaedia 1835, S. 557, Fig. 239). Zwar geht er auf den charakteristischen Verlauf des Leitungsweges nicht näher ein und gibt nur die Lage der Mündung an, aber seine Abbildung beweist, daß er ihn im wesentlichen bereits richtig erkannt hat. Die Eileiterdrüse ist nach seinen Ausführungen lediglich »composed of two lateral semioval groups of transverse glandular lamellae«; dagegen berichtet er treffend: »And a deep but narrow groove, which is probably dilated during the passage of the ova, was continued between the two groups of lamellae to the termination of the oviduct«.

Brock, der den Leitungsweg in seiner Untersuchung »Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden« (1882, S. 549) beschreibt, beschränkt sich ausnahmsweise auf Nebensachen. Daß sich der Oviduct nicht schlängelt, seine Mündung ein Längsschlitz ist, und der »letzte Abschnitt des Eileiters« frei über die Oberfläche des Eingeweidesackes vorragt, ist alles, was er über ihn berichtet.

Racovitza schließlich befaßte sich ausschließlich mit dem Mündungsfelde des Oviductes. Während sich v. Maehrenthal in einer mündlichen Mitteilung an Korschelt darauf beschränkte, das Vorhandensein eines besonderen Mündungsfeldes zu konstatieren (Korschelt und Heider, Lehrbuch, spezieller Teil 1893, S. 1096), finden wir in Racovitzas »Notes de biologie III« (1894) diese charakteristische Bildung eingehend und exakt beschrieben und abgebildet (S. 531/32, Textfig. 6). Racovitza findet an Stelle der von mir beschriebenen papillenförmigen Erhebungen zahlreiche Falten ausgebildet, weist aber darauf hin, daß bei noch nicht ganz reifen Tieren auch Papillen auftreten. Die sichelförmige Einsenkung an der Mündung des Oviductes ist ihm ebenfalls bekannt. Da sie aber unter den zahlreichen Falten nicht besonders hervortritt, so gibt er nur an: »Le pli qui est le plus rapproché de l'orifice est le plus profond de tous«. Am wertvollsten ist jedoch sein Nachweis, daß dieses Mündungsfeld zur Anheftung der Spermatophoren dient.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sepiola Rondeletii Leach.

Der Leitungsweg von *Sepiola Rondeletii* ist in vieler Beziehung merkwürdig. Vor allem aber ist hervorzuheben, daß lateral von ihm eine mächtige Tasche entwickelt ist, die zur Aufnahme der Spermatophoren dient (Fig. 15 *rec.sem*). Weiter liegt er noch tiefer im Eingeweidesack als bei *Rossia* und besitzt außerdem eine äußerst feine, schlitzartige Mündung in die Mantelhöhle, so daß es oft selbst bei genauer Betrachtung nicht gelingt, von außen her irgend etwas von ihm wahrzunehmen. Er ist gut entwickelt und seiner Gliederung nach dadurch charakterisiert, daß der Eileiter ebenso lang ist wie die Eileiterdrüse, ein Verhältnis, das uns bis jetzt noch nicht entgegengetreten ist. Wie bei *Rossia* liegt er ausschließlich ventral.

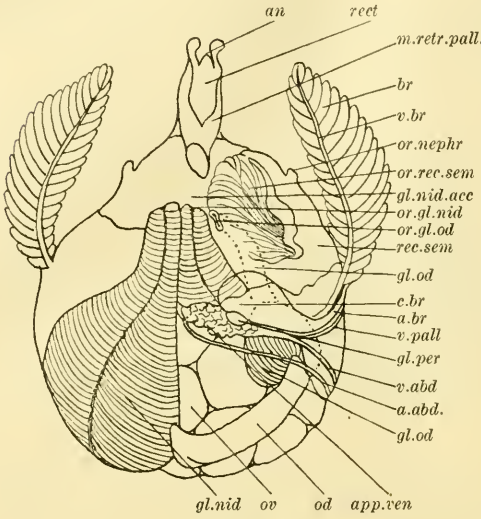

Fig. 15.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparats von *Sepiola Rondeletii*. Die linke Nidamentaldrüse ist zum größten Teile wegpräpariert. Ventralansicht. 5 : 1. *an*, After; *a.abd*, Abdominalarterie; *a.br*, Kiemenarterie; *app.ven*, Venenanhänge; *br*, Kieme; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *m.retr.pall.med*, Retractor pallii medianus; *od*, Eileiter; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.nephr*, Nierenmündung; *or.rec.sem*, Mündung der Spermatophorentasche; *ov*, Ovarium; *rect*, Rektum; *rec.sem*, Spermatophorentasche; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Der Oviduct (Fig. 15 und 16 *od*) repräsentiert einen kurzen, nur wenig gebogenen, gleich weiten Gang, der an seinem Hinterende eine kurze, medianwärts gerichtete Schleife beschreibt. Er verläuft im wesentlichen zwischen der Wand des Cöloms und der dorsalen Wand der linken Nidamentaldrüse. Seine Mündung in die sekundäre Leibeshöhle, eine runde Öffnung, liegt nahe der Medianebene in dem Zwickel, der von den divergierenden Hinterrändern der beiden Nidamentaldrüsen gebildet wird. Der Weg des Eileiters führt zunächst zur rechten Nidamentaldrüse, biegt hier um und verläuft weiter quer über die Dorsalseite der linken Nidamentaldrüse, an deren lateralem Rande er schließlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in die Eileiterdrüse mündet. Kurz bevor er in diese eintritt, zieht die linke Abdominalarterie ventral über ihn hin, das einzige größere Gefäß, das seinen Weg kreuzt.

Die Eileiterdrüse (Fig. 15 *gl.od* und Fig. 16) weicht in ihrer Form von den bisher beschriebenen Eileiterdrüsen wesentlich ab. Sie gleicht annähernd einer Kugelflasche mit langem, scharf abgesetztem Halse. Die Längsachse dieser Flasche steht senkrecht zur Richtung des Oviductes, ist also schräg nach vorn gerichtet. Während die Eileiterdrüsen von *Sepia*, *Loligo* und *Rossia* mehr oder weniger dicht an die Wand der Mantelhöhle grenzen, ist die von *Sepiola* in ganzer Ausdehnung von andern Organen bedeckt. Sie liegt dorsal von der linken Nidamentaldrüse und dem linken Kiemenherzen, ja es schiebt sich sogar der linke Nierensack und die Spermatophorentasche zwischen sie und die Mantelhöhlenwand ein. Ihre Mündung in die Mantelhöhle liegt dicht neben der Mündung der linken Nidamentaldrüse und wird durch einen kurzen, engen, von zwei schmalen Lippen begrenzten Spalt gebildet.

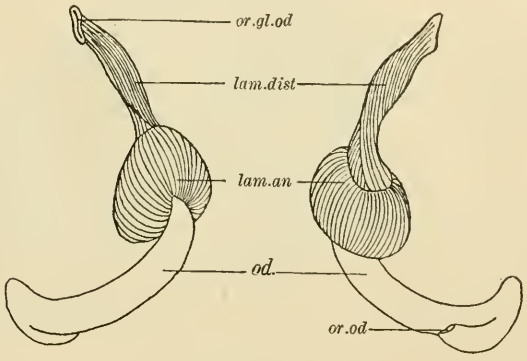

Fig. 16.

Leitungsweg von *Sepiola Rondeletii*. *a*, Ventral-, *b*, Dorsalansicht. 5,25 : 1. *lam.an*, Ringsystem; *lam.dist*, Distalsystem; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom.

Im Bau der Drüse lassen sich ohne weiteres die bei allen Formen konstatierten Abschnitte erkennen. Der proximale Abschnitt (Fig. 16 *lam.an*) wird durch einen Ring dicker Lamellen gebildet, die sich mit ihrem Innenrande in ganzer Ausdehnung an einem weit vorspringenden, aber dünnwandigen Zapfen befestigen (Fig. 17 *con*). Besondere Beachtung verdient der distale Abschnitt (Fig. 16 *lam.dist*), der in seinem Bau wesentlich von den Formen abweicht, die wir bisher kennen lernten. Er ist auffallend schwach entwickelt. Sein Längenverhältnis zum proximalen Abschnitt ist zwar annähernd dasselbe wie bei *Sepia*, aber seine Breite beträgt nur $^1/_4$ von der des Ringsystems. Deutlicher noch prägt sich dies im inneren Baue aus. An Stelle eines Gabelsystems finden wir eine große Anzahl längs gestellter Lamellen vor. Genau längs gerichtet sind diese zwar nicht, sie verlaufen vielmehr schwach schraubig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gedreht, doch ist dies wahrscheinlich eine sekundäre Erscheinung. Es scheint, als ob die gewaltig entwickelte Spermatophorentasche den schmiegsamen Vorderabschnitt der Eileiterdrüse nach der Mediane drängt und ihn dabei zu einem großen Teil um seine Längsachse dreht.

Entsprechend der schwachen Entwicklung des ganzen Abschnittes sind die Lamellen sehr niedrig und dünn und kommen daher gegenüber den Lamellen des Ringsystems für die Funktion der Eihüllenbildung nicht wesentlich in Betracht. Offenbar stellen sie die Reste eines ursprünglich vorhandenen Gabelsystems dar, das in der Phylogenie infolge des periodisch wiederkehrenden, störenden Einflusses der durchtretenden

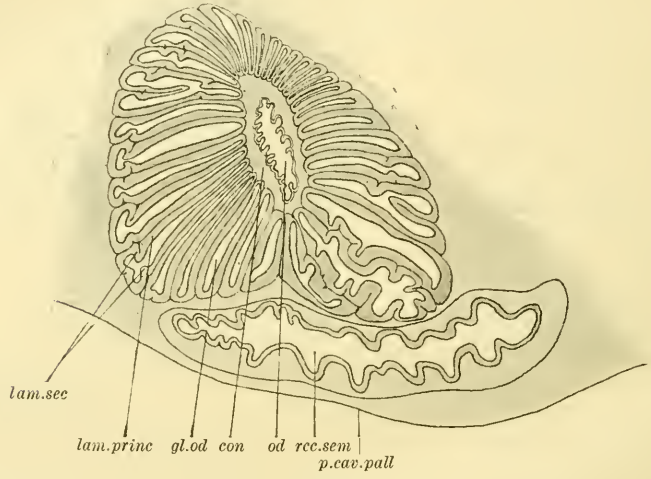

Fig. 17.

Querschnitt durch den proximalen Abschnitt der Eileiterdrüse von *Sepiola Rondeletii*. 13,5 : 1. *con*, Zapfen; *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam.princ*, Hauptlamelle; *lam.sec*, Nebenlamelle; *od*, Eileiter; *p.cav.pall*. Wand der Mantelhöhle; *rec.sem*, Spermatophorentasche.

Eier mehr und mehr reduziert wurde. Daß sich die Erscheinung auf *Sepiola* beschränkt, ist wohl auf die enorme Größe der Eier dieser Form zurückzuführen.

Von den größeren Gefäßen ziehen die Venae abdominalis, pallialis und branchialis ventral über den proximalen Drüsenabschnitt hin (Fig. 15).

An den Drüsenlamellen fällt vor allem auf, daß sie nicht wie bei *Sepia*, *Loligo* und *Rossia* durchgängig einfach sind, sondern daß eine Anzahl von ihnen aus einer Hauptlamelle und mehreren Nebenlamellen besteht (Fig. 17 *lam.sec*). Bemerkenswert ist, daß die Nebenlamellen benachbarter Hauptlamellen aufeinander zustreben. Im übrigen gleicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihr Epithel dem Lamellenepithel von *Loligo*, nur sind die Zellen relativ länger. Die in Secretion befindlichen Zellen waren ganz mit Vacuolen durchsetzt, protoplasmatische Zwischenschichten nicht vorhanden.

Die erwähnte Spermatophorentasche liegt lateral, zum Teil auch ventral von der Eileiterdrüse, erstreckt sich hinten, wo sie enger wird, bis an deren Hinterende und öffnet sich vorn mit weiter Mündung in die Mantelhöhle (Fig. 15 *rec.sem*). Diese Mündung reicht vom Vorderrande der accessorischen Nidamentaldrüse bis in die Nähe des Kiemenherzens, ist medianwärts gewendet und zeichnet sich durch zahlreiche, wulstige Falten aus, die am medialen Rande der Tasche meist die Mündung des Oviductes verdecken und sich zum Teil bis zum Grunde der Tasche erstrecken. Sämtliche Gefäße, welche die Eileiterdrüse überkreuzen, dazu noch die Arteria branchialis, ziehen auch an der Ventralseite der Spermatophorentasche hin.

Die Wand der Spermatophorentasche wird durch ein hohes, einschichtiges Cylinderepithel gebildet. Die fast stäbchenförmigen Zellen laufen an ihrer Basis in dünne Fortsätze aus, die sich zu einer Basalmembran verflechten. Außerdem sind zahlreiche Schleimzellen vorhanden. An das Epithel schließt sich eine dicke Schicht dichten fibrillären Bindegewebes an.

Obgleich der Leitungsweg von *Sepiola* unter allen Leitungswegen der Myopsiden die meiste Beachtung gefunden hat, wurde er doch bisher stets falsch beschrieben, eine Tatsache, die sich aus der Kleinheit und versteckten Lage seiner Mündung und der schwachen Entwicklung des distalen Abschnittes der Eileiterdrüse erklärt. Grant fand ihn überhaupt nicht und stellte sogar die Nidamentaldrüsen als Eileiterdrüsen hin (1835, S. 84, Taf. XI, Fig. 10). Owen berichtigte zwar bei der Besprechung der Nidamentaldrüsen von *Sepiola* diesen Irrtum (Cyclopaedia 1835, S. 558), verzichtete aber auf eine nähere Beschreibung des Leitungsweges. Peters übersah die gesamte Eileiterdrüse und beschrieb dafür die Spermatophorentasche als solche (1842, S. 335, Taf. XVI, Fig. 6).

Schließlich konstatierte Brock die Anwesenheit einer lamellösen Eileiterdrüse, beschrieb aber nur den proximalen Teil, während ihm der distale Teil entging. Nach ihm wird letzterer durch die Spermatophorentasche gebildet (1879, S. 95, Taf. II, Fig. 21). Seine sehr allgemein gehaltene Behauptung, daß die Lage der weiblichen Geschlechtsorgane mit Ausnahme der accessorischen Nidamentaldrüse mit der von *Loligo* vollkommen übereinstimmt, trifft, wie wir gesehen haben, für den Leitungsweg in keiner Weise zu. Dagegen hat er den histologischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bau der Eileiterdrüse wieder eingehend und richtig beschrieben und nur die Nebenlamellen übersehen. Doch ist nicht ausgeschlossen, daß sich diese erst im Stadium höchster Brunst bilden und daher bei den von ihm untersuchten Exemplaren nicht entwickelt waren.

Wie über das Mündungsfeld von *Rossia*, so berichtete Racovitza, wenn auch nicht so eingehend, auch über die Spermatophorentasche von *Sepiola* (Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes, 1894, p. 723). Und neben diesem Forscher ist wieder v. Maehrenthal zu nennen, der die Spermatophorentasche als einfache Einsenkung der Haut erkannte, aber nur Korschelt von diesem Funde mündlich unterrichtete (Korschelt und Heider, Lehrbuch, spezieller Teil, 1893, S. 1096).

2. Der accessorische Drüsenapparat.

Sepia elegans Blainv.

Der accessorische Drüsenapparat von *Sepia elegans* bildet einen räumlich scharf umgrenzten Drüsenkomplex, der in keinerlei Zusammenhange mit dem Leitungswege steht. Er setzt sich aus zwei Nidamentaldrüsen und einer accessorischen Nidamentaldrüse zusammen, die, symmetrisch zur Mediane gruppiert, die vordere Hälfte der Ventralseite des Eingeweidesackes bedecken. Dabei schließt sich die unpaare accessorische Nidamentaldrüse unmittelbar an die Vorderenden der Nidamentaldrüsen an und umgreift diese zum Teil nach hinten zu. In bezug auf Größenentwicklung tritt die accessorische Nidamentaldrüse hinter den Nidamentaldrüsen zurück.

Die Nidamentaldrüsen (Fig. 1 *gl.nid*) stellen zwei völlig übereinstimmend geformte, nach hinten und den Seiten zu bauchig erweiterte Säcke dar, die sich vorn in die Mantelhöhle öffnen. Ihre ventralen Wände grenzen direkt an die Wand der Mantelhöhle, ihre Dorsalwände an die ventralen Nierensäcke und die sekundäre Leibeshöhle. Medial, also zwischen beiden, finden wir den Tintenbeutel und einen Teil der accessorischen Nidamentaldrüse und lateral, zum Teil auch dorsal, die Kiemenherzen und auf der linken Seite den Oviduct. Die Mündungen liegen annähernd in der Transversalebene der Kiemenwurzeln und werden durch weite, elliptische Öffnungen gebildet, die dorsalwärts gewendet sind, sich also der accessorischen Nidamentaldrüse zukehren. Der Größe nach übertreffen die Nidamentaldrüsen die Eileiterdrüse sehr bedeutend. Sie sind etwa doppelt so lang und viermal so breit als diese.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im inneren Bau gleichen sie im wesentlichen dem distalen Abschnitt der Eileiterdrüse. Wie bei diesem ist der innere Hohlraum durch zahlreiche halbkreisförmige bis halbelliptische Lamellen in Drüsenfächer gegliedert, die sich in ein axiales Hauptlumen öffnen. Äußerlich markiert sich dieses Hauptlumen durch eine seichte Furche. Die Lamellen sind ebenfalls gabelförmig gruppiert, stehen aber im wesentlichen senkrecht auf der Wand des Drüsensackes. Was schließlich die histologischen Strukturen anlangt, so stimmen diese völlig mit denen der Eileiterdrüse überein.

Die accessorische Nidamentaldrüse (Fig. 1 *gl.nid.acc*) zeigt die Form eines breiten, ungefähr elliptischen, ventralwärts gewölbten Schildes. Durch zwei kopfwärts einspringende Einschnitte, in denen die Vorderenden der Nidamentaldrüsen liegen, gliedert er sich hinten in einen mittleren und zwei seitliche Fortsätze. Im übrigen grenzt die accessorische Nidamentaldrüse ventral an die Mantelhöhle, dorsal an die Niere und den Tintenbeutel und reicht vorn fast bis in die Nähe der Nierenmündungen. Ihrem inneren Baue nach repräsentiert sie den tubulösen Drüsentypus. Sie setzt sich aus zahlreichen, vielfach verzweigten und eng miteinander verschlungenen Schläuchen zusammen, die durch englumige, dicht gedrängte Ausführungsgänge in die Mantelhöhle münden. Sind sie mit Secret angefüllt, das stellenweise rot gefärbt ist, so lassen sich diese Tubuli schon von außen her recht gut erkennen. Ihre Mündungen liegen auf zwei streifenförmigen Feldern, die auf der Ventralseite des Drüsenschildes von den Vorderenden der Nidamentaldrüsen im Bogen nach vorn und der Mitte ziehen und bis nahe an den Vorderrand der Drüse reichen (Fig. 1 *pl.or*). Diese Mündungsfelder heben sich durch ihre helle Farbe und runzelige Oberfläche deutlich von dem Epithel des Eingeweidesackes ab und bringen dadurch die äußere Gliederung der Drüse in drei Teile noch schärfer zum Ausdruck. Indessen muß betont werden, daß die Drüse innerlich überhaupt nicht gegliedert ist, sondern ein völlig regelloses Durcheinander von Drüsenschläuchen aufweist. Aus der Lage der Mündungsfelder ergibt sich, daß ihr hinterer Abschnitt der Mündung der Nidamentaldrüsen direkt gegenüber liegt. Mit Recht hebt Brock (1879, S. 71) hervor, daß auf diese Weise bei gleichzeitiger Secretion beider Drüsen eine Durchmischung der Secrete ermöglicht wird.

Bei histologischer Untersuchung der Drüse (Fig. 18) erkennen wir zunächst, daß sich die Tubuli aus sehr langen, drüsigen und sehr kurzen, ausführenden Abschnitten zusammensetzen. Die Wände der eigentlichen Drüsenschläuche bestehen aus einem einschichtigen Epithel, das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

im Gegensatz zu den Epithelien der Eileiterdrüse und der Nidamentaldrüsen nur von Secretzellen gebildet wird. In den englumigen Endabschnitten (*tub.fin*) ist es cylindrisch und zeigt dichtes Plasma und chromatinreiche Kerne. Nach der Mündung zu, wo sich die Tubuli bedeutend erweitern, flacht es sich mehr und mehr ab. Zugleich wird distalwärts das Plasma lockerer und enthält größere, aber chromatinärmere Kerne. Dies erklärt sich wohl daraus, daß der Secretionsprozeß

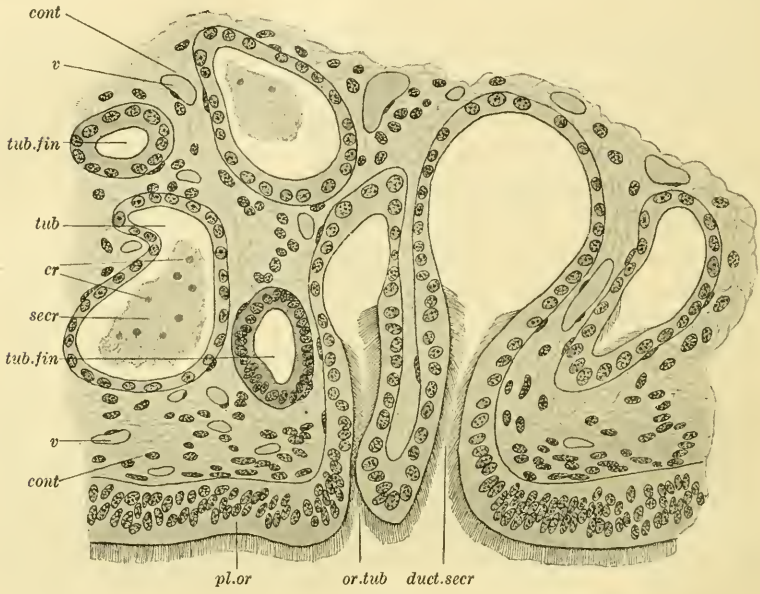

Fig. 18.

Querschnitt durch die accessorische Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. 193 : 1. *cont*, Bindegewebe; *cr*, Kristalldrüse; *duct.secr*, Ausführungsgang eines Drüsenschlauches; *or.tub*, Mündung eines Drüsenschlauches; *pl.or*, Mündungsfeld der accessorischen Nidamentaldrüse; *secr*, Secret; *tub*, Drüsenschlauch; *tub.fin*, Endschlauch; *v*, Gefäß.

an den distalen Abschnitten der Drüsenschläuche beginnt und von da proximalwärts fortschreitet. Über den Secretionsvorgang selbst wurde nichts Sicheres ermittelt. Es ließen sich lediglich in den Endschläuchen hier und da zahlreiche kleine, unscharf begrenzte Vacuolen nachweisen, die aber nur vorübergehend aufzutreten scheinen. Das Secret (*secr*), das besonders die distalen Abschnitte der Drüsenschläuche in großen Massen ausfüllte, bestand aus zahllosen feinen Fäden, eine Erscheinung, die wohl auf die Konservierung zurückzuführen ist, aber immerhin auf seine Struktur schließen läßt. Außerdem fanden sich in ihm kleine morgensternartige Kristalle (*cr*) vor, die einige Ähnlichkeit mit den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sternchen hatten, die Brock in den Zellen der Vesicula seminalis von *Sepiola Rondeletii* fand (1879, S. 50, Taf. II, Fig. 13).

Die kurzen Ausführungsgänge (*duct.secr*) besitzen ein einschichtiges Flimmerepithel, das sich außen in das mehrschichtige, gleichfalls flimmernde Epithel des Mündungsfeldes fortsetzt.

Zwischen den Drüsenschläuchen findet sich maschiges, unter den Mündungsfeldern parallel geschichtetes, fibrilläres Bindegewebe. Außerhalb des Bereiches der Mündungsfelder schiebt sich zwischen die Wand des Eingeweidesackes und die Drüsenschläuche eine ziemlich dicke Muskelplatte, die für die Entwicklung der Drüse von Bedeutung ist.

Von den Gefäßen, die den accessorischen Drüsenapparat versorgen, wurden nur die Venen nachgewiesen. Die Venen der Nidamentaldrüsen verlaufen in den Dorsalfurchen, ziehen nach vorn und vereinigen sich hier mit den Venen der accessorischen Nidamentaldrüse. Der gemeinsame Stamm tritt direkt in die Vena cava ein.

Wie der Leitungsweg, so wurde auch der accessorische Drüsenapparat dieser Species von *Sepia* noch nicht beschrieben.

Sepia officinalis L.

Die Unterschiede, welche der accessorische Drüsenapparat von *Sepia officinalis* (Fig. 6) gegen den eben beschriebenen zeigt, sind nur geringfügig. Die Nidamentaldrüsen sind relativ größer, schlanker und stoßen in der Mediane zusammen, so daß die Arteria pallialis, die bei *Sepia elegans* keinerlei Beziehung zu den Nidamentaldrüsen hat, zwischen ihren divergierenden Rändern aus dem Eingeweidesacke austritt. Ihre Lamellen sind vergleichsweise dünner und zahlreicher als bei *Sepia elegans*.

Die accessorische Nidamentaldrüse zeichnet sich dadurch aus, daß ihre Mündungsfelder nischenartig einspringen und auf diese Weise die drei äußeren Abschnitte noch deutlicher hervortreten. Außerdem ist ihr Vorderrand in der Mitte nach hinten zu eingebuchtet.

Wie für die Eileiterdrüse, so konnte auch für den accessorischen Drüsenapparat nachgewiesen werden, daß er innerviert ist. Die beiden Nerven, welche die Drüsen versorgen, sind die medialen Äste der Visceralnerven (Fig. 6 *n.gl.com*). Sie wenden sich zunächst medianwärts, treten hier durch Commissuren miteinander in Verbindung und ziehen dann schräg über die Dorsalseite der accessorischen Nidamentaldrüse nach hinten. Am Hinterrande dieser Drüse teilen sie sich in zwei Äste. Der eine tritt direkt in die accessorische Nidamentaldrüse ein, der andre

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verläuft in der Dorsalfurche der Nidamentaldrüse nach hinten und innerviert diese Drüse.

Merkwürdigerweise hat der accessorische Drüsenapparat von *Sepia officinalis* bei fast allen Autoren mehr Interesse gefunden als der Leitungsweg. Schon Owen lieferte in Todds »Cyclopaedia« (1835, S. 558) eine äußerst ausführliche, die gröbere Morphologie fast erschöpfende Beschreibung von ihm. Irrtümlich war nur seine Behauptung, daß die accessorische Nidamentaldrüse keine Ausführungsgänge besäße. Da Brock auch die Histologie eingehend berücksichtigte (1879, S. 86/88), so blieben im wesentlichen die Innervation und einige histologische Einzelheiten zu ergänzen. Der Angabe Chérons über die Innervation des accessorischen Drüsenapparates wurde bereits bei Besprechung der Eileiterdrüse gedacht.

Loligo vulgaris Lam.

Am accessorischen Drüsenapparate von *Loligo vulgaris* (Fig. 7) fällt vor allem auf, daß die accessorische Nidamentaldrüse nicht in der Einzahl, sondern paarig vorhanden ist und im Vergleich zu den Nidamentaldrüsen eine sehr schwache Entwicklung zeigt.

Die Nidamentaldrüsen (*gl.nid*) bedecken als zwei lang gestreckte, annähernd gleich weite Säcke die Ventralseite des Eingeweidesackes. Ihre Medianseiten berühren sich fast in ganzer Ausdehnung und lassen an der Grenze ihres hinteren Viertels die Arteria pallialis zwischen sich hindurchtreten. Sehr wesentlich ist, daß ihre Mündungen, sehr weite, elliptische Öffnungen, vor den Nierenmündungen liegen. Aus dieser aberranten Lagebeziehung ergeben sich alle übrigen Abweichungen von der bei *Sepia* beschriebenen Lage. Bemerkenswert ist außerdem nur noch das schon besprochene Lageverhältnis der linken Nidamentaldrüse zur Eileiterdrüse. In bezug auf Größenentwicklung treten die Nidamentaldrüsen bedeutend hinter der Eileiterdrüse zurück. Ihre Länge beträgt zwei Drittel der Länge, ihre Breite ein halb der größten Breite der Eileiterdrüse, so daß wir annähernd die umgekehrten Verhältnisse wie bei *Sepia* vor uns haben.

Für den inneren Bau dieser Drüsen ist charakteristisch, daß die sehr zahlreichen, dünnen Lamellen in der Hauptsache zweizeilig angeordnet sind und hinten nur einen äußerst schwachen Halbring bilden. Weiter sind sie nicht wie bei *Sepia* gleichmäßig an der Ventral- und Dorsalwand des Drüsensackes angeheftet, vielmehr liegen die lateralen Lamellen zum Teil über den medialen. Äußerlich prägt sich dies dadurch aus, daß die ventralen Längsfurchen, welche beide Lamellenreihen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jeder Drüse trennen, der Medianebene sehr nahe liegen. Der histologische Bau der Drüsen deckt sich völlig mit dem der Eileiterdrüse.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen (*gl.nid.acc*) treten uns in Gestalt zweier ovaler, polsterartiger Erhebungen des Eingeweidesackes entgegen. Sie liegen in ganzer Ausdehnung vor den Nierenmündungen und werden fast zur Hälfte von den Vorderenden der Nidamentaldrüsen überdacht. Dorsal grenzen sie an Enddarm, Tintenbeutel und Leber, und medianwärts werden sie durch einen schmalen Epithelstreifen voneinander getrennt. Ihre Mündungsfelder erstrecken sich bis auf einen vorderen und lateralen Randstreifen über die ganzen Ventralseiten der Drüsen und liegen so den Mündungen der Nidamentaldrüsen direkt gegenüber.

In histologischer Beziehung zeichnen sie sich zunächst dadurch aus, daß das Bindegewebe, das zwischen den Drüsenschläuchen liegt, äußerst schwach entwickelt und eine ventrale Muskelplatte wie bei *Sepia* nicht ausgebildet ist. Weiter sind die Drüsenkanälchen kürzer und weniger verzweigt als bei *Sepia*, insbesondere aber die Ausführungsgänge sehr kurz und eng. Im übrigen aber bieten sich uns dieselben Verhältnisse dar wie bei *Sepia*.

Die Arterie des accessorischen Drüsenapparates ist ein Zweig der Aorta posterior, der, wie schon erwähnt wurde, gemeinsam mit der Arterie der Eileiterdrüse dieses Gefäß verläßt.

Während die accessorischen Nidamentaldrüsen bereits von Needham entdeckt (1747, S. 39) und von Owen recht gut beschrieben wurden (1835, S. 559), ging erst Brock auch auf die Nidamentaldrüsen ein (1879, S. 89 und 92). Doch stellte er, abgesehen von der Histologie, lediglich ihre langgestreckte Form und ihren blättrigen Bau fest. Dagegen lieferte er wieder eine sehr gute Beschreibung des histologischen Baues der accessorischen Nidamentaldrüsen (1879, S. 92/93).

Loligo marmorae Verany.

Wie der Leitungsweg von *Loligo marmorae*, so zeigt auch der accessorische Drüsenapparat (Fig. 10) einige bemerkenswerte, wenn auch nicht so durchgreifende Unterschiede gegen die Ausgangsform.

Die Nidamentaldrüsen sind gedrungener gestaltet als bei *Loligo vulgaris* und sacken sich namentlich nach den Seiten zu ziemlich weit aus. Ihre Medianwände berühren sich nicht in ganzer Ausdehnung, sondern weichen vorn und hinten auseinander, so daß die Arteria pallialis zwischen den divergierenden Hinterrändern der Drüsen den Eingeweidesack verläßt. Fügen wir noch hinzu, daß die ventrale Längsfurche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weiter lateralwärts liegt, so ergibt sich, daß sich auch die Nidamentaldrüsen dieser Form in ihrem Bau den Nidamentaldrüsen von *Sepia* nähern.

Besondere Beachtung verdienen die Mündungen der Drüsen. Bei einem brünstigen Tiere ragten die Vorderenden der Nidamentaldrüsen ein ziemliches Stück in die Mantelhöhle vor, und außerdem hatten sich die Innenwände des Mündungsbezirkes samt den Endlamellen lateral- und medianwärts umgekrempt, so daß die Drüsenblätter frei in die Mantelhöhle hineinragten. Auf diese an sich weiter nicht auffällige Erscheinung wurde ich erst aufmerksam, als mich Prof. Chun auf eine äußerst interessante Beobachtung hinwies, die er an einer Cranchiide der deutschen Tiefsee-Expedition gemacht hatte. Bei diesem Exemplare, das sich im Zustand höchster Brunst befand, sperrten die Lamellenreihen sowohl der Nidamentaldrüsen, als auch der Eileiterdrüsen vorn weit auseinander und krümmten sich außerdem nach hinten zurück. Auf diese Weise zeigten die Lamellensysteme eine lyraförmige Gruppierung. Die Außenwand der Drüsen war aufs äußerste verdünnt und vorn deutlich eingerissen. Da sich dieser Riß bei allen so gestalteten Drüsen nachweisen ließ, so ist anzunehmen, daß es sich hier um eine, wenn auch sonderbare, so doch normale Erscheinung des Brunstzustandes handelt. Die Lamellen schwellen außerordentlich an, pressen die Wände des Drüsensackes auseinander und bringen die Außenwand zum Reißen. Bei der Involution der Drüse zieht sich der erschöpfte Drüsensack wieder zusammen, und der Riß verheilt. Es läßt sich leicht denken, daß diese extremen Erscheinungen von ähnlichen einfachen Umstülpungen der Vorderenden der Drüsen ihren Ausgang nahmen, wie wir sie bei *Loligo marmorae* beobachteten.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen gleichen denen von *Loligo vulgaris* in allen wesentlichen Punkten. Sie sind halbkreisförmig gestaltet, und ihr größter Durchmesser liegt annähernd quer zur Längsachse des Körpers. Zur Brunstzeit werden sie fast gänzlich von den Vorderenden der Nidamentaldrüsen bedeckt.

Die Literatur bietet keine Angaben über den accessorischen Drüsenapparat dieser Form.

Rossia macrosoma d. Ch.

Bei *Rossia macrosoma* ist der accessorische Drüsenapparat (Fig. 12) im Vergleich zu den übrigen Myopsiden am schwächsten entwickelt. Wesentlich Neues bietet weder seine Lage, noch sein Bau. Wie bei *Loligo* sind zwei accessorische Nidamentaldrüsen vorhanden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Nidamentaldrüsen sind zwei ziemlich gleichweite, nur vorn halsartig verengte Säcke, die, dicht aneinander gedrängt, zu beiden Seiten der Duplikatur liegen, in der vorn der Retractor pallii medianus entwickelt ist. Charakteristisch für den inneren Bau ist die ungleichmäßige Ausbildung der beiden Lamellenreihen. Die laterale Reihe jeder Drüse ist wesentlich länger und überdeckt die mediale zum Teil von der Ventralseite her. Die halbringförmige Basis des Systems ist nur schwach entwickelt. Die Drüsenlamellen sind dünn und zahlreich und wie die Lamellen der Eileiterdrüse gebaut.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen, die sich an die Vorderenden der Nidamentaldrüsen anschließen und durch den Retractor pallii medianus getrennt sind, gleichen in ihrer äußeren Form vollkommen denen von *Loligo vulgaris*. Dagegen sind die Drüsenschläuche viel schwächer entwickelt. Sie erreichen zum Teil nicht einmal die Dorsalwand der Drüse und treten überall gegen das mächtig entwickelte Bindegewebe zurück. Zwar waren die untersuchten Tiere nicht voll geschlechtsreif, aber trotzdem dürfen wir diese Erscheinung wohl als einen Hinweis auf die beginnende bindegewebige Degeneration der Drüse ansehen. Denn die submaturen Stadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans* zeigten niemals eine derartige auffällige Vorherrschaft des Bindegewebes.

Den accessorischen Drüsenapparat von *Rossia* hat Owen zuerst beschrieben (1835, S. 558 u. 559). Er hob die paarige Ausbildung der accessorischen Nidamentaldrüse hervor, beschränkte sich aber im übrigen darauf, die allgemeinen Myopsidencharaktere zu konstatieren. Brook bestätigte nur Owens Angaben (1882, S. 549).

Sepiola Rondeletii Leach.

Während der accessorische Drüsenapparat von *Loligo* und *Rossia* durch zwei accessorische Nidamentaldrüsen gekennzeichnet ist, besitzt *Sepiola Rondeletii* nur eine accessorische Nidamentaldrüse und schließt sich in dieser Beziehung an *Sepia* an. Auffällig ist die gewaltige Entwicklung der Nidamentaldrüsen, die von keinem andern Myopsiden auch nur annähernd erreicht wird (Fig. 15).

Die Nidamentaldrüsen, zwei nach hinten und den Seiten zu bedeutend erweiterte Säcke mit halsförmig verengten Vorderabschnitten, bedecken die gesamte Hinterhälfte der Ventralseite des Eingeweidesackes und erstrecken sich außerdem auch auf dessen Hinterseite. Bei einigen in höchster Brunst befindlichen Exemplaren erreichten sie sogar die Dorsalseite des Eingeweidesackes. Mit den vorderen Hälften ihrer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

medialen Ränder, die zum Teil vom Retractor pallii medianus überdeckt werden, legen sie sich dicht aneinander, mit den hinteren divergieren sie in ziemlich scharfem Winkel. Die sehr dicken Lamellen sind annähernd gleichmäßig an der Dorsal- und Ventralwand jeder Drüse befestigt, so daß die ventrale Längsfurche ziemlich genau über die Mitte verläuft. Der hintere Halbring des Systems tritt ebenfalls zurück. Daß die Nidamentaldrüsen denselben histologischen Bau aufweisen wie die Eileiterdrüse, versteht sich nach dem vorausgehenden fast von selbst.

Die accessorische Nidamentaldrüse bildet einen unregelmäßig geformten Drüsenschild, der sich infolge der gewaltigen Entwicklung der Spermatophorentasche zum größten Teile nach der rechten Seite hin ausdehnt, im übrigen aber ganz ähnliche Lagebeziehungen wie bei *Sepia* hat. Hervorzuheben ist nur noch, daß der Retractor pallii medianus über sie hinzieht, und daß ihr Vorderrand vor den Nierenmündungen liegt. Wie bei *Sepia* sind zwei Mündungsstellen vorhanden, die sich dorsal von den Mündungen der Nidamentaldrüsen finden und so nahe beieinander liegen, daß fast ein einheitliches Mündungsfeld vorgetäuscht wird. Sie stehen unter allen untersuchten Myopsiden insofern einzig da, als sie die Form zweier taschenförmiger Einsenkungen haben, die nach hinten zu gerichtet sind. Die Drüsenkanälchen sind im Gegensatz zu *Rossia* gut entwickelt und zeigen im wesentlichen denselben Bau wie bei *Sepia*.

Von dem accessorischen Drüsenapparate wurde bei den meisten Untersuchungen wieder die accessorische Nidamentaldrüse in den Vordergrund gestellt. Grant (1835, S. 84), Owen (1835, S. 558) und Peters (1842, S. 335) beschrieben sie zutreffend, während Brock irrtümlicherweise nur einen einzigen medianen Hilus fand (1879, S. 94). Dabei ist es auffällig, daß er sich mit dieser Feststellung sehr entschieden gegen Peters vollkommen richtige Beschreibung zweier Mündungsfelder wendet.

II. Die typische Ausbildung und Differenzierungstendenz des weiblichen Geschlechtsapparates.

1. Der Leitungsweg.

Vergleichen wir den Leitungsweg der untersuchten Myopsiden miteinander, so ergeben sich zunächst folgende gemeinsame Charaktere. Der Leitungsweg ist nur links entwickelt und verbindet das Cölom mit der Mantelhöhle. Für seine Lage ist bezeichnend, daß die Venae abdominalis, pallialis und branchialis

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und die Arteriae abdominalis und branchialis ventral über ihn hinziehen.

Seinem Bau nach zerfällt er in einen proximalen, kanalförmigen, dünnwandigen Abschnitt, den Eileiter, und einen distalen, flaschenförmigen, drüsigen Abschnitt, die Eileiterdrüse. Der Eileiter, dem die Drüse direkt vorgeschaltet ist, stülpt deren Wand in Form eines Zapfens in das Lumen vor.

An der Wand der Drüse erheben sich zahlreiche Lamellen, die in zwei Systemen gruppiert sind. Proximal ordnen sie sich in einem Ringsystem, das den Zapfen umstellt, distal in einem Gabelsystem, dessen halbringförmige Basis sich an das Proximalsystem anschließt.

Beide Systeme liegen stets so zueinander, daß die Mündung des Eileiters nach dem Centrum des Gabelhalbringes gerichtet ist. Infolgedessen passieren die Eier nur den distalen Teil der Eileiterdrüse. Sie bewegen sich dabei in einer Gleitrinne, die in dem inneren Grenzstreifen zwischen den beiden Schenkeln des Gabelsystems verläuft.

Einzelne Befunde machen es wahrscheinlich, daß die Blutcirculation des Leitungsweges durch Seitenäste der Venae pallialis und abdominalis und der Aorta posterior, die Innervation durch einen Zweig des Nervus branchialis vermittelt wird.

Lenken wir weiter unsre Aufmerksamkeit auf die Unterschiede der einzelnen Leitungswege, so ist es zweckmäßig, dabei die Verhältnisse bei dem primitiven Oigopsiden *Illex* in Betracht zu ziehen. Denn zahlreiche Gründe, denen im entwicklungsgeschichtlichen Teil ein neuer hinzugefügt werden soll, sprechen dafür, daß die Myopsiden in ihrer Phylogenie ein oigopsidenähnliches Stadium durchlaufen haben.

In der Ausgestaltung des Leitungsweges zeigt *Sepiola* infolge der Ausbildung einer Spermatophorentasche die höchste Komplikation. Nur bei *Rossia* finden wir in dem Mündungsfeld und der Einsenkung an der Mündung des Leitungsweges eine ähnliche Bildung. Da Mündungsfeld und Einsenkung ganz wie die Spermatophorentasche zur Anheftung der Spermatophoren dienen, so lassen sie sich als Vorstadien der Spermatophorentasche auffassen.

Für die Lage der Leitungswege ist ihre Beziehung zu den Kiemengefäßen und zur Kiemenbasis charakteristisch. Während der paarige Leitungsweg bei *Illex* ventral von diesen Gefäßen liegt, finden wir den unpaaren Ausführungsgang bei allen untersuchten Myopsiden dorsal

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von diesen. Dabei ist zu beobachten, wie der Leitungsweg in der Reihe *Loligo*, *Sepia*, *Rossia*, *Sepiola* von der Kiemenwurzel aus mehr und mehr medianwärts und in die Tiefe des Eingeweidesackes rückt. Bei *Loligo* grenzt er an der Kiemenwurzel direkt an die Mantelhöhle, bei *Sepia* an die Kiemenwurzeltasche, bei *Rossia* liegt er bereits ein ziemliches Stück medial von der Kiemenbasis und bei *Sepiola* schließlich außerdem auch viel tiefer im Eingeweidesacke.

Da die Leitungswege vieler Oigopsiden bereits dorsal von den Kiemengefäßen liegen, so hat sich die Umlagerung von der Ventralseite zur Lateralseite des Eingeweidesackes schon in der Oigopsidenreihe vollzogen. Sie ist vielleicht auf die gewaltige Entwicklung der Nidamentaldrüsen zurückzuführen, welche die Leitungswege lateralwärts drängten. Indem nun der Ausführungsgang in der Myopsidenreihe *Loligo*, *Sepia*, *Rossia*, *Sepiola* weiter medianwärts und in die Tiefe des Eingeweidesackes rückt, nähert er sich seiner Lage nach den Leitungswegen der Octopoden. Der hauptsächlichste Grund für diese Wanderung bei den Myopsiden ist vielleicht in dem vielfach konstatierten Prinzip zu suchen, schwere Organe von der Peripherie des Körpers nach dem Innern zu verlagern, weil dadurch die Bewegung um die Drehachsen erleichtert wird.

Von besonderer Bedeutung für diese Wanderung des Leitungsweges ist vermutlich das Kiemenband gewesen. Solange dieses wie bei *Loligo vulgaris* und *Loligo marmorae* noch nicht mit dem Eingeweidesacke verwachsen war, konnte der Ausführungsgang noch leicht von der Lateralseite auf die Ventralseite zurückwandern. Nach Ausbildung der Kiemenwurzeltasche dagegen war für ihn dieser Weg gleichsam versperrt, und er mußte bei weiterer Umlagerung sich mit Notwendigkeit dorsal von den Kiemengefäßen und in die Tiefe des Eingeweidesackes bewegen.

Außer diesen allgemeinen Lageverhältnissen des Leitungsweges der Myopsiden fällt bei einem Vergleiche vor allem noch die aberrante Lage der Eileiterdrüsenmündung bei *Loligo vulgaris* in die Augen. Während diese äußere Mündung des Leitungsweges bei allen übrigen Myopsiden hinter der Nierenmündung liegt, finden wir sie bei *Loligo vulgaris* vor dieser. Am engsten schließt sich in dieser Beziehung an *Loligo vulgaris Loligo marmorae* an. Bei dieser Form liegt die Mündung bereits dicht hinter der Nierenmündung. Eine Duplikatur, die in der Richtung der Eileiterdrüse verläuft, und Reduktionserscheinungen am Eileiter selbst führen zu der Vermutung, daß das vordere Stück der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eileiterdrüse in der Phylogenie zurückgebildet wurde und dadurch die neue typische Lage der Mündung zustande kam.

Diese Auffassung wird außerdem gestützt durch die Lage, welche die Mündung des Leitungsweges bei *Loligo Pealei* Les. hat. Nach Verrills Beschreibung und Abbildung in »The Cephalopods of the northeastern coast of America« (part II, 1880, p. 341, Taf. XLI, Fig. 1) mündet der Ausführungsgang dicht vor der Nierenmündung, eine Lage, die zwischen der bei *Loligo vulgaris* und *Loligo marmorae* mitteninne steht.

Im Verlauf des Eileiters unterscheidet sich *Loligo vulgaris* von allen übrigen untersuchten Myopsiden durch die mehrfachen Windungen, die ihr Oviduct beschreibt. Da diese bei allen Formen völlig übereinstimmen, also typisch sind, so liegt der Gedanke nahe, daß sie sich von einer regelmäßigen Form herleiten. In der Tat lassen sie sich durch Drehung des von hinten nach vorn gerichteten Windungskomplexes um 90° in eine Lage bringen, die viel Ähnlichkeit mit der Lage der Oviductwindungen bei *Illex* hat (vgl. Fig. 8 mit Fig. 19). Es ist daher möglich, daß sich der Eileiter von *Loligo vulgaris* aus einer regelmäßig und quer geschlängelten Form entwickelt hat. Nach den übrigen Myopsiden zu bildet wieder *Loligo marmorae* einen Übergang. Ihr Eileiter zeigt nur eine Windung, weist also auf einen Reduktionsprozeß hin, der schließlich zu dem ungeschlängelten Eileiter bei *Sepia* führte. Von *Loligo vulgaris* zu *Loligo marmorae* leitet auch in dieser Beziehung *Loligo Pealei* über, deren Eileiter nach Verrills Abbildung (1880, Taf. XL, Fig. 3) zwei deutlich ausgeprägte Windungen aufweist. Ob auch die kurzen Endschleifen der Eileiter von *Rossia* und *Sepiola* als Reste einer ursprünglichen Schlängelung aufzufassen sind, läßt sich schwer entscheiden. Jedenfalls ist nicht ausgeschlossen, daß sie erst sekundär entstanden sind.

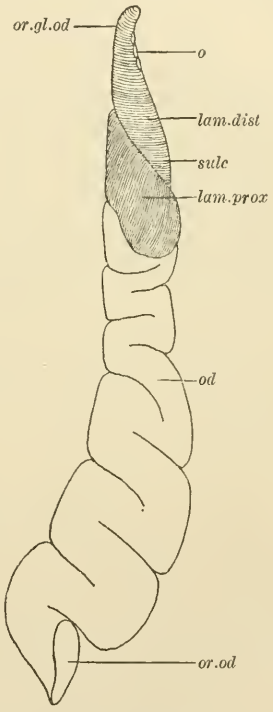

Fig. 19.

Leitungsweg von *Illex Coindetii*. Ventralansicht. 1,5 : 1. *lam.dist*, Distalsystem; *lam.prox*, Proximalsystem; *o*, Ei; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse, *od.or*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *sulc*, Furche.

Die Eileiterdrüse zeigt in der Reihe *Loligo*, *Rossia*, *Sepia*, *Sepiola*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einen immer schärfer ausgeprägten Zapfen und im engsten Zusammenhange damit ein stärker entwickeltes Ringsystem. Während bei *Loligo* noch das Gabelsystem das Ringsystem an Größe weit übertrifft, ist bei *Sepiola* das Umgekehrte der Fall. Das Gabelsystem ist hier bis auf wenige niedrige Längslamellen reduziert. Nun läßt die Entwicklung des Leitungsweges von *Octopus* vermuten, daß der distale Abschnitt des Eileiters der Octopoden dem distalen Abschnitt der Eileiterdrüse der Myopsiden, die Eileiterdrüse der Octopoden demnach lediglich dem Ringsystem der Myopsiden entspricht. Sollte sich diese Vermutung bestätigen, so würde sich *Sepiola* auch im Bau ihrer Eileiterdrüse den Octopoden bedeutend nähern.

Loligo marmorae leitet auch nach der Ausbildung der Eileiterdrüse von *Loligo vulgaris* zu *Sepia* über. Während das Ringsystem bei *Loligo vulgaris* rein lateral von der Basis des Gabelsystems liegt und sich nur wenig von dieser abhebt, ist es bei *Loligo marmorae* bereits weiter nach hinten gerückt und setzt sich schärfer ab.

Charakteristisch ist ferner die Ausbildung einer Gleitbahn im distalen Abschnitt der Drüse. Bei *Loligo* wird sie zwischen den beiden Lamellenreihen jedesmal rein mechanisch ausgesackt, bei *Rossia* stellt sie als Gleitrinne eine bleibende Bildung dar, und bei *Sepiola* tritt sie uns in Gestalt des gesamten distalen Abschnittes entgegen.

In histologischer Beziehung zeigt die Eileiterdrüse von *Sepia* die höchste Komplikation. Alle übrigen weisen im wesentlichen übereinstimmende Strukturen auf.

2. Der accessorische Drüsenapparat.

Die accessorischen Drüsenapparate der Myopsiden zeigen viel größere Übereinstimmung als die Leitungswege. Sie bestehen aus Nidamentaldrüsen und accessorischen Nidamentaldrüsen, von denen die ersteren stets paarig, die letzteren paarig oder unpaarig auftreten.

Die Nidamentaldrüsen liegen auf der Ventralseite des Eingeweidesackes zu beiden Seiten der Mediane und bilden große Säcke, deren Wände zu einem gabelförmig gruppierten System von Drüsenlamellen aufgefaltet sind.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen liegen vor diesen und setzen sich aus zahlreichen Drüsenschläuchen zusammen, deren Mündungsfelder sich dorsal von den Mündungen der Nidamentaldrüsen finden.

Aus einzelnen Befunden läßt sich schließen, daß Zweige

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Vena cava und der Aorta posterior den accessorischen Drüsenapparat versorgen, und daß ihn die medialen Äste der Visceralnerven innervieren.

Im Bau der Nidamentaldrüsen sind wesentliche Unterschiede nicht zu konstatieren. Den Nidamentaldrüsen von *Illex* am ähnlichsten sind die Nidamentaldrüsen von *Loligo vulgaris*. Dies zeigt sich in der langgestreckten Form, dem schwach entwickelten Basalhalbring des Lamellensystems und der Anheftung der Drüsenlamellen. Zu den bauchigen Nidamentaldrüsen von *Sepia*, deren Basalring die Gabeläste bedeutend überwiegt, leiten wieder die Nidamentaldrüsen von *Loligo marmorae* über. Die auffällige Verlagerung der Nidamentaldrüsen von *Sepiola* nach dem Hinterende des Eingeweidesackes ist wohl auf die Entwicklung des Retractor pallii medianus zurückzuführen.

Vergleichen wir die Nidamentaldrüsen mit den Eileiterdrüsen derselben Form in bezug auf ihre Größe, so fällt auf, daß zu schwach entwickelten Nidamentaldrüsen meist eine stark entwickelte Eileiterdrüse gehört und umgekehrt, so daß wir von einer Art Kompensationswachstum beider Drüsen reden können. Am deutlichsten springt dies bei einem Vergleiche der *Loligo vulgaris* mit *Loligo marmorae* in die Augen. Die Bedingung zu dieser Erscheinung liegt in der gleichen Funktion beider Drüsen.

Von den accessorischen Nidamentaldrüsen zeigen die von *Loligo* die primitivste Ausbildung. Dies ergibt sich sowohl aus ihrem paarigen Auftreten, als aus ihrer Zusammensetzung aus relativ kurzen, wenig verästelten Schläuchen. Bei *Sepia* tritt die ursprüngliche Paarigkeit noch in den beiden deutlich getrennten Mündungsfeldern scharf hervor, bei *Sepiola* dagegen nähern sich beide derart in der Mediane, daß fast der Eindruck eines einheitlichen Mündungsfeldes entsteht. Was die paarigen accessorischen Nidamentaldrüsen von *Rossia* betrifft, so dürfen wir diese nach ihrem histologischen Bau wohl als Drüsen betrachten, die bereits in Rückbildung begriffen sind. Es läßt sich kaum mit Sicherheit behaupten, ist aber immerhin wahrscheinlich, daß diese Erscheinung mit der Ausbildung des Retractor pallii medianus im Zusammenhange steht. Da dieser Muskel bei sehr vielen Octopoden entwickelt ist, so ist er vielleicht auch die Ursache zur Rückbildung des gesamten accessorischen Drüsenapparates dieser Formen gewesen.

Aus all diesem ergibt sich sowohl für den Leitungsweg, als auch für den accessorischen Drüsenapparat folgende Differenzierungsreihe: *Loligo vulgaris*, *Loligo marmorae*, *Sepia officinalis*, *Sepia elegans*, *Rossia macrosoma* und *Sepiola Rondeletii*. Diese Reihe beginnt mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oigopsiden-(*Illex*)-ähnlichen und schließt mit octopodenähnlichen Charakteren.

B. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates.

I. Ihr spezieller Verlauf bei Sepia.

Vorbemerkung.

Wie ich mich bei der anatomischen Untersuchung des weiblichen Geschlechtsapparates auf den Leitungsweg und den accessorischen Drüsenapparat beschränkte, so auch beim Studium seiner Entwicklung. Die Gründe hierfür liegen einesteils darin, daß die jüngsten, für die Entscheidung prinzipieller Fragen besonders wichtigen Embryonalstadien nicht untersucht werden konnten, und andernteils in dem Umstande, daß die älteren *Sepia*-Embryonen kein besonders günstiges Material zum Studium der Gonadenentwicklung darstellen. Schon sehr bald wird das Ovarium zwischen zwei Aussackungen des Dottersackes geklemmt und dabei derartig deformiert, daß sich die einzelnen Differenzierungen nur äußerst schwer verfolgen lassen. Es hatte übrigens den Anschein, als ob sich seine Entwicklung unter so ungünstigen Bedingungen nur auf minimale Fortschritte beschränke.

Ferner sei im voraus bemerkt, daß die Embryonen nicht gezüchtet worden waren, sondern von gelegentlich eingebrachtem Material herstammten. Dies bedingte mehrere Ungenauigkeiten. Zunächst ließ sich begreiflicherweise bei derartig wenig differenzierten Stadien die Species nicht mit Sicherheit bestimmen. Zwar wies die Ausdehnung der Flossensäume mehr auf *Sepia elegans* als auf *Sepia officinalis* hin, aber es war immerhin fraglich, ob dieser Charakter bereits als bleibender betrachtet werden durfte.

Weiter mußte naturgemäß bei der Kennzeichnung des Entwicklungsstadiums auf Zeitangaben verzichtet und an deren Stelle die Größe als Maßstab der Entwicklung benutzt werden. Schon die Möglichkeit aber, daß zwei verschiedene Species vorlagen, zeigt die Ungenauigkeit einer derartigen Bestimmung. Dazu kommt, daß die Embryonen teils aus Neapel, teils aus Roscoff stammten, sich also unter sehr verschiedenen Bedingungen entwickelt hatten. Und schließlich trug vielleicht auch der verschiedene Grad der Schrumpfung bei Anwendung der einzelnen Konservierungsmittel dazu bei, die Größe zu variieren. Es wird daher zur genaueren Charakterisierung stets auf den allgemeinen Stand der Entwicklung, speziell auf die sehr bezeichnende Ausbildung des Dottersackes Rücksicht genommen werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Angabe der Größe wurde ausschließlich die dorsale Mantellänge verwendet. Ein beigefügtes Ml weist darauf hin.

Da nur die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates untersucht werden soll, so sei hervorgehoben, daß sich eine geschlechtliche Differenzierung erst mit dem Auftreten der Nidamentaldrüsen konstatieren läßt. Die Anlagen dieser Drüsen finden sich bei einem Embryo von 5 mm Ml., d. i. eine Länge, die etwa die Hälfte von der des schlüpfenden Embryos beträgt. Alle früheren Stadien zeigten völlig übereinstimmende Anlagen der Gonade und des Leitungsweges. Da kaum anzunehmen ist, daß unter den zahlreichen untersuchten Embryonen durch Zufall nur solche waren, die sich später zu Weibchen entwickelt hätten, so gelten alle Angaben über die Entwicklung des Leitungsweges, die sich auf Embryonen bis zu 5 mm Ml. beziehen, auch für den männlichen Ausführungsgang. Die morphologische Deutung der Anlage für das männliche Geschlecht bleibt selbstverständlich einer Arbeit vorbehalten, welche die weitere Entwicklung bis zum fertigen Apparate verfolgt.

Für die Entwicklungszeit des weiblichen Geschlechtsapparates ist charakteristisch, daß die Anlagen des ausführenden und drüsigen Apparates die Reihe der Organanlagen überhaupt beschließen, im übrigen aber sich sämtliche Teile dieser Organe noch in der Embryonalzeit anlegen. Die Ovarialanlage läßt sich nach Fausseks »Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden« (1901, S. 111, Fig. 45) schon auf einem Stadium nachweisen, auf dem sich der Mitteldarm anlegt. Sämtliche von mir untersuchten Embryonen zeigten bereits eine Differenzierung der Gonade im Keim- und Stromazellen.

Wir wenden uns zunächst zur Entwicklung des Leitungsweges.

1. Der Leitungsweg.

Die erste Anlage des Leitungsweges (Fig. 20 und 26) fand sich bei einem Embryo von 1,5 mm Ml. Auf diesem Stadium wird der innere Dottersack (Fig. 20 *vit*) noch bei weitem vom äußeren übertroffen. Die beiden dorsalen Säcke, die jener nach hinten zu ausstülpt und die später den größten Teil des Eingeweidesackes ausfüllen, sind noch schwach entwickelt. Die Gonade ragt demzufolge noch frei in das Cölom vor.

Bei einem solchen Embryo konstatieren wir in der bereits vorhandenen, relativ sehr weiten linken Kiemenwurzeltasche eine streifenförmige Verdickung der epithelialen Wand (Fig. 20 *gl.od.sin.*), die sich im Laufe der Entwicklung zum distalen Abschnitte des Leitungsweges, zur Eileiterdrüse ausbildet. Sie verläuft auf der medialen Wand dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tasche längs ihres ventralen Randes und erstreckt sich von ihrem Grunde bis zu ihrer Mündung in die Mantelhöhle. Der Lage nach stimmt die Anlage also mit der definitiven Eileiterdrüse im wesentlichen überein. Ihre Länge beträgt 250 μ, ihre größte Breite 120 μ. Nach vorn und hinten zu verschmälert sich der Streifen und zeigt so die Form einer langgestreckten Ellipse.

Histologisch betrachtet (Fig. 26), ist die Verdickung eine einschichtige Zellenlage, die in der Mitte am höchsten ist und nach den Seiten, nach vorn und hinten zu allmählich in das äußerst flache Plattenepithel der Kiemenwurzeltasche übergeht. An Höhe übertreffen die

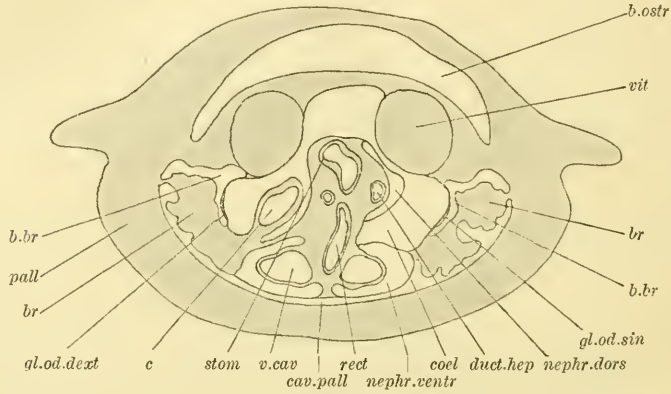

Fig. 20.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepia*-Embryos von 1,5 mm Ml. 35 : 1. *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *b.ostr*, Schalensack; *c*, Herz; *cav.pall*, Mantelhöhle; *coel*, Cölom; *duct.hep*, Lebergang; *gl.od.dext*, rechte Anlage der Eileiterdrüse; *gl.od.sin*, linke Anlage der Eileiterdrüse; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *pall*, Mantel; *rect*, Rectum; *stom*, Magen; *v.cav*, Vena cava; *vit*, Dottersack.

mittleren Zellen die Epithelzellen dieser Tasche um mehr als das Doppelte. Zellgrenzen lassen sich nicht nachweisen. Das Plasma ist dicht und läßt eine ziemlich deutliche, feinwabige Struktur erkennen. Die Kerne sind kugelig bis ellipsoid gestaltet, stehen basal und drängen sich besonders im mittleren Teile der Anlage dicht aneinander.

Die relativ große Zahl der Kerne und ihre dicht gedrängte Stellung weisen darauf hin, daß in dem ursprünglich kernarmen, sehr flachen Plattenepithel eine äußerst lebhafte Zellteilung stattgefunden hat, zu der weiter eine Umformung der Zellen hinzugetreten ist. Ob die Umformung als Folge der intensiven Zellteilung auftrat, oder ob sich beide Prozesse unabhängig voneinander abspielten, läßt sich nicht entscheiden. Mir ist das erste wahrscheinlicher.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Außer dem Epithel der Kiemenwurzeltasche beteiligt sich auch das Mesoderm an der Anlage. Während es im übrigen Bereich der Tasche nur schwach entwickelt ist, bildet es unter der Anlage eine dicke Schicht. Es ist bereits in der Umbildung zum Bindegewebe begriffen. Die Zellkörper, in denen große kugelige Kerne liegen, bilden zahlreiche Fortsätze, die sich zu einem dichten Maschenwerke vereinigen. An diese mesodermale Schicht schließt sich nach innen zu das Plattenepithel des Cöloms an.

Das Wesentlichste an der eben beschriebenen Anlage der Eileiterdrüse ist, daß sie eine Verdickung der medialen Epithelwand der Kiemenwurzeltasche darstellt. Da nun diese Taschenwand dem Epithel des

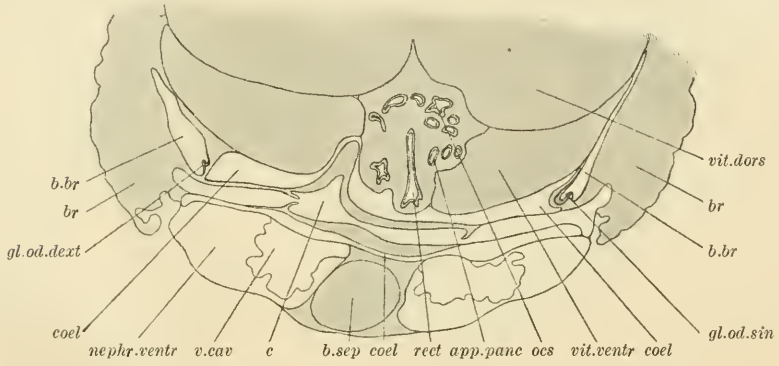

Fig. 21.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepia*-Embryos von 5 mm Ml. 26, 25 : 1. *app.panc*, Pancreasanhang; *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *b.sep*, Tintenbeutel; *c*, Herz; *coel*, Cölom; *gl.od.dext*, rechte Anlage der Eileiterdrüse; *gl.od.sin*, linke Anlage der Eileiterdrüse; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *ocs*, Oesophagus; *rect*, Rectum; *v.cav*, Vena cava; *vit.dors*, dorsale Aussackung des Dottersackes; *vit.ventr*, ventrale Aussackung des Dottersackes.

Eingeweidesackes angehört, dieses aber ectodermal ist, so ist die Anlage der Eileiterdrüse selbst ectodermalen Ursprunges.

Phylogenetisch bedeutungsvoll ist der Umstand, daß sich die Anlage nicht allein auf der linken, sondern auch auf der rechten Seite findet (Fig. 20 *gl.od.dext*). Der distale Abschnitt des Leitungsweges legt sich also paarig an. So ist der wiederholt aufgestellte, vergleichend anatomisch begründete Satz, daß die Unpaarigkeit der Leitungswege bei den Myopsiden ein sekundäres Verhalten sei, auch entwicklungsgeschichtlich begründet. Die rechte Anlage, die sich, wie die weitere Entwicklung ergibt, später rückbildet, ist auf diesem Stadium der linken definitiven noch völlig gleich. Beide stimmen nicht allein in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Länge, Breite und Höhe des Verdickungsstreifens, sondern auch in der histologischen Beschaffenheit der Epithelzellen völlig überein.

Ein Stadium von 2,5 mm Ml. zeigt die erste, allerdings noch wenig scharf ausgeprägte Differenzierung der ectodermalen Anlage (Fig. 27). Der innere Dottersack hat sich nur wenig verändert. Er hat an Umfang zugenommen und erstreckt sich jetzt mit seinen beiden dorsalen Aussackungen noch weiter nach hinten.

Die Epithelverdickung ist weder länger noch breiter, dagegen höher geworden. Die Kerne haben sich noch dichter aneinander gedrängt

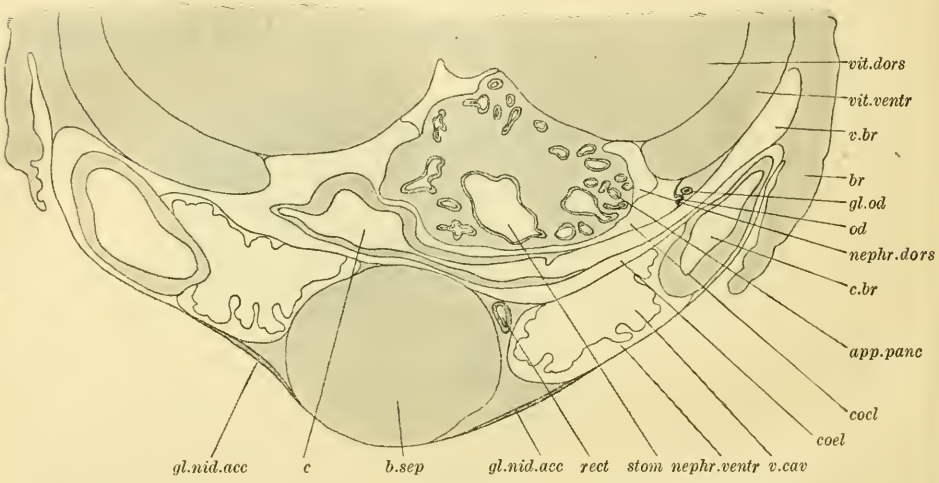

Fig. 22.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepia*-Embryos von 9 mm Ml. 26, 25 : 1. *app.panc*, Pancreasanhang; *br*, Kieme; *b.sep*, Tintenbeutel, *c*, Herz; *c.br*, Kiemenherz; *coel*, Cölom; *gl.nid.acc*, Anlage der accessorischen Nidamentaldrüse; *gl.od*, Anlage der Eileiterdrüse; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr. ventr*, ventraler Nierensack; *od*, Anlage des Eileiters; *rect*, Rektum; *stom*, Magen; *v.br*, Kiemenvene: *v.cav*, Vena cava; *vit.dors*, dorsale Aussackung des Dottersackes; *vit.ventr*. ventrale Aussackung des Dottersackes.

und sind in ihrer Form noch länger und schmäler geworden. Ihre charakteristische basale Stellung haben sie beibehalten. Die wichtigste Differenzierung der Anlage aber bildet eine seichte, rinnenförmige Einsenkung des Epithels, die von vorn nach hinten verläuft, sich aber zunächst nur auf den mittleren Teil des Epithelfeldes erstreckt. Das subepitheliale Bindegewebe ist weiter gewuchert.

Die rechte Anlage zeigt auf diesem Stadium dasselbe Bild wie die linke.

Ein weiterer Fortschritt in der Entwicklung tritt uns auf einem Stadium von 5 mm Ml. entgegen (Fig. 21 und 28). Für diese Entwick-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lungsstufe ist bezeichnend, daß sich der Dottersack bedeutend nach hinten verlagert hat. Neben den dorsalen Aussackungen (Fig. 21, *vit.dors.*), die nur voluminöser geworden sind, ihre Lage dagegen annähernd beibehalten haben, hat der innere Dottersack auch zwei mächtige ventrale Säcke gebildet (Fig. 21 *vit.ventr*). Diese sind zum Teil kopfwärts gerichtet, erstrecken sich aber vor allem bis in das äußerste Hinterende des Eingeweidesackes und füllen diesen zusammen mit den dorsalen Säcken völlig aus. Sie drängen dabei Herz und Kiemenherzen ventralwärts, pressen Gonade und Magen aufs äußerste zusammen und drücken auch die Wände des Hinterabschnittes der Kiemenwurzeltasche fest aneinander.

Die Anlage selbst (Fig. 28) ist nicht länger, nur breiter geworden. Sie hat jetzt eine Breite von 230 μ. Dagegen ist der Einsenkungsprozeß wesentlich fortgeschritten. Die Einsenkung hat sich über die ganze Anlage erstreckt und infolge weiterer Zellvermehrung bedeutend vertieft. Sie bildet nach außen zu eine schmale, tiefe Rinne und buchtet sich nach innen zu wulstartig in die sekundäre Leibeshöhle vor. Am Hinterende der Rinne leitet sich bereits ein weiterer Prozeß ein. Dort krümmt sich der ventral gelegene, hohe Rinnenrand dem dorsalen flachen Rinnenrand entgegen. Zum Teil ist er bereits mit ihm verwachsen, so daß ein sehr kurzer, englumiger, hinten blind geschlossener Kanal entstanden ist. Da sich nur die eine Rinnenwand gekrümmt hat, so hat der Kanal zunächst noch halbcylindrische Form. Aus demselben Grunde sind auch die Epithelzellen an der Verwachsungsstelle anfangs ziemlich regellos gruppiert und ordnen sich erst allmählich radial um das Lumen an.

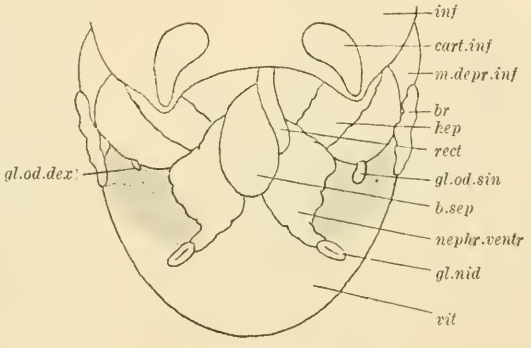

Fig. 23.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates eines *Sepia*-Embryos von 7 mm Ml. Ventralansicht. Kiemenherzen, Pericardialdrüsen und Kiemengefäße sind ganz, die Kiemen zum größten Teile wegpräpariert. 10 : 1. *br*, Kieme; *b.sep*, Tintenbeutel; *cart.inf*, Schließknorpel des Trichters; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.od.dext*, rechte Anlage der Eileiterdrüse; *gl.od.sin*, linke Anlage der Eileiterdrüse; *hep*, Leber; *inf*, Trichter; *m.depr.inf*, Depressor infundibuli; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *rect*, Rectum; *vit*, Dottersack.

Die rechte Anlage (Fig. 21 *gl.od.dext*) hat sich in ganz gleicher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Weise umgebildet wie die bleibende linke, indem sich die Epithelrinne einesteils vertiefte, andernteils an ihrem Hinterende zu einem kurzen Kanälchen schloß. Doch damit hat sie den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Denn schon jetzt zeigen sich deutliche Degenerationserscheinungen. Das Epithel flacht sich besonders im vorderen rinnenförmigen Teile augenfällig ab, das Plasma nimmt stellenweise blasige Struktur an, und die Kerne sind teils bis zur Hälfte ihrer ursprünglichen Größe geschrumpft. Ihr Inneres ist mit einer hellen Flüssigkeit erfüllt, während sich das Chromatin zu einzelnen Brocken zusammengeballt und der Kernmembran angelagert hat. Wie weit der Reduktionsprozeß fortgeschritten ist, geht daraus hervor, daß die Anlage nur noch halb so lang als auf dem vorigen Stadium ist (vgl. das 7 mm-Stadium Fig. 23).

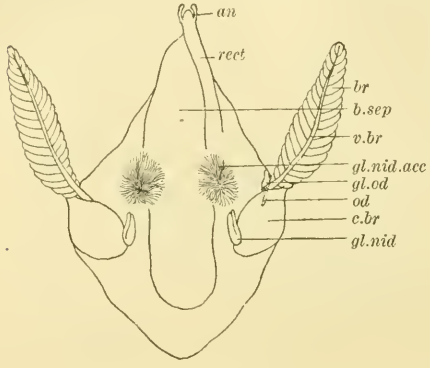

Fig. 24.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates eines *Sepia*-Jugendstadiums von 11 mm Ml. Ventralansicht. 7,5 : 1. *an*, After; *br*, Kieme; *b.sep*, Tintenbeutel; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *od*, Eileiter; *rect*, Rectum; *v.br*, Vena branchialis.

Während sich auf den bisher untersuchten Stadien nur der vordere Abschnitt des Leitungsweges angelegt hatte, weist ein Stadium von 9 mm Ml. (Fig. 22 und 29) auch die Anlage des hinteren Abschnittes, des Eileiters, auf und ist daher für die Entscheidung der Hauptfrage unsres Themas von besonderer Bedeutung. Ein Embryo dieser Größe hat nur noch einen sehr kleinen äußeren Dottersack. Dafür ist der innere um so mehr angeschwollen. Die dorsalen und ventralen Aussackungen sind größtenteils miteinander verschmolzen, und nur die kopfwärts gerichteten ventralen Aussackungen setzen sich schärfer ab.

An Stelle der halb rinnen-, halb kanalförmigen Ectodermanlage finden wir ein Säckchen ausgebildet (Fig. 22 und 29 *gl.od*), das nur durch einen engen Spalt mit der Kiemenwurzeltasche kommuniziert. Die Rinne hat sich demnach völlig zum Kanal geschlossen und sich dann zum Säckchen ausgeweitet. Während die Anlage der Eileiterdrüse bisher ihre Lage am ventralen Rande der medialen Wand der Kiemenwurzeltasche beibehalten hatte, so trifft dies jetzt nur noch für die hintere Hälfte zu. Die vordere Hälfte dagegen ist auf die laterale, jetzt mehr

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ventrale Wand dieser Tasche verlagert. Da das Ectodermsäckchen bei der Resorption des Dotters wieder in seine ursprüngliche Lage zurückkehrt, so ist diese Erscheinung lediglich auf die gewaltige Schwellung des Dottersackes und die damit verbundene Dehnung der Kiemenwurzeltasche zurückzuführen.

Das Epithel des Säckchens ist einschichtig und zeigt nur insofern eine Differenzierung, als die dem Cölom zugewandte Hälfte wesentlich höher ist als die der Kiemenwurzeltasche zugekehrte, eine Erscheinung, die sich ohne weiteres aus der Konfiguration der vorausgehenden Ectodermrinne erklärt. Das Bindegewebe ist besonders zwischen Säckchen und Cölomwand lebhaft gewuchert und trägt dazu bei, daß sich der erwähnte, ins Cölom vorspringende Wulst immer schärfer ausprägt (Fig. 29).

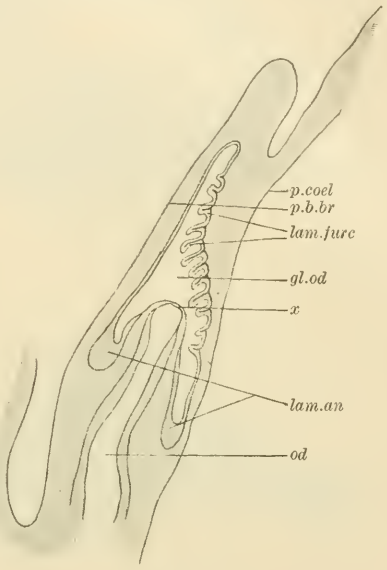

Fig. 25.

Längsschnitt durch die Eileiterdrüse eines Jugendstadiums von *Sepia elegans* von 22 mm Ml. 45 : 1. *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc*, Gabelsystem; *od*, Eileiter; *p.b.br*, Wand der Kiemenwurzeltasche; *p.coel*, Cölomwand; *x*, Stelle des Durchbruchs zwischen Eileiter und Eileiterdrüse.

Ungleich wichtiger als die weitere Ausgestaltung der Eileiterdrüse ist die erste Anlage des Eileiters, die das 9 mm-Stadium zeigt (Fig. 22 u. 29 *od*). Wir finden sie in Form einer kurzen, tiefen Rinne, die vom Cölomepithel gebildet wird und sich direkt an den Wulst des Ectodermsäckchens anschließt. Sie schneidet zunächst in das Hinterende dieses Wulstes ein und setzt ihn dann nach hinten zu in Form zweier dicker Duplikaturen der Cölomwand fort. Während die Rinne vorn sehr tief ist, wird sie hinten immer flacher und verliert sich bald in einer kurzen, wulstartigen Erhebung der Cölomwand. Diese Erscheinung, die auf dem nächsten Stadium noch weit markanter hervortritt, weist darauf hin, daß die Rinnenbildung auf zwei Prozesse zurückzuführen ist, erstens auf eine Auffaltung der Cölomwand, durch die eine wulstartige Erhebung entsteht, und zweitens eine darauf folgende Einfaltung in der Mitte dieses Wulstes. Die Länge der Rinne beträgt 60 μ, die Breite 80 μ. Das Rinnenepithel (Fig. 29) ist etwa doppelt so hoch als das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

angrenzende Cölomepithel, annähernd kubisch gestaltet und enthält basal gestellte, vorwiegend kugelig geformte Kerne.

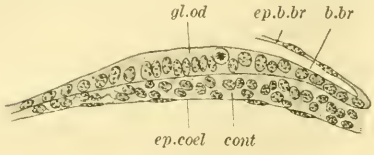

Fig. 26.

Embryo von 1,5 mm Ml.

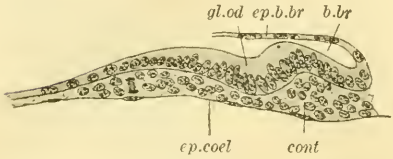

Fig. 27.

Embryo von 2,5 mm Ml.

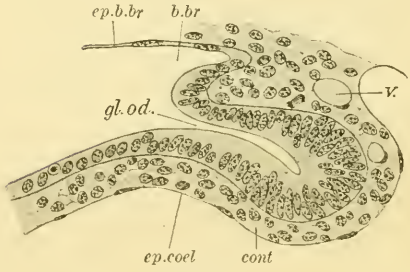

Fig. 28.

Embryo von 5 mm Ml.

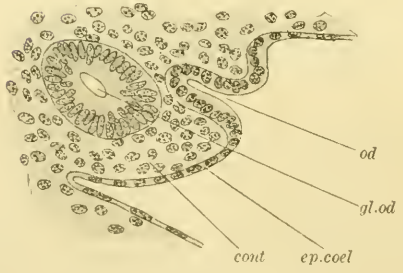

Fig. 29.

Embryo von 9 mm Ml.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien des Leitungsweges von *Sepia*. 218 : 1. *b.bs*, Kiemenwurzeltasche; *cont*, Bindegewebe; *con*, Zapfen; *ep.b.br*, Epithel der Kiemenwurzeltasche; *ep.coel*, Cölomepithel; *gl.od*, Anlage der Eileiterdrüse; *v*, Gefäß.

Da das Cölomepithel, aus dem sich die Rinne differenziert hat, mesodermalen Ursprunges ist (Faussek, 1901, S. 118), so ist sie selbst und der aus ihr entstehende Eileiter ein mesodermales Gebilde. Der Eileiter selbst aber, und das ist das Wichtigere, ist ein abgespaltener Teil des Cöloms.

Zur Anlage des Oviducts ist es in der rechten Anlage nicht gekommen. Diese hat sich vielmehr noch weiter reduziert. An einigen Stellen finden sich Häufchen körniger Substanz, die wohl als Zerfallsprodukte der Ectodermanlage zu deuten sind.

Als ältestes Embryonalstadium lag ein Embryo von 11 mm Ml. vor. Der äußere Dottersack eines solchen Stadiums ist bis auf ein winziges Säckchen geschwunden, der innere dagegen noch immer gewaltig entwickelt. An dem Ectodermsäckchen (Fig. 30 *gl.od*) hat sich wenig verändert. Es ist unter Beibehaltung seiner Lage, Form und histologischen Beschaffenheit nur gewachsen und weist jetzt eine Länge von 300 μ und eine größte Weite von 130 μ auf.

Demgegenüber ist die mesodermale Anlage nicht allein bedeutend größer geworden (Länge 210 μ), sondern hat sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch wesentlich umgestaltet. Wie vorher die Ectodermrinne hat auch sie sich durch Verwachsung ihrer Ränder zum Teil zu einem Kanale geschlossen (Fig. 30 *od*). Entsprechend ihrer ersten Anlage und Entwicklung hat dieser Prozeß am Wulst des Ectodermsäckchens begonnen und ist von da nach hinten fortgeschritten. Vorn ist der Mesodermkanal blind geschlossen, hinten öffnet er sich in die Rinne, die schließlich in die erwähnte wulstartige Auffaltung der Cölomwand ausläuft. Der kanalförmige Abschnitt ist 30 μ, der rinnenförmige 60 μ und der wulstförmige 120 μ lang. Das Lumen des Kanals ist 30 μ weit, also bedeutend enger als das des Ectodermsäckchens. Die Wand des Kanals wird von einem niedrigen Cylinderepithel mit basal gestellten, kugeligen Kernen gebildet.

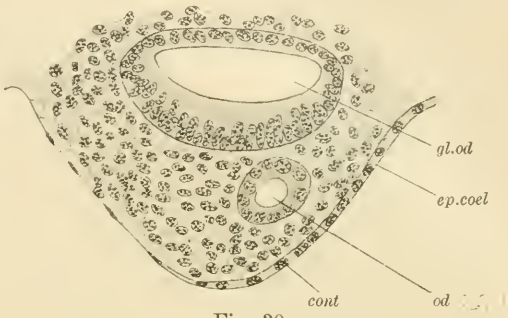

Fig. 30.
Embryo von 11 mm Ml.

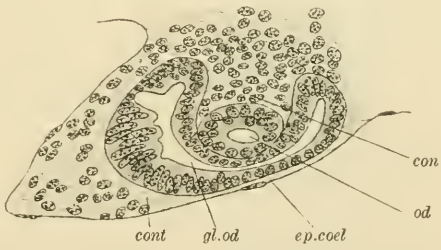

Fig. 31.
Jugendform von 11 mm Ml.
Querschnitte durch Entwicklungsstadien des Leitungswegs von *Sepia*. 218:1. Buchstabenbezeichnung siehe Erklärung von Fig. 26—29.

Recht auffällig ist die Lagebeziehung des Mesodermkanals zum Ectodermsäckchen. Während der Eileiter beim geschlechtsreifen Tiere im wesentlichen an der lateralen, der Kiemenwurzeltasche zugekehrten Seite der Eileiterdrüse hinläuft, liegt seine Anlage ausschließlich an der medialen, dem Cölom zugewandten Seite der Eileiterdrüsenanlage (Fig. 30). Die Art, wie sich später die definitive Lage herstellt, wird uns einen interessanten Aufschluß über die Wachstumsbeziehung beider Abschnitte geben.

Bei diesem Stadium finden wir die letzten Reste der reduzierten rechten Anlage, unregelmäßig begrenzte, in deutlicher Schrumpfung begriffene Verdickungskomplexe der Kiemenwurzeltasche.

Ein Jugendstadium von gleichfalls 11 mm Ml. (Fig. 24 und 31) zeigte sowohl in der Ausgestaltung seiner gesamten inneren Organisation,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als im besonderen in der Ausbildung seines Leitungsweges gegen das eben beschriebene Stadium einen ganz wesentlichen Fortschritt. Charakteristisch war die völlige Resorption des Dotters. Da sich diese höchstwahrscheinlich allmählich vollzieht, so müssen wir annehmen, daß die vorliegende Jugendform erheblich älter als das zuletzt untersuchte Stadium war.

Das Ectodermsäckchen, das nur wenig gewachsen ist, hat seine ursprüngliche Lage an der medialen Wand der Kiemenwurzeltasche wieder eingenommen, ein Beweis dafür, daß seine Umlagerung nur durch die enorme Anschwellung des inneren Dottersackes herbeigeführt wurde. An seinem Grunde finden wir eine deutlich hervortretende Erhebung (Fig. 31 *con*), in der das blinde Ende des Mesodermkanals liegt. Es ist die Anlage des Zapfens, der nach unsrer früheren Ausführung für den Bau der Eileiterdrüse besonders hohe Bedeutung hat. Da nun dieser Zapfen von der Lateralseite her in das Lumen des Säckchens vorspringt, so ist ganz ausgeschlossen, daß sich der Mesodermkanal in das Säckchen eingestülpt hat; denn dies hätte nach seiner ursprünglichen Lage unbedingt von der Medialseite her geschehen müssen. Aus der Lage des Zapfens geht vielmehr mit unzweifelhafter Sicherheit hervor, daß das Ectodermsäckchen eine große mediale Aussackung (Fig. 31 *gl.od*) gebildet, sich also über den Mesodermkanal hinweggestülpt hat.

Der Mesodermkanal selbst ist bedeutend gewachsen. Er ist bereits 400 μ lang, also länger als die Anlage der Eileiterdrüse. Nach hinten zu setzt er sich nicht mehr in eine scharf abgesetzte Rinne fort, sondern mündet durch einen längs gestellten Spalt in die sekundäre Leibeshöhle.

Im ferneren Verlaufe der Entwicklung wächst sowohl das Ectodermsäckchen, als auch der Mesodermkanal lebhaft fort. Da die Eileiterdrüsenanlage mit ihrem Vorderende fixiert ist, so stülpt sie sich dabei immer weiter nach hinten über das blinde Ende des Kanals hinweg und bringt so den Zapfen zu immer schärferer Ausprägung. Der Mesodermkanal wächst gleichfalls nach hinten, und zwar auf das Ovarium zu. Bemerkenswert ist, daß in diesem Falle ein an dem einen Ende geschlossener Kanal mit seinem offenen Ende weiterwächst, während sonst das Umgekehrte die Regel bildet. Die Erklärung hierfür ist wohl darin zu suchen, daß der Kanal nicht als solcher weiterwächst, sondern wie bereits in den Anfangsstadien seiner Bildung eine kurze, sich rasch schließende Rinne vorausgeht, deren Hinterende stets in den Rändern des längs gestellten Mündungsspaltes zu erkennen ist.

Ein Jugendstadium von 22 mm Ml. läßt am blinden Vorderende

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Mesodermkanals eine auffällige Abflachung des Epithels erkennen, die sich zugleich auch an der angrenzenden epithelialen Wand des Drüsensäckchens bemerkbar macht (Fig. 25). Nach und nach schwindet das dazwischenliegende Bindegewebe, und die beiden immer dünner werdenden Wände legen sich dicht aneinander. Schließlich zerfallen die Epithelzellen dieses Bereichs vollständig, und die Ränder des Säckchens und Kanals verlöten miteinander, so daß nun der Durchbruch des Oviducts in die Drüse vollzogen ist.

Die histologische Differenzierung des Mesodermkanals, die auf dem Jugendstadium von 11 mm Ml. einsetzt, ist sehr einfach. Sie beruht zunächst in der Entstehung längs gerichteter, leistenförmiger Erhebungen der epithelialen Wand, wodurch das Lumen einen sternförmigen Querschnitt erhält. Die Leisten bilden sich dadurch, daß sich die Zellen einzelner Epithelstreifen bedeutend in die Länge strecken. Da sie dabei ihre basale Anheftung beibehalten, so ist das Wandepithel zunächst noch durchgängig einschichtig. Später beginnt es längs der Leisten zu wuchern und wird hier mehrschichtig. Gleichzeitig ist das Bindegewebe in die Leisten hineingewachsen. Indem schließlich nach demselben Modus sekundäre Leisten entstehen, erhält die Wand des Oviducts einen Bau, wie er uns beim geschlechtsreifen Tiere entgegentritt.

Wichtiger und interessanter ist die etwas früher beginnende histologische Differenzierung der Eileiterdrüsenwand, die höchst charakteristische Bildung der Drüsenlamellen (Fig. 32—37). Sie wird eingeleitet durch die Ausbildung zweier scharf begrenzter Verdickungszonen der epithelialen Wand, einer ringförmigen an der Basis des Zapfens und

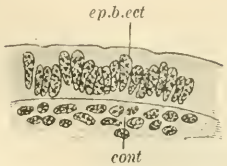

Fig. 32.
Ml. 14 mm.

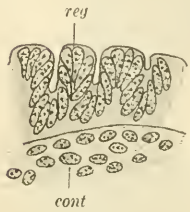

Fig. 33.
Ml. 20 mm.

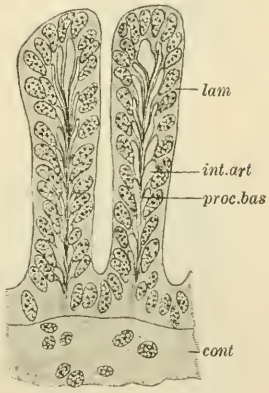

Fig. 34.
Ml. 22 mm.
Querschnitte durch Differenzierungsstadien der Lamellen der Eileiterdrüse von *Sepia*. 420 : 1. *cont*, Bindegewebe; *c.int*, Zwischenzelle; *c.secr*, Secretzelle; *ep.b.ect*, Epithel des Ectodermsäckchens, *ep.lam*, Lamellenepithel; *int.art*, künstlich entstandene Spalte des Epithels; *lam*, Lamelle; *nucl.cont*, Bindegewebskern; *nucl.c.secr*, Kern einer Secretzelle; *nucl.c.int*, Kern einer Zwischenzelle; *proc.bas*, basaler Fortsatz; *reg*, Leiste; *sept.princ*, Hauptseptum; *v*, Gefäß.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einer gabelförmigen, die vor dieser gelegen ist und sich von der medialen zur ventralen und dorsalen Wand des Säckchens erstreckt. Wir erkennen in den beiden Verdickungszonen, die im übrigen einschichtig sind, ohne weiteres die Anlagen der beiden Lamellensysteme der Eileiterdrüse. Ihre Lage läßt sich leicht aus der Entstehung des Säckchens herleiten. Bereits die Rinne zeigte in ihrem Mittelstreifen die lebhafteste Zellvermehrung. Bei ihrer Umbildung zum Kanale kam dieser Streifen auf dessen Medialseite zu liegen und bildete darauf auch die mediale Wand des Ectodermsäckchens. Nachdem sich diese weiter über das Vorderende des Mesodermkanals gestülpt hatte, erstreckte sich das Verdickungsfeld auch über den gesamten Zapfen, um sich schließlich in zwei getrennte Bildungszonen aufzuteilen.

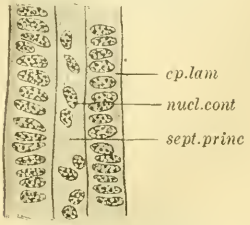

Fig. 35.
Ml. 26 mm.

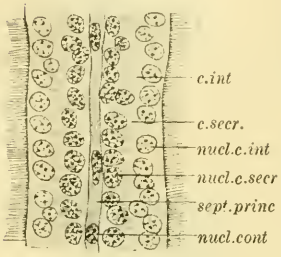

Fig. 36.
Ml. 38 mm.

Die Lamellenbildung beginnt am Grunde des Drüsensäckchens und schreitet von da allmählich distalwärts fort, so daß sich die sehr wichtigen ersten Phasen dieses Vorganges wiederholt beobachten lassen. Da Zellgrenzen nicht wahrzunehmen sind, so kündigen sich diese zunächst nur durch eine eigentümliche Gruppierung der Kerne an. Während diese ursprünglich insgesamt basal gestellt waren, sehen wir jetzt auf Querschnitten (Fig. 32) abwechselnd neben einer Gruppe basal gestellter eine Gruppe peripher gerückter Kerne. Verfolgen wir letztere durch eine Schnittserie, so ergibt sich, daß sie in Reihen stehen, die den Anheftungslinien der Lamellen entsprechen. Bald zeigt sich, daß es sich weniger um eine bloße Kerngruppierung, als vielmehr

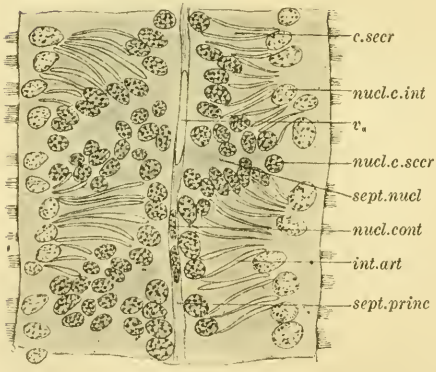

Fig. 37.
Ml. 38 mm.
Querschnitte durch Differenzierungsstadien der Lamellen der Eileiterdrüse von *Sepia*. 420:1. Buchstabenbezeichnung siehe Fig. 32—34 S. 167.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

um eine Umformung der Zellen handelt. Die durch die peripheren Kerne gekennzeichneten Epithelstreifen erheben sich mehr und mehr und bilden hohe Leisten, während sich die Zwischenstreifen nicht verändern (Fig. 33). Es hat also eine Streckung der Zellen stattgefunden, die nun unter lebhafter Zellvermehrung rasch fortschreitet. Bereits aus der Stellung der Kerne geht hervor, daß sich die Zellen, welche den freien Rand der Leiste begrenzen, am meisten strecken und die übrigen um so weniger, je näher sie der Basis liegen. Auf einem späteren Stadium, auf dem sich die Zellen infolge der Konservierung zu einem großen Teil isoliert hatten, trat dies noch deutlicher in die Erscheinung (Fig. 34). Die Lamellenzellen, von denen die Randzellen das Sechsfache ihrer ursprünglichen Länge erreicht haben, lassen einen kernführenden Kopfteil und einen lang ausgezogenen Fortsatz erkennen. Da sämtliche Fortsätze bis zur Basis der Lamellen reichen, um sich hier dem Bindegewebe anzuheften, so ist das Epithel trotz der durchgreifenden Umformung einschichtig geblieben.

Auf späteren Stadien ändert sich dies. Das Bindegewebe wächst in Form einer dünnen Scheidewand zwischen die beiden epithelialen Wände der Lamellen ein und drängt dadurch die basalen Enden der langen Epithelzellen nach dem Lumen des Säckchens zu. Auf diese Weise verkürzen sich diese mehr und mehr und nehmen wieder ihre ursprüngliche cylindrische Form an. Da sie sich dabei zugleich senkrecht zur Fläche der Lamellen stellen, so erhalten wir schließlich die definitive Faltenform der Drüsenblätter (Fig. 35).

Nachdem diese dann zu voller Größe herangewachsen sind, beginnt auch die histologische Differenzierung der Epithelzellen in die Secret- und Zwischenzellen. Während die einen zu langen Schläuchen mit basal gestellten Kernen, den Secretzellen, auswachsen, verdicken sich die andern an ihrem peripheren, kernführenden Ende und verschmälern ihren Basalabschnitt (Fig. 36). Indem sie außerdem an ihrer freien Fläche zahlreiche feine Cilien sprossen, werden sie zu den typischen Zwischenzellen. Auffällig ist an diesen der geringe Chromatingehalt der Kerne, der sich später immer mehr reduziert.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung findet eine lebhafte Vermehrung der schlauchförmigen Drüsenzellen statt, die dabei mit ihren peripheren Enden die Zwischenzellen auseinanderdrängen. Außerdem wiederholt sich jetzt der Vorgang, den wir zu Anfang der Lamellenbildung am Epithel der Verdickungszonen beobachteten. Die Kerne gruppieren sich in lamellenförmigen Reihen, die senkrecht zur Basis der Lamellen stehen (Fig. 37 *sept.nucl*). Dabei verändern die Zellen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zwar ihre Gestalt, nicht aber ihre Größe. Dies geschieht erst, wenn das bindegewebige Basalseptum Nebensepten in die eigenartigen Gebilde entsendet. Es entsteht dann die Konfiguration des Lamellenepithels, die wir bereits im anatomischen Teile kennen lernten (Fig. 5).

Über die Entwicklung des Leitungsweges liegen keine Untersuchungen vor.

2. Der accessorische Drüsenapparat.

a) Die Nidamentaldrüsen.

Vom accessorischen Drüsenapparat legen sich zuerst die Nidamentaldrüsen an. Wie in ihrem Bau, so zeigen sie auch in ihrer Entwicklung eine geradezu verblüffende Ähnlichkeit mit der Eileiterdrüse, so daß wir uns unter Hinweis auf deren Entwicklung kurz fassen können.

Wie bereits erwähnt, finden wir die ersten Anlagen der Nidamentaldrüsen bei einem Embryo von 5 mm Ml., einem Stadium, auf dem sich die rinnenförmige Anlage der Eileiterdrüse eben zum Kanale schließt. Sie werden durch zwei elliptische Verdickungen des Epithels des Eingeweidesackes gebildet, die ventral von den Hinterenden der beiden ventralen Nierensäcke liegen (vgl. das 7 mm-Stadium Fig. 23 *gl.nid*). Die Längsachsen der Verdickungsfelder konvergieren kopfwärts und bilden miteinander einen stumpfen Winkel von annähernd 120°. Die Länge der Anlage beträgt 300 μ, ihre größte Breite 160 μ. Histologisch gleichen sie vollständig der ersten Anlage der Eileiterdrüse, bilden also ein einschichtiges, in der Mitte hohes, nach den Seiten zu abgeflachtes Epithel ohne wahrnehmbare Zellgrenzen und mit ellipsoiden, basal gestellten Kernen. Wie dort ist zugleich das subepitheliale Bindegewebe in lebhaftem Wachstum begriffen.

Da die Epithelverdickungen dem ectodermalen Epithel des Eingeweidesackes angehören, so sind die Nidamentaldrüsen ectodermale Bildungen.

Auf einem Stadium von 7 mm Ml. (Fig. 23), auf dem die Anlagen nur wenig gewachsen sind, haben sich wie bei der Anlage der Eileiterdrüse in den Längsachsen der Verdickungen rinnenförmige Einsenkungen gebildet, die in der Mitte tief einschneiden und nach vorn und hinten zu flacher werden. Zunächst zeigen noch die Zellen des Rinnengrundes die lebhafteste Vermehrung und die höchste Erhebung. Aber bereits auf einem 2 mm größeren Stadium, auf dem sich die Rinnen über die ganzen Anlagen erstrecken, liegen die Zonen intensivsten Wachstums an den Rinnenrändern (vgl. das 11 mm-Stadium Fig. 38 *marg.sulc.ect*). Dort erhebt sich das Epithel am höchsten und drängen sich die Kerne

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

am dichtesten, am Boden der Rinne dagegen finden sich nur flache Zellen. Dies ist der eine Unterschied gegen das entsprechende Entwicklungsstadium der Eileiterdrüse. Ein andrer hängt damit eng zusammen und betrifft die Form der Rinnen. Während die Rinne der Eileiterdrüse tiefer als breit ist und einen halbelliptischen Querschnitt aufweist, sind die der Nidamentaldrüsen breiter als tief und zeigen einen breit T-förmigen Querschnitt.

Die weitere Entwicklung der Anlagen läuft wieder mit der der Eileiterdrüse parallel. Indem die einander entgegenstrebenden Rinnen-

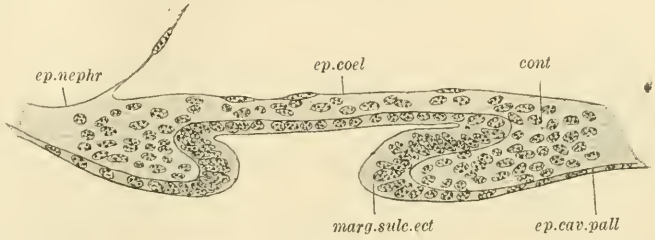

Fig. 38.

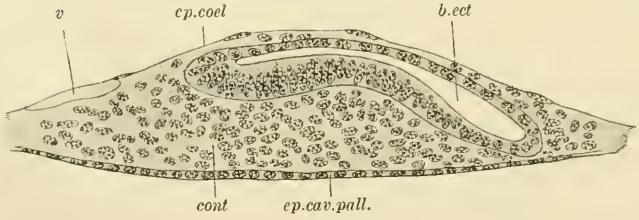

Fig. 39.

Fig. 38 und 39. Querschnitte durch die Anlage der Nidamentaldrüse bei einem *Sepia*-Embryo von 11 mm Ml. 218 : 1. *b.ect*, Ektodermsäckchen; *cont*, Bindegewebe; *ep.cav.pall*, Epithel der Mantelhöhle; *ep.coel*, Cölomepithel; *ep.nephr*, Epithel des Nierensackes; *marg.sulc.ect*, Rand der Ektodermrinne; *v*, Gefäß.

ränder miteinander verwachsen, schließen sich die Rinnen von hinten her zu kurzen Säckchen, deren ventrale Wände von einem hohen, deren dorsale Wände von einem flachen Epithel gebildet werden (Fig. 39 *b.ect*). Ein Unterschied gegen den entsprechenden Prozeß in der Eileiterdrüsenrinne liegt nur darin, daß beide Rinnenränder gleichmäßig beteiligt sind. Während dieses Vorganges hat sich das Bindegewebe zunächst von der dorsalen Seite der Rinnen nach deren seitlichen Rändern und weiter auf die ventrale Seite der Säckchen gedrängt, so daß es sich schließlich nach lebhafter Wucherung in dicker Schicht zwischen die Anlagen und die Wand des Eingeweidesackes schiebt (Fig. 39).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Lamellenbildung vollzieht sich im wesentlichen wie in der Eileiterdrüse. Die Verdickungszonen, aus denen sich die Drüsenblätter differenzieren, werden durch die Epithelverdickungen der ventralen Wände gebildet, die sich hinten außerdem noch ein Stück auf die dorsalen Wände fortsetzen. Wie bei der Eileiterdrüse beginnt der Prozeß am Hinterende der Säckchen. Er ist jedoch etwas modifiziert. Auf Querschnitten macht das gleichmäßig hohe Epithel zunächst den Eindruck, als sei es mehrschichtig geworden. Denn es liegen vier oder fünf Kernschichten übereinander. Bei genauerem Zusehen aber läßt sich erkennen, daß sich die Kerne ebenfalls in lamellenförmigen Reihen gruppiert haben. Obwohl sich's auch auf späteren Stadien nicht direkt nachweisen läßt, so ist doch anzunehmen, daß die Umlagerung der Kerne nur die Folge einer differenten Streckung der Epithelzellen ist, und daß diese dabei ihre basale Anheftung beibehalten haben. Einen Anhalt dafür bietet die Stellung der Kerne. Ganz wie in den entstehenden Lamellen der Eileiterdrüse neigen sie sich nach innen und basalwärts, so daß wir auch eine ähnliche Stellung der Zellen vermuten dürfen. Der einzige Unterschied gegen den Vorgang im Eileiterdrüsensäckchen würde demnach in einer Verzögerung der äußeren Aufspaltung des Epithels in die innerlich bereits vorgebildeten Lamellen liegen.

Merkwürdig ist, daß die Bildung der Lamellen der beiden Gabelschenkel zunächst im wesentlichen auf die Ventralseite beschränkt bleibt, während sich diese Drüsenblätter im ausgebildeten Zustande von der Ventralseite zur Dorsalseite spannen. Spätere Stadien zeigen, wie die Lamellen bei ihrem Wachstum nach und nach auf die Seitenwände und von da auf die Dorsalwände der Drüsensäcke rücken. Da das flache Epithel, das bereits die dorsale Wand der Ectodermrinne bildete, während der lebhaften Bildungsprozesse im Bereich der Lamellen nur wenig Zellteilungen aufweist, sich vielmehr nur noch mehr abflacht, so ist wohl anzunehmen, daß es sich überhaupt nicht an der Lamellenbildung beteiligt. Es wächst im wesentlichen in die Länge, dagegen nur wenig in die Breite und bildet so von vornherein nichts weiter als den Grenzstreifen, der beide Schenkel der Lamellengabel trennt. Auf der Ventralseite wird ein solcher Grenzstreifen erst sekundär durch Auseinanderweichen der Lamellen gebildet.

Die weiteren Vorgänge bis zur Ausbildung der definitiven Drüsenlamellen decken sich vollständig mit den bei der Eileiterdrüse beschriebenen Prozessen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b) Die accessorische Nidamentaldrüse.

Die accessorische Nidamentaldrüse legt sich später an als die Nidamentaldrüsen und bildet so das letzte Glied in der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates. Wir begegnen ihr zuerst bei einem Embryo von 9 mm Ml. Dieses Stadium, auf dem sich der mesodermale Abschnitt des Leitungsweges anlegt und die Nidamentaldrüsen die Form kleiner Säckchen angenommen haben, hat auf der Ventralseite seines Eingeweidesackes ein Stück vor den Nidamentaldrüsen zwei annähernd kreisrunde Epithelverdickungen ausgebildet, welche die Anlagen der accessorischen Nidamentaldrüse darstellen (Fig. 22 *gl.nid.acc*). Ihr Durchmesser beträgt 340 μ. Da das Epithel des Eingeweidesackes ectodermalen Ursprunges ist, so ist die accessorische Nidamentaldrüse gleich der Eileiterdrüse und den Nidamentaldrüsen ein ectodermales Gebilde. Hervorzuheben ist, daß sie sich, obgleich später eine einheitliche Drüse bildend, paarig anlegt. Es ergibt sich daraus, daß die Zweizahl der accessorischen Nidamentaldrüse, wie sie *Loligo* und *Rossia* zeigen, phylogenetisch älter als die Einzahl ist.

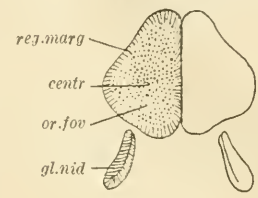

Fig. 40.
Ml. 14 mm.

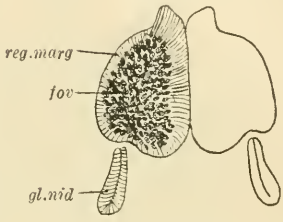

Fig. 41.
Ml. 16 mm.

In histologischer Beziehung (Fig. 48) unterscheiden sich die Anlagen von vornherein typisch von den bisher untersuchten ectodermalen Bildungen und weisen so schon jetzt auf eine andersartige Weiterentwicklung hin. Ihr Epithel ist gleichmäßig hoch und besteht aus kubischen Zellen mit großen kugeligen

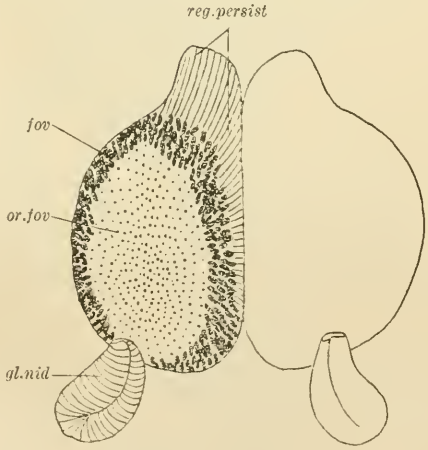

Fig. 42.
Ml. 20 mm.

Entwicklungsstadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. Ventralansichten. 8 : 1. *centr*, Differenzierungscentrum; *fov*, Grübchen; *gl.def*, definitive accessorische Nidamentaldrüse; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *or.form*, entstehende Mündung eines Grübchens; *pl.or*, Mündungsfeld; *proc.lat*, lateraler Fortsatz; *proc.med*, medianer Fortsatz; *reg.marg*, Leiste der Randzone; *reg.persist*, Leisten, die sich nicht am Aufbau der Drüse beteiligen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kernen. Das subepitheliale Bindegewebe ist zunächst noch schwach entwickelt.

Während sich die Ectodermverdickungen auf einem Embryonalstadium von 11 mm Ml. nur allseitig vergrößert, histologisch dagegen nicht verändert haben, kommt es auf einem ebenso großen Postembryonalstadium zur Ausbildung eines äußerst charakteristischen Leistensystems (Fig. 24 *gl.nid.acc*). Die zahlreichen, zunächst noch sehr niedrigen Leisten strahlen sämtlich von einem Punkte aus, der etwas hinter der Mitte jeder Anlage liegt. Sie verlaufen leicht gekrümmt und verzweigen sich zum Teil in einiger Entfernung vom Rande der Anlage in zwei bis drei weitere Leisten.

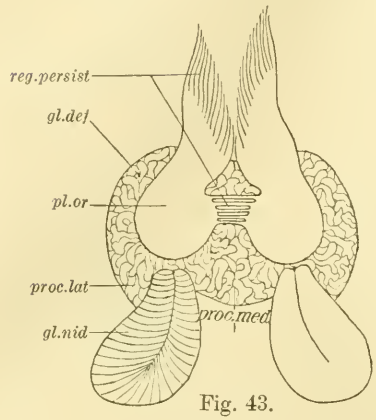

Fig. 43.
Ml. 30 mm.

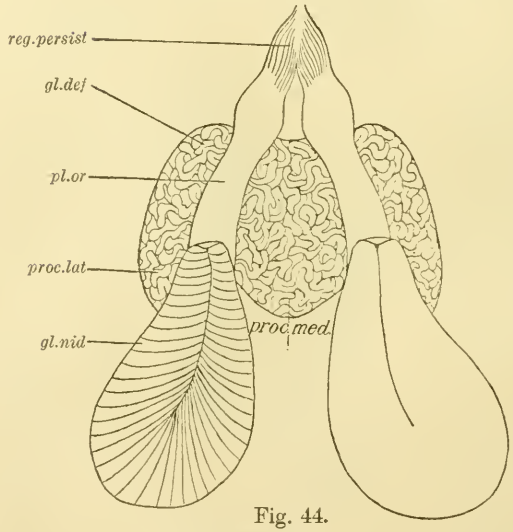

Fig. 44.
Ml. 38 mm.
Entwicklungsstadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. Ventralansichten. 6:1. Buchstabenbezeichnung siehe Fig. 40—42 S 173.

Der histologische Prozeß ist derselbe wie bei der Lamellenbildung der Eileiterdrüse, besteht also in einer Streckung reihenförmig gruppierter Zellen (Fig. 49 *reg*). Das Bindegewebe ist in lebhaftem Wachstum begriffen.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Entwicklung der accessorischen Nidamentaldrüse zeigt eine Jugendform von 14 mm Ml. Die beiden Anlagen (Fig. 40, 45 und 50) haben jetzt eine Länge von 2 mm und eine Breite von 1,5 mm, berühren sich in der Medianebene und reichen hinten bis an die Nidamentaldrüsen, vorn bis an die vordere Grenze des Eingeweidesackes. Der Form nach bilden sie zwei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ovale, deren breiter Hinterrand da, wo er an die Nidamentaldrüsen grenzt, eine sanfte Einbuchtung zeigt. Die Umbildung der Anlagen läßt sich zum Teil bereits makroskopisch erkennen. An Stelle der Epithelleisten finden wir mit Ausnahme der Randstreifen zwei gleichmäßig hohe Epithelfelder vor, auf denen zahlreiche reihenweise angeordnete Poren münden (Fig. 40 *or.fov*). Auffallend ist, daß diese Reihen genau so gruppiert sind, wie die vorher vorhandenen Leisten.

Wie die histologische Untersuchung ergibt, bilden die Poren die Mündungen ebenso vieler flaschenförmiger Grübchen. Da sich aus diesen die Tubuli der accessorischen Nidamentaldrüsen entwickeln, so ist es von besonderem Interesse, ihre Entstehung festzustellen. Zu diesem Zwecke studieren wir die Randzonen der beiden Anlagen. Betrachten wir diese genauer (Fig. 45), so erkennen wir zunächst, daß sich an jede der zwischen den Leisten verlaufenden Rinnen eine Porenreihe anschließt, ja einzelne Rinnen sogar direkt in einem Porus enden (Fig. 45 *y*). Läßt dies schon vermuten, daß die Poren Reste der Rinnenöffnung darstellen, so weist die äußerst charakteristische Umbildung der Leisten selbst noch deutlicher darauf hin. Diese haben sich an ihrem freien Rande verdickt, und zwar derart, daß eine lange, starke Verdickung mit einer kurzen, schwachen alterniert. In der Aufsicht erscheinen erstere als Ausbuchtungen, letztere als Einschnürungen des freien Leistenrandes (Fig. 45 *co.reg.* und *or.form*).

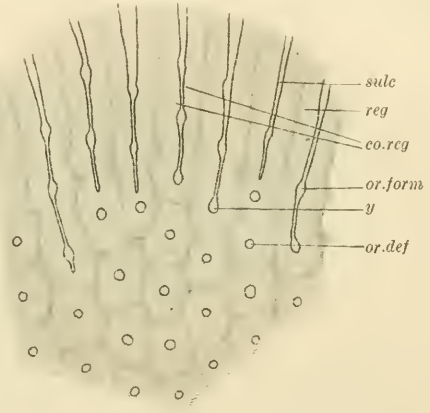

Fig. 45.

Aufsicht auf die Randzone der accessorischen Nidamentaldrüse eines Jugendstadiums von *Sepia elegans* von 14 mm Ml. 75 : 1. *co.reg*, Leistenverdickung; *or.def*, fertige Mündung eines Grübchens; *or.form*, entstehende Mündung eines Grübchens; *reg*, Leiste; *sulc*, Furche; *y*, Porus am Ende einer Rinne.

In jeder Rinne wachsen nun immer je zwei der vorspringenden Randverdickungen einander entgegen, verschmelzen und bilden ein kleines Epithelfeld, während sich je zwei Einschnürungen zu einem Porus vereinigen (Fig. 50). Der einmal eingeleitete Wachstumsprozeß schreitet dann von außen nach innen fort. Wo die Zellen der einander entgegenwachsenden Rinnenwände zusammentreffen, verschmelzen sie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zunächst auf eine kurze Strecke, lösen dann hier ihren bisherigen epithelialen Verband und ordnen sich dem neuen Lumen zu. Indem sich dieser Prozeß bis zum Grunde der Rinne fortsetzt, entstehen die flaschenförmigen Grübchen, die wir kennen lernten.

Bemerkenswert ist, daß sämtliche Epithelzellen trotz dieser Komplikation noch immer der ursprünglichen Basis aufsitzen. Sie ziehen sich daher wie die Zellen der Drüsenlamellen der Eileiterdrüse und der Nidamentaldrüsen in mehr oder weniger lange Fortsätze aus (Fig. 50 *proc.bas*), die sich bei der Konservierung voneinander trennen und daher auf Schnitten sehr deutlich sichtbar werden. Das Bindegewebe ist unterdessen von zahlreichen Capillaren durchsetzt worden, die auch gegen die Basis des Epithelfeldes vordringen. Da ihnen das Binde-

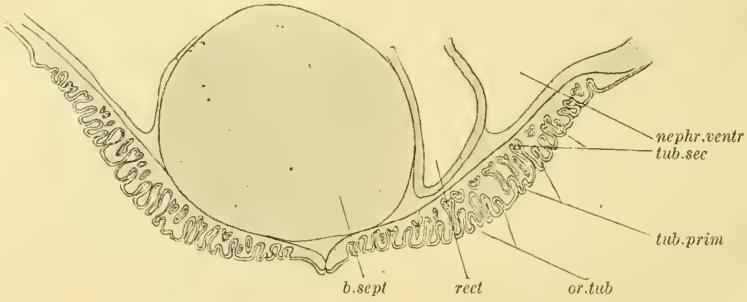

Fig. 46.

Querschnitt durch die accessorische Nidamentaldrüse eines Jugendstadiums von *Sepia elegans* von 14 mm Ml. 26, 25 : 1. *b.sep*, Tintenbeutel; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *or.tub*, Mündung eines Drüsenschlauches; *rect*, Rectum; *tub.prim*, Primärschlauch; *tub.sec*, Sekundärschlauch.

gewebe stellenweise folgt (Fig. 50), so beginnt bereits hier und da die Ausbildung der bindegewebigen Scheidewände, welche später die Drüsenschläuche voneinander trennen.

Im Mittelfelde des Ectodermovals ist ein weiterer Fortschritt zu verzeichnen (Fig. 46 und 51). Dort haben sich die Grübchen nach innen zu verlängert und sind zu kurzen Schläuchen, den Primärschläuchen, geworden. Diese haben weiter an ihrem Hinterende drei bis vier kleine Sekundärschläuche gesproßt (Fig. 51 *tub.sec*), die zusammen mit den Primärschläuchen später zu den Ausführungsgängen der Drüsenkanälchen werden. Zugleich ist zu beobachten, daß sich die langausgezogenen Epithelzellen langsam, aber stetig verkürzen und besonders in den basalen Teilen der Schläuche zu einem gleichmäßig hohen Epithel formieren.

Betrachten wir die Anlagen der accessorischen Nidamentaldrüse

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei einem Jugendstadium von 20 mm Ml., so fällt besonders auf, daß sie bedeutend höher geworden sind und sich jetzt polsterartig über die Fläche des Eingeweidesackes erheben. Die sanften Einbuchtungen der Hinterränder sind zu deutlichen Einschnitten geworden, in welche die Vorderenden der Nidamentaldrüsen einspringen (Fig. 42). Auf diese Weise leitet sich bereits die Ausbildung der im anatomischen Teile beschriebenen Fortsätze der accessorischen Nidamentaldrüse ein. Da die Nidamentaldrüsen ihre Lage beibehalten haben, so sind ihre Vorderenden einfach beiderseits von den Anlagen umwachsen worden und dadurch die Einschnitte entstanden. Zwischenstadien ergeben, daß

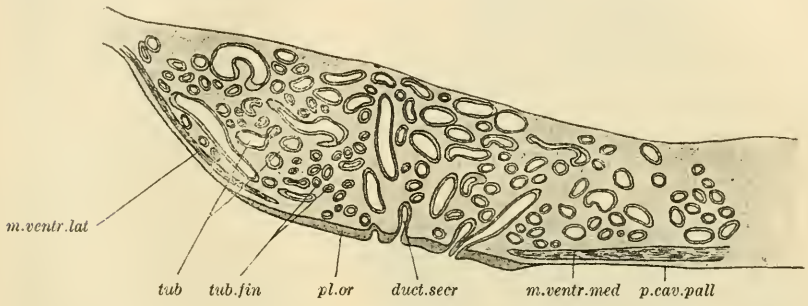

Fig. 47.

Querschnitt durch die accessorische Nidamentaldrüse eines Jugendstadiums von *Sepia elegans* von 30 mm Ml. 26, 25 : 1. *duct.secr*, Ausführungsgang eines Drüsenschlauches; *m.ventr.med*, medianer Teil der ventralen Muskelplatte; *m.ventr.lat*, lateraler Teil der ventralen Muskelplatte; *p.cav.pall*, Wand der Mantelhöhle; *pl.or*, Mündungsfeld der accessorischen Nidamentaldrüse; *tub*, Drüsenschlauch; *tub.fin*, Endschlauch.

dies intensive Wachstum in einer fortgesetzten Verlängerung und Umbildung der ursprünglich vorhandenen Epithelleisten besteht (Fig. 41 *reg.marg*).

Als wichtigste Differenzierung tritt uns aber auf diesem Stadium die Bildung der eigentlichen Drüsenschläuche entgegen (Fig. 52 *tub.secret*). Sie entstehen als kugelige Aussackungen am Hinterende der Sekundärschläuche, setzen sich ziemlich scharf von diesen ab und zeichnen sich durch ein hohes Epithel aus. Deutlich läßt sich erkennen, daß sie dabei die ehemalige Basis parallel geschichteten Bindegewebes durchbrechen und in ein neu gebildetes reticuläres Bindegewebe hineinwachsen, das reich mit Blut durchtränkt ist (Fig. 52). Die Verkürzung der Epithelzellen der Ausführungsgänge, die zahlreiche feine Cilien gesproßt haben, ist fortgeschritten, aber noch nicht beendet. Gleichzeitig sind die bindegewebigen Zwischenwände weiter nach außen vorgedrungen.

Ehe wir zu der eigenartigen Umformung dieses Entwicklungs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stadiums der Drüse zu ihrer definitiven Form übergehen, sei noch auf eine höchst merkwürdige Erscheinung hingewiesen. Bereits auf einem Jugendstadium von 16 mm Ml. zeigen die beiden Drüsenovale mit Ausnahme ihrer Randzonen eine dunkle, fast schwarze Färbung und erscheinen, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, wie von zahlreichen dunklen Pfropfen durchsetzt (Fig. 41). Die Ursache liegt darin, daß sich die Schläuche prall mit Seesand und Tintenbeutelsecret angefüllt haben. Mit fortschreitendem Wachstum verdunkeln sich mit Ausnahme eines vorderen und medialen Streifens (Fig. 42 *reg.persist*) auch die Randzonen, während sich die Mitte des Drüsenfeldes vom Centrum der Porenreihen aus gleichzeitig auflichtet. Bei einem Jugendstadium von 20 mm Ml. beschränkt sich die Erscheinung nur noch auf die Randzonen (Fig. 42) und bei einem Stadium von 25 mm Ml. auf einen schmalen Streifen am vorderen Ende der Anlagen. Die Körnchen erfüllen sowohl die Primär- als auch die Sekundärschläuche, dringen dagegen nicht in die Anlagen der eigentlichen Drüsenschläuche ein.

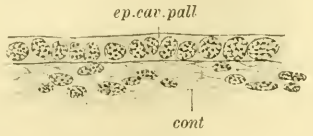

Fig. 48.
Ml. 9 mm.

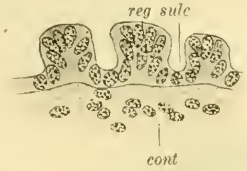

Fig. 49.
Ml. 11 mm.

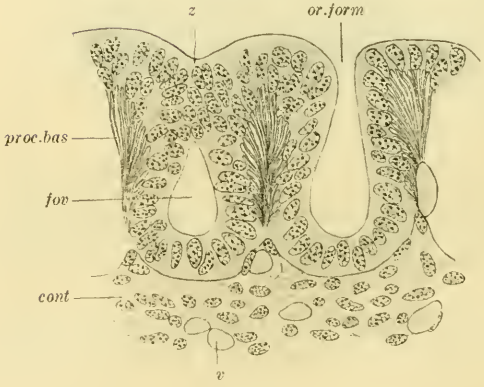

Fig. 50.
Ml. 14 mm.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. 373 : 1. *cont*, Bindegewebe; *ep.cav.pall*, Epithel der Mantelhöhle; *fov*, Grübchen; *nucl.cont*, Bindegewebskern; *or.form*, entstehende Mündung eines Grübchens; *proc.bas*, basaler Fortsatz; *reg*, Leiste; *sulc*, Furche; *tub.prim*, Primärschlauch; *tub.sec*, Sekundärschlauch; *tub.secret*, eigentlicher Drüsenschlauch; *v*, Gefäß; *z*, Stelle der Verwachsung benachbarter Rinnenränder.

Im konservierten Zustand macht das Epithel dieser Schläuche den Eindruck, als sei es durch die Kieselkörnchen verletzt und teilweise sogar zerstört worden. Doch dies ist wahrscheinlich erst bei der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Konservierung infolge der mit dieser verbundenen Kontraktion eingetreten. Denn anderseits haben die Epithelzellen noch während ihrer Berührung mit den Körnchen zahlreiche Cilien entwickelt. Sehr wahrscheinlich schlagen diese von innen nach außen und befördern auf diese Weise die Körnchen wieder in die Mantelhöhle. Dadurch erklärt sich auch, daß die Auflichtung in radiärer Richtung fortschreitet. Denn wie die Bildung der Epithelleisten und der Grübchen und deren Umformung zu Schläuchen usw., so beginnt auch die Ausbildung und Funktion der Cilien in dem Punkte, an dem die Anlage zuerst auftrat, und schreitet von da in radiärer Richtung fort. Da die Schläuche beim ersten Auftreten der Kieselkörnchen noch keine Cilien besitzen, so sind die Fremdkörper wahrscheinlich durch die Atembewegungen des Mantels in sie hineingepreßt worden.

Ich habe vergeblich versucht, den Zweck zu ergründen, den diese Einwanderung von Fremdkörpern in die sich entwickelnde Drüse

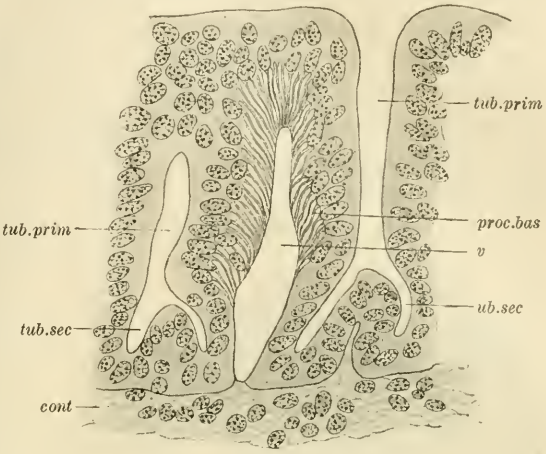

Fig. 51.
Ml. 14 mm.

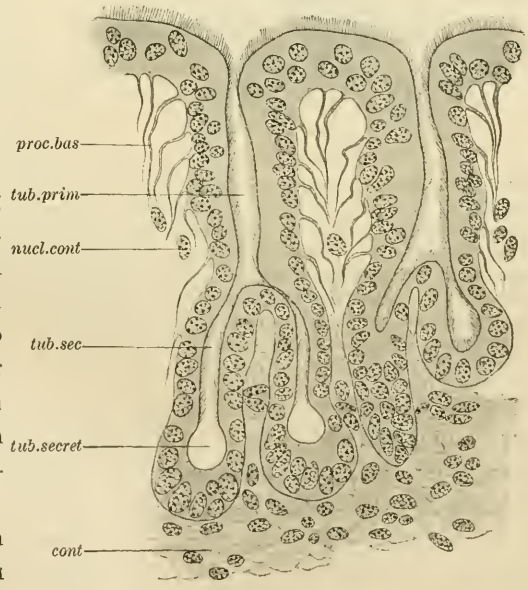

Fig. 52.
Ml. 20 mm.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. 373:1. Buchstabenbezeichnung siehe Erklärung von Fig. 48—50.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

haben kann. Wahrscheinlich hat dieser Vorgang, wie so manches in der Natur, worüber wir uns vergeblich den Kopf zerbrechen, überhaupt keinen Zweck. Er ist lediglich die notwendige Konsequenz des Aufenthalts der Tiere auf dem sandigen Meeresboden, der Bewegung des Mantels und des Baues der Anlage und hat für die junge *Sepia* nur die Bedeutung einer Entwicklungshemmung. Daß die Anlage diese so gut überwindet, hat anscheinend seinen wichtigsten Grund in der bei unsrer Untersuchung wiederholt nachgewiesenen außerordentlich hohen Plasticität der Epithelzellen.

Es ist außerdem möglich, daß eine phylogenetisch ältere Form als Reaktion gegen den Reiz der eindringenden Fremdkörper das Epithel der Anlage mit Cilien versah. Denn es ist immerhin merkwürdig, daß sich diese auf die äußeren, von dem Eindringen der Körnchen betroffenen Epithelbezirke beschränkt.

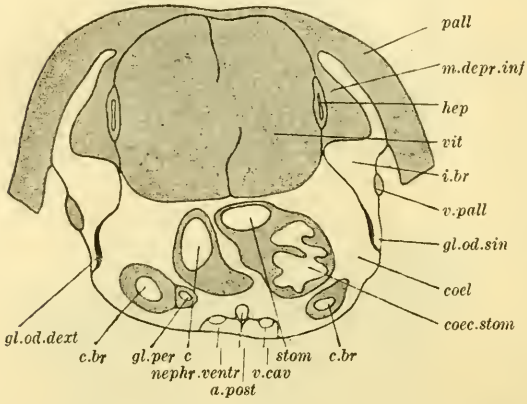

Fig. 53.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Loligo*-Embryos von 2 mm Ml. 45 : 1. *a.post*, Aorta posterior; *c*, Herz; *c.br*, Kiemenherz; *coel*, Cölom; *coec.stom*, Magenblindsack; *gl.od.dext*, rechte Anlage der Eileiterdrüse; *gl.od.sin*, linke Anlage der Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *hep*, Leber; *i.br*, Raum zwischen Kiemenband und Eingeweidesack; *m.depr.inf*, Depressor infundibuli; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *pall*, Mantel; *stom*, Magen; *v.cav*, Vena cava; *v.pall*, Mantelvene; *vit*, Dottersack.

Nachdem diese Entwicklungshemmung beseitigt ist, setzt ein lebhaftes Wachstum der drüsigen Schlauchabschnitte ein. Sie verlängern sich rasch, verzweigen sich und erweitern zugleich ihr Lumen. Zunächst wachsen sie wie die Primärschläuche nach innen zu, werden aber dann durch die Wände der Nierensäcke gezwungen, nach der Seite umzubiegen. In ihrem weiteren Wachstum folgen sie offenbar immer der Richtung des geringsten Widerstandes und füllen so nach und nach alle die Räume aus, die bisher das immer lockerer gewordene Bindegewebe einnahm. Die Folge davon ist, daß sie sich in allen möglichen Richtungen miteinander verschlingen und in ihrer Gesamtheit schließlich ein unentwirrbares Durcheinander langer Schläuche darstellen (Fig. 47). Indem sie von den vorderen, lateralen und hinteren Rändern der Drüsenovale aus peripherwärts vordringen, vergrößern sie die Anlage, indem sie von den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

medialen Rändern aus einander entgegenwachsen und sich miteinander verschlingen, verwischen sie mehr und mehr den paarigen Charakter der Anlage, und es entsteht schließlich eine innerlich völlig einheitlich gebaute Drüse (Fig. 43).

Demgegenüber kommt es durch einen sehr interessanten Vorgang zu einer immer schärferen Trennung der ursprünglich einander berührenden Mündungsfelder (Fig. 43 und 44 *pl.or*). Sowohl lateral von jedem Mündungsfeld, als auch zwischen beiden, entwickeln sich nach und nach ziemlich dicke Muskelplatten (Fig. 47 *m.ventr.lat.* und *m.ventr.med*). Sie liegen dicht unter dem Epithel des Eingeweidesackes, dringen infolge lebhaften Wachstums von beiden Seiten gegen die kurzen Ausführungskanäle vor und drängen sie schließlich immer enger und enger zusammen. Infolgedessen verkleinern sich die Mündungsfelder, trennen sich und nehmen zunächst die Gestalt zweier Kreisflächen an, die nach vorn in flügelartige Fortsätze auslaufen und in der Mediane durch querverlaufende Epithelleisten verbunden sind (Jugendstadium von 30 mm Ml. Fig. 43). Bei einem Tier von 38 mm Ml. sind die Mündungsfelder bereits zu breiten Streifen geworden, die nur vorn eine kreisförmige Verbreiterung zeigen (Fig. 44), und schließlich werden sie zu dem gebogenen, nach vorn verschmälerten Streifen, die wir im anatomischen Teile kennen lernten.

In den Epithelleisten, die teils die Mündungsfelder verbinden, teils nach vorn ausstrahlen (Fig. 43 und 44 *reg.persist*), erkennen wir leicht die Leisten der vorderen und medianen Randstreifen, welche sich an der weiteren Differenzierung nicht beteiligten. Sie verstreichen später, ohne zum Aufbau der Drüse beigetragen zu haben.

Verfolgen wir die histologische Differenzierung, so beobachten wir zunächst, wie sich das ursprünglich cylindrische Epithel der eigentlichen Drüsenschläuche nach der Mündung zu mehr und mehr abflacht und schon auf einem Stadium von 30 mm Ml. in den distalen Abschnitten aus annähernd kubischen Zellen besteht. Demgegenüber wird das Epithel der Ausführungsgänge zu einem hohen, flimmernden Cylinderepithel, das sich nach außen zu auf das Mündungsfeld fortsetzt, hier aber mehrschichtig wird und außerdem vereinzelte Schleimzellen enthält. Je mehr die Mündungsfelder zusammengedrängt werden, desto höher wird ihr Epithel, desto schärfer heben sie sich von dem Eingeweidesacke ab (Fig. 47 *pl.or*). Nachdem sich auch noch das Bindegewebe zu der im anatomischen Teile beschriebenen Form differenziert hat, hat die accessorische Nidamentaldrüse ihren definitiven Bau erreicht (Fig. 18).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auch über die Entwicklung des accessorischen Drüsenapparates sind keine systematischen Untersuchungen angestellt worden. Dagegen finden wir in Brocks Arbeit »Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden« (1879) eine Anzahl recht bemerkenswerter Beobachtungen.

Von den Nidamentaldrüsen stellt er lediglich fest, daß die Lamellen auf einem Stadium, auf dem sie nur wenig in das Lumen der Drüse vorspringen, »mit einem nur einschichtigen, niedrigen Zylinderepithel bekleidet sind« (S. 83).

Ausführlicher sind seine Angaben über die Entwicklung der accessorischen Nidamentaldrüse. Vor allem gibt er eine treffende Beschreibung des Grübchenstadiums, des jüngsten Stadiums, das er untersuchte (S. 86 u. 87, Fig. 28 bis 30) und stellt auch die Umbildung dieses Stadiums zur definitiven Drüse in ihren Grundzügen richtig dar (S. 84 u. 88). Dagegen trifft seine Behauptung, daß die Grübchen (»Kanälchen«) »durch Erhebung einer Anzahl mit Epithel bekleideter Bindegewebssepten« entstehen, nicht zu. Ebensowenig bildet sich ein neues Epithelfeld sekundär, nachdem die »Kanälchen« bereits angelegt sind. Doch sind diese Irrtümer weniger auf falsche Beobachtung, als vielmehr darauf zurückzuführen, daß Brock die ersten, wichtigsten Stadien nicht untersuchen konnte.

II. Der typische Entwicklungsverlauf.

Um festzustellen, inwieweit die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepia* typisch für die Myopsidenfamilie ist, vergleichen wir einige wichtige Entwicklungsstadien von *Loligo* und *Sepiola* mit ihr.

Ein *Loligo*-Embryo von 2 mm Ml. zeigt auf beiden Seiten des Eingeweidesackes ganz ähnliche ectodermale Verdickungsstreifen, wie wir sie bei *Sepia* kennen lernten (Fig. 53 *gl.od.sin.* und *gl.od.dext*). Sie liegen am ventralen Rande des Kiemenbandes und reichen vorn bis zur Kiemenwurzel, so daß sie im weiteren Verlaufe der Entwicklung noch wesentlich nach vorn wachsen. Beide Anlagen sind gleich groß. Ihre Länge beträgt 120 μ, ihre Breite 80 μ. Wie bei *Sepia* ist das Epithel der Anlage in der Mitte am höchsten und flacht sich nach den Rändern zu allmählich ab. Da jedoch die höchsten Zellen erst kubische Form haben, so handelt es sich offenbar um ein sehr frühes Entwicklungsstadium der Eileiterdrüse. In Übereinstimmung mit dem entsprechenden *Sepia*-Stadium steht schließlich, daß vom accessorischen Drüsenapparate noch nichts angelegt ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei einem Jugendstadium von 18 mm Ml. (wahrscheinlich *Loligo marmorae*) hat sich vom Leitungsweg auch der Eileiter angelegt (Fig. 54). Die Anlage der Eileiterdrüse bildet ein der Lateralseite des Kiemenherzens dicht angeschmiegtes, langgestrecktes Säckchen, dessen Ventralseite sich nahe dem Hinterende nach innen zu vorstülpt. Hier liegt das noch blind geschlossene Vorderende des Eileiters, der die Form eines S-förmigen Kanälchens hat und an seinem Hinterende durch einen Spalt mit dem Cölom kommuniziert (Fig. 54 *od*). So bildet dieses Stadium des Leitungsweges eine vollkommene Analogie zu dem 11 mm-Stadium von *Sepia* und berechtigt uns zu der Vermutung, daß auch ganz ähnliche Entwicklungsprozesse zu dieser Bildung führten. Nidamentaldrüsen und accessorische Nidamentaldrüsen sind bereits vorhanden, jene in Gestalt zweier lang ausgezogener Säckchen, diese als zwei halbkreisförmige Ectodermplatten mit grübchenförmigen Vertiefungen, so daß wir auch für den accessorischen Drüsenapparat auf eine ähnliche Entwicklung schließen dürfen.

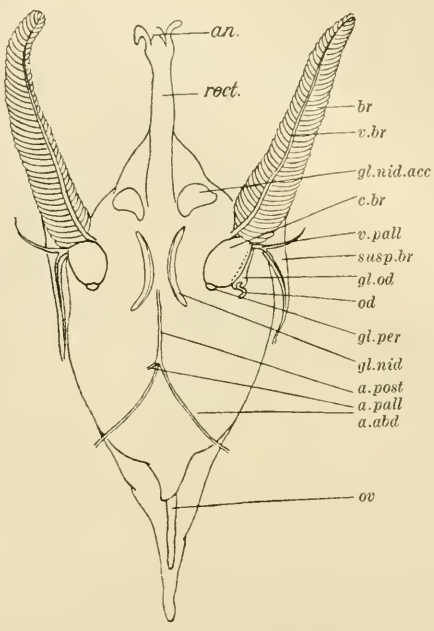

Fig. 54.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates eines *Loligo*-Jugendstadiums von 18 mm Ml. Ventralansicht. 6 : 1. *an*, After; *a.abd*, Abdominalarterie; *a.pall*, Mantelarterie; *a.post*, Aorta posterior; *br*, Kieme; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *od*, Eileiter; *ov*, Ovarium; *rect*, Rectum; *susp.br*, Kiemenband; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Von *Sepiola* standen nur einige Postembryonalstadien zur Verfügung. Das jüngste Stadium, das vorlag, hatte eine dorsale Mantellänge von 2 mm und war offenbar noch nicht lange geschlüpft. Von Interesse ist zunächst, daß auf dieser Entwicklungsstufe neben einer bleibenden linken noch deutliche Reste einer ectodermalen rechten Anlage nachzuweisen sind, so daß also auch hier die Eileiterdrüsen auf beiden Seiten entstehen (Fig. 55 *rec.sem.dext*). Weiter ist phylogenetisch wichtig, daß beide Anlagen ganz wie bei *Sepia* in relativ weiten und tiefen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kiemenwurzeltaschen liegen, obwohl der definitive Leitungsweg überhaupt keine Beziehung mehr zu dieser später nur äußerst schwach entwickelten Tasche hat. Die linke Anlage besteht in einem Säckchen, das sich am ventralen Rande der Tasche erstreckt, fast so lang wie diese ist und vorn durch einen weiten Spalt mündet (Fig. 55 *rec.sem.sin*). Es hat große Ähnlichkeit mit dem Ectodermsäckchen bei *Sepia*, ist aber relativ viel gewaltiger entwickelt. Der accessorische Drüsenapparat ist merkwürdigerweise nur durch die Anlage der accessorischen Nidamentaldrüse vertreten. Diese Anlage hat aber insofern ein besonderes

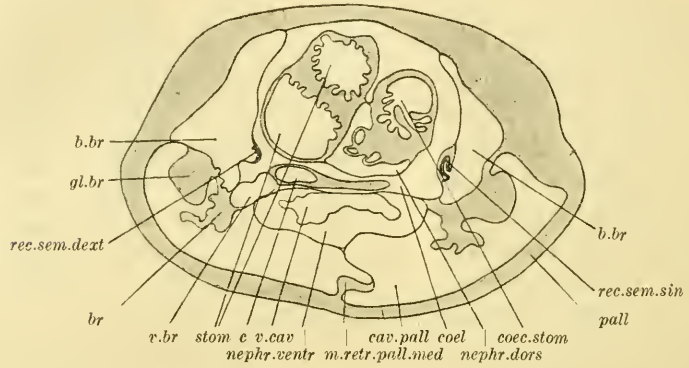

Fig. 55.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepiola*-Jugendstadiums von 2 mm Ml. 45 : 1. *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *c*, Herz; *cav.pall*, Mantelhöhle; *coel*, Cölom; *coec.stom*, Magenblindsack; *gl.br*, Kiemendrüse; *m.retr.pall.med*, Retractor pallii medianus; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *pall*, Mantel; *rec.sem.dext*, rechte Anlage der Spermatophorentasche; *rec.sem.sin*, linke Anlage der Spermatophorentasche; *stom*, Magen; *v.br*, Kiemenvene; *v.cav*, Vena cava.

Interesse, als sie aus zwei völlig getrennten, ovalen Epithelverdickungen besteht und so die Vermutung bestätigt, daß sich die einheitliche Drüse bei *Sepiola* ebenfalls paarig anlegt. Wie bei dem 11 mm-Stadium von *Sepia* erheben sich auf dem Epithelfelde zahlreiche leistenartige Verdickungen.

Ein Jugendstadium von 5 mm Ml. belehrt uns, daß das erwähnte Säckchen nicht die Anlage der Eileiterdrüse, sondern die der Spermatophorentasche ist. Auf dieser Entwicklungsstufe liegt das Säckchen noch an der medialen Wand der Kiemenwurzeltasche, hat sich aber zu einer weiten, 500 μ langen und 600 μ breiten Tasche umgebildet (Fig. 56 *rec.sem*). Nahe dem Vorderende der Tasche, an deren medialer Wand, mündet durch einen rinnenförmigen Endabschnitt ein zweites Säckchen, in dem wir an der lamellösen Differenzierung des Epithels ohne weiteres

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Eileiterdrüse erkennen (Fig. 56 *gl.od*). Nach hinten zu erstreckt es sich etwas weiter als die Tasche und wird hier durch das blindgeschlossene Ende des ebenfalls schon angelegten Oviducts in ganz

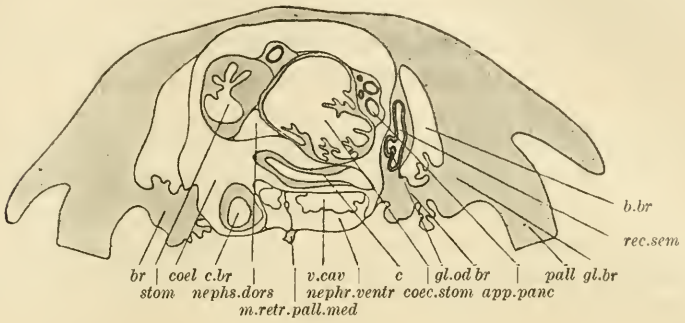

Fig. 56.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepiola*-Jugendstadiums von 5 mm Ml. 13, 5 : 1. *app.panc*, Pankreasanhänge; *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *c*, Herz; *c.br*, Kiemenherz; *coec.stom*, Magenblindsack; *coel*, Cölom; *gl.br*, Kiemendrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *m.retr.pall.med*, Retractor pallii medianus; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *pall*, Mantel; *rec.sem*, Spermatophorentasche; *stom*, Magen; *v.cav*, Vena cava.

ähnlicher Weise vorgestülpt wie bei *Sepia*. Während die Eileiterdrüse eine Länge von 600 μ und eine größte Breite von 230 μ aufweist, ist der Oviduct nur halb so lang und ein Drittel so breit. Sein Hinterende biegt sich lateralwärts um.

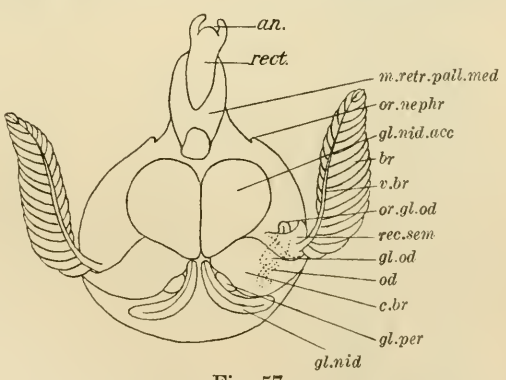

Fig. 57.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates eines *Sepiola*-Jugendstadiums von 7 mm Ml. Ventralansicht. 11,25:1. *an*, After; *br*, Kieme; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *m.retr.pall.med*, Retractor pallii medianus; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.nephr*, Nierenmündung; *rect*, Rectum; *rec.sem*, Spermatophorentasche; *v.br*, Kiemenvene.

Die Nidamentaldrüsen sind in Form zweier großer Säcke entwickelt, deren Wände sich bereits in hohe Lamellen aufgefaltet haben. Die accessorischen Nidamentaldrüsen, deren beide Hälften noch getrennt sind, bestehen aus zahlreichen Grübchen, die wie bei *Sepia* mit Sandkörnchen angefüllt sind und im übrigen ganz den bei *Sepia* beschriebenen Grübchen gleichen. Auch alle histologischen Strukturen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bieten nichts Neues, insbesondere deckt sich die Lamellenbildung vollständig mit derjenigen von *Sepia*.

Ein Stadium von 7 mm Ml. zeigt als wesentlichen Fortschritt die Umlagerung der Spermatophorentasche und des Oviducts auf die Ventralseite des Eingeweidesackes (Fig. 57) und ein Stadium von 10 mm Ml. schließlich die Trennung der Eileiterdrüsenmündung von der Spermatophorentasche, so daß sie nun ihre definitive Lage medial von der Tasche einnimmt.

Obwohl nur diese wenigen Entwicklungsstadien andrer Myopsiden zum Vergleich herangezogen werden konnten, so erlaubt uns doch die weitgehende Übereinstimmung, die diese Stadien mit entsprechenden Entwicklungsstadien von *Sepia* zeigen, den Schluß, daß sich die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei den Myopsiden in ganz ähnlicher Weise vollzieht wie bei *Sepia*.

Sehen wir von unwesentlichen Variationen ab, so dürfen wir als typisch etwa folgendes betrachten: Zuerst legt sich der Leitungsweg an. Seine Entwicklung beginnt mit der Anlage der Eileiterdrüse. Diese ist paarig, ectodermal und bildet zunächst einen Verdickungsstreifen, aus dem sich weiter eine Rinne und schließlich ein Säckchen formt.

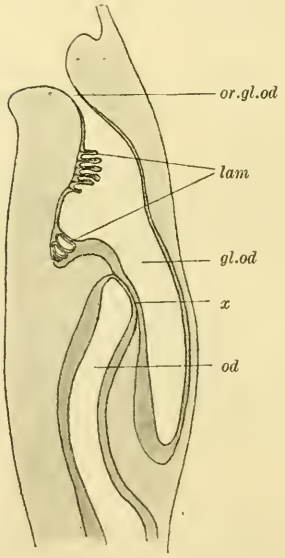

Fig. 58.

Längsschnitt durch die Eileiterdrüse eines *Illex*-Jugendstadiums von 40 mm Ml. 128 : 1. *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam*, Lamelle; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *x*, Stelle des Durchbruchs zwischen Oviduct und Eileiterdrüse.

Der Eileiter entsteht am Hinterende dieses Säckchens als Rinne der Cölomwand, ist demnach mesodermalen Ursprunges und stellt einen abgespaltenen Teil des Cöloms dar. Die Rinne schließt sich zu einem Kanale, der sich vorn mit blind geschlossenem Ende in Form eines Zapfens in das Ectodermsäckchen einstülpt, hinten mit offenem Ende auf das Ovarium zuwächst. Indem die Wände des Ectodermsäckchens und des Mesodermkanals an der Spitze des Zapfens durchbrechen, entsteht eine kontinuierliche Leitbahn.

Die Lamellen der Eileiterdrüse entstehen durch enorme Streckung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einzelner Zellreihen, in die sekundär Bindegewebssepten einwachsen.

Der accessorische Drüsenapparat legt sich später an. Die Nidamentaldrüsen entwickeln sich ganz wie die Eileiterdrüse, sind also gleichfalls ectodermale Bildungen.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen entstehen aus paarigen ectodermalen Epithelverdickungen. Indem sich auf diesen ein System radiärer Leisten entwickelt, die leiterförmig miteinander verwachsen, entstehen zahlreiche Grübchen, die schließlich zu den Drüsenschläuchen auswachsen.

Zwei allerdings völlig isoliert stehende, aber äußerst charakteristische Jugendstadien von *Illex* (40 mm Ml.) und *Octopus* (9 mm Ml.), die zur Untersuchung vorlagen, lassen vermuten, daß sich der Leitungsweg nicht bloß der Myopsiden, sondern sämtlicher Dibranchiaten aus einem proximalen, mesodermalen und einem distalen, ectodermalen Abschnitt aufbaut. Längsschnitte durch die Leitungswege beider Formen (Fig. 58 und 59) zeigen, daß ihre Ausführungsgänge auf dieser Entwicklungsstufe aus zwei nicht miteinander kommunizierenden Abschnitten bestehen, von denen der hintere ebenso wie bei *Sepia* die Wand des vorderen vorstülpt und auf diese Weise die Eileiterdrüse formt.

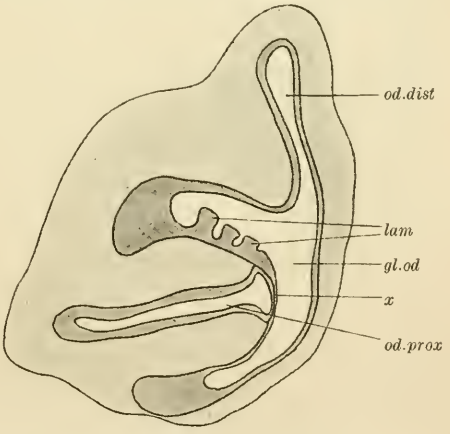

Fig. 59.

Längsschnitt durch die Eileiterdrüse eines *Octopus*-Jugendstadiums von 9 mm Ml. 128 : 1. *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam*, Lamelle, *od.dist*, distaler Teil des Eileiters; *od.prox*, proximaler Teil des Eileiters; *x*, Stelle des Durchbruchs zwischen Oviduct und Eileiterdrüse.

Für die Oigopsiden bedeutet diese Tatsache nur eine Bestätigung der bereits anatomisch deutlich hervortretenden Homologien. Für die Octopoden dagegen würde sich aus dem direkten Nachweis, daß der vordere Abschnitt ihres Leitungsweges ectodermalen Ursprunges, der hintere ein abgespaltener Teil des Cöloms ist, eine äußerst wichtige Folgerung ergeben. Es würde daraus hervorgehen, daß dem Eileiter der Decapoden nur der proximal von der Eileiterdrüse gelegene Abschnitt des Leitungsweges entspricht, der Eileiterdrüse der Decapoden dagegen die Eileiterdrüse und der gesamte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

distale Abschnitt des Oviducts. In der phylogenetischen Entwicklung der Octopodenleitungswege würden wir dann vielleicht ein Stadium annehmen dürfen, das der bei *Sepiola* beschriebenen Form ähnelt, so daß wir die Eileiterdrüse der Octopoden dem Ringsystem, den distalen Abschnitt des Leitungsweges dem Gabelsystem der Decapoden homolog setzen könnten. Gestützt wird diese Vermutung durch Brocks Feststellung (1882, S. 594 und Taf. XXXVI, Fig. 14 B), daß bei *Tremoctopus violaceus* auch ein Teil des distalen Eileiterabschnittes drüsig differenziert ist.

Hauptergebnisse.

Die Untersuchung hat als Antwort auf die Cardinalfrage unsres Themas ergeben: Der Eileiter (eigentlicher Eileiter) der Myopsiden und wohl aller dibranchiaten Cephalopoden ist ein abgespaltener Teil des Cöloms und steht daher auch ontogenetisch in engster Beziehung zur Gonadenhöhle.

Die vergleichend anatomische Untersuchung ergab, daß die Leitungswege der Myopsiden in vieler Beziehung die Mitte zwischen denen der Oigopsiden und Octopoden halten, und daß in der Reihe *Loligo*, *Sepia*, *Rossia*, *Sepiola* eine Differenzierungstendenz von Oigopsiden- zu Octopodencharakteren besteht.

Phylogenetisches Interesse hatte der Nachweis, daß sich die Eileiterdrüse der Myopsiden (*Sepia*, *Loligo*, *Sepiola*) paarig anlegt, die unpaare Ausbildung ihres Leitungsweges also eine sekundäre Erscheinung ist.

Leipzig, im Februar 1908.

Literatur.

1738. J. Swammerdam, Biblia naturae. Deutsche Übersetzung. Herausgegeb. von J. Fr. Gleditsehens Buchhandl., Leipzig 1752.

1745. T. Needham, An account of some new microscopical decoveries. Französ. Übersetzung durch T. Trembley, 1747.

1805. G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. T. V.

1835. E. Grant, On the anatomy of the Sepiola vulgaris (Leach) and account of a new species from the coast of Mauritius. Transact. of the zool. soc. of London. Vol. I.

1835. R. Owen, Cephalopoda. Abhandlung in Todd, The Cyclopaedia of anatomy and physiology.

1841. — Descriptions of some new and rare Cephalopoda. Transact. of the zool. soc. of London. Vol. II.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1842. W. Peters, Zur Anatomie der Sepiola. Müllers Archiv f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1842.
1849. G. Cuvier, Le règne animal distribué d'apres son organisation. Les Mollusques. (Neuausg. seiner Schüler.)
1852. A. Hancock, On the nervous system of Ommastrephes todarus. Ann. and magaz. of nat. hist. Ser. 2 Vol. X.
1866. J. Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. des scienc. nat. sér. 5, t. V. Zool.
1879. J. Brock, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXII.
1880. — Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb. Bd. VI.
1880. E. Verrill, The Cephalopods of the northeastern coast of America. Trans. Conn. Acad. Vol. V.
1882. J. Brock, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI.
1883. C. Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. V.
1893. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spec. T.
1894. E. Racovitza, Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes, Sepiola Rondeletii (Leach), Rossia macrosoma (d. Ch.) et Octopus vulgaris (Lam.). Compt. rend. de l'Acad. des scienc. T. CXVIII.
1894. — Notes de biologie III. Mœurs et reproduction de la Rossia macrosoma (d. Ch.). Arch de zool. expér. et gén. sér. 3, t. II.
1898. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch. 8. Jahresvers. zu Heidelberg.
1901. V. Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XIV.
1902. W. Bergmann, Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.
1903. — Über den Bau des Ovariums bei Cephalopoden und einige Nachträge zur Eibildung derselben. Arch. f. Naturgesch. Bd. I.
1903. A. Schweikart, Beiträge zur Morphologie und Genese der Eihüllen der Cephalopoden und Chitonen. Inaug.-Diss. Marburg.
1906. Th. Meyer, Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at