

# Über das Auftreten rudimentärer akzessorischer Nidamentaldrüsen bei männlichen Cephalopoden.

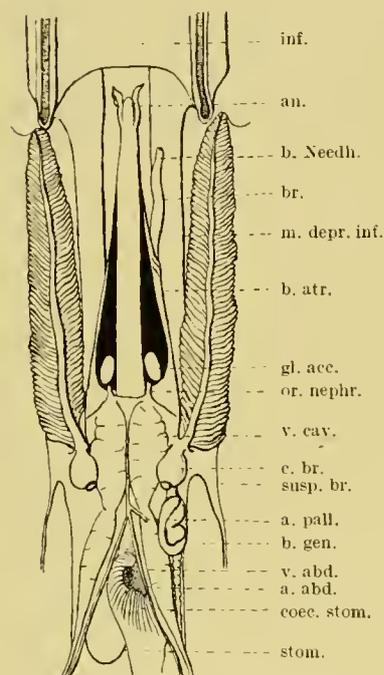
Von **G. Wülker.**

Mit Taf. XXIV und 3 Textfiguren.

Bei der Untersuchung einiger in Helgoland konservierter Exemplare von *Loligo forbesi* Stp. fiel mir vor mehreren Jahren ein eigenartiges Organ auf, das bei den männlichen Tieren dieser Art jederseits ventral auf dem Hinterende des Tintenbeutels liegt. Da mir damals nur wenige und ungenügend konservierte Stücke zur Verfügung standen, konnte ich mich erst bei einem neuen Aufenthalt auf Helgoland (September 1911) eingehender mit diesem Objekt befassen; besonders bot sich mir durch Teilnahme an einer achttägigen Fahrt des Reichsforschungsdampfers „Poseidon“, die mir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Heineke gestattet wurde, eine erwünschte Gelegenheit, ein größeres Material zu sammeln. *Loligo forbesi* ist neben der kleineren *Loligo subulata* Lmck. (= *L. media* auct., siehe Naef 1912 c) der häufigste Vertreter der Cephalopoden in der Nordsee und kam mit den Fängen des großen Scherbrettnetzes, die in dem Gebiet zwischen Helgoland und der Doggerbank ausgeführt wurden, aus etwa 20—50 m Tiefe oft in größeren Mengen an Bord; dieser Umstand spricht für das scharenweise stattfindende pelagische Auftreten dieser Art, die wahrscheinlich in ähnlicher Weise, wie es für *Loligo pealei* Lesueur, den häufigsten Vertreter der Art an der atlantischen Küste von Nordamerika, bekannt ist (Williams 1909), nur zu bestimmten Jahreszeiten und im Zusammenhang mit der Laichablage in die Nähe der Küste gelangt.

Die genauere Prüfung des fraglichen Organs ergab folgende Befunde: Bei Eröffnung der Mantelhöhle eines reifen Männchens von *Loligo forbesi* ist auf der Ventralseite des Tintenbeutels, fast unmittelbar vor den Nierenpapillen, auf beiden Seiten des Enddarms je ein kleiner, schwach erhabener Bezirk zu bemerken, der sich beim konservierten Tier durch seine weißliche Farbe von der dunklen, schwach irisierenden Oberfläche des Tintenbeutels abhebt (Textabbildg. 1); beim lebenden Tier ist er kaum zu erkennen, da er hier farblos und fast völlig durchsichtig erscheint. Die Form eines jeden der beiden Gebilde ist annähernd oval und bei einem Tier von etwa 25 cm dorsaler Mantellänge 5 mm lang, 3,5 mm breit. Auch bei wesentlich kleineren Exemplaren (12 cm dors. Mantellänge), die noch ziemlich unreif sind, haben diese Gebilde schon fast die gleichen Dimensionen erreicht; doch tritt bei ihnen deutlicher, als bei den größeren Stücken, eine Vorwölbung des Randes und eine Einsenkung

des inneren Bezirks hervor (Textabbildg. 3 b). Das Vorhandensein des Organes konnte bei einer großen Anzahl von Exemplaren festgestellt werden, und ebenso fehlte es nicht bei mehreren Stücken der gleichen Art aus dem Mittelmeer, die mir Herr Dr. Naef in Neapel vorlegte, während bei der systematisch sehr nahestehenden *L. vulgaris* niemals eine Andeutung davon zu finden war; ebenso waren sie nie bei andern mir zugänglichen Loligoarten vorhanden, z. B. bei *L. media* L. und *L. subulata* Lmck., die allerdings nach den Angaben von Naef (in einer demnächst erscheinenden Revision der Loliginiden) von den übrigen Vertretern der Gattung stark abweichen und von ihm als Gattung *Teuthis* (Gray 1849) abgetrennt werden.



Textfigur 1. Situs der Organe in der Mantelhöhle der männlichen *Loligo forbesi* (Exemplar von 24 cm dors. Mantellänge).

a. abd. Abdominalarterie, a. pall. Mantelarterie, an. After, b. atr. Tintenbeutel, b. gen. Genitaltasche, b. Seedh. Spermatophorentasche, br. Kieme, c. br. Kiemenberz, coec. stom. Magenblindsack, gl. acc. Drüsenorgan der männlichen Tiere, inf. Trichter, or. nephr. Nierenpapille, stom. Magen, susp. br. Kiemenband, v. abd. Abdominalvene, v. cava sog. Hohlvene.

Die Untersuchung auf Schnitten (Fixierung: Alkohol 90% oder Sublimat-Alkohol (Schaudinn), Färbung: Hämatoxylin Delafield bez. Hämalaun — Eosin) gibt näheren Aufschluß über Bau und Lagebeziehungen der Organe. Ein in ihrer Höhe durch den Enddarm geführter Querschnitt (Textfigur 2) zeigt, daß sie als breite vorgewölbte Masse ventralwärts von den Muskelschichten liegen, die einerseits den Tintenbeutel, andererseits den Enddarm umkreisen; von beiden sind sie getrennt durch bindegewebige Partien. Ihrer histologischen Beschaffenheit nach bestehen die fraglichen Gebilde hauptsächlich aus einem einfachen Drüsengewebe: das Epithel der Mantelhöhlenwandung, das den Enddarm bedeckt und beide Organe voneinander trennt, faltet sich am Rande der vorgewölbten Partie mehrmals auf und geht so allmählich in ein breiteres Drüsenepithel über.

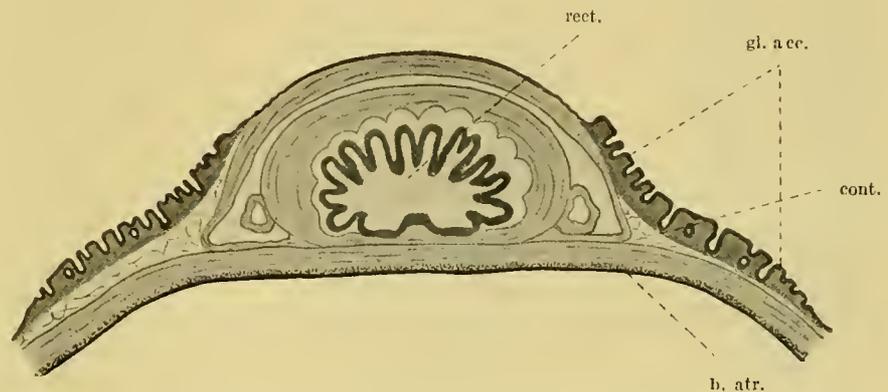
Wie sich bei stärkerer Vergrößerung (Tafel XXIV, Abbildg. 1) ergibt, besteht das Drüsengewebe bei mittelgroßen, noch nicht geschlechtsreifen Exemplaren aus sehr regelmäßigen, aneinander grenzenden, nicht sehr tiefen Drüsenröhren, deren Öffnungen nebeneinander unmittelbar an die Ventralseite des Drüsenfeldes ausmünden; von dieser Seite her betrachtet ist die Oberfläche durchsetzt von den Drüsenöffnungen, die sich über die ganze Fläche bis zum Rande gleichmäßig verteilt finden. Als Unterlage des Drüsenkomplexes ist ein breites Polster von fibrillärem Bindegewebe ausgebildet, das sich überall an die basalen Endabschnitte der Schläuche heranschmiegt;

durch seine starke Entfaltung wird die Vorwölbung des ganzen Drüsenbezirkes bewirkt. In unmittelbarer Nähe der DrüsenSchläuche sind die Bindegewebezüge parallel und dicht aneinander gedrängt und enthalten zahlreiche Kerne, während sie in dem tieferen (mehr dorsal gelegenen) Abschnitt weitmaschiger und ärmer an Kernen, außerdem vielfach von Blutgefäßen durchsetzt sind.

Die meisten der kurzen DrüsenSchläuche besitzen auf diesem Stadium ein gleichmäßiges, ziemlich enges Lumen, nur bei einzelnen ist der hinterste Abschnitt etwas erweitert (Tafel XXIV, Abbildg. 2). Die den Hohlraum begrenzenden Zellen sind ziemlich langgestreckt zylindrisch, ihre chromatinarmen Kerne liegen in dem vom Drüsenlumen abgewandten, plasmareichen Abschnitt, während der proximale Teil der Zelle heller und mit Sekret erfüllt erscheint; da seine vordere Begrenzung vollkommen verwischt ist und der Zellinhalt in das im DrüsenSchlauch enthaltene Sekret übergeht, liegt die Annahme nahe, daß in diesem Teil der Zelle andauernd Sekretmasse ausgeschieden und von

dem kernhaltigen tiefer gelegenen Zellteil aus neugebildet wird. Der ausmündende Abschnitt jedes Drüsen Schlauchs ist mit Flimmerhaaren ausgekleidet und geht allmählich in ein Flimmerepithel über, dessen Wimpern die ganze Drüsenoberfläche gleichmäßig bedecken. Für eine, allerdings anscheinend geringe Sekretausscheidung der Drüsenzone spricht die Ansammlung von geballtem, fädigen Sekret in dem Drüsenhohlraum und auf der Oberfläche; der Umstand, daß sich darin auch stellenweise deutliche Reste geschrumpfter und zersetzter Kerne finden, macht es wahrscheinlich, daß bei dem Sekretionsprozeß bisweilen verbrauchte Zellen samt den Kernen ausgestoßen werden. Ihrem Bau nach scheinen alle Zellen des Schlauchs bis zu den wimpertragenden vordersten Teil gleichmäßig zur Sekretion befähigt zu sein.

Die Lage und Form, sowie der drüsige Aufbau der geschilderten Organe legen einen Vergleich mit den ähnlich beschaffenen akzessorischen Nidamentaldrüsen der weiblichen Tiere der gleichen Art nahe; und in der Tat zeigt sich bei näherer Untersuchung eine weitgehende Übereinstimmung beider Gebilde. Namentlich bei Exemplaren beider Geschlechter, die noch auf halbreifer Entwicklungsstufe stehen, ist die Ähnlichkeit sehr groß (Textabbildg. 3a und b): auch die akzessorischen Nidamentaldrüsen bilden auf diesem Stadium ovale, schwach hervortretende Bezirke



Textfigur 2. Schematischer Querschnitt durch den Enddarm in der Höhe der fraglichen Drüsen bei *Loligo forbesi*-Männchen.

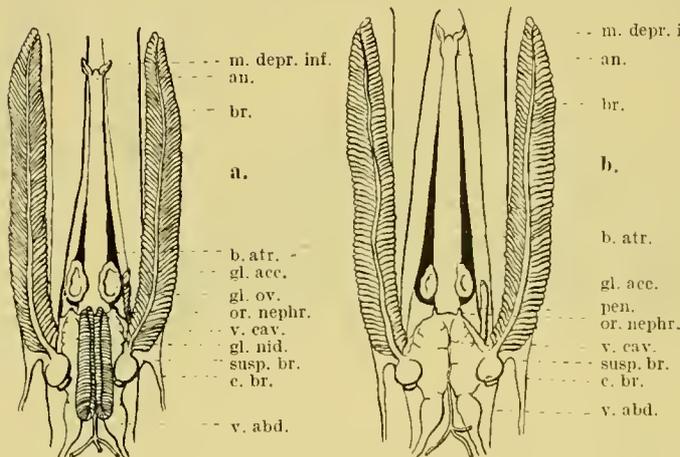
b. atr. Tintenbeutelwandung, cont. Bindegewebe, gl. acc. (akzessorische) Drüse des männlichen Tiers, rect. Enddarm.

mit etwas vorgebuchtetem Rand und eingesunkener innerer Partie. Ebenso ist ihre Lage die gleiche: sie liegen vor den Nierenöffnungen, während die akzessorischen Drüsen der Sepiden und Sepioliden im Gegensatz dazu hinter den Nierenspritzen auftreten (s. Döring 1908), und grenzen mit ihrer Dorsalwand an den Enddarm und den Tintenbeutel. Ferner ist der Umfang der Drüsen hier beim Weibchen nur wenig größer als beim Männchen: z. B. beim Weibchen 7:4,5 mm, beim Männchen 5½:4 mm bei gleicher Größe von 120 mm dorsaler Mantellänge (Textabbildg. 3). Schließlich stimmt auch der feinere Bau der weiblichen Drüse auf dieser Stufe gut mit den oben geschilderten Verhältnissen überein (vgl. Tafel XXIV, Abbildg. 1 u. 3); auch hier handelt es sich um ein breites Lager von nebeneinander mündenden, nicht sehr tiefen Drüsen schläuchen, die stets Flimmerepithel an der Mündung der Schläuche, wie an der Oberfläche und zylindrische Drüsenzellen, stellenweise auch einen sackförmig erweiterten hintersten Abschnitt besitzen; ein unerheblicher Unterschied besteht nur darin, daß die Vorwulstung der Randpartie stärker betont und die bindegewebige Unterlage schwächer ausgebildet ist.

Diese auffällige Übereinstimmung der fraglichen Drüsen der männlichen und der akzessorischen Nidamentaldrüsen der weiblichen Tiere bleibt bei der Weiterentwicklung der Tiere zur vollen Reife nicht im gleichen Maße erhalten. Während nämlich die akzessorischen Schalendrüsen an Umfang und Dicke wachsen und die Drüsen schläuche in ihrem Innern sich stark erweitern und verzweigen, bleiben die entsprechenden Organe der Männchen auf ihrer anfänglichen Größe stehen und erleiden

in ihrem Drüsengewebe eine deutliche Rückbildung. Äußerlich schwindet die Einsenkung des zentralen Drüsenbezirkes und auf entsprechenden Schnittpräparaten (Tafel XXIV Abbildg. 4) findet man, daß die Schläuche größtenteils geschwunden sind und daß nur vereinzelt das Oberflächenepithel sich noch in kurze, am Ende schwach erweiterte Drüsentubuli mit ziemlich flachen Zellen vertieft; dabei ist das Bindegewebe derber geworden und hat sich entsprechend dem Schwund des Drüsengewebes zu einer stärkeren Lage verdickt und wird mehrfach von muskulösen Zügen durchsetzt. In dieser Ausbildung fand ich die Drüsen aller näher untersuchten völlig reifen Tiere; es bleibt dahingestellt, ob der Schwund des Drüsengewebes bei weiterer Entwicklung ein vollständiger wird; jedenfalls bleibt die bindegewebige Grundmasse erhalten und bewahrt auch bei den größten Exemplaren die äußeren Umrisse des Organs.

Es ergibt sich also, daß den Männchen der *Loligo forbesi* drüsige Organe zukommen, die nach Lage und Bau vollkommen mit den akzes-



Textfigur 3 a u. b. Pallialkomplex bei *Loligo forbesi* (mittlere Reife, 12 cm dorsale Mantellänge), 3a weibliches, 3b männliches Exemplar.

an. After, b. atr. Tintenbeutel, br. Kieme, c. br. Kiemenherz, gl. acc. akzes-sorische Drüse, gl. nid. Nidamentaldrüse, gl. ov. Eileiterdrüse, m. depr. inf. Trichtermuskel, or. nephr. Nierenöffnung, pen. Penis, susp. br. Kiemenband, v. abd. Abdominalvene, v. cav. Hohlvene.

sorischen Nidamentaldrüsen der Weibchen gleichgesetzt werden können, die aber, da sie beim Heranwachsen des Tiers stark zurückgebildet werden, den Charakter eines rudimentären Organs tragen.

Die Übereinstimmung der besprochenen Organe wird auch durch die Untersuchung der frühen Entwicklung gestützt. Bei einem *L. forbesi*-Embryo von ca. 1,5 mm Mantellänge, der nach der histologischen Beschaffenheit der Gonade und durch das Fehlen der Anlage der echten Nidamentaldrüsen als Männchen charakterisiert ist, findet sich vor den Nierenöffnungen eine schwache Vorwölbung und beginnende Faltung und Verdickung des Epithels der Mantelhöhle zu beiden Seiten des Enddarms (Tafel XXIV, Abbildg. 5). Diese Bildung kann kaum

anders als wie als Anlage der akzes-sorischen Drüsen des Männchens gedeutet werden; sie entspricht den frühesten von Döring (1908, Figur 48 und 49) abgebildeten Entwicklungsstadien der akzes-sorischen Drüsen der weiblichen *Sepia*, die sich ebenfalls durch Faltung des Mantelhöhlenepithels anlegen. Leider kann ich nicht angeben, ob bei der weiteren Entwicklung die eigenartigen Vorgänge, die bei *Sepia* zur Ausbildung der Porenreihen des Drüsenfeldes führen (Döring 1908, Fig. 45), hier in gleicher Weise wiederholt werden: zu dieser Untersuchung reichte mein Material nicht aus, da die weitaus größte Zahl der etwa 10—50 mm langen Jugendformen, die im September bei Helgoland häufig sind und von mir konserviert wurden, nicht, wie ich anfangs annahm, zu *Loligo forbesi*, sondern zu *Loligo (Teuthis) subulata* gehören.

Diese ausschließlich an *Loligo forbesi* festgestellten Verhältnisse finden sich nun unerwartet in ähnlicher Weise bei einem andern Cephalopoden: wie mir Herr Dr. Naef in Neapel mitteilte, und wie ich durch persönliche Untersuchung seines Materials bestätigen konnte, hat auch die von ihm kürzlich (1912) beschriebene *Sepietta minor* im männlichen Geschlecht akzes-sorische Nidamentaldrüsen, die bei bestimmten, nahezu völlig reifen Stücken äußerlich ganz denjenigen des Weibchens

gleichen. Die genannte neue Gattung unterscheidet sich von *Sepiola*, mit der sie und verwandte Formen bisher unter dem Namen *Sepiola rondeleti* vermennt worden waren, hauptsächlich durch das Fehlen des von Meyer (1907) beschriebenen Leuchtorgans und der davon abhängigen gelappten Form des Tintenbentels. Während nun bei allen untersuchten Verwandten (*Sepietta oweniana* und mehrere *Sepiola*-Arten) keine Spur der akzessorischen Drüsen beim Männchen vorliegt, sind sie bei *Sepietta minor* in beiden Geschlechtern ziemlich gleich groß (2 mm in Länge und Breite bei einer Mantellänge von 16 mm). Sie sind hier in der Mediane direkt aneinandergelagert, aber noch nicht einheitlich verschmolzen, sondern durch die Fortsetzung des medianen Septums getrennt — denn die von Döring hervorgehobene Unpaarigkeit der akzessorischen Nidamentaldrüse ist bei *Sepiola*, und ebenso bei *Sepietta* ein abgeleitetes, ziemlich spät auftretendes Verhalten — und liegen als kreisförmige, an der Berührungsstelle gegeneinander abgeplattete Scheiben mit je einer breiten zentralen Einsenkung zwischen (nicht vor) den Nierenöffnungen. Es scheint, daß auch hier ein gleichartiger Ursprung und eine ebensolche histologische Differenzierung bei jungen Tieren vorliegt; dagegen tritt keine augenfällige Rückbildung ein, sondern die Organe liegen auch bei reifen Tieren in ansehnlicher Größe, in eines verschmolzen, wie beim Weibchen, vor. Es sei noch erwähnt, daß nach Naefs Präparaten bei *Sepiola* ein Zusammenhang zwischen der Anlage der akzessorischen Nidamentaldrüse und derjenigen des Meyerschen Leuchtorgans wahrscheinlich ist.

Zwei Fragen liegen bei einer Beurteilung des eigenartigen Befundes nahe, einerseits die nach der etwaigen Funktion der Drüsen beim Männchen, andererseits das Problem ihrer Herkunft und Bedeutung in der Stammesgeschichte.

Die funktionelle Bedeutung der akzessorischen Drüsen bei der männlichen *Loligo forbesi* läßt sich nicht hinreichend erklären. Allerdings herrscht auch hinsichtlich der Rolle der entsprechenden Drüsen der weiblichen Tiere durchaus keine völlige Klarheit: sie sind bekanntlich nur in der Gruppe der Myopsiden vorhanden, und dort soll ihr Sekret zusammen mit demjenigen der echten Nidamentaldrüsen und der Eileiterdrüse zur Bildung der äußeren Hüllen und Schalen der Eier, bei Sepiiden und Sepioliden für die derbe Kapsel der einzeln abgelegten Eier, bei *Loligo* für die gallertigen Eischläuche verwendet werden. Welchen Anteil jedoch die einzelnen Drüsenarten dabei, vielleicht in spezifisch verschiedener Weise nehmen, bleibt unklar: während die Eileiterdrüsen und echten Nidamentaldrüsen in ihrem Aufbau im Prinzip übereinstimmen und dementsprechend wohl auch eine gleichartige Ausscheidung liefern, verhält sich das Sekret der akzessorischen Drüsen vermöge ihres andersartigen Baus möglicherweise chemisch und physiologisch verschieden. Für seine Eigenart spricht auch die bisher nicht genug erklärte unregelmäßige ziegelrote Färbung der Drüsenoberfläche, die von früheren Autoren (Brock, Döring) erwähnt wird und von mir regelmäßig bei *Sepia*, *Loligo* und *Sepiola* gefunden wurde; von dieser Färbung des Sekrets findet man später in den Eihüllen keine Spuren. Da auch die Nieren vielfach derartige ziegelrote Konkretionen enthalten, ist es immerhin möglich, daß es sich nur um einen nebenbei abgeschiedenen Stoff ohne einen Zusammenhang mit der Eihüllenbildung handelt. Die Hauptmasse der Gallerte wird jedenfalls von den andern beiden Drüsenarten produziert; denn auch bei den Oegopsiden, wo die akzessorischen Drüsen fehlen, werden, soweit es bekannt ist, quellende gallertige Hüllmassen um die Eier abgeschieden, wobei allerdings keine festgehefteten Eischläuche, wie bei *Loligo*, sondern pelagisch flottierende Eilager entstehen; im Gegensatz hierzu besitzen die Oktopoden, die überhaupt keine Nidamentaldrüsen und sehr kleine Eileiterdrüsen besitzen, nur kleine dünnschalige Eier.

Wenn also demnach die spezifische Bedeutung der akzessorischen Drüsen der Weibchen bei der

Eibildung nicht feststeht, so läßt sich mit noch weniger Sicherheit über die Gebilde beim Männchen urteilen. Ihr ausgesprochen rudimentärer Charakter bei *L. forbesi* macht es überhaupt zweifelhaft, ob ihnen eine Funktion zukommt: eine schwache Sekretabscheidung ist zwar, wie erwähnt, während des Stadiums bester Ausbildung der Drüsenschläuche vorhanden, doch erreicht sie kaum einen stärkeren Grad und verschwindet sicher bei zunehmender Rückbildung. Übrigens sind niemals Spuren der äußerlichen rotgelben Färbung, entsprechend derjenigen der weiblichen Drüsen, zu bemerken. Immerhin könnte man annehmen, daß früher bei reicherer Entfaltung eine für beide Geschlechter charakteristische Funktion vorgelegen habe, von der noch Reste erhalten sein könnten. So könnte man an ein in Rückbildung befindliches Leuchtorgan denken; denn die charakteristische Lage auf der Ventralseite des Tintenbeutels ist nicht nur gewissen Leuchtorganen von Oegopsiden eigentümlich (nach Chun [1910] z. B. den Gattungen *Chiroteuthis* und *Corynomma*), sondern findet sich auch wieder bei den einzigen an Myopsiden beobachteten Leuchtorganen, nämlich denjenigen von *Sepiola* und *Heteroteuthis* (Meyer 1907, 1908). In dieser Überlegung habe ich, bevor mir der histologische Aufbau und die deutliche Übereinstimmung der männlichen *forbesi*-Drüsen mit den akzessorischen Nidamentaldrüsen klar war, Untersuchung an zahlreichen lebenden Exemplaren angestellt. Besonders an Bord des Poseidon konnte ich die frisch gefangenen Tiere im dunkeln beobachten und suchte sie auch durch starke Reizung, Verletzung des Mantels und Behandlung mit verschiedenen Chemikalien zum Leuchten zu bringen, indessen stets vergeblich. Wie die histologische Untersuchung mir weiterhin zeigte, gibt auch der Bau der Drüsen keinerlei Anhalt für die Vermutung: sie ähneln weder den laternenartig wirkenden Leuchtorganen der Oegopsiden, noch den ein leuchtendes Sekret ausscheidenden Drüsen (*Heteroteuthis*) und weisen keinen der charakteristischen optischen Hilfsapparate, wie Reflektor und Linse auf.

Auch ein anderer Versuch, über die Art des Drüsensekretes ins klare zu kommen, führte zu einem negativen Ergebnis, nämlich die Probe auf die Anwesenheit von Mucin und verwandten tierischen Schleimstoffen in den Drüsenzellen bzw. in dem ausgeschiedenen Sekret. Keine der versuchten Farbreaktionen auf Schleim — es wurden besonders Thionin und Mucikarmin nach Paul Mayer angewandt — gab irgendwelche Andeutung der charakteristischen Färbung. Übrigens konnte ich auch an Schnitten durch gutentwickelte weibliche Nidamentaldrüsen von *Loligo forbesi* und *vulgaris* niemals einen diesbezüglichen Erfolg erzielen, so daß auch ihre Ausscheidung nicht aus typischem Schleim zu bestehen scheint. Da mir keine andern mikrochemischen Reaktionen zur Bestimmung der fraglichen Sekrete bekannt sind, und da eine Analyse größerer Mengen bei den geringen Dimensionen der akzessorischen Drüse, auch der Weibchen, unmöglich ist, so muß ich auf eine weitere Erklärung der Beschaffenheit der ausgeschiedenen Stoffe verzichten.

Wenn nun die Bedeutung der akzessorischen Drüsen bei männlichen Cephalopoden in ihrer jetzigen Ausbildung unerklärt bleibt, so erscheint die Frage nach ihrer *H e r l e i t u n g i m L a u f e d e r S t a m m e s g e s c h i c h t e* und nach ihrem etwaigen Wert bei früheren, phylogenetisch älteren Formen nicht weniger problematisch. Man darf wohl annehmen, daß auf einer früheren Stufe auch die männlichen Tiere ein reicher entfaltetes, funktionierendes Organ besessen haben; denn die umgekehrte Vermutung, daß die Drüsen sich erst jetzt in fortschreitender Differenzierung als Neubildung aus einer indifferenten Anlage befinden, wird wenigstens bei *Loligo forbesi* durch ihre ausgesprochen rudimentäre Natur widerlegt. Es ist vielmehr wahrscheinlicher, daß die Drüsen auf früherer Stufe bei beiden Geschlechtern die gleiche Ausbildung hatten, da dieser Zustand, wie erwähnt, auch jetzt noch im Lauf der Entwicklung bewahrt wird. Deshalb interessiert hier auch die mutmaßliche Ableitung der

akzessorischen Drüsen in beiden Geschlechtern. In der Beurteilung der Stammesgeschichte der Cephalopoden werden allgemein die Verhältnisse bei Nautilus, dem einzigen rezenten Vertreter der Tetrabranchiaten, als Ausdruck der primitivsten bekannten Organisationsstufe der Cephalopoden angesehen: ohne daß man in dieser Gattung und ihren fossilen Verwandten direkte Vorläufer der heutigen Dibranchiaten suchen darf, bietet er jedenfalls besonders klar in vielen Punkten eine größere Einfachheit, die vielleicht die Organisation einer unbekanntenen gemeinsamen Stammform der Tetra- und Dibranchiaten widerspiegelt. Leider fehlt eine umfassende Monographie über Nautilus, die auf einem Vergleich mit der ganzen Dibranchiatenmorphologie fußt, noch völlig. In den vorliegenden Abhandlungen (van der Hoeven 1856, Willey 1902) sind akzessorische Drüsen oder homologe Gebilde weder bei weiblichen, noch bei männlichen Tieren beschrieben. Dagegen teilte mir Herr Dr. Naef mit, daß er bei noch unveröffentlichten Untersuchungen an den Weibchen gewisse Drüsenbezirke festgestellt hat, die ihrer Lage und Form nach mit den akzessorischen Drüsen der Myopsidenweibchen gleichgesetzt werden können. Dieser Befund führt zu der Vermutung, daß die akzessorischen Nidamentaldrüsen alte Organe darstellen, die nur bei den Myopsiden erhalten wurden. Ihr Fehlen bei den Oegopsiden ist ein abgeleitetes Verhalten, während man im übrigen mit Chun (1910) geneigt ist, in dieser Gruppe den primitiveren und phylogenetisch älteren Typus der Dekapoden zu sehen; ebenso sind sie, wie oben erwähnt, bei den hochdifferenzierten Oktopoden geschwunden. Dagegen scheint nach Naefs Angaben Nautilus im männlichen Geschlecht keine Spuren der akzessorischen Drüsen zu besitzen und kann so also nicht für die Herleitung der entsprechenden Drüsen von *Loligo forbesi* und *Sepietta minor* dienen. Man müßte also möglicherweise die gemeinsame Ausgangsform der Organe beider Geschlechter in noch älteren Cephalopodentypen suchen.

Jedenfalls gibt es für ihre Herkunft und ihre funktionelle Bedeutung bei beiden Geschlechtern auf früherer Stufe drei Möglichkeiten. Erstens wäre es denkbar, daß die Ahnenformen in der gleichen Lage ursprünglich eine Anlage unbekannter Funktion gehabt hätten, die sich beim Weibchen fortentwickelt und als ein im Anschluß an die Eiablage zu Schalendrüsen differenziertes Organ erhalten hätte, während sie beim Männchen bedeutungslos geworden und bis auf die geschilderten Spuren zurückgebildet worden wäre. Über die mögliche Bedeutung eines solchen früheren indifferenten, bei Männchen und Weibchen gleichen Organs lassen sich natürlich keine Vermutungen äußern, da ihre Lage für keine bestimmte Annahme spricht; überdies kennt man auch von anderen Organen der rezenten Dibranchiaten die Bedeutung nicht (Perikardialdrüse, Kiemenmilz, weißer Körper usw.). Eine zweite Möglichkeit wäre die, daß die Organe schon von den frühen Vorfahren an immer als Schalendrüse, also als ein Bestandteil des weiblichen Geschlechtsapparats funktioniert haben können; dann würden ihre Reste bei männlichen Tieren für einen Hermaphroditismus früherer Cephalopodenformen in Anspruch genommen werden können. In der Tat sind schon von mehreren Autoren, z. B. von Marchand (1907) den Cephalopoden zwitterige Ahnen zugeschrieben worden. Ich halte die Gründe, die dieser Forscher namentlich aus der Anlage und Differenzierung der Geschlechtswege abzuleiten sucht, keineswegs für sichere Belege seiner Annahme. Jedenfalls bieten die Cephalopoden gemäß ihrer allgemeinen Differenziertheit weder in ihrem definitiven Bau, noch im Lauf der Entwicklung sichere Andeutungen des Zwittertums; auch bei Nautilus treten, soweit mir bekannt ist, nirgends Spuren davon, etwa im Bau der Gonade oder des Leitungsweges auf, während bei andern Mollusken ja vielfach Zwittertum herrscht. Ob bei ihnen allgemein die Trennung der Geschlechter oder der Hermaphroditismus als ursprünglicher anzusehen ist, muß vorläufig als unentschieden gelten: Lang und Hescheler (1900) nehmen das erstere an (S. 373), während andere Autoren, z. B. Sim-

roth zwitterige Formen als Ausgangsformen ansehen. Ich möchte deshalb den vereinzelt, wenn auch konstanten Befund akzessorischer Nidamentaldrüsen bei männlichen *Loligo forbesi* und *Sepietta minor* nicht überschätzen und würde ihm nur im Zusammenhang mit schwerwiegenderen Gründen eine Beweiskraft für die einstige Zwitterigkeit der Cephalopodenachsen zusprechen.

Schließlich ist der Erwerb der akzessorischen Drüsen bei den Männchen noch auf eine dritte Weise denkbar, nämlich derart, daß diese ursprünglich nur den Weibchen als spezifische Bestandteile ihres Organismus zukamen, daß dann aber ihre Anlagen durch Vererbung auch auf die Männchen übertragen wurden. Diese Annahme ist natürlich ebensowenig wie die vorigen strikte zu beweisen und mag vielleicht befremdlich erscheinen; es sei jedoch gestattet, auf entsprechende Verhältnisse in einer fernliegenden Tiergruppe hinzuweisen, die *mutatis mutandis* eine ähnliche Deutung erfahren haben: bekanntlich finden sich die Mammarorgane der Säugetiere nicht nur im weiblichen, sondern in rudimentärer Form auch im männlichen Geschlecht. Wenn man annimmt, daß sie in früherer Zeit auch bei männlichen Individuen völlig funktionsfähig waren, wird man weniger an eine frühere Zwitterigkeit, als an eine ursprüngliche gemeinsame Brutpflege in beiden Geschlechtern denken; andererseits wird aber auch die Möglichkeit erwogen, daß die Milchdrüsen und Zitzen ursprünglich nur von den Weibchen erworben und entsprechend der Art der Brutpflege vervollkommen wurden und daß ihre Anlagen allmählich durch Vererbung, nicht als funktionierende Organe auf die Männchen übergingen. In diesem Sinne äußert sich z. B. Gegenbaur (*Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere* Bd. 1, 1898, Seite 130): „. . . Nur durch Vererbung wird jene Tatsache verständlich. Alle Nachkommen einer Mutter empfangen den von dieser erworbenen, in Generationsreihen sukzessive sich ausbildenden Apparat und zwar genau in derselben Weise, wie er jeweilen bei der Mutter sich gestaltet hatte . . . Bis zu einem gewissen Stadium bestehen für beide Geschlechter gleiche Verhältnisse, aber beim männlichen erhalten sich die Teile auf einer tieferen Stufe und stellen sich dann in Vergleichung mit dem weiblichen Apparate als Rudimente dar.“ Demgegenüber läßt Wiedersheim (*Der Bau des Menschen* 1893) die Möglichkeit der Brutpflege in beiden Geschlechtern als eine ebenso wahrscheinliche Erklärung gelten.

Wir sehen also, daß auch für diese viel genauer untersuchten Verhältnisse keine einheitliche Deutung vorliegt. In ähnlicher Weise kann man auch für die Drüsen der Cephalopoden neben der Annahme eines früheren Hermaphroditismus auch die Möglichkeit einer direkten Übertragung der akzessorischen Drüsen durch Vererbung von den Weibchen, bei denen sie funktionsfähig wurden, auf die Männchen gelten lassen. Eine klare Vorstellung von der Art dieser Übertragung ist natürlich ebensowenig möglich, wie in dem angeführten Beispiel. Man müßte wohl annehmen, daß früher die Männchen aller Arten, deren Weibchen mit akzessorischen Nidamentaldrüsen ausgestattet sind, diese in guter, wenn auch nicht notwendigerweise funktionsfähiger Ausbildung besaßen, daß sie aber allmählich bei den meisten wieder zurückgebildet worden sind.

Warum sie sich nun gerade bei je einer einzelnen Art von *Loligo* und *Sepietta* erhalten haben, während die nächstverwandten Vertreter der gleichen Gattungen (*Loligo vulgaris* und *Sepietta oweniana*) keinen Rest von ihnen, auch nicht vorübergehend in der Entwicklung, zeigen, ist kaum zu erklären. Es wäre jedenfalls verfehlt, die beiden Arten auf Grund ihres Besitzes dieser Rudimente als altertümlicher wie ihre Verwandten anzusehen; denn die Betrachtung eines einzelnen Organs kann überhaupt keine weittragende Bedeutung für die phylogenetische Gruppierung einer Anzahl verwandter Formen haben, wenn nicht gleichzeitig eine einheitliche gleichmäßige Berücksichtigung aller morphologischen, entwicklungsgeschichtlichen und paläontologischen Verhältnisse und

Zusammenhänge stattfindet. Ich verzichte deshalb an dieser Stelle darauf, aus dem Vorhandensein der rückgebildeten akzessorischen Nidamentaldrüsen bei *Loligo forbesi* und *Sepietta minor* irgendwelche Folgerungen auf ihre Stellung im System der Cephalopoden zu ziehen und überlasse diese Aufgabe einer späteren vergleichenden Betrachtung auf breiterer Grundlage.

Zusammenfassung: Bei männlichen Tieren von *Loligo forbesi* wird eine paarige, auf der Ventralseite des Tintenbeutels gelegene Drüse beschrieben, die in ihrem Bau und ihrer Lage mit den akzessorischen Nidamentaldrüsen der Weibchen übereinstimmt, bei reifen Tieren aber allmählich zurückgebildet wird. Sie wird demnach als rudimentäre akzessorische Drüse der Männchen gedeutet. Ihre Funktion ist nicht festzustellen; wahrscheinlich ist sie, im Gegensatz zu den Organen des Weibchens, in ihrer jetzigen Ausbildung funktionslos geworden. Ebenso kommen bei männlichen *Sepietta minor* nach Angabe von Naef die akzessorischen Drüsen, hier ohne ausgesprochene Rückbildung, vor. Diese Befunde können als Beweis für die Zwitterigkeit früherer Stammformen der Cephalopoden herangezogen werden.

-----  
-----  
Literaturverzeichnis umstehend.  
-----

## Literaturverzeichnis.

1910. C h u n, Die Oegopsiden der deutschen Tiefseeexpedition. In: Wiss. Ergebn. der deutschen Tiefseeexped. 1898/99.
1908. D ö r i n g, Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. In: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 91.
1900. L a n g - H e s c h e l e r, Vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. Mollusca.
1907. M a r c h a n d, Studien über Cephalopoden 1. In: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 86.
- 1906 (1908). M e y e r, Über das Leuchtorgan der Sepiolini 1 und 2. In: Zool. Anzeiger, Bd. 30 bez. 32.
1912. N a e f, Teuthologische Notizen a) Die Familien der Myopsiden, b) Die Arten der Gattungen Sepiola und Sepietta. In: Zool. Anzeiger, Bd. 39, c) Die Gattungen der Loliginiden, d) die Arten der Gattung Teuthis (erscheint demnächst in der gleichen Zeitschrift).
1902. W i l l e y, Contrib. to the anatomy of pearly Nautilus. In: Willey, Zool. Results, Cambridge 1902.
1909. W i l l i a m s, The anatomy of the common squid, Loligo pealei. Leyden 1909.
-

## Tafel XXIV.

G. Wülker, Über das Auftreten rudimentärer akzessorischer Nidamentaldrüsen bei männlichen Cephalopoden.

## Tafelerklärung.

### Tafel XXIV.

Figur 1. Querschnitt durch die akzessorische Drüse einer männlichen *Loligo forbesi* (12 cm Mantellänge). Vergr. 56.

Figur 2. Dasselbe an einem etwas größeren Exemplar (etwa 16 cm dors. Mantellänge). Vergr. 170.

Figur 3. Querschnitt durch die akzessorische Drüse einer weiblichen *Loligo forbesi* von gleicher Größe, wie das männliche Tier der Abbildung 1. Vergr. 56.

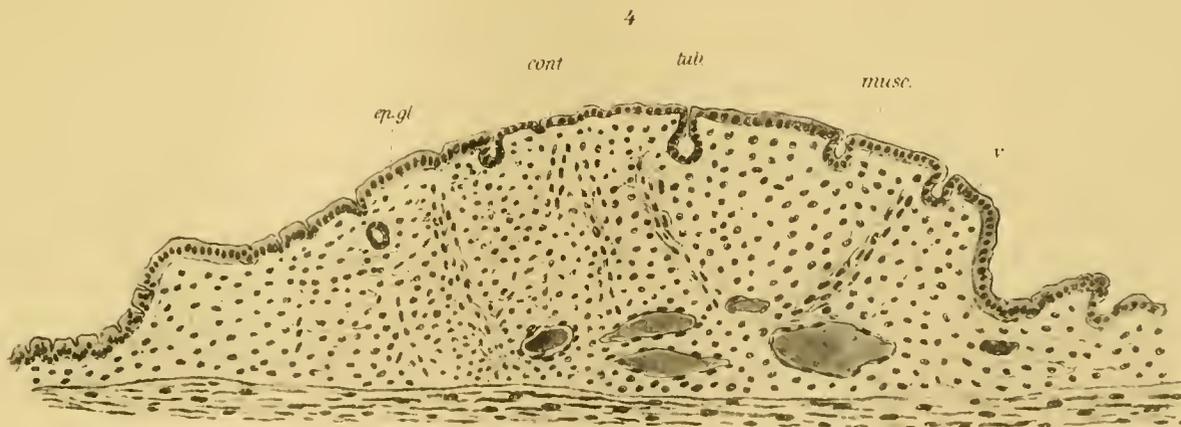
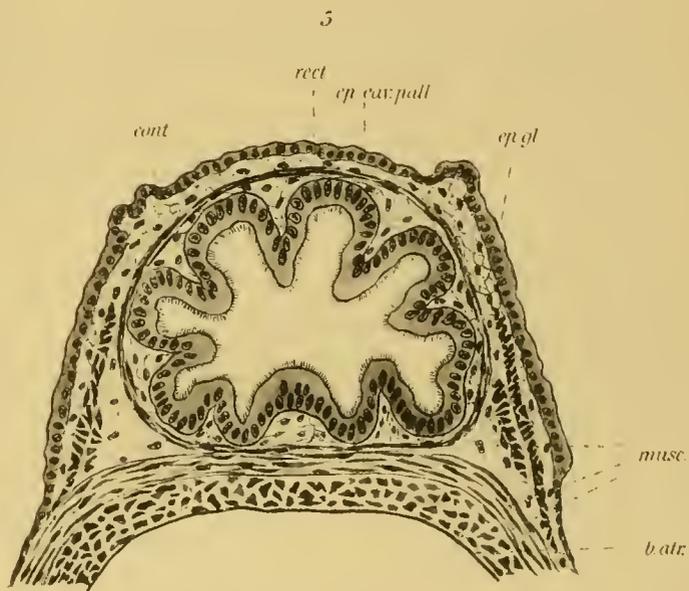
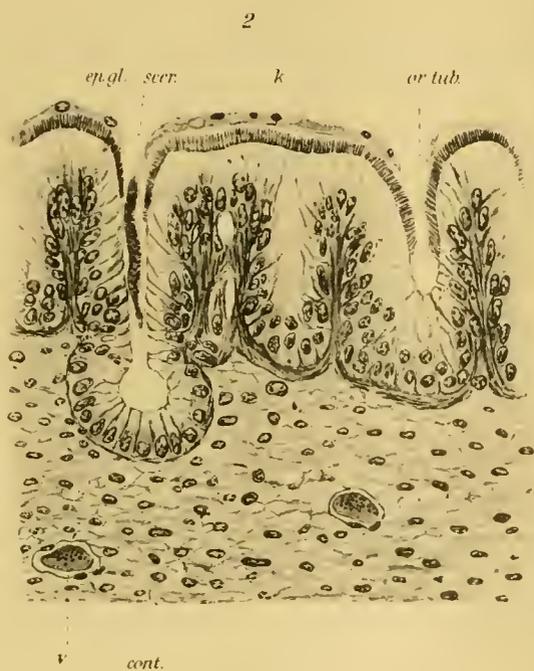
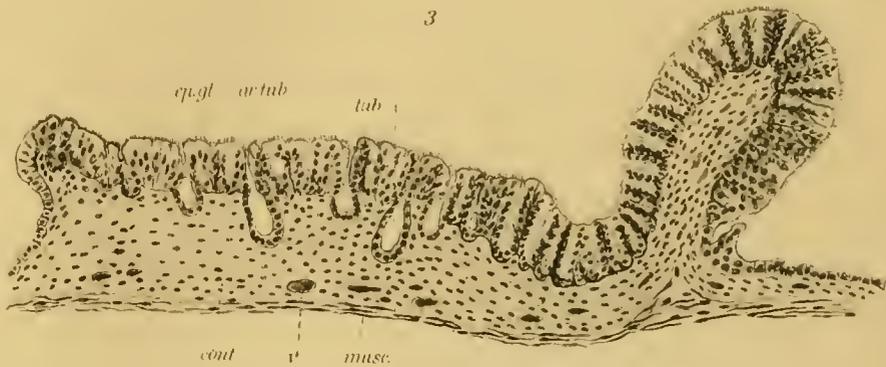
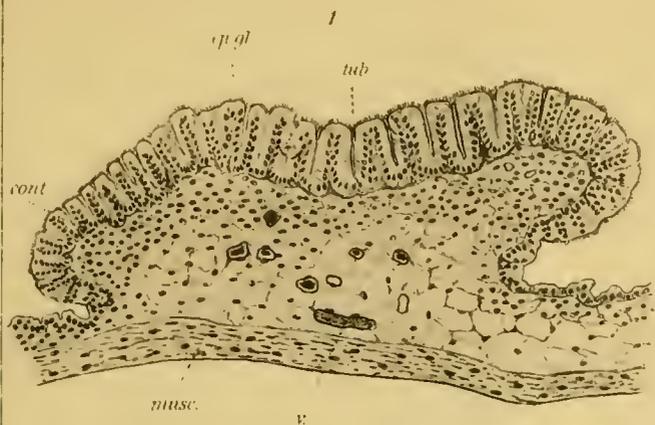
Figur 4. Querschnitt durch die akzessorische Drüse einer älteren *Loligo forbesi* (24 cm Mantellänge). Vergr. 46.

Figur 5. Anlage des Drüsenorgans bei einem jungen männl. Tier von *Loligo forbesi* (ca. 1,5 cm Mantellänge). Vergr. 142.

#### Erklärung der angewandten Abkürzungen.

(Abbildungen der Tafel.)

b. atr.	Tintenbeutelwandung.
cont.	Bindegewebe.
ep. cav. pall.	Epithel der Mantelhöhle.
ep. gl.	Epithel der akzessorischen Drüse.
k.	(Degenerierte) Kerne.
muse.	Muskulatur.
or. tub.	Mündung eines Drüsenschlauchs.
rect.	Enddarm.
secr.	Sekret.
tub.	Drüsenschlauch.
v.	Gefäß.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologica \(bis Bd 8 unter dem Namen Bibliotheca Zoologica\)](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [26\\_67](#)

Autor(en)/Author(s): Wülker G.

Artikel/Article: [Über das Auftreten rudimentärer akzessorischer Nidamentaldrüsen bei männlichen Cephalopoden 201-209](#)