

Zur Kenntniss der
**Morphologie und der Verwandtschaftsverhält-
nisse der Cephalopoden.**

Von
Prof. Dr. Carl Grobben
in Wien.

(Mit 4 Holzschnitten.)

In meinen „Morphologischen Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden“¹⁾ habe ich in einem besonderen Capitel meine Ansichten über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden auseinandergesetzt. Ich habe es damals unterlassen, einige von mir aufgestellte Vergleiche ausführlicher zu begründen, sowie ferner gewisse Schwierigkeiten, die sich, von älteren Forschern herrührenden, auch von mir vertretenen Auffassungen, entgegenstellen, eingehender zu erörtern und zu entkräften. Diese Unterlassungen, durch welche manche damals aufgestellte Ansicht wie eine einfache Behauptung erschien, wurden von mir wohl herausgefühlt, und mögen dieselben in folgenden Erörterungen, welche als eine Ergänzung meiner früheren Publication zu betrachten sind, nachgeholt werden. Ich werde nicht alles damals Vorgebrachte wiederholen, sondern nur insoweit anführen, als es mir für diese Auseinandersetzungen nöthig erscheint, dabei auch mir damals nicht bekannte Literaturangaben zu berücksichtigen haben.

In meiner oben angeführten Arbeit wurde der Versuch gemacht, die durch viele Eigenthümlichkeiten gesondert dastehende Classe der Cephalopoden auf die Scaphopoden zurückzuführen und

¹⁾ C. Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien, t. V. Wien 1884.

gestattete die sich bei einem eingehenden Vergleiche ergebende vielfache Uebereinstimmung beider Gruppen die Aufstellung des Satzes, „dass die Dentalien geradezu als Reste von Stammformen, resp. als die Stammformen der Cephalopoden zu betrachten sind.“ Weiterhin liess jedoch die nahe verwandtschaftliche Beziehung beider Gruppen auch Schlüsse rücksichtlich der Morphologie des Cephalopodenkörpers ziehen.

Eine der schwierigsten Fragen in der morphologischen Deutung des Cephalopodenkörpers bildet die Morphologie der Kopfarme, welche kreisförmig den Mund umstellen. Diese sind eine für die Cephalopodenklasse charakteristische Bildung und kommen ausser einigen Pteropoden nur noch den Dentalien zu, wo sie in Form von langen Cirrhen erscheinen, welche in grosser Anzahl zweien zur Seite der Mundkegelbasis entspringenden Lappen ansitzen. Diese Cirrhen halte ich für eine bisher zu wenig hervorgehobene Eigenthümlichkeit der Scaphopodenklasse. Ihr Vorkommen hat in mir zuerst die Idee erweckt, in den Scaphopoden Verwandte der Cephalopoden zu erblicken. In Durchführung des Vergleiches beider Molluskenklassen trat ich der zuerst von R. Leuckart¹⁾ ausgesprochenen Auffassung bei, welche später auch von Ihering²⁾ vertreten wurde, dass die Cephalopodenarme besondere Anhänge des Kopfes vorstellen. Dieser Auffassung gegenüber halten Huxley³⁾, Balfour⁴⁾ und Ray Lankester⁵⁾ die Kopfarme als dem Fusse, und zwar dem Vorderfussabschnitte zugehörig, welcher den Kopf zwischen seine Theile aufgenommen hat.

Ein wichtiges Beweismittel für die Entscheidung dieser Frage bildet die Innervirung, die ich in meiner früheren Publication nicht weiter erörtert habe. Diese ist auch ein Grund, auf welche neuerdings Ray Lankester, in einer mit meiner Arbeit ziemlich

¹⁾ R. Leuckart, Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1848.

²⁾ H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

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

⁴⁾ Fr. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch v. Vetter. Jena 1880, vol. I., pag. 262.

⁵⁾ E. Ray Lankester, On the originally Bilateral Character of the Renal Organ of Prosobranchia, and on the Homologies of the Yolk-sac of Cephalopoda. Ann. and Magaz. of natur. hist. 5. ser., vol. VII. 1881, pg. 437. — Derselbe Artikel „Mollusca“ in Encyclopaedia britannica. 9. Edition, vol. XVI. Edinburgh 1883, pag. 632—695.

gleichzeitig erschienenen Publication ¹⁾, gestützt, es für unzweifelhaft hält, dass die Arme dem Fusse angehören. Ray Lankester führt noch zwei weitere Gründe an, welche ihn zu seiner Auffassung bestimmten, nämlich die Entwicklung der Arme und die sich aus einem Vergleich mit *Pneumodermon* im Larvenzustand und im ausgebildeten Zustande ergebenden Verhältnisse.

Bei den Dibranchiaten beobachten wir, dass die Armnerven aus einem besonderen Ganglion hervorgehen, welches unterhalb des Schlundes gelegen ist und mit den beiden übrigen Abschnitten der unterhalb des Schlundes gelegenen Ganglienmasse durch eine breite Commissur in Verbindung steht. Ausserdem ist das die Armnerven entsendende Ganglion durch eine schmale Commissur mit der Ober-Schlundganglienmasse verbunden, und zwar mit dem als *Lobus frontalis inferior* Dietl (*Lobus anterior inferior* Ihering) unterschiedenen Abschnitte.

Die grobanatomischen Verhältnisse sprechen somit für die Auffassung, dass das vorderste die Armnerven entsendende Ganglion, welches deshalb auch als Brachialganglion bezeichnet wurde, der unteren Schlundganglienmasse angehöre, resp. als der Fussganglienmasse zugehörig anzusehen sei. Ray Lankester bezeichnet geradezu das Brachialganglion als Pedalganglion.

Aus den eingehenden Untersuchungen von Chéron ²⁾, Owsjannikow und Kowalevsky ³⁾, Stieda ⁴⁾, Dietl ⁵⁾ und v. Ihering ⁶⁾ geht jedoch hervor, dass die aus der Lage des Brachialganglions unterhalb des Schlundes und aus den äusseren Verhältnissen der Nervenverbindungen geschlossene Deutung desselben als Pedalganglion, resp. als diesem letzteren angehöriges Ganglion nicht die richtige ist. Obgleich ich über eigene Beobachtungen auf diesem Gebiete nicht verfüge, möchte ich doch mit Benützung der vorhandenen Angaben in der Lite-

¹⁾ Ray Lankester, *Encyclopaedia britannica*, pag. 673.

²⁾ J. Chéron, *Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux*. Ann. d. scienc. natur. 5. sér. t. V. 1866.

³⁾ Ph. Owsjannikow und A. Kowalevsky, *Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden*. Mém. de l'Acad. de St. Petersbourg. VII. Série. t. XI. 1868.

⁴⁾ L. Stieda, *Studien über den Bau der Cephalopoden*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 24. Bd. 1874.

⁵⁾ M. J. Dietl, *Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere*. I. Abthlg. (Cephalopoden, Tethys). Sitzgsber. d. k. Akademie d. Wissensch. Wien. Bd. LXXVII. Jahrg. 1878.

⁶⁾ v. Ihering, a. a. O., pag. 250 u. ff.

ratur die complicirten hier obwaltenden Verhältnisse im Interesse der Frage rücksichtlich der Innervirung und weiterhin der Bedeutung der Kopfarme einer Besprechung unterziehen. Ich muss derselben jedoch vorausschicken, dass eine neuerliche genaue Untersuchung des Centralnervensystems der Cephalopoden in Hinsicht auf die Wurzeln der von demselben austretenden Nerven nothwendig erscheint.

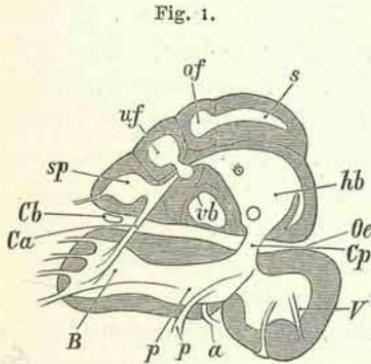
In Hinblick auf die vorgezeichnete Aufgabe werde ich nicht alles bisher auf dem Gebiete der Hirnanatomie der Cephalopoden Geleistete durchsprechen, sondern mich auf die für die vorliegende Frage wichtig erscheinenden Punkte beschränken. Doch möge vorerst kurz dem Leser das Centralnervensystem der Cephalopoden mit seinen wichtigsten Abschnitten in das Gedächtniss zurückgerufen werden.

Man unterscheidet an dem Centralnervensystem ein oberes Schlundganglion oder Cerebralganglion und eine untere Schlundganglienmasse, welche in drei Abschnitte zerfällt. Der erste und vorderste Abschnitt der letzteren ist das Brachialganglion, von seinem vorderen Ende gehen die Armnerven aus; vom zweiten Abschnitte entspringt der Trichternerv und der Hörnerv, und ist derselbe daher als Pedalganglion zu bezeichnen; die hinterste Abtheilung, das Visceralganglion, gibt die Mantel- und Visceralnerven ab. Welcher Theil als Pleuralganglion zu deuten ist, mag hier unerörtert bleiben. Brachial- und Pedalganglion sind innig mit einander verbunden, während das Visceralganglion sich schärfer vom Pedalganglion absetzt.

Auch das Cerebralganglion zerfällt in eine Anzahl von Unterabtheilungen, welche nach Dietl als Lobus frontalis inferior (L. anterior inferior Ihering), Lobus frontalis superior (L. anterior superior Ihering), als Lobus verticalis oder Scheitellappen (Cerebellum Ihering), als Lobus basalis anterior (L. inferior medius Ihering) und Lobus basalis posterior (L. centralis und L. inferior posterior Ihering) unterschieden werden, und deren Lage an bestehendem Holzschnitte (Fig. 1), einer Copie nach Dietl, ersichtlich ist. Dazu kommt aber noch bei den Octopodiden ein Lobus supraoesophagalis (Lobus supratharyngealis Ihering) als vorderster Hirnabschnitt, welcher jedoch bei den Decapodiden als selbstständiges Ganglion (Ganglion supratharyngeale Ihering) vor dem Gehirn liegt und mit diesem durch Commissuren in Verbindung steht. Vom Gehirn entspringen der Nervus opticus und der Geruchsnerv.

Obere und untere Schlundganglienmasse stehen durch zwei Commissuren in Verbindung, eine schmale vordere und eine sehr breite hintere. Die vordere verbindet das vordere Ende des Cerebralganglions mit dem Brachialganglion, die hintere das Cerebralganglion mit dem Pedal- und Visceralganglion.

Eine genauere Untersuchung des Baues des Centralnervensystems zeigt zunächst, dass die hintere Schlundcommissur keine einfache Faserverbindung zwischen oberer und unterer Schlundganglienmasse vorstellt, sondern eine Ganglienrinde besitzt, von welcher, wie Chéron, Stieda und Dietyl übereinstimmend angeben, der Nervus opticus Faserbündel bezieht. Auf diese Weise „setzt sich ein Theil des Cerebrum nach unten hin so fort, dass auch unter dem Schlunde noch Theile desselben liegen“ (Ihering l. c., pag. 253). Das mittlere, früher als Pedalganglion bezeichnete Ganglion, gibt somit zugleich dem Stiel des Sehganglions Fasern ab und erscheint daher seine Bezeichnung als Pedalganglion nicht ausreichend, da es zugleich Partien der Oberschlund-Ganglienmasse enthält. Weiter hat sich aus der eingehenden Untersuchung ergeben, dass die Commissurfasern sowohl zum Pedalganglion als



Schema eines Sagittalschnitts durch das Centralnervensystem von *Eledone moschata* nach Dietyl. — Das Cerebralganglion, bestehend aus folgenden Lappen: *uf* unterer Frontallappen, *of* oberer Frontallappen, *s* Scheitellappen, *hb* hinterer Basallappen, *vb* vorderer Basallappen, *sp* Suprapharyngealganglion, *B* Brachialganglion mit den ausgehenden Armnerven, *P* Pedalganglion, *p* Trichternerv, *a* Acusticus, *V* Visceralganglion, *Ca* vordere Schlundcommissur, *Cp* hintere Schlundcommissur, *Cb* Quercommissur des Armganglions, welche über dem Oesophagus (*Oe*) liegt.

zum Visceralganglion gehen, so dass diese Commissur nicht mit Keferstein¹⁾ bloss als Cerebrovisceralcommissur aufzufassen ist, sondern, wie Ihering²⁾ bereits hervorhob, die vereinigte Cerebrovisceral- und Cerebropedalcommissur vorstellt. Was die vordere Seitencommissur anbelangt, so muss ich dieselbe mit Ihering als eine den dibranchiaten Cephalopoden eigenthümliche Bildung auffassen. Ihre Deutung als Cerebropedalcommissur, welche ihr Keferstein gab, erscheint daher als unzutreffend. Es geht nämlich diese vordere Seitencommissur bloss zum Brachialganglion und theilt sich in Nervenbündel, welche sich den aus dem Pedal-

¹⁾ Keferstein in Bronn's Classen und Ordnungen. Mollusca, pag. 1372.

²⁾ Ihering, l. c., pag. 268.

ganglion hervorkommenden Armnerven beigesellen. Dieselbe lässt sich nach Dietl bei *Eledone* bis in den hinteren Basallappen des Cerebralganglions verfolgen, empfängt weiter aber auch Fasern vom oberen und unteren Frontallappen, von dem sog. accessorischem Marklager Dietl's und dem hier mit dem Gehirn verschmolzenen Ganglion suprapharyngeale.

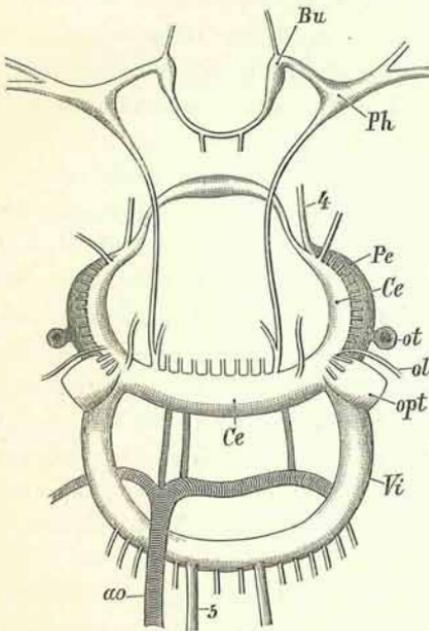
Daraus ergibt sich, dass ein Theil der zu den Armen tretenden Nerven aus dem Gehirn entspringt und durch die vordere Commissur den grösseren Nervenbündeln der Armnerven zukommt. Betreffs des Ursprunges dieser grösseren Nervenbündel stimmen die Beobachter darin überein, dass dieselben in das sog. Pedalganglion hinein treten. Dietl fand aber weiter, dass Faserpartien der Armnerven bis in das Gehirn zu verfolgen sind, und zwar in den hinteren Basallappen. Die betreffenden zwei Stellen bei Dietl, welche wörtlich hier angeführt werden mögen, lauten, auf pag. 21: „Das Ganglion pedale ist aber für eine grosse Anzahl von Fasern nur Passage, indem dieselben durch das Mark des Fussganglions, sei es zum Armganglion, sei es zum Visceralganglion, ziehen“, und auf pag. 28: „Zu derselben (der hinteren Seitencommissur) concurriren von oben her die beiden Basillappen; einmal ziehen Bündel von einem derselben in den anderen, die stärksten aber ziehen aus dem hinteren Basallappen durch das Bereich des Pedalganglions zu den Armnerven — weitere Fasern ziehen gleichen Ursprunges in's Pedalganglion herein und aus diesen auch in's Visceralganglion.“

Hat es sich somit ergeben, dass erstens das Gehirnganglion seitlich um den Schlund weit hinabreicht, in Folge dessen ein Theil der äusserlich scheinbar dem Pedalganglion angehörigen unteren Schlundganglienmasse noch als dem Cerebralganglion zugehörig zu betrachten ist, und dass zweitens Armnervenfasern — von denen viele zweifellos bereits in den nach abwärts gerückten Hirnpartien enden — durch die vordere und hintere Seitencommissur in den hinteren Basallappen des Cerebralganglions zu verfolgen sind, so wird der Schluss gestattet sein, dass die Armnerven und das Brachialganglion ihrem Ursprung nach nicht dem Fussganglion, sondern dem Cerebralganglion zugehören. Das Brachialganglion würde als ein vom Gehirn abgelöstes Ganglion zu betrachten sein, wie dies bereits Ihering aussprach.

Ihering stützte sich hauptsächlich auf das Nervensystem von *Nautilus* und die Kenntniss des letzteren erscheint als ein für die vorliegende Frage sehr wichtiges und schwer in die

Waagschale fallendes Beweismittel von grossem Werthe. Ich folge in der Darstellung des Centralnervensystems von *Nautilus* den Angaben Iherings¹⁾, welche die vollständigsten sind, und

Fig. 2.



Centralnervensystem von *Nautilus Pompiilius* nach Ihering. — *Ce* Cerebralstrang, *Pe* Pedalstrang, *Vi* Visceralstrang, *Bu* Buccalganglion, *Ph* Pharyngealganglion, *opt* Opticus, *ol* Olfactorius, *ot* Gehörorgan, *ao* Aorta, *4* Trichternerv, *5* Visceralnerv.

habe auch eine Copie der von Ihering gegebenen Abbildung beistehend aufgenommen (Fig. 2).

Das Nervensystem von *Nautilus* besteht aus einer über dem Schlunde gelegenen strangförmigen Ganglienmasse, welche mit drei Schlundringen in Verbindung steht. Diese sind: ein vorderer sympathischer, welcher hier nicht weiter von Interesse ist, ein mittlerer von ansehnlicher Mächtigkeit, der sich continuirlich in die über dem Schlunde gelegene Ganglienmasse fortsetzt, bloss ventralwärts verdünnt ist, und ein dritter dicker hinterer Ring. Von dem mittleren Ringe entspringen die Tentakelnerven und am weitesten unten der Trichternerv, an der Grenze gegen die über dem Schlunde gelegene Ganglienmasse der

Nervus opticus; von dem hintern Ring gehen die Nerven für Mantel und Eingeweide mit Ausnahme des Darmcanales aus. Die beiden letzteren unteren Schlundringe bestehen aus Ganglienzellen und Fasern, stellen somit nicht blosse Commissuren vor. Während die Deutung des hinteren Schlundringes als Visceralring nach den von demselben ausgehenden Nerven kaum einem weiteren Zweifel unterliegt, ist die Deutung des mittleren viel schwieriger, da es hierbei auf eine genauere Grenzbestimmung ankommt. Dass derselbe in seinem unteren medianen Theile als Pedalring zu deuten ist, geht aus dem Austritt des Trichternerven hervor; doch ist schwierig festzustellen, wo die Grenze gegen den oberen Schlundnerven- oder

¹⁾ Ihering, a. a. O., pag. 261—267.

Cerebralstrang hin liegt. Keferstein hat die Grenze dahin bestimmt, dass dieselbe sich da befinde, wo die beiden hinteren Schlundringe, der Visceralring und der in Frage stehende, vom oberen Schlundringe auseinandertreten und dieselbe mit Rücksicht auf die zweifellose Zugehörigkeit des Sehnerven zum Cerebralstrang und die Ursprungsstelle des den Hirnnerven zuzuzählenden Riechnerven dicht unterhalb des Riechnerven gezogen. Demnach würden, wie bereits Ihering erörterte, die unterhalb des Sehnerven entspringenden Tentakelnerven dem Pedalganglion zuzuzählen sein. Es zeigt sich aber, dass auch schon über dem Sehnerven einige Arme nerven entspringen von einer Partie, welche dem Cerebralstrang angehört. Diese Tentakelnerven wären also Nerven des Cerebralstranges.

Der Umstand, dass Tentakelnerven von demselben Hirnabschnitt entspringen, wie der Sehnerv und der Riechnerv, sowie besonders das Verhalten der Nerven für die Augententakel, von welchen nach Ihering der für den dorsalen Augententakel vom Cerebralstrang, der für den ventralen vom unteren Schlundringe entspringt, führten Ihering im Zusammenhalt mit der Erwägung, dass unmöglich gleiche Tentakel zum Theil auf Kopfanhänge, zum Theil auf Fussabschnitte zurückgeführt werden können, zu dem Schlusse, „die sämmtliche Tentakelnerven von Nautilus für Hirnnerven zu halten“.

Eine scharfe Grenze zwischen Cerebralstrang und Pedalstrang ist, wie Ihering gleichfalls hervorhob, hier überhaupt nicht zu ziehen; es haben die seitlichen Theile des Cerebralstranges nach den Seiten längs der Commissur des Pedalringes herab eine Vergrößerung erfahren.

Aus diesem Verhalten der Nervenursprünge der Tentakelnerven und der seitlichen Ausdehnung des Cerebralganglions scheint mir der Schluss gestattet, dass die Tentakel ursprünglich seitlich von der Mundöffnung gelegen waren, in gleicher Weise, wie sich bei *Clio* die Cephaloconen angeordnet finden.

Kehren wir zu den Dibranchiaten zurück und versuchen wir das Zustandekommen des gesonderten Brachialganglions und seine Lage vor dem Pedalganglion unterhalb des Schlundes zu erklären, so kommen wir mit Ihering¹⁾ zu dem Resultate, dass „die vorderen Seitenausbreitungen des Cerebralganglion (von *Nautilus*) unter beständiger Verkürzung der Subcerebralkommissur bis zur endlichen Berührung in der Mittellinie nach unten hinabgetreten“ sind. Ein Beweis für diese Vorwärtsbewegung scheint

¹⁾ Ihering, l. c., pag. 267.

mir auch in der vorderen Seitencommissur gegeben. Dieselbe gibt, wie die Untersuchungen durch Schnitte zeigen, bloss Nerven für die Arme, während der grössere Theil der Fasern den Armnerven durch die hintere Schlundcommissur zugeführt wird, welche zweifellos der vereinigten Cerebropedal- und Cerebrovisceralcommissur entspricht. Es scheint mir demnach, dass die vordere Seitencommissur der Dibranchiaten im Vergleiche mit *Nautilus*, wo dieselbe fehlt, als ein nach vorwärts verschobener Theil der hinteren Commissur betrachtet werden kann.

Ich befinde mich hierin im Widerspruche zu *Ihering*¹⁾, der es für wahrscheinlicher hält, dass die vordere Seitencommissur durch die Anastomose eines Hirnnerven mit einem Nerven des Brachialganglions zu Stande gekommen ist. So wenig ich meine eben geäusserte Ansicht für erwiesen erachte, führe ich als für dieselbe günstig scheinend an, dass die vordere Seitencommissur sich nach *Dietl* bis in den hinteren Basallappen des Hirns hinein verfolgen lässt, bis wohin auch Partien der durch die hintere Seitencommissur zu den Armen gelangenden Nerven zu verfolgen sind.

Von grosser Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage über die Zugehörigkeit des Brachialganglions würde es mir erscheinen, wenn die von *Dietl*²⁾ bei *Eledone* gemachte Angabe über das Vorhandensein einer Quercommissur sich bestätigen würde, welche zwischen den beiden nach aufwärts gebogenen Schenkeln des rinnenförmigen Brachialganglions vorhanden und über dem Schlunde gelegen sein soll. In diesem Falle wäre für die Zugehörigkeit des Brachialganglions zum Hirn ein schwerwiegender Beweis erbracht, obwohl bereits die vorliegenden gesicherten Thatsachen zu einer Beweisführung ausreichend sind.

Betrachten wir die Entwicklung der Arme, in welcher *Ray* und *Lankester* einen weiteren Beweis für die seinerseits vertretene Deutung der Kopfarme erblickt, so zeigt es sich, dass die Arme des Cephalopodenembryos ventral von der Mundöffnung, an den Seiten des kopfständigen Dottersackes entstehen. Erst später rücken sie dorsalwärts und nehmen den Mund in ihre Mitte. Dieses Verhältniss finden wir auch bei dem von *Grenacher*³⁾ beobachteten Cephalopodenembryo ohne Dottersack (wahrscheinlich eines *Oegopsiden*). Trotzdem erscheint es mir nicht gerechtfertigt, aus der Lagerung der Mundarme beim Embryo den Schluss ziehen zu wollen,

¹⁾ *Ihering*, l. c., pag. 269.

²⁾ *Dietl*, a. a. O., pag. 20 und 25.

³⁾ *H. Grenacher*, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 24. 1874.

dass die Arme als dem Fusse angehörig zu betrachten sind. Ray Lankester's¹⁾ diesbezügliche Auffassung hängt eng mit seiner weiteren Ansicht zusammen, dass der Dottersack dem Fusse angehört, eine Ansicht, welche von Balfour²⁾ und Brooks³⁾ zuerst vertreten wurde. Es liegt jedoch kein Grund vor, im Dottersack einen Fussabschnitt zu erkennen und der Vergleich mit der contractilen Fussblase von *Limax*, welche hier hinten am Fusse liegt, kann keinen Werth für eine Entscheidung beanspruchen. Die Eigenthümlichkeiten der Cephalopodenentwicklung müssen bei der tiefgreifenden Veränderung der Entwicklungsvorgänge und der Lagerung der Organanlagen in Folge des ungemein reichen Nahrungsdotters zu grosser Vorsicht mahnen, wenn es sich um Verwerthung derselben zur Beantwortung von Fragen der Morphologie handelt. Wenn aus der Anlage der Arme beim Cephalopodenembryo ein Schluss zu ziehen erlaubt ist, so scheint es mir der zu sein, dass, da die Arme seitlich vom Munde entstehen, sie ursprünglich bei den Stammformen der Cephalopoden gleichfalls seitlich vom Munde gelegen waren. Schon die Innervirung leitete zu einem solchen Schluss, der somit hier eine weitere Stütze fände.

Ich gelange nun zu dem letzten von Ray Lankester zu Gunsten der Anschauung, dass die Cephalopodenarme Theile des Fusses sind, angeführten Punkt, zu dem Verhalten der Arme bei der Larve von *Pneumodermon*. Nach Ray Lankester⁴⁾ zeigt die Lage der mit Saugnäpfen versehenen Arme bei der *Pneumodermon*larve, dass dieselben ursprünglich an dem Fusse in grosser Entfernung vom Kopfe stehen. Indessen ist diese Lage an sich kein Beweisgrund und wird als solcher um so mehr hinfällig, als die Innervirung der Arme nach Souleyet⁵⁾ und Ihering⁶⁾ vom Cerebralganglion aus erfolgt. Es ist daher nicht gestattet, dieselben dem Fusse zuzurechnen, und es möge zur Stütze für die Richtigkeit dieser Angaben auch angeführt werden, dass die den Kopfarmen von *Pneumodermon* morphologisch entsprechenden Kopfkegel von *Clio*, wie bereits Eschricht⁷⁾ für *Clio borealis*

¹⁾ Ray Lankester, *Encyclopaedia britannica*. pag. 683.

²⁾ Balfour, a. a. O.

³⁾ Brooks' Arbeit ist mir bloss aus anderen Citaten und dem Jahresberichte bekannt.

⁴⁾ Ray Lankester, l. c., pag. 673.

⁵⁾ Souleyet, *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 bis 1837 sur la corvette La Bonite*. t. II. Paris 1852, pag. 268.

⁶⁾ Ihering, a. a. O. pag. 241.

⁷⁾ D. F. Eschricht, *Anatomische Untersuchungen über die Clione borealis*. Kopenhagen 1838, pag. 9.

angab, vom Cerebralganglion aus innervirt werden. Bereits Huxley¹⁾, von welchem die Ansicht stammt, dass die Tentakel von *Pneumodermion* und *Clio* dem Fusse, und zwar dem Propodium angehören, hat in der nach Eydoux und Souleyet anzunehmenden Innervirung der Tentakel von Cerebralganglion aus einen schwerwiegenden Einwand für seine Ansicht anerkannt.

Es kann nach den vorliegenden Thatsachen kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass die Arme der Cephalopoden dem Kopfe angehören. Und ich muss hier noch die in meiner früheren Publication nicht hervorgehobene Thatsache verzeichnen, dass auch die Cirrhen von *Dentalium* nach Lacaze-Duthiers²⁾ vom Cerebralganglion aus innervirt werden. Ray Lankester betrachtet die Cirrhen von *Dentalium* als die ursprünglichen zwei Gastropodenkiemen, die Ctenidien der Archimollusks. Eine solche Deutung halte ich für vollkommen unzutreffend. Denn erstens liegen die Dentaliencirrhen zu Seiten des Mundkegels, also vor dem Fusse, während die Kiemen des Urmolluskes nahe dem Hinterende des Fusses gelegen waren. Auch Ray Lankester lässt die Ctenidien des Archimollusks an den Seiten des Körpers näher dem After gelegen sein. Zweitens werden, wie wir bereits erwähnt haben, die Cirrhen vom Cerebralganglion aus innervirt, wogegen die ursprünglichen Kiemen der Mollusken stets von dem Visceralganglion ihre Nerven erhalten. Mögen immerhin auch die Cirrhen von Dentalien neben der Hauptfunction für die Nahrungsaufnahme respiratorische Bedeutung besitzen, so haben sie doch mit der ursprünglichen Molluskenkieme (des Archimollusks) nichts zu thun.

Die Uebereinstimmung, welche sich zwischen Cephalopoden und Scaphopoden in dem Vorhandensein von Kopftentakeln erweist, zeigt sich wieder am Fusse. *Dentalium* besitzt einen cylindrischen, am Ende dreitheiligen Fuss, der Cephalopodenfuss ist ein Trichter, welcher entweder wie bei den Tetrabranchiaten bloss durch das Uebereinanderlegen zweier Lappen oder durch volle Verwachsung dieser letzteren (Dibranchiaten) zu Stande kommt. Während diese Epipodiallappen den Seitenlappen des Dentaliumfusses zu vergleichen sind, findet sich als Homologon des unpaaren Mittelfusses (Propodiums) bei den Cephalopoden mit Ausnahme der Octopodiden die Trichterklappe, welche von Ihering und mir dafür in An-

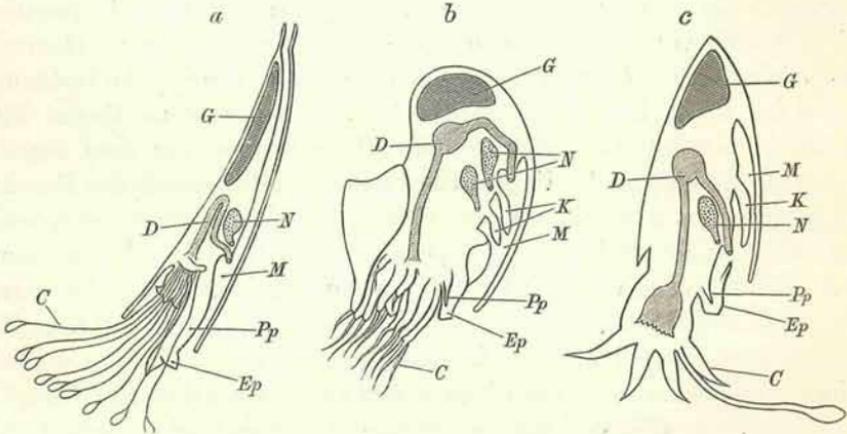
¹⁾ Huxley, a. a. O. pag. 40, Anmerk. 1.

²⁾ H. Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. d. scienc. natur. 4. série. t. VI. 1856, pag. 367.

sprach genommen wurde; bei *Dentalium* kann über den betreffenden Abschnitt kein Zweifel bestehen. Auch Ray Lankester hält die Trichterklappe für den wahrscheinlichen Repräsentanten des unpaaren Fusses, seiner Ansicht nach bloss des Hinterfusses, da ja die beiden anderen Fussabschnitte in den Kopfarmen und dem Trichter ihre Homologa haben.

Ein eingehender Vergleich zwischen Scaphopoden und Cephalopoden, den ich in meiner oben citirten Arbeit führte, zeigte, dass die Lagerung der Organe bei beiden Gruppen dieselbe ist. Ich orientirte deshalb in den beigegebenen schematischen Abbildungen, welche beistehend copirt sind (Fig. 3), den Körper von *Dentalium*

Fig. 3.



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

in gleicher Weise wie den Cephalopodenkörper. Danach ist auch bei *Dentalium* der Körper thurmförmig erhoben und die Axe desselben in einem stumpfen Winkel zur Vorn-Hinten-Axe stehend. Von den beiden Mantelöffnungen ist die grosse, durch welche der Fuss hervortritt, nach vorn und unten gekehrt, die zweite enge am apicalen Pole des Körpers gelegen. Die Mantelhöhle befindet sich an der hinteren Körperseite.

Diese Art der Orientirung steht derjenigen gegenüber, wie sie sonst bisher dem Körper von *Dentalium* gegeben wurde. Auf Grund der von Lacaze-Duthiers gemachten Angaben und unter dem Eindrucke der von demselben Forscher ausgesprochenen Ansichten über die nahe Verwandtschaft der Solenoconchen mit den Lamellibranchiaten wurde das Thier bisher in der Weise orientirt, dass die convexe

Seite den Bauch, die concave den Rücken bezeichnet. Körper, Mantel und Fuss erscheinen somit nach der Vorn-Hinten-Axe verlängert; die beiden Öffnungen des Mantels liegen am vorderen und hintern Körperende und sind die beiden Stellen, an denen der rechte und linke Mantellappen nicht verwachsen, während diese letzteren sonst überall in Folge von Verwachsung unterhalb des Körpers verbunden sind.

So bestechend auch diese Art, den Scaphopodenkörper zu orientiren, scheint, so kann dieselbe bei eingehender Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse und bei der Möglichkeit einer anderen Ableitung des Scaphopodenkörpers im Vergleiche mit einem Vertreter der Odontophorengruppe nicht aufrecht erhalten werden.

Von den anatomischen Thatsachen ist zunächst der Verlauf des Darmes von Belang. Derselbe ist im grossen Ganzen, abgesehen von Nebenschlingen, U-förmig, und zwar mit dem Bogen der Krümmung dem spitzeren Körperpole zugekehrt. Schon dieser für die Schnecken mit sich thurmartig erhebenden Eingeweidesacke charakteristische Verlauf des Darmes weist darauf hin, dass auch hier der Eingeweidesack in gleicher Weise sich erhoben hat. Ferner ist die Uebereinstimmung von *Dentalium* in der Ausbildung der Muskulatur mit den Gastropoden und die Verschiedenheit in dieser Beziehung den Lamellibranchiaten gegenüber hervorzuheben. Wir finden bei *Dentalium* nur längs der concaven Körperseite verlaufende Muskel, welche sich nahe dem oberen Schalenende inseriren und als Rückzieher des Thieres in die Schale dienen wie der Spindelmuskel der Gastropoden.

Versuchen wir nun den Scaphopodenkörper abzuleiten, so geschieht dies am besten, wenn wir uns eine Form wie *Fissurella*¹⁾ vor Augen halten. Hierbei sollen bloss die Verhältnisse des Mantels und der Schale dieser Form in Betracht gezogen werden. Bei *Fissurella* beobachten wir eine flache kegelförmige Schale, welche an ihrem Scheitel durchbohrt ist. Obgleich über die Entwicklung von *Fissurella* bisher nichts weiter als die Veränderung der Schale Betreffendes²⁾ bekannt ist, lässt sich das Zustandekommen des Schalenloches unschwer ableiten, da wir in *Emarginula* eine Form kennen, wo die Schale am Vorderrande einen verschieden tiefen Einschnitt zeigt, der sich bis zur Spitze der Schale in ein Schlitzband fortsetzt. Das Schalenloch ist offenbar

¹⁾ Auf die Aehnlichkeit der Schale von *Dentalium* mit jener von *Fissurella* ist übrigens bereits öfters hingewiesen worden.

²⁾ Nach Crosse (*Journ. de Conchiol.* t. XIV, 1866, pag. 167) ist die Schale der jungen *Fissurellen* der von *Rimula* ähnlich.

in Folge davon entstanden, dass zwei Mantellappen vorhanden waren, welche nahe dem Scheitel unvereinigt blieben und erst unterhalb der Stelle, welche uns durch das Loch bezeichnet wird, verwachsen. Bei *Fissurella* erfolgt die Verwachsung der beiden Mantellappen sehr frühzeitig zur Bildung eines deshalb am Scheitel gelegenen Loches, während bei *Emarginula* die Mantellappen zeitlebens am Vorderrande getrennt bleiben, sich dagegen vom Scheitel abwärts später allmählig durch Verwachsen vereinigen. *Rimula* bietet eine Zwischenstufe, indem hier anfänglich der Mantel wie bei *Emarginula* sich verhält, später sich jedoch unten schliesst; so kommt ein Schalenloch zu Stande, welches an der vorderen Seite der Schale liegt und sich bis zur Schalenspitze in ein Schlitzband fortsetzt.

In derselben Weise wie bei *Fissurella* ist die Schale bei *Dentalium* zu Stande gekommen. Auch hier sind zwei Mantellappen, wie übrigens klar die Embryologie zeigt, bis auf eine Stelle verwachsen, welche dem Schalenloche entspricht. Doch besteht ein bemerkenswerther Unterschied gegenüber *Fissurella*. Während bei letzterer die Verwachsung an der Vorderseite des Eingeweidetasches in Folge der bei dieser Form erfolgten Drehung des letzteren nach vorn liegt, ist bei *Dentalium* die Verwachsung hinten erfolgt, da der Eingeweidetasch ungedreht ist und in Folge dessen die Mantelhöhle hinten liegt. Auch *Dentalium* hat wahrscheinlich Vorfahren besessen, wo der Mantel hinten schlitzförmig geöffnet war. Wir kennen unter den lebenden Scaphopoden eine zweite Gattung *Entalis*, bei welcher die obere Schalenöffnung sich in einen kurzen, breiten, hinteren Schlitz fortsetzt; unter den Fossilien ausserdem die Gattung *Fustiaria*, bei der ein sehr langer aber feiner Schlitz vorhanden ist. Ist auch die zuletzt genannte Gattung bloss in geologisch jüngeren Formationen bekannt, so weist doch das Vorhandensein eines Spaltes auf eine unverwachsene Stelle des Mantels hin und kann deshalb als Beweismittel für die oben ausgesprochene Vermuthung über die Vorfahren von *Dentalium* verwerthet werden.

Es ist immerhin nicht unwahrscheinlich, dass die Oeffnung der Mantelhöhle nach aussen durch einen Schlitz, welcher bis zum Rande reichte, uns ein sehr altes Verhalten vorstellt. Wir finden einmal in *Dentalium* eine Form, welche auf eine solche mit einem Längsschlitz versehene Stammform hinweist, und sehen weiter bei einer grossen Anzahl von Gastropoden und gerade den phylogenetisch ältesten Prosobranchiern diesen Spalt in verschiedener Entwicklung wiederkehren. Ausser den bereits früher erwähnten

Gattungen *Fissurella*, *Emarginula*, *Rimula* kommt auch noch *Haliotis* ein gespaltener Mantel zu und drückt sich dies hier an der Schale durch Lochbildung, welche aus der Spaltbildung hervorgeht, aus. Ueberdies weist der sich in ein Schlitzband fortsetzende Schlitz an der Schale der *Pleurotomariidae*¹⁾, einer Familie, welche in der gegenwärtigen Lebewelt nur wenige Repräsentanten besitzt, dagegen in den früheren Formationen bis in das Cambrium in grosser Verbreitung sich vorgefunden hat, und der gleichfalls sich in ein Schlitzband fortsetzende Schlitz an der Schale der bloss fossil bekannten Familie der *Bellerophonitidae*, welche grösstentheils paläozoisch sind, darauf hin, dass auch diese Formen einen gespaltene Mantel besessen haben. Der ungespaltene Mantel der übrigen Gastropoden wäre dann erst durch Verlust des Spaltes hervorgegangen. Ich füge noch hinzu, dass es auch *Janthinen* gibt, wo eine Einbuchtung an der Schale auftritt, welche als letzter Rest des Schalenschlitzes aufgefasst werden kann.

Bereits *Milne-Edwards*²⁾ hatte, wenn auch zur Erklärung von einem unrichtigen Standpunkte ausgehend, die Vorstellung entwickelt, dass der Mantel der Prosobranchier durch Vereinigung zweier Lappen entstanden ist, und hatte ausser den auch von mir angeführten Fällen weiter noch die bei *Phasianella* auftretende Scheidewand, welche hier die Kiemenhöhle in zwei Hälften sondert, als einen Fall angeführt, der sich gleichfalls auf eine Entstehung aus zwei Theilen beziehen lässt; *Milne-Edwards* erblickt endlich in einer kleinen Falte, welche bei *Turbo* und *Stomatella* an derselben Stelle auftritt, eine incomplete Ausbildung der Scheidewand von *Phasianella*. Indessen haben diese Bildungen nichts mit der Verwachsung zweier Mantellappen zu thun und besitzen eine andere Entstehung.

Dass bei manchen Prosobranchien, wie *Vermetus*, *Siliquaria*, *Pleurotoma*, welche jedenfalls phylogenetisch jünger sind, gleichfalls ein Mantelschlitz, respective Schaleneinschnitt, vorkommt, wird nicht einen Grund dafür bieten können, das hohe Alter des Schlitzes als Eigenthümlichkeit der phylogenetisch alten Gastropoden anzuzweifeln. Man wird diese Fälle als selbständige Erwerbungen anzusehen haben, die möglicherweise als Rückschlag

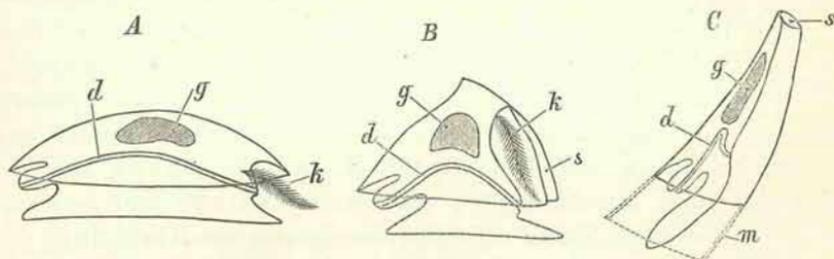
¹⁾ Ich verweise hier auf: K. A. Zittel, Handbuch des Paläontologie, München und Leipzig.

²⁾ H. *Milne-Edwards*, *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée*. t. II, Paris 1857, pag. 56—61, wo sich auch die betreffende Literatur, die Werke von *Cuvier*, *Quoy* et *Gaimard*, *Souleyet* aufgeführt finden.

zu deuten sein dürften. Ebenso wenig kann, wie bereits v. Ihering¹⁾ mit Recht hervorhob, der Mangel eines Schalenschlitzes als Beweis dafür verworthen werden, dass der Mantel ungespalten ist. Hier ist wieder *Vermetus* ein Beispiel, eine Form, bei welcher der Mantel gespalten ist, ohne dass sich diese Spaltung als Schlitz an der Schale zeigt; auch besitzt *Parmophorus* nach einer bereits von Ihering gemachten Angabe, welche ich nach eigenen Beobachtungen bestätigen kann, einen Mantelschlitz, ohne dass die Schale einen Schlitz aufweist, indem der erstere nur bis an den unteren, respective vorderen Schalenrand reicht. So kann der Mangel eines Schalenschlitzes bei vielen ältesten fossilen Gastropoden noch nicht beweisen, dass nicht etwa doch ein gespaltener Mantel vorhanden war.

Ein Versuch, die Bildung dieses Spaltes zu erklären, führt zu der Ansicht, dass dieselbe entstanden ist im Zusammenhang mit einer grossen, tief unter die Schale reichenden Kiemenhöhle, welche sich wieder als Schutz für die grossen Kiemen ausbildete. Ursprünglich (vergl. den nebenstehenden Holzschnitt Fig. 4) mögen die Kiemen

Fig. 4.



A Schema einer ursprünglichen Mollusken- (Gastropoden-) Form, um die ursprüngliche Lagerung der Kieme und Ausbildung der Mantelhöhle zu zeigen. B Schematische Darstellung eines Gastropoden mit noch umgedrehtem Eingeweidesack und Mantelschlitz, behufs Ableitung der Mantelhöhle und der oberen Mantelöffnung von *Dentalium*, welches in C schematisch dargestellt ist. d Darm, g Geschlechtsdrüse, k Kieme, s Mantelschlitz, resp. obere Mantelöffnung. Der mit m bezeichnete punktirte Contur zeigt die sekundär erfolgte ventrale Verlängerung des Mantels bei *Dentalium* im Vergleich zur ursprünglichen Ausdehnung desselben.

frei in das umgebende Medium hineingeragt haben. Später wurden dieselben jedoch bei einer ansehnlicheren Grössenentwicklung in die Mantelhöhle zu ihrem besseren Schutz aufgenommen. In Folge dessen wird sich erst die ursprünglich um die ganze Fussbasis gleichförmig entwickelte Mantelhöhle im Umkreise der Kiemen vergrössert haben, und mag mit dieser besonders in die Höhe stattfindenden Ausdehnung der Mantelhöhle an der hinteren Körperseite²⁾

¹⁾ v. Ihering, a. a. O. pag. 73.

²⁾ Damit findet auch der in meiner früheren Publication (pag. 63) gezogene Schluss, dass die Mantelhöhle der Mollusken anfänglich an der hinteren Seite des

die Erhebung des Eingeweidesackes und Aufrichtung desselben gegen vorn im Zusammenhange stehen. So lange die Kiemen frei hervorragten, waren sie stets vom frischen Wasser bei der Bewegung des Thieres umspült. Mit der Ausbildung einer tiefen Kiemenhöhle gestalteten sich jedoch die Circulationsverhältnisse für den Wasserwechsel ungünstiger und es wurde in Folge dessen ein Mantelschlitz ausgebildet. Diesen Schlitz kann man sich auf folgende Art entstanden denken: Bei der ersten Erhebung der Kiemenhöhle wird der Mantel gleichmässig im Wachstume gefolgt sein. Später jedoch mit zunehmender Vertiefung der Mantelhöhle, wird die Gleichmässigkeit seines Wachstums in der Weise abgeändert haben, dass eine mediane Stelle im Wachstume zurückblieb, während die Seitentheile in Form zweier Lappen rechts und links fortwuchsen. Der Grund des in der Mitte gehemmten Wachstumes mag in der nothwendig gewordenen Ausbildung einer günstigeren Wassercirculation gelegen sein, indem der Strom des Athemwassers an dieser Stelle einen besseren Zutritt zu der Athemböhle fand. Welcher Grund es aber nun auch immer sei, der zur Bildung des Schlitzes führte, jedenfalls wird das Vorhandensein desselben und die Ermöglichung einer besseren Wassercirculation für die betreffende Thierform vortheilhaft und deshalb von der natürlichen Zuchtwahl erhalten worden sein.

Man wird die des Schlitzes entbehrende Mantelhöhle der meisten Gastropoden als durch Verlust dieses Schlitzes entstanden zu betrachten haben. Der Mangel dieses Schlitzes bei den meisten Formen mag seine Erklärung darin finden, dass der Mantel und die Schale im Verhältnisse zum Thierkörper eine viel bedeutendere Vergrösserung erfuhren, und vielleicht auch darin, dass durch die Ausbildung der Asymmetrie die Lage der Mantelhöhle eine günstigere wurde. Bei einer grossen Anzahl von Gastropoden ist überdies im Siphon eine compensatorische Einrichtung für den ausgefallenen Schlitz vorhanden.

So möchte ich den Umstand, dass bei den Patellen die ursprünglichen Gastropodenkiemen unterdrückt wurden und durch secundär entstandene Mantelkiemen ersetzt werden, als Folge davon erklären, dass hier der Mantelschlitz nicht zur Ausbildung gelangte.

Diese Erörterung wurde hier eingeschaltet, um einen Anhaltspunkt zur Beurtheilung der oberen Mantelöffnung von *Dentalium* zu gewinnen. Ich habe in meiner früheren Publication diese Bildung

Eingeweidesackes gelegen war, seine weitere Begründung. Dass die Verhältnisse bei den Lamellibranchiaten frühzeitig eine andere Richtung eingeschlagen haben, braucht wohl nicht besonders bemerkt zu werden.

als eine specielle Erwerbung von *Dentalium* betrachtet. Nach meinen gegenwärtigen Anschauungen kann ich diese Deutung nicht als sicherstehend ansehen, sondern muss die Möglichkeit offen lassen, dass diese zweite Mantelöffnung eine primäre ist, auch den Stammformen der Cephalopoden vielleicht in Form eines Mantelschlitzes zukam.

Der möglicherweise sich erhehende Einwand, dass *Dentalium* keine Kiemen besitzt, dass somit die obigen Erörterungen für *Dentalium* nicht zutreffen, ist damit zurückzuweisen, dass die Scaphopoden jedenfalls früher solche besaßen, ebenso wie ein Herz, Organe, welche durch Rückbildung verloren gegangen sind. Diese Annahme stützt sich auf das Vorhandensein dieser den Scaphopoden fehlenden Organe bei den ihrer Organisation nach sonst tiefer stehenden Solenogastres.

Es muss schliesslich noch hinzugefügt werden, dass die thurm-förmige Gestalt des Körpers bei *Dentalium* zum Theil, und zwar zum grössten Theil wohl mit der Erhebung des Eingeweidesackes im Zusammenhang steht, zum Theil jedoch mit einer in der Verlängerung der Körperhöhe stattfindenden Vergrößerung des Mantels über den Mundkegel und den Fuss hin zusammenhängt, welche wieder mit der Entwicklung des Fangapparates und der grabenden Lebensweise in Verbindung steht. (s. Holzschnitt Fig. 4, C).

Auch aus den letzten Erörterungen geht hervor, dass die Dentalien mit den Cephalopoden übereinstimmen, und ich will nur noch den Tentakelapparat von *Nautilus* besprechen, welcher meiner Ansicht nach eine Zwischenstufe zwischen dem der Scaphopoden und jenem der übrigen Cephalopoden bildet.

Rücksichtlich des morphologischen Vergleiches der Kopftentakel von *Nautilus* stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Die eine hält die Nautilustentakel für gleichwertig den Saugnäpfen der Cephalopodenarme und betrachtet als Homologa der letzteren die muskulösen Lappen, denen diese Tentakel gruppenweise ansitzen. Diese Ansicht rührt von Valenciennes¹⁾ her und wird von Leuckart,²⁾ Blake,³⁾ sowie Ray Lankester⁴⁾ vertreten. Nach der anderen Auffassung entspricht je ein Tentakel von *Nautilus* einem Arm der Dibranchiaten und würde bei den

¹⁾ A. Valenciennes, *Nouvelles Recherches sur le Nautilé flambé* (*Nautilus Pompilius* Lam.). Archives du Muséum d'hist. nat. t. II, Paris 1841, pag. 275.

²⁾ R. Leuckart, a. a. O., pag. 159.

³⁾ J. F. Blake, *On the Homologies of the Cephalopoda*. Ann. and Magaz. of natur. hist. 5. ser., vol. IV, London 1879, pag. 310 u. 311.

⁴⁾ Ray Lankester, Artikel „Mollusca“, pag. 674.

Dibranchiaten eine erhebliche Reduction der Tentakel der Zahl nach eingetreten sein, dafür aber eine reiche Ausstattung mit Haftapparaten, den Saugnäpfen, die als secundäre Bildungen der Arme erscheinen. Diese Auffassung hat ihre Vertreter in Owen ¹⁾, Keferstein ²⁾ und mir ³⁾ gefunden, sowie sich auch v. Ihering ⁴⁾ gegen Valenciennes' Auffassung aussprach.

Blake und Ray Lankester stützen ihre Auffassung auf die dem männlichen Geschlechte eigenthümliche Umwandlung einer Tentakelgruppe von vier Tentakeln der linken Seite zu dem sogenannten Spadix, welcher wohl der Hectocotylusbildung der Dibranchiaten verglichen werden kann. Ich habe mich bereits in meiner früheren Publication dahin ausgesprochen, dass ich in der Spadixbildung kein Hinderniss für die auch von mir vertretene Auffassung der Nautilustentakel als Homologa der Dibranchiatenarme zu erblicken vermag.

Beim Spadix von *Nautilus* handelt es sich um eine Anzahl umgewandelter Tentakel, soweit ich aus der Untersuchung eines im hiesigen zoologischen Institute befindlichen männlichen Exemplares entnehmen konnte. Eine unbefangene Beobachtung zeigt jedoch, dass diese Bildung kaum morphologisch in einen engeren Vergleich mit dem Hectocotylus der Dibranchiaten gebracht werden kann, und daher für morphologische Deutungen nur mit Vorsicht zu verwerthen ist. Es ist auch nicht einzusehen, dass, wenn auch im Allgemeinen der Function nach der Spadix dem Hectocotylus der Dibranchiaten entspricht, beide auch morphologisch in jeder Beziehung vergleichbare Gebilde sein müssen. Es können ebenso gut mehrere Tentakel in einen Begattungsapparat umgewandelt sein, wie es hier der Fall zu sein scheint. Der Tentakelapparat von *Nautilus* ist so verschieden von dem der Dibranchiaten, dass eine Verschiedenheit in der Herstellung des von diesem gebildeten Begattungsapparates nichts Auffälliges bieten kann.

Da auch sonst die Lappen, an welchen die Tentakel bei *Nautilus* sitzen, der Zahl oder Anordnung nach auf die Dibranchiatenarme nicht beziehbar sind, so muss ich den Tentakelapparat von *Nautilus* als einen in jeder Beziehung nicht direct mit dem

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

²⁾ W. Keferstein, Beiträge zur Anatomie d. *Nautilus pompilius*, pag. 362.

³⁾ Grobben, a. a. O., pag. 49 u. 50.

⁴⁾ H. v. Ihering, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 35. Bd., 1881, pag. 15. Ferner: Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken, pag. 276.

der Dibranchiaten vergleichbaren erklären, sondern sehe je einen Nautilustentakel als Homologon eines Dibranchiatenarmes an. Meiner Ableitung der Cephalopoden von den Scaphopoden gemäss sehen wir im Tentakelapparat von *Nautilus* noch eine Uebereinstimmung mit dem aus zahlreichen Cirrhen gebildeten Fangapparate der Scaphopoden, aber in Uebereinstimmung mit den Dibranchiaten die Tentakel bei *Nautilus* bereits um den Mundkegel, welcher vollkommen von denselben umwachsen ist, kreisförmig angeordnet. Auch bei *Dentalium* sind die Tentakel jederseits an einem Lappen angeordnet, welche bei *Siphonodentalium* sogar am Rande ein wenig gebuchtet sind. Diese Buchten sind der Beginn eines weiteren Zerfalles dieser Lappen in mehrere und habe ich die Einzelheiten nur aus dem Grunde hier angeführt, um die Uebereinstimmung mit dem Tentakelapparat von *Nautilus* noch weiter zu stützen.

Bei den Dibranchiaten sind die Tentakel der Zahl nach reducirt, jedoch viel kräftiger ausgebildet und mit Haftapparaten ausgestattet. Diese Reduction führt weiter innerhalb der Dibranchiaten noch zu dem Verlust zweier Arme in der Gruppe der Octopodiden. Das Vorhandensein eines Paares von in Taschen zurückziehbaren Kopfarmen bei den Decapodiden erinnert an die gleichen Verhältnisse von *Nautilus*, wo die Tentakel in Scheiden zurückziehbar sind.

Der Vergleich zwischen *Dentalium* und den Cephalopoden bietet andererseits aber noch einen weiteren Anhaltspunkt für die auf die Innervirung und Entwicklungsgeschichte basirte, oben von mir ausgesprochene Ansicht, dass die Tentakel der Cephalopoden ursprünglich seitlich am Kopfe gestanden sind.

Aus Allem, was hier vorgebracht und bereits in meiner diesen Erörterungen vorhergehenden Publication angeführt wurde, scheint mir, soweit dies überhaupt möglich, jeder Beweis erbracht, dass die Cephalopoden von den Scaphopoden, respective von mit diesen gemeinsamen Stammformen abzuleiten sind.

Keineswegs kann jedoch an eine Ableitung der Cephalopoden von den Pteropoden gedacht werden, welche in jeder Beziehung Gastropodentypus aufweisen. Für die Zuordnung der Pteropoden zu den Gastropoden bin auch ich eingetreten und habe damals die äusserlich asymmetrischen Formen als die phylogenetisch ältesten bezeichnet.¹⁾

¹⁾ Grobben, l. c., pag. 62.

Wie mir nachträglich bekannt geworden, hat bereits Souleyet¹⁾ darauf hingewiesen, dass die Spirialisformen sich den Gastropoden weit mehr nähern als die Hyalaeiden, wie Souleyet überhaupt die systematische Stellung der Pteropoden trefflich erörterte und beurtheilte. In neuester Zeit ist auch Boas²⁾ für die Einordnung der Pteropoden unter die Gastropoden eingetreten, und hat sich auch gegen Ray Lankester ausgesprochen, welcher die Pteropoden geradezu als Abtheilung der Cephalopoden auffasst und mit diesen (welche Ray Lankester als Siphonopoda bezeichnet) in eine Molluskenklasse (der Cephalopoden) vereinigt.³⁾

Die Aehnlichkeiten, welche Pteropoden und Cephalopoden zeigen, sind nur als Analogien zu bezeichnen und hat gleichfalls Souleyet dies vollkommen erkannt. Die betreffende Stelle⁴⁾ bei Souleyet lautet: „Mais il est facile de reconnaître, par un examen plus approfondi, que toutes ces ressemblances, sont plutôt apparentes que réelles, et que les différences extrêmement tranchées dans toutes les parties essentielles de l'organisation, dans le système nerveux, dans les organes des sens, dans les appareils de la digestion, de la circulation et de la génération etc., séparent profondément les Pteropodes des Céphalopodes. Ainsi le rapprochement de ces Mollusques ne nous semble justifié en aucune manière —.“

Sehr viel hat zu der Ansicht, dass die Pteropoden als die Nächstverwandten der Cephalopoden zu betrachten sind, das Vorkommen von Kopfarmen bei den gymnosomen Formen der ersteren beigetragen. Wir haben es aber in diesem Auftreten von Kopfarmen, wie ich zu erklären versuchte, mit einer atavistischen Erscheinung zu thun, indem, wie auch Spengel⁵⁾ annehmen zu müssen sich gedrängt sah, das Auftreten „der Kopfarme auf Organisationseigenthümlichkeiten von Molluskenformen zurückzubeziehen ist, welche als den Stammformen der Cephalophoren nahestehend angesehen werden müssen.“⁶⁾ Auf die Kopfarme der Ptero-

¹⁾ Souleyet, Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette La Bonite. t. II, Paris 1852.

²⁾ J. E. V. Boas, Spolia Atlantica. Bidrag til Pteropodernes Morfologi og Systematik samt til Kundskaben om deres geografiske Udbredelse. Vidensk. Selsk. Skr. 6. Raekke, naturvidensk. og math. Afd. 4. Bd., 1., Kjöbenhavn 1886, pag. 178—181.

³⁾ Ray Lankester, Artikel „Mollusca“, pag. 664—665. Ferner bereits in: Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom. Quarterly Journ. of mikr. science. vol. XVII, 1877, pag. 448.

⁴⁾ Souleyet, a. a. O., pag. 96.

⁵⁾ J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. 35. Bd., 1881, pag. 381, Anmkg. 1.

⁶⁾ Grobben, l. c., pag. 65.

poden wollte ich auch deshalb noch hingewiesen haben, weil hier zwischen *Clione* und *Pneumodermon* ein analoges Verhältniss besteht, wie zwischen *Nautilus* und den Dibranchiaten. Wie unter den Cephalopoden von *Nautilus* zu den Dibranchiaten eine Reduction der Arme der Zahl nach zu beobachten ist, dafür bei den Dibranchiaten eine reiche Ausstattung mit Haftapparaten, den Saugnäpfen, erfolgt, so finden wir auch innerhalb der gymnosomen Pteropoden eine Reduction der Armzahl, dagegen eine Ausstattung mit Saugnäpfen eingetreten. Während *Clione* zwei bis drei Paare von Armen besitzt, welche der Saugnäpfe entbehren, hat *Pneumodermon* nur ein Paar dagegen mit Saugnäpfen ausgestatteter Arme. Obgleich es sich bei den Pteropoden nur um eine Analogie zu den Cephalopoden handelt, so kann diese doch die Zulässigkeit des oben angeführten Vergleiches von je einem Kopftentakel von *Nautilus* mit einem Arm der Dibranchiaten, stützen und insofern auch einen Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung liefern.

Zum Schlusse möchte ich noch die Paläontologie der Scaphopoden berühren. Bietet diese etwa einen Widerspruch zu der Ansicht, dass die Scaphopoden als Stammformen der Cephalopoden anzusehen sind?

Die Gattung *Dentalium* reicht bis in den Silur, gehört somit zu den ältesten Fossilien. Die Resultate der paläontologischen Forschung bieten daher kein Hinderniss für die Annahme, dass die Scaphopoden als Stammformen der Cephalopoden angesehen werden können. Und trotz dieses hohen Alters der Scaphopoden lässt sich aus demselben weiter nichts gerade für diese Ansicht ableiten. Denn im Silur ist die Molluskenfauna bereits eine sehr mannigfaltige, wir finden Gastropoden und Cephalopoden, ja mehrere Gastropodenfamilien und Cephalopoden reichen noch weiter bis in das Cambrium zurück. Daraus ergibt sich aber, wie wenig Bedeutung die Verbreitung von *Dentalium* bis in die ältesten Formationen als Stütze für meine Ansicht hat.

Aus dem Umstande, dass aber Gastropoden und Cephalopoden noch weiter zurückreichen, schliessen zu wollen, dass die Scaphopoden etwa jünger wären als die Gastropoden und Cephalopoden, hiesse einen grossen Fehlschluss machen. Eine negative Antwort, welche die Paläontologie ertheilt, kann kaum etwas für noch gegen aussagen.

Wien, im April 1886.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: [7_1](#)

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

Artikel/Article: [Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. 61-82](#)