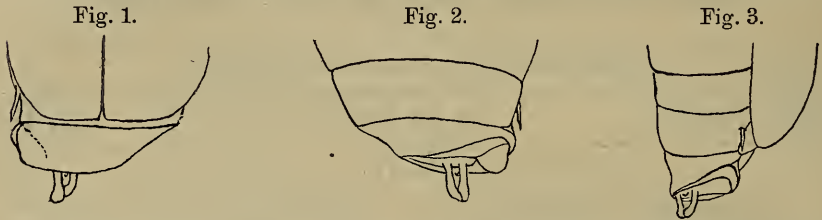


bildungen eines Männchens von *Anoxia sardoa* M. kurz berichten, das sich in unsrer Sammlung befindet (vom Verf. bei Oristano auf Sardinien, Mai 1913, gefangen).

Zunächst ist bei dem Tiere das letzte Abdominalsegment nach der linken Seite hin in einen Lappen ausgezogen, der nach oben aufgewulstet ist; Fig. 1 zeigt das von oben: die punktierte Linie deutet die Vertiefung



an, links unten davon der nach oben aufgeworfene Rand des monströsen Segments. Fig. 2 zeigt die Mißbildung von unten, Fig. 3 von der linken Seite. Der Penis ist gänzlich aus seiner Lage verschoben.

Besonders merkwürdig ist weiter bei dem vorliegenden Tiere das Vorhandensein eines borstenähnlichen Zapfens (ebenfalls an der linken Seite des Abdomens), dessen Ansatzstelle besonders Fig. 3 deutlich erkennen läßt. (Möglicherweise steht diese eigentümliche Neubildung mit der zuvor erwähnten Mißbildung in ursächlichem Zusammenhang.)

Zoolog. Laboratorium der Kgl. Forstakademie Eberswalde, April 1915.

2. Über das Nervensystem der Heteropoden. I. Pterotrachea.

Von L. Brüel, Halle.

(Mit 10 Figuren.)

eingeg. 16. April 1915.

I.

Als besonders charakteristisch für das Nervensystem der Gattung *Pterotrachea* (*Firola*, *Euryops*) gelten der Mangel einer direkten Verbindung der Cerebropleuralganglien mit den visceralen (parietalen) Centren, und der Besitz solcher Verbindungen zwischen den letzten und den Pedalganglien; durch beide Züge würden sie sich weit vom normalen Gastropodentypus, wie ihn noch *Atlanta* repräsentiert, entfernen. Hinsichtlich des ersten Punkts sind alle Autoren im Einklang: die Cerebralganglien sind danach nur vermittels eines Connectivpaares, das zu den dicht vor der Flosse inmitten des langgestreckten Körpers ruhenden Pedalganglien führt, mit allen andern in Beziehung gesetzt. Die Gestaltung der Pedovisceralverbindung dagegen ist sehr verschieden beschrieben worden.

Genau zuerst von Leuckart. Er fand zwischen den Pedalgan-

glien und den visceralen, deren Lage nahe vor dem Nucleus am Herz bzw. der Niere schon bekannt war, auf jeder Körperseite zwei Nervenstränge ausgespannt: der laterale, stärkere steigt von den Pedalganglien schräg am Darm vorbei zur dorsalen Körperwandung empor und zieht an dieser zum Visceralganglion derselben Seite; nahe von seinem Ursprung spaltet sich aber ein feinerer von ihm ab (»Ramus aorticus«), und läuft an der Aorta entlang, verschmolzen zeitweilig mit seinem Partner von der andern Körperseite, zu demselben Endziel, wie der gleichseitige laterale. Die beiden Rami aortici unterscheiden sich durch verschiedene Dicke. Die Frage, ob Kreuzung statt hat, lag damals noch nicht im Gesichtskreis der Wissenschaft.

Spengel hat dann als erster Kreuzung eines der Strangpaare auf Grund von Analogieschlüssen für unsre Gattung supponiert. Damit wäre einem vom Pedalganglion ausgehenden Connectiv der Charakter eines pleurovisceralen beigelegt; aber weil pedale Centren bei andern Gruppen in der Regel überhaupt nicht mit visceralen verbunden sind, hielt er es, als Ausweg, für denkbar, daß hier eine Verschmelzung der Pleuralganglien mit den pedalen stattgefunden habe. Bei dieser Auffassungsweise verdienen die lateralen, sicher ungekreuzten, Verbindungsstränge Leuckarts (die allein auch von andern schon geschildert waren) den Namen echter Zygosen oder Mantelanastomosen (beidseitige Zygoneurie).

Diese rein theoretische Annahme gekreuzter Connective fand dann eine starke Stütze in Pelseneers Entdeckung derartig angeordneter Pleurovisceralverbindungen bei *Carinaria* und Atlantiden. Freilich entspringen sie hier vom Cerebralganglion, — und so wurde nunmehr von ihm der Schluß auf Einbeziehung der pleuralen in die cerebralen Centren gezogen, wonach dann bei *Pterotrachea* in den scheinbar einheitlichen Cerebropedalconnectiven sowohl die pleuropedalen als die vorderen Hälften der pleurovisceralen stecken mußten: die pleurovisceralen Connective würden somit durch die Pedalganglien hindurchziehen. Über ihre hinteren Teile, von hier zu den Visceralganglien, lagen freilich Beobachtungen nicht vor — zu den Leuckartschen wurde die Theorie nicht in Beziehung gesetzt. Aber sie war bald die herrschende Anschauung wegen der großen Wahrscheinlichkeit des Rückschlusses von den Ordnungsgenossen her.

Auch zwei neuere, und zwar auf Beobachtung bauende Arbeiten über *Pterotrachea* stehen auf ihrem Boden. Sie kommen aber hinsichtlich der Art der Pedovisceralverbindung zu neuen — und einander widersprechenden — Ergebnissen. Reupsch (Z. f. w. Z. 102) findet nur ein Paar verbindender Stränge, und zwar gekreuzt verlaufende, deren rechtes über den Darm zum linken Visceralganglion, dem Supraintestinal-

ganglion, zieht, das andre unter dem Darm zum subintestinalen. Seine Tafelfiguren (1 und 3) zeigen indessen, daß es sich um Leuckarts laterale Stränge (Zygosen, Mantelanastomosen) handelt, und es ist nicht einzusehen, auch von ihm nicht genauer angegeben, wo diese bei ihrem schon gekennzeichneten laterodorsalen Verlauf eine derartige Kreuzung erleiden sollten.

Viel beachtenswerter ist die Darstellung von Tesch (Z. f. w. Z. 105). Er läßt von der rechten der beiden Zygosen oder »sekundären Pedalvisceralanastomosen«, die er übereinstimmend mit Leuckart schildert, einen »Ramus aorticus« sich abspalten, der zum linken Intestinalganglion hinzieht, und deutet ihn folgerichtig als rechtes Pleurovisceralconnectiv; das linke ist nach ihm aber spurlos verschwunden — rudimentiert.

Da ich, mit der Bearbeitung der *Valdivia*-Heteropoden beschäftigt, einer sicheren Grundlage für den Vergleich mit selteneren Verwandten bedurfte, war ich, bei diesen Widersprüchen zwischen den neueren Autoren, genötigt, das vielbeschriebene Nervensystem der *Pterotrachea* nochmals durchzuarbeiten. Es geschah soviel wie möglich an lebendem Material. Entgegen der allgemeinen Annahme fand ich bei allen Species isoliert am Gehirn entspringende Pleurovisceralconnective, die sich erst ein Stück weit hinter ihm an die Cerebropedalconnective anlegen, so daß äußerlich die Grenze verschwindet; doch ist sie innerlich nirgends verwischt! Und vor den Pedalganglien trennen sich beide, in alter Stärke, wieder los, laufen außen über diese Ganglien weg, legen sich dann gleichfalls nur äußerlich an die »Pedovisceralanastomosen« für eine kurze Strecke an, darauf aneinander, um endlich nahe vor den Intestinalganglien sich zu kreuzen und so, das rechte zum linken, das linke zum rechten, zu gelangen. Das rechte ist von Anfang bis Ende um ein Vielfaches dicker wie das linke — deshalb ist dieses Tesch ganz entgangen.

Aber auch die Frage nach dem Pleuropedalconnectiv bot eine Unsicherheit, auf die die Aufmerksamkeit nur weniger gelenkt war. v. Ihering und Pelseneer berichten übereinstimmend von einem 2. Connectivpaar zwischen Cerebrum und Pedalganglien, welches dem pleuropedalen entsprechen könnte. Es liegt nach v. Ihering an die Muscularis der Körperhaut angeheftet. Solche Längsnerven zeigt nun in der Tat auch *Pterotrachea*. Genauerer Vergleich ergab aber, daß *Carinaria* sowohl wie *Pterotrachea* außer den Cerebropedalconnectiven sogar noch 2 Paare von direkten Verbindungen

zwischen Hirn und pedalen Centren besitzt, ein dorsales und ein ventrales, beide in der Muskelhaut gelegen. Ja, bei *Carinaria* ist noch ein 3. Pedalnervenpaar durch je 2 Spaltäste mit jederseits zwei weiteren Kopfnerven in kontinuierlichem Zusammenhang. Schon daraus geht hervor, daß wohl keiner davon mit dem Pleuropedalconnectiv anderer Tiere identisch ist; gewiß wird es durch die zu schildernden Einzelheiten der Anordnung¹. Auch sind solche Längsverbindungen getrennt entspringender Nerven in allen möglichen Formen noch an andern Körpergegenden zu finden, unter ihnen wichtig und ebenfalls völlig konstant ein dorsales und ein ventrales Paar im Kopf, deren einen Zweck solcher Anastomosen besonders deutlich macht. Alle sind morphologisch sekundären Charakters; physiologisch hingegen, zum mindesten die meisten, sicher nicht zufällig, sondern bedeutsam und notwendig.

II.

Um diese Verhältnisse im einzelnen klarlegen zu können, müssen auch die übrigen, direkt unbeteiligten Kopf- und Pedalnerven kurz berührt werden. Die Verteilung ihrer Ursprünge ist ja schon im ganzen richtig beschrieben worden, von Tschachotin, dem sich Reupsch und Tesch meist anschließen, für die Cerebralganglien, von Leuckart und Tesch für die pedalen. Aber ihr Verlauf ist häufig für unsre Zwecke zu ungenau, die Innervationsgebiete, deren Kenntnis schon für eine Namengebung unentbehrlich, mehrfach nicht richtig angegeben. Und wie am Cerebrum und Pedalganglion die Pleurovisceralconnective, so ist an letzterem Ganglion ein durch asymmetrische Anbringung interessierender Nerv bisher ganz übersehen worden. Doch nur das Nötigste von ihnen sei hier gesagt; und das, was für alle Species Geltung hat².

Von den 4 Abteilungen jedes der Cerebralganglien kann die mit lateralem Lobus weit vorspringende, als dorsaler Querkamm über die andern aufgelagerte (Fig. 3) als sensorielle bezeichnet werden. Denn abgesehen von Opticus und Staticus (Fig. 1), geht auch ihr 3. Nerv zu

¹ Eine wahre Spur eines pleuropedalen (bzw. interpleuralen s. u.) Connectivs hat wohl Tesch entdeckt, als er an einem Individuum von *Pterotrachea* einseitig das Cerebropedalconnectiv gegabelt am Cerebrum entspringen sah. Daß es sich nicht um das Pleurovisceralconnectiv handeln kann, zeigt ein Vergleich seiner Figur 9 mit meinen Fig. 1 u. 4. Das wahre Pleurovisceralconnectiv (sein Nerv 11 — denn wie wir sehen werden, haben alle Autoren es gesehen, nur Verlauf und deshalb Bedeutung nicht —) ist auf beiden Seiten seiner Abbildung weggelassen.

² Die Systematik der kleinen Pterotracheen (*Euryops* Tesch) ist noch wenig geklärt. Schuld ist z. T. die Variabilität mancher Charaktere, wie schon Tesch bemerkt; z. B. fehlt die rote Fleckung bei *mutica* nicht selten fast ganz. Andererseits sind die Frontaltuberkel, die Gegenbauer als Speciescharakter benutzte, in Wahrheit Sexualcharakter: fehlen bei *mutica* dem ♂, sind aber beim ♀, allerdings in wechselndem Ausbildungsgrad, stets entwickelt.

einem (noch unbeschriebenen) Sinnesorgan. Der Ursprung des Nervs, ventral nahe der Basis des Lobus, ist von Tschachotin (auch Reupsch) erwähnt. Er zieht unverzweigt in flachem Bogen unter dem Auge vorbei durch die Orbita, zu dem vor und lateral von ihr gelegenen Sinneskolben: dem Präorbitalorgan.

Die oral-ventrale Abteilung entsendet außer dem dorsalen Rüsselnerven (Dorsalis Proboscidis Fig. 1 u. 2) zu dessen Seite nach vorn das Cerebrobuccalconnectiv³. Dessen Ast I verläßt es bald in lateraler Richtung, und läuft in der Muscularis der Körperhaut ventro-

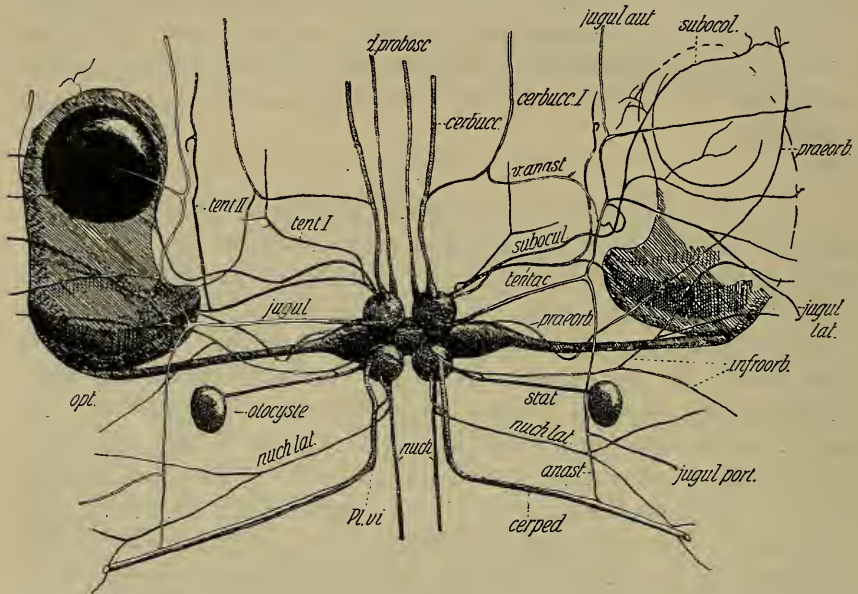


Fig. 1. Cerebralganglion der *Pterotrachea coronata* von unten. Nach Präparat. Die Stämme des N. jugularis, der Cerebropedalconnective und einige kleinere Nerven liegen nicht in normaler Lage, infolge Losschneidung vom Endgebiet. v. anast., ventrale Kopfanastomose.

lateral am Rüssel eine mäßige Strecke weit, Muskelfasern und Epiderm innervierend; er wird weiter vorn hier abgelöst von dem größeren II. Ast, der bis zur Schnauze hin die Ventralfläche mit vielen Ästen versorgt. Beide stehen zur ventralen Kopfanastomose in Beziehung, die vom N. jugularis an sie herantritt.

Dieser Kehlnerv (= lat. Schnauzennerv« Reupsch) steigt von der hinteren Ventralfläche derselben Hirnabteilung abwärts, und teilt sich (vgl. Fig. 2) in einen oralen und einen längeren caudalen Ast, die zu-

³ *Carinaria*, sonst in ihren Kopfnerven fast identisch mit *Pterotrachea*, hat einen Hauptnerv nach dem Rüssel hin mehr, fast ganz parallel dem Cerebrobuccalconnectiv bis zu den Lippen, — und nicht etwa homolog einem von dessen Ästen.

sammen eine Gerade bilden. Der letzte, Jugularis posterior, biegt dann scharf geknickt ventrolateral ab, und empfängt an diesem Knick, als gerade Verlängerung seines ersten Abschnitts, eine, von Tesch schon erwähnte, dünnere Anastomose vom Cerebropedalconnectiv. Von ihren Fasern biegt ein Teil in die Fortsetzung des Jugul. post. ein (Fig. 4 a), der Hauptteil läuft durch dessen basales Stück in den oralen Ast des Jugularis, wodurch dann diese beiden Abschnitte dicker werden wie der Jugularisstamm. — Der kurze, orale Ast teilt sich alsbald dreifach: der »laterale Kehlnerv« geht mit seinem Hauptzweig an den Hautmuskeln

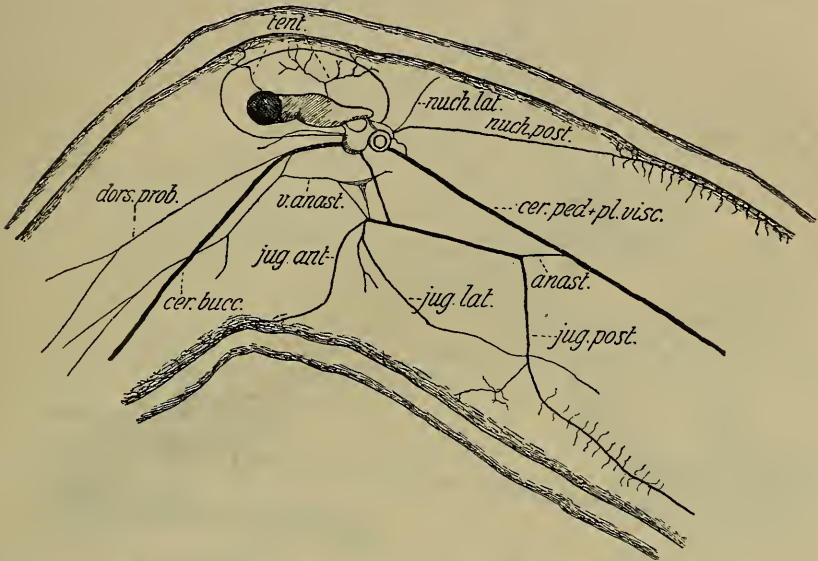


Fig. 2. Nacken- und Kehlnerv und ventrale Kopfanastomose von *Pter. mutica* von links. Nach kons. Exemplar.

der seitlichen Kehlgegend caudad; der »vordere Kehlnerv« ebenda oralwärts (Fig. 2), und setzt mit seinem Stammende an den II. Ast des Cerebrobuccalconnectivs an, ihm so »Pedal«fasern bringend; während der 3. Gabelast, viel dünner, allein diesem Zweck dient (»Oralteil der ventralen Kopfanastomose«), und zwar zugunsten des I. Cerebrobuccalastes, den er im Bogen erreicht (Gabel und Bogen sind, wie auch sonst die Kopfnerven vielfach, durch Muskelfäden gehalten und gespannt — Fig. 2, vgl. auch Fig. 4).

Der »hintere Kehlnerv« schließlich setzt nahe der ventralen Mittellinie an die Muskelhaut an, und läuft in ihr bis nahe ans Pedalganglion weiter, in kurzen Abständen mit meist etwa rechtwinkelig abgehenden Ästchen besetzt, die das Nervennetz in den Muskeln versorgen und viele Zweige zur Oberhaut schicken. Hinten geht dieser Stamm

in den vordersten ventralen Pedalnerv über, so, daß die Stelle nicht genauer bestimmbar ist; und man kann an den größeren Ästen Fasern, von beiderlei Richtung kommend, pedale und cerebrale, in sie einbiegen sehen. — Es ist nun aber recht merkwürdig, daß dieser Nerv demnach von beiden Enden her mit »Pedal«fasern ausgerüstet wird: vorn indirekt, durch die Anastomose vom Cerebropedalconnectiv. Es mag dies

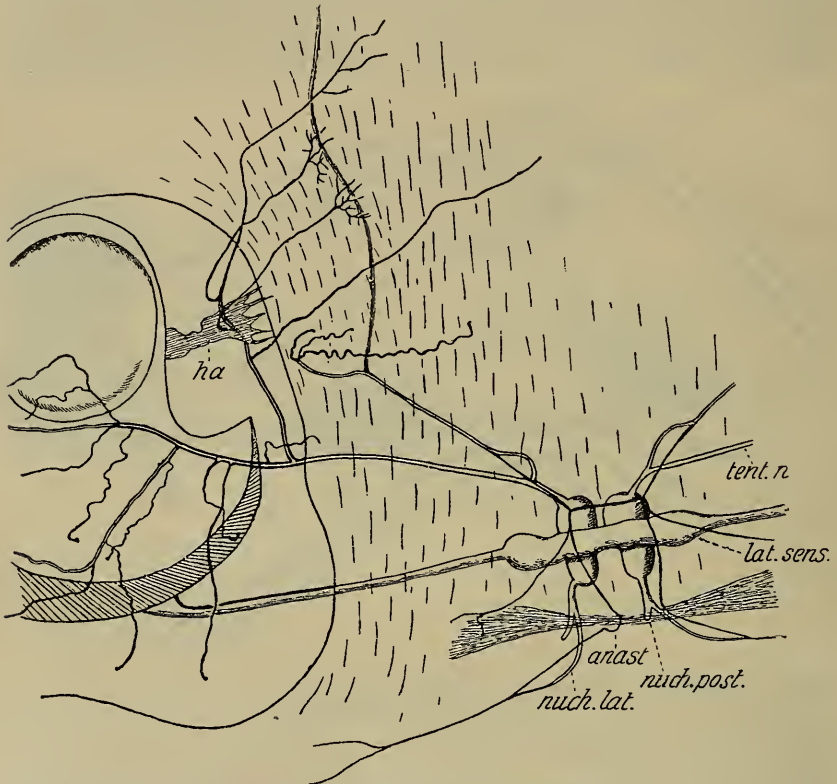


Fig. 3. Tentakelnerv und dorsales Kopfanastomosensystem von oben. Nach Präp. von *Pter. coronata*. Cerebralganglion und Umgebung durch die Hautmuskelplatte durchscheinend. *lat.sens.*, laterale sensorische Hirnabteilung; *ha*, handförmiger Augenmuskel.

wohl ein Hinweis auf eine physiologisch verschiedene Natur dieser beiden pedalen Fasergruppen sein (vgl. Abschnitt III). Denn man kann nicht etwa annehmen, der vordere ventrale Nerv des Pedalganglions würde schon im hinteren Teil des ihm und dem Kehlnerv gemeinsamen Stammes für Seitenäste gewissermaßen verbraucht, — im Gegenteil setzt er sich manchmal kopfwärts über die Stelle hin fort, wo der Jugul. post. die Muskelhaut erreicht.

Die oral-dorsale (kleinere) Abteilung des Cerebrums hat 2 Nerven

(Tschachotin). Die 2 Hauptäste des ventralen von ihnen, subocularis zu nennen, sind in Fig. 1 rechts zu ersehen; ein kleiner Zweig scheint den vordersten, handförmigen Augenmuskel zu innervieren; das Ende des Vorderastes, zweigespalten zur Epidermis unter (vor) dem Auge, gibt eine Anastomose zur Basis des Präorbitalorgans. — Der stärkere Tentakelnerv (Tschachotin: weil bei *Carinaria* zum Tentakel), dessen Stamm über und lateral vom Auge, dessen II. oral verlaufender Ast (Fig. 3) in der Stirngegend die Epidermis versorgt, gibt von seinem I. ebenso ge-

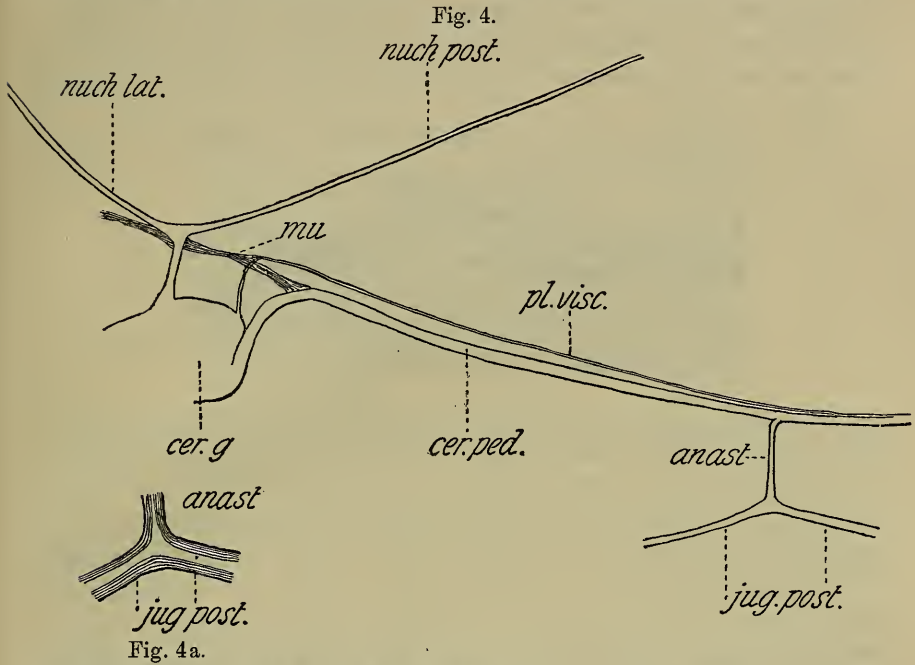


Fig. 4. Hinterende des Cerebralganglions von *Pter. coronata* von links. Skizze nach dem Leben. *mu*, Aufhängemuskel.

richteten Ast rückläufig die dorsale Kopfanastomose ab. Sie ist stets mit derjenigen der andern Körperseite durch eine Quercommissur verbunden, schickt einen Zweig zum Scheitel des Kopfes, und gesellt sich mit ihrer Hauptmasse einem Nerv zur seitlichen Nackengegend zu (Fig. 3).

Dieser ist meist nur ein Seitenast des N. nuchalis communis, der dorsal-median an der caudalen (letzten) Abteilung des Hirns ansitzt. Doch ist der Nuch. lat. auch nicht ganz selten im Ursprung von ihm getrennt und neben ihm inseriert, fast stets indessen nur auf einer Körperseite. (So wurde er als besonderer, nur manchmal auftretender Nerv von Tschachotin beschrieben.) Der Hauptteil des Nackennervs, Nuchalis posterior, zieht stets schnurstracks caudad zur Muskelhaut,

nabe der dorsalen Mittellinie, und geht an ihr fort, verbreitert und mit Änderung des optischen Bildes, wie es alle darin verlaufenden Nerven zeigen (Fig. 5); in derselben Weise wie der hintere Kehlnerv mit vielen Ästchen besetzt, und in Kontinuität mit einem Pedalnerven, dem *tergalis anterior*. Er läuft aber, unähnlich dem dortigen Verhalten, über dessen Ansatzstelle, stark verjüngt, weit hinaus (Fig. 7): das Wesentliche wird dadurch nicht geändert (s. Fig. 5). Übrigens sind diese Details — nur diese! — variabel.

Ein von der lateralen Wand des Caudalganglions dicht hinter dem Lobus lateralis entspringender dünnerer Nerv samt seiner kurzen Anastomose vom *Stachachotin* (als *basalis oculi*) und *Tesch*

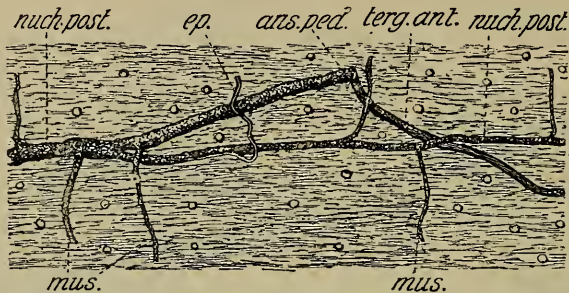


Fig. 5. Verbindungsstelle von dem vorderen dorsalen Pedalnerv (*terg.ant.*) mit dem *Nuchalis post.* bei *Pter. coronata*. *ans.ped.*, Ansatzstelle des Pedalnerv (von unten her) an die Muskelhaut; *ep.*, Epidermisast; *mus.*, Äste, in der Muskelhaut verlaufend.

beschrieben worden. Er zieht aber nicht zu den Augenmuskeln, sondern unter der Orbita mit (meist) 3 Ästen direkt zur Epidermis der Wangengegend (*N. infraorbitalis* daher, vgl. Fig. 1). Vom lateralen Hinterende der Abteilung geht das mächtige *Cerebro-pedalconnectiv* aus, (wie bekannt) mit 3 Ästen zur seitlichen Muskel- und Körperhaut in regelmäßigen Abständen (hinter der Anastomose) besetzt. Höher und mehr medial endlich findet sich hier die Ursprungsstelle des *Pleuro-visceralconnectivs*.

Es ist merkwürdig, daß die Natur dieses Nerven bisher nicht erkannt wurde. Alle Autoren haben ihn gesehen, und fast alle ihm die Innervation der »ventrolateralen Körperwände hinter dem Auge« zugeschrieben. Obgleich seine Stellung zu den Nachbarn und seine relative Stärke so genau derjenigen des betreffenden *Connectivs* der *Carinaria* entspricht, daß der linke Teil meiner Fig. 4 von dieser genommen sein könnte! Und wie dort, ist das rechte weit dicker wie das linke!⁴. In Wahrheit senkt sich dieser Nervenstamm ohne Verzweigung auf das

⁴ *Tesch* hielt den Nackennerv (seinen Nr. 9) für homolog dem *Connectiv* der *Carinaria*.

Cerebropedalconnectiv herab und verschmilzt, und zwar stets erst caudal von der Anastomose zum Kehlnerv, allmählich mit ihm; — genauer: er dringt in seine äußere Hülle ein. In ihr aber bleibt er von seinem eignen Epineurium umhüllt und von den Cerebropedalfasern scharf getrennt diesen außen angeheftet liegen, wie Querschnitte stets mit voller Deutlichkeit beweisen. Er erfährt also nur einen Schutz gegen Zerreibungen von der zähen Scheide des dickeren Stammes, ohne jede Schädigung seiner Individualität.

Bevor wir das Pleurovisceralconnectiv über das Pedalganglion hin weiter verfolgen, wollen wir dieses Ganglion selbst kurz betrachten. Es besteht jederseits ebenfalls aus 4 Anschwellungen; doch schneidet die Furche zwischen der dorsalen und oralen einerseits und der caudalen und ventralen zum andern wesentlich tiefer ein, wie die andern Trennungsfurchen, und dieser Zweiteilung des Ganzen entspricht

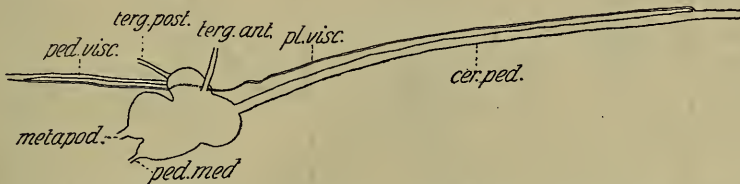


Fig. 6. Pedalganglion der *Pter. coronata* von rechts, mit Verlauf des Pleurovisceralconnectivs, nach dem Leben skizziert. Die meisten Nerven weggelassen.

die der Innervationsgebiete an Schärfe, wenn auch die feineren Äste in der Muskelhaut von einem zum andern Gebiet anastomosierend hinübergreifen, wie sie ja am ganzen Körper ein zusammenhängendes Geflecht bilden.

Die ventrale Abteilung, schmaler wie die andern (vgl. Fig. bei Tesch), entsendet schräg nach vorn und hinten den vorderen und hinteren Bauchnerv (pectoralis ant. u. post. Fig. 7), deren einer in den hinteren Kehlnerv, wie wir sahen, übergeht, der hintere in gleicher Fluchtlinie seitlich von den Suspensoren der Flosse bis ein gutes Stück hinter diese die Muskel- und Körperhaut versorgt. Vom Hinterende der Abteilung hervorkommend, legen sich die beiden »medialen Pedalnerven« beider Körperseiten sofort dicht aneinander und treten so verklebt ins Deutopod, meist schon vorher in je 2 Äste zerlegt. Rechts von ihnen entspringt noch ein asymmetrischer Nerv zur Flosse, dessen typische Verzweigung in der Flossenbasis und seine Anastomose mit dem vorderen Pedalisast Fig. 7 zeigt (N. ped. lateralis). Links wiederholt ein nahe über der Flosse sich abtrennender Ast des linken ped. med. dieses Verzweigungsbild genau. Verfolgen wir aber die Nerven auf Schnitten in das Pedalganglion, so erscheint doch die Asymmetrie wieder viel eingreifender.

Denn man kann rechts den lateralis hier noch völlig isoliert verfolgen (Fig. 8), während links keine Andeutung seines Partners zu finden ist.

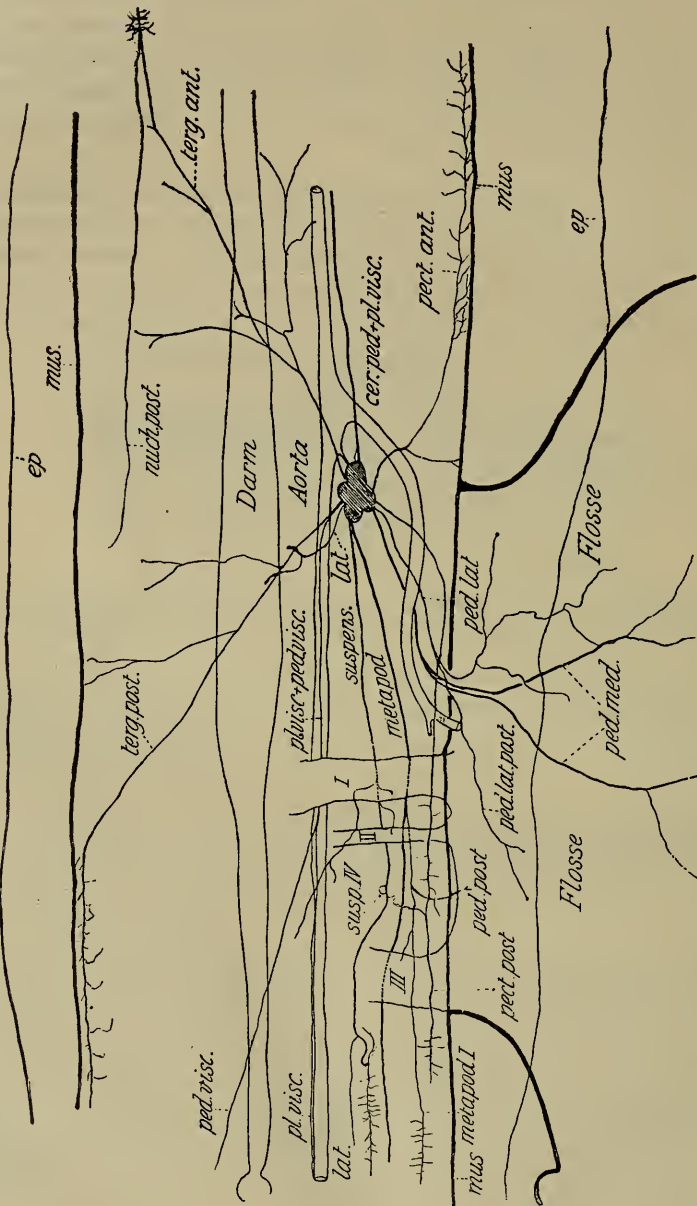


Fig. 7. Die rechtseitigen Nerven der Pedalregion einer *Pter. coronata* von rechts, Schema nach Skizzen nach dem Leben. ep, Epidermiskontur; mus, Muskelhaut; I, II, III, die 3 Suspensormuskeln des Deutopods; susp. IV, 4. Ast des Nervus suspensorius; metapod. I, 1. Ast des N. metapodialis.

— Der Verlauf der Arteria pedalis klärt uns auf. Sie geht asymmetrisch rechts von beiden pedäl. med. vorbei und zwischen diesen und dem lat.

durch. Sie muß also bei der Flossenbildung hier erst dann eingewachsen bzw. caudad verlagert sein, als die beiden mediales schon verklebt waren — ein Hinweis auf die sekundäre (»deutopodiale«) Natur der Flosse —; und hat durch Abdrängung dieser beiden Nerven nach links die Verschmelzung des linken mit dem linken lateralis ohne Zweifel begünstigt.

Die caudale Abteilung gibt zwei sehr vielseitige Nerven ab. Mehr dorsal den N. suspensorius. Von ihm geht zwischen dem ersten Suspensormuskelpaar ein Ast aus zu dessen Innervation (Fig. 7); ein stärkerer, der ihn durchbohrt und hier die ventrolaterale Körperfläche versorgt; gleich darauf ein dritter zum II. Suspensor. Nach 1—2 weiteren Muskelhautästen setzt der Stamm an diese Haut im Bogen an, auf ihr hauptsächlich nach hinten weiterziehend. Vorher, wo er die dicke Gallertschicht zwischen jener Muskellage und der Leibeshöhle von dieser her betritt, schickt er einen sehr dünnen Zweig im Rand der Gallerte schnurgerade nach hinten, zur Seitenfläche des Gewölbes, das die hier nach innen biegende Muskelschicht vor dem Herzen bildet. N. lateralis hat ihn Leuckart genannt (später wurde er nicht erwähnt). Beim ♂ ist sein vorderstes Stück auf der rechten Körperseite um vieles dicker, bis zum Penis, dessen Nerv dann hier von ihm abzweigt (den Penisnerv hat Tesch beschrieben).— Der starke »Schwanznerv«, besser Metapodialnerv, bleibt medial zwischen allen Suspensoren, streckenweise mit seinem Partner verklebt, weiter hinten in der Randschicht der Bauchgallerte hinziehend, endlich frei durch Schwanz und Schwanzfaden. Zwischen den I. Suspensoren verläßt ihn ein starker Seitennerv, mit einem pedalis posterior zur Flosse als 1. Zweig, einem Nerv zum III. Suspensor als zweitem; er durchbohrt dann diesen Muskel und läuft auf dem (geraden) Bauchmuskel bis fast zum Nucleus; in der Verlängerung des pectoralis post. diesen vertretend. Der Stamm des Metapodialnervs selbst ist vor dem Eingeweidesack nur noch mit 2 Ästen ausgerüstet, beide zu den ventrolateralen (schrägen) Muskellagen der Haut, der hintere, dicht am Nucleus, auch die Muskeln der »Deckfalte« versorgend, mit denen das Metapodium die Basis dieses Nucleus von unten her beiderseits umfaßt. Erst hinter ihm gibt der Metapodialnerv rasch aufeinander viele Äste ab; und es ist ganz charakteristisch, daß sie in diesem ganz aus einem Abschnitt des Fußes entstandenen Körperteil auch zur Dorsalfläche ziehen! Denn das ist das allen Nerven des ventrocaudalen Ganglienteiles Gemeinsame, daß sie nur die aus dem Schneckenfuß entstandenen Körperflächen und Gebilde innervieren; und anderseits die so zu kennzeichnenden Gebiete alle! —

Die orale Abteilung empfängt, wie bekannt, nur das Cerebropedalconnectiv. Von der dorsalen geht direkt seitwärts der »Flankennerv«

(N. laterodors.) zur Muskelhaut, mit dem suspensorius durch eine Anastomose verknüpft, die manchmal auf einer Körperseite in einigem Abstand neben dem Ganglion verläuft, meist indessen auf oder in seine Oberfläche eingegraben liegt (Fig. 8 *anast.*). Gerade vor diesem Stamm kommt der »vordere Rückennerv« (terg. ant.) hervor, dessen Übergang in den Nackennerv ich beschrieb; und medial neben dem laterodors. der tergalis posterior (hintere Rückennerv), links zusammen mit der linken »sekundären Pedovisceralanastomose«, rechts von ihr getrennt (vgl. Fig. 8). Er bildet, an der Muskelhaut weit nach hinten ziehend, das dorsale Gegenstück zu dem pect. post. + Metapodialast I, wie vorn der gemeinsame Stamm von terg. ant. und nuch. post. zu dem von pect. ant. und jugul. post. — Die charakteristischen Hauptäste von terg. ant. und post. sind aus der Fig. 7 zu ersehen.

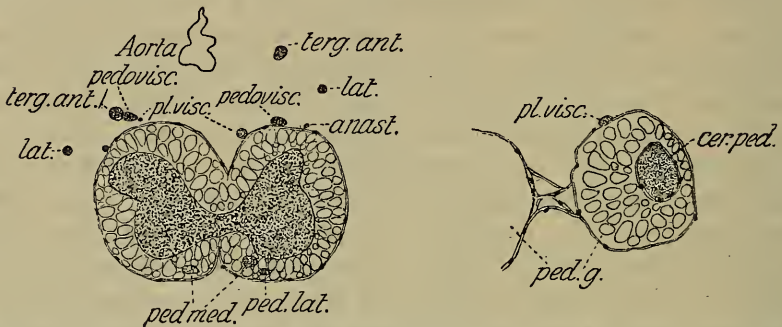


Fig. 8. Querschnitt durch das Pedalganglion von *Pter. mutica*. *anast.*, die Anastomose zwischen N. laterodors. und suspensorius; *pedovisc.*, sekundäre Pedovisceralanastomose, *pl. visc.*, Pleurovisceralconnectiv. Die übrigen Bezeichnungen s. im Text.

Median von allen diesen Nervenursprüngen liegen auf dem Ganglion die Pleurovisceralconnective. Sie lösen sich von den cerebropedalen in anscheinend ziemlich wechselndem Abstand vor dem Ganglion völlig ab. Bei großen *coronata* kann man dies rechts ohne Mühe (Fig. 6), links gerade noch sehen; bei *mutica* bedarf es meist der Schnitte. Für den Verlauf auf dem Ganglion sind solche fast immer notwendig, besonders da die Stränge, soweit sie darauf befestigt sind, erheblich verdünnt erscheinen. Sie bleiben aber von ihrer Nervenscheide umhüllt, und stehen in keinerlei Beziehungen zu dem Inhalt der Ganglien. Ich habe mich bei sehr vielen Tieren überzeugt, daß in keinem Punkt Ausnahmen vorkommen. — Das linke, dünnere Connectiv legt sich an die Pedovisceralanastomose gleich an deren Ursprung (Fig. 8), das rechte erst ein Stück weit über dem Ganglion. Eine Verschmelzung findet nicht statt. Die vereinigten Stränge liegen dann an beiden Seiten der Aorta angeklebt; schon neben dem zweiten Suspensormuskel lösen sich die Pedovisceralanastomosen davon ab, gehen schräg zu beiden Seiten des Darmes,

Äste abgebend, aufwärts, und laufen, wie schon erwähnt, dorsolateral, und zwar in der Innenschicht der Innengallerte, gerade caudad, mit vielen Ästen zur Muskelhaut besetzt und dadurch allmählich verjüngt. Die linke tritt von der Seite zum Supraintestinalganglion, die rechte von unten zu dem (höher gelegenen) Subintestinalganglion, jedoch diese erst nach der Vereinigung mit dem linken Pleurovisceralconnectiv (Fig. 10), nach der sie übrigens noch einen seitlichen Ast zur Muskelhaut und einen medialen zum Gewölbe dieser Haut vor dem Ventrikel entsendet. — Die beiden Connective rücken nach dem Abgang der Pedovisceralanastomosen oben auf der Aorta nebeneinander und verschmelzen, bleiben indessen durch ihre inneren Hüllen dauernd getrennt. Nahe vor dem Herzen (Fig. 9) sind sie wieder isoliert sichtbar, und sinken nun auf der

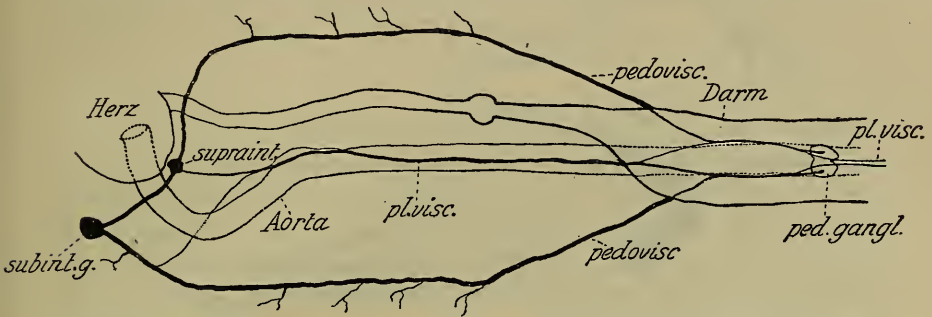


Fig. 9. Schema des Verlaufs der Pleurovisceralconnective und sekundären Pedovisceralanastomosen, von oben gesehen. Die Pedalganglien sind durch Darm und Aorta durchscheinend zu denken.

linken Seite des Gefäßes herab, so daß das rechte über dem linken steht. Das erste zieht dann geradeaus zum (linken) Supraintestinalganglion, das bei unserm Tier fast in der Mediane unter bzw. rechts von der Herzkammer angebracht ist; das linke kreuzt unter dem rechten die Aorta auf ihrer Unterfläche und steigt dann zur Vereinigung mit der rechten Pedovisceralanastomose empor. Den Darm, der auf der linken Seite der Aorta, diese kreuzend (Fig. 10), sich nach dem unteren Ende des Nucleus begibt, hier links von der Mediane (und damit beiden Intestinalganglien) gelegen, umfassen unsere Connective nicht.

Von den Intestinalganglien nur das wesentlichste Neue! Es ist bekannt, daß von dem Supraintestinalganglion außer dem gerade dorsalwärts ziehenden Osphradialnerv noch ein zweiter ausgeht, der von der linken Fläche unter der Herzspitze durch, wo er ein (von Reusch offenbar für das Stammende gehaltenes, s. Tesch) Ästchen zur Körperhaut schickt, auf die linke Herzbeutelwand tritt; sein 2. Ast hier veranlaßt Tesch, ihn als Pericardial- bzw. Herznerv zu schildern. In Wahrheit läuft sein Stamm schräg dorsocaudal am Pericard viel weiter und

teilt sich in dessen halber Höhe in 2 Hauptäste, welche die Kiemen versorgen: der caudad gerichtete ventrale die linke untere Gruppe, der bis hinter das Osphradium aufsteigende dorsale die vor dem Nucleus sich auf die rechte Körperseite erstreckende, wobei ein (bis mehrere) Zweige zwischen Osphradium und Anus auf diese Seite hinübergelangen. Er muß also Kiemennerv heißen.

Bei *coronata* kommt noch ein Nerv hinzu, ebenfalls von der linken Fläche des Ganglions, der, an der rechten Vorderfläche des Ventrikels aufwärts ziehend, erst auf halber Höhe des Vorhofs sich auf die linke Seite herumschlägt. Er tritt hier in Lage und Innervationsgebiet an die

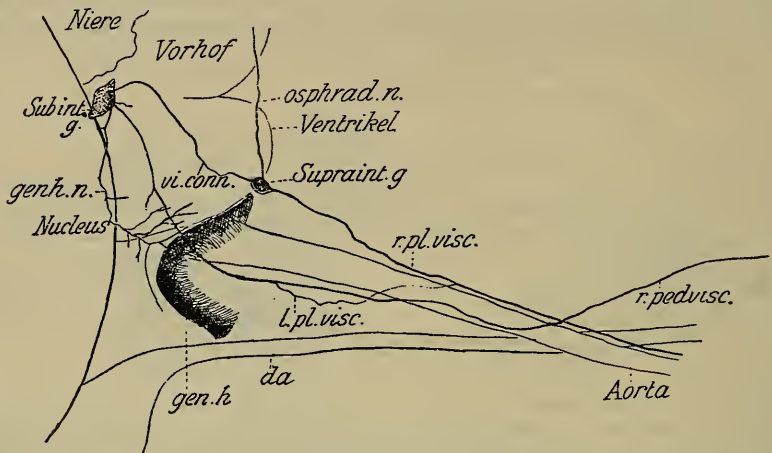


Fig. 10. Die Visceralganglien von *Pter. mutica* mit Umgebung von rechts, nach Formoltier. Die Aorta visceralis ist weggelassen. *genh*, Genitalhöcker; *genh.n.*, Genitalhöckernerv; *r.pedvisc.*, rechte Pedovisceralanastomose; *l.(r.)pl.visc.*, linkes (rechtes) Pleurovisceralconnectiv; *da*, Darm; *vi.conn.*, Visceralconnectiv.

Stelle des dorsalen Hauptastes des Kiemennervs bei den kleinen Pterotracheen, während der letzte selbst nur die linken Kiemen hier versorgt. *Pt. coronata* hat also einen dorsalen und einen ventralen Kiemennerv, und damit einen Nerv mehr, wie diejenigen Exemplare der kleinen Species, die ich darauf untersuchen konnte. Es sind zwar 2 Arten, und Stämme aus Villafranca und aus Neapel. Aber ich möchte daraufhin noch nicht behaupten, daß der Unterschied mit der Speciesgrenze scharf zusammenfällt. Jedenfalls ist es die einzige Differenz wesentlicherer Art, die ich im Nervensystem der Gattung gefunden habe!

An dem Subintestinalganglion zähle ich (abgesehen vom Visceralconnectiv und den vereinigten Pedovisceral- und Pleurovisceralsträngen) 8 Nervenursprünge, wovon 4 schon beschrieben sind. Unter den letzteren ein nahe am Vorderende aufsteigender zu »Herz und Niere«

(Reupsch), der zwischen Vorhof und Niere sich in einen vorderen, in den Vorhof zu dessen Muskeln dringenden, und den hinteren Nieren-nerv teilt. Weiter, ebenfalls weit vorn, ein ventrolateral absteigender (Fig. 10), der beim ♀ einen Genitalhöcker vor der Geschlechtsöffnung mit reichen Ästen um- und überspinnt, beim ♂, schwächer, medial an der Samenrinne, die er nach Reupsch innerviert, mit seiner Hauptmasse vorbeistreichet und die dem Höcker homologe Hautstrecke versorgt. An den zwei mächtigen Caudalstämmen zu Leber und Keimdrüse usw. im Nucleus erwähne ich das Ganglion, das der eine vorm Eintritt in jenen bildet. Von den vier kleineren noch nicht bekannten gehen zwei laterale übereinander (der dorsale stärkere in Fig. 10!) zur Muskelhaut, zwei mediale nahe über den beiden vom Caudalende zu verschiedenen Eingeweiden. — Dies Wenige genügt zur Grundlage einer kurzen Erörterung der theoretischen Bedeutung unsrer Befunde.

III.

So viel ist klar, daß wir in vorstehendem echte Pleurovisceral-connective kennen gelernt haben. Ihre Anordnung schon, dann aber deren Identität am cerebralen Ursprung mit *Carinaria*, auch in den Dickenverhältnissen, beweist es. Nur daraus könnte man versucht sein einen Einwand herzuleiten, daß der Darm von den gekreuzten Strängen nicht umgriffen wird. Aber genauere Überlegung zeigt seine Hinfälligkeit. Denn der Darm liegt beim Prosobranchientypus nicht gefesselt zwischen jenen, wie in einem Schlundring; es ist ohne Modell leicht einzusehen, daß er trotz Fixation seines Vorder- und Hinterendes leicht seitlich zwischen den Strängen herausgezogen werden kann. Und zwar nach rechts über das Subintestinalganglion hinweg, wenn das Connectiv zwischen beiden visceralen Centren unter ihm verläuft — sonst hindert es das Wegheben über das rechte Ganglion —, und umgekehrt nach links unter dem Supraintestinalganglion hindurch, sobald dies über dem Darm mit dem rechten verbunden ist. Hier, bei *Carinaria* und *Pterotrachea*, ist die letztere Lagerung des Visceralconnectivs verwirklicht: und in der Tat sehen wir den Darm nach links unter die beiden Ganglien weggesunken. Wir können aber sogar die mechanische Ursache seiner seitlichen Verschiebung genau feststellen. Bei *Carinaria* nämlich, die ja dem normalen Typus beschalter Gastropoden darin noch angehört, dringt er fast in Höhe der Ganglien in den Eingeweideknäuel. Während der Rückwärtsschiebung und Einsenkung von oben in die Gallerte aber, welche der Nucleus samt Mantelorganen bei *Pterotrachea* erfahren haben muß, hat eine Art Drehung des Ganzen (nicht aller Teile) um eine transversale Achse stattgefunden, wodurch der Pallealkomplex relativ zum Nucleus weiter dorsal verlagert wurde; anderseits ist der Darmeintritt

an die Ventralseite des höher gestreckten Eingeweidetasches verlegt. Dabei aber wurde der Darm zwischen den Connectiven herabgedrückt und herausgezogen: und zwar trat er demgemäß auf der Seite dazwischen hervor, auf der es allein möglich war, nach unten auszuweichen. Deshalb finden wir ihn links neben Ganglien und Aorta.

Man könnte nun weiter versucht sein, unsre Feststellungen für einen entscheidenden Beweis der Verschmelzung der ganzen Pleuralganglien mit den cerebralen zu halten. Das wären sie auch — aber nur unter der Voraussetzung, daß für *Carinaria* der gleiche Beweis geliefert wäre. Nachdem die vollkommene Gleichheit aller Ursprünge am Hinterende der Cerebralganglien bei beiden Tieren erkannt ist, werden beide in Hinsicht auf diese Frage gleich beurteilt werden müssen, soviel ist sicher.

Aber es scheint mir, als wäre der Schluß auf einfache Zufügung der pleuralen Centren zu den Cerebralganglien für beide nicht zwingend; eine beträchtliche Wahrscheinlichkeit mag er besitzen, jedoch ein direkter Beweis gegen eine andre Deutungsmöglichkeit ist nicht erbracht. Wenn man an die Verhältnisse mancher niederer Prosobranchier (*Docoglossen*) denkt, bei denen die Pleuralganglien in der Gestalt von Marksträngen, d. h. mit Ganglienneurone versehene, (hier) plumper und kurzer Strünke, sich mit ihrem Hinterende an die pedalen Centren anheften, so erkennt man die Denkbarkeit einer Weiterentwicklung, bei der die pleuralen Neurone auf cerebrale und pedale Ganglien verteilt würden. Es würde dann ein »interpleurales Connectiv« beide Anteile der bei andern einheitlichen Pleuralganglien verbinden, die cerebropleuralen und pleuropedalen Connective aber bis zum Verschwinden in den Ganglien verkürzt sein. (Auch für die »longecommissuraten« Monotokardier (Strombiden!), die ihre Pleuralganglien nahe an den pedalen liegen haben, wäre ein weiterer pleuraler Anteil am Cerebrum zu vermuten.)

Daß ähnliche Verteilungen früher einheitlicher Ganglienmassen bei unsern Tieren vorkommen, dafür haben wir oben einen Beweis aufgedeckt. Von den 3 Visceralganglien der *Carinaria* liefert das mittlere (Abdominalganglion) nach Teschs bestimmten Angaben die Nerven für Herz, Niere und Kieme; das linke den Osphradialnerv, das rechte die für Leber und Keimdrüse (muß also selbst schon aus Verschmelzung eines echten Visceralganglions mit dem Subintestinalganglion entstanden sein). Bei *Pterotrachea* entsprechen das linke und das rechte in ihren Innervationsgebieten zunächst den gleichgelegenen der *Carinaria*; dazu aber versorgt das linke u. a. Kiemen und Herzbeutel (Ventrikel?), das rechte Vorhof und Niere. Es sind somit die Neurone des Abdominalganglions jenes im System tiefer stehenden Tieres hier auf zwei an

den Enden des Connectivs liegende Centren verteilt, — wobei die Frage, ob die eine Species als direkter Vorfahr der andern anzusehen ist, keine Rolle spielt: denn irgendwo im Stamm muß doch dieser Vorgang, plötzlich oder vermittelt, stattgefunden haben.

Es gibt nun bei den Gattungen *Pterotrachea* und *Carinaria* eine ganze Reihe von Zügen, die besser verständlich werden, wenn man ihren Pedalganglien einen pleuralen Anteil zugesteht. Wir wollen sie in 2 Gruppen zusammengefaßt kurz betrachten. Ich betonte oben die Zusammensetzung aus 2 Hauptabschnitten bei *Pterotrachea*: die gleiche Eigentümlichkeit ist bei *Carinaria* fast noch schärfer ausgeprägt; fehlt aber vollkommen den Atlantiden (nach allen Autoren). Wir haben uns weiter überzeugt, daß der hintere Abschnitt alle auf den Gastropodenfuß beziehbaren Körperteile innerviert, ebenso ist es bei *Carinaria*. Der vordere dagegen schickt alle seine Nerven zu den dorsalen und lateralen Körperdecken, Gebieten also, welche bei letzterer Species, die noch eine andern Prosobranchiern ähnliche Lagerung ihres Eingeweidekomplexes und einen Mantel besitzt, diesen im Umkreis umgeben, und bei ihren mit größerer Schale ausgerüsteten Vorfahren zur Mantelregion gehört haben müssen.

Zum andern ähnelt die Pedovisceralanastomose gar nicht den vielen Nervenverschmelzungen, denen wir begegnet sind. Zunächst steigt sie bei *Carinaria* vom Pedalganglion senkrecht zum Nucleus empor, während jene alle in der Längsrichtung des Tierkörpers streichen, was die Vorbedingung ihrer Entstehung war. Vor allem aber, so verschieden sie auch untereinander sind, alle kommen entweder durch Begegnung von Nerven zustande, sei es von Stämmen (pect. ant. und jugul. post.), sei es von Hauptast mit Stamm (terg. ant. und nuch. post., Fig. 5); oder durch Verschmelzung parallel verlaufender Äste (jugul. post. und sein Anastomosenanteil, Fig. 4a) bzw. Ast mit Stamm (dors. Kopfanast. und nuch. lat., Fig. 3) — vielleicht wird auch die »Begegnungsentstehung« stets so eingeleitet. Jedenfalls nehmen immer von beiden Seiten her die Nerven zur Vereinigungsstelle hin an Dicke ab! — Die »Pedovisceralanastomose« dagegen läßt keine Spur eines Zusammenwachsens aus 2 Nerven erkennen, so wenig wie alle Connective. Sie verjüngt sich vom Pedalganglion an ständig in der Richtung nach dem betreffenden visceralen, und ist an diesem am dünnsten (mit Tesch). Verwachsen eines Nerven mit dem Ganglion, das er berührt, dürfen wir als Entstehungsursache nicht annehmen: wir haben zudem selbst ein Beispiel dafür im Verlauf der Pleurovisceralconnective auf dem Pedalganglion gefunden, wie wenig solche Einbeziehung berührender Nerven auch bei diesen Tieren statthat. Es zeigen sich also die Pedovisceralanastomosen als unvergleichbar den verschiedenen, während der Ausbildung erst

dieser Gattungen zustande gekommenen Typen sekundärer Nervenverbindungen; und man wird geneigt sein, da der Unterschied darauf beruht, daß jene Pedovisceralanastomose keine Spuren von der Art ihrer Genese mehr tragen, bei ihnen an ältere, den Prosobranchiern allgemeiner eigne, Anastomosentypen zu denken: die Zygosen der pleuralen und visceralen Mantelnerven. Das wäre denn ein weiteres Argument für einen pleuralen Anteil in den Pedalganglien. Natürlich würde er deren vorderen (oberen) Hauptabschnitten entsprechen, von denen die Anastomosen ja ausgehen.

Es liegt mir aber nun die Meinung fern, zugunsten dieser Ansicht hier einen bindenden Beweis geliefert zu haben. Was ich mit diesen kurzen, zum Teil nur andeutenden Bemerkungen bezweckte, war nur zu zeigen, daß sehr ernsthafte Gründe für eine Verteilung der pleuralen Neurone, und damit für die ältere Anschauung von der pleuralen Natur eines Abschnitts der Pedalganglien, geltend gemacht werden können. Es scheint mir nicht richtig, das Augenmerk nur auf die, allerdings sehr wichtige, Ursprungsstätte des Pleurovisceralconnectivs zu richten, und darüber jene andern Merkmale ganz zu übersehen, oder doch für die Beurteilung in zweite Linie zurückzustellen, die ebenfalls einer vergleichend-morphologischen Wertung und Erklärung bedürfen. Eine Hypothese möchte ich hierdurch aber nicht aufstellen; dafür wird — vielleicht — die Möglichkeit gegeben sein, wenn sich eine Vergleichung mit den Verhältnissen der Pedalganglien sämtlicher Verwandter erst durchführen läßt.

3. Die Wahrheit über *Thaumatoxena* Breddin et Börner.

Neue Beiträge zur Kenntnis der myrmecophilen und termitophilen Phoriden Nr. 1.

Von H. Schmitz S. J. (Sittard, Holland).

ingeg. 25. April 1915.

Die *Thaumatoxena*-Literatur, zu welcher hier nur diejenigen Publikationen gerechnet werden, die über *Thaumatoxena* neue Angaben oder Ansichten enthalten, umfaßt folgende 6 Abhandlungen:

- 1) Breddin und Börner, Über *Thaumatoxena wasmanni*, den Vertreter einer neuen Unterordnung der Rhynchoten, in: Sitzber. Gesell. naturforsch. Freunde, Berlin 1904, S. 84—93, i. t. Sitzung v. 10. Mai 1904.
- 2) Filippo Silvestri, Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell' Eritrea, in: Redia, Vol. 3 [1905], p. 341—359, fig. 1—22. Erschienen 28. Sept. 1906.
- 3) C. Börner, *Braula* und *Thaumatoxena*, in: Zool. Anz., Bd. 32, [1908], S. 537 bis 549, Fig. 1—8. Nr. 19 v. 4. Febr. 1908.
- 4) Ivar Trägårdh, Contributions to the knowledge of *Thaumatoxena* Bredd. et Börn., in: Arkiv f. Zoologi, Vol. 4, No. 10, 12 pp., 7 figg., 12. Dez. 1908

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Brüel Ludwig

Artikel/Article: [Über das Nervensystem der Heteropoden. I. Pterotrachea. 530-548](#)