

Lebens unbedingt bejahend zu beantworten ist, dass ferner die Erklärung, wie schon Mach hervorgehoben hat, nur in einer möglichst genauen und umfassenden Beschreibung besteht und dass mithin zu der Erklärung des Lebens schon lange, wenn auch teilweise unbewusst, in reichem Maße beigetragen worden ist. [79]

Ueber die Gattung *Pleurotomaria*. Von Dr. Karl Hescheler in Zürich.

Kaum ein zweiter Tierstamm dürfte sich so wie derjenige der Mollusken für vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien geeignet erweisen. Kleinere wie größere Gruppen der Weichtiere bieten dem Forscher Gelegenheit, die schönsten, oft geradezu lückenlosen Formenreihen aufzustellen, an denen sich die allmähliche Veränderung eines Organs (z. B. von Schale, Mantel, Fuss), einer Organgruppe, oft der ganzen Organisation demonstrieren lassen, wobei, was besonders wichtig erscheint, meistens die für die Umgestaltungen in Betracht fallenden biologischen Momente klar zu Tage treten. Auch die Resultate der ontogenetischen und paläontologischen Forschung stehen auf diesem Gebiete durchwegs in bester Harmonie mit der vergleichend-anatomischen Betrachtungsweise. Es kann nicht verwundern, dass gerade ein Zoologe, dem wir für die Kenntnis des Weichtierstammes außerordentlich viel verdanken, nämlich Plate, sich in nachdrücklicher Weise gegen die in jüngster Zeit wider die phylogenetische und vergleichend-anatomische Forschungsmethode erhobenen Vorwürfe gewendet hat¹). Dank einer großen Anzahl vorzüglicher Arbeiten aus früheren und aus den letzten Jahren gehört die Malakozologie zu den am besten durchforschten Arealen der zoologischen Wissenschaft. So verschieden im einzelnen die Ansichten und Standpunkte der in Betracht fallenden Autoren sein mögen, lässt sich doch gegenwärtig hier eine weitgehende Uebereinstimmung in den Hauptresultaten konstatieren; es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass die neueren größeren Untersuchungen sozusagen alle, wenn sie die Verwandtschaftsverhältnisse der Weichtiere erörtern, diese durch einen Stammbaum zu veranschaulichen suchen. Man braucht kein Freund solcher Stammbäume zu sein, um zugeben zu können, dass gerade auf diesem Gebiete als letztes Resultat und als Zusammenfassung der Detailforschung derartige phylogenetische Spekulationen auf möglichst sicherem Boden stehen, soviel Sicherheit bieten, als überhaupt bei solchen Problemen verlangt werden kann.

Halten wir uns an die eine Klasse der Gastropoden, so zeigt sich, dass die moderne Forschung in der Annahme der einheitlichen Ab-

1) Plate, L. Ein moderner Gegner der Descendenzlehre. Biol. Centralbl., Bd. 21, 1901; Nr. 5 u. 6.

stammung dieser Abteilung enig ist; ebenso herrscht darin Uebereinstimmung, dass die niederen Formen unter den Prosobranchiern, nämlich die Diotocardier, der Urform der Schnecken am nächsten stehen. Von den Vorderkiemern leiten sich durch Vermittlung der beschalteten Tectibranchier die Opisthobranchier und die Pulmonaten (*Euthyneura*) ab. Der vor einigen Jahren erbrachte Nachweis des Vorkommens eines chiastoneuren Nervensystems bei einigen primitiven Euthyneuren (*Actaeon*, *Chilina*) darf zu den interessantesten Resultaten zoologischer Forschung gerechnet werden. Enig ist man wiederum darin, dass unter den Mollusken im allgemeinen die Amphineuren am meisten primitive Züge bewahrt haben. Unter Berücksichtigung der Chitonidenanatomie wurde alsdann in den letzten Jahren von den verschiedensten Seiten eine gemeinsame Stammform für die Gastropoden, Scaphopoden und Lamellibranchier aufgestellt, der man den Namen *Prorhipidoglossum* beilegte. Von den Cephalopoden wird allgemein angenommen, dass sie sich sehr frühzeitig von der Entwicklungsrichtung der übrigen Mollusken abgezweigt haben. Das *Prorhipidoglossum* wird übereinstimmend als bilateral-symmetrisches Mollusk mit napfförmiger Schale, etwa von der Gestalt einer *Patella*, geschildert. Es besaß eine Mantelhöhle, die hinten am tiefsten war und hier den vollkommen symmetrisch gelagerten Pallialkomplex barg: median den After, rechts und links daneben die Nierenöffnungen, die wohl auch zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte dienten, weiter nach außen rechts und links je eine typische Molluskenkieme, ein Ctenidium, mit zugehörigem Sinnesorgan, Osphradium. Eine oder ein paar Hypobranchialdrüsen waren wohl auch vorhanden. Blieben nun bei der weiteren Entwicklung die Scaphopoden und Lamellibranchier bilateral-symmetrische Tiere, so wurden die Gastropoden asymmetrisch, indem sich bei ihnen Eingeweidessack und Schale in einer meist rechts-, selten linksgewundenen Spirale aufwanden; bei allen Schnecken verlagerte sich auch der ursprünglich hinten gelegene Pallialkomplex nach vorn (Torsionsvorgang). Wie diese beiden Facta, die spiralgige Aufwindung und die Torsion miteinander im Zusammenhange stehen, und welches die eigentliche Ursache dieser Vorgänge war, darüber herrscht bis jetzt noch keine Uebereinstimmung der Ansichten. Thatsache ist, dass die niederen Diotocardier in ihren Organisationsverhältnissen einem hypothetischen *Prorhipidoglossum*, bei dem der Pallialkomplex nach vorn verlagert, Schale und Eingeweidessack spiralgig gewunden sind, wesentlich entsprechen; bei den höheren wird alsdann wie bei den Monotocardiern und Euthyneuren die eine Hälfte des Pallialkomplexes, die rechte, d. h. die vor der Drehung linke, zurückgebildet. Unter den niederen Diotocardiern sind verschiedene, die, äußerlich wenigstens, bilateral-symmetrisch erscheinen, eine nicht spiralgig-gewundene, napfförmige Schale besitzen (Fissurelliden, Patelliden). Man ist enig, dass es sich

hier um sekundäre Ausbildung der bilateralen Symmetrie handelt und dass diese Formen von spiralig gewundenen abzuleiten sind. Die Uebereinstimmung der Ansichten geht noch weiter. Seit längerer Zeit wird die Gattung *Pleurotomaria* unter den heute lebenden Schnecken als diejenige betrachtet, welche der Stammform der Gastropoden am nächsten steht. Von ihr, resp. ihren nächsten Verwandten leiten sich also die übrigen Diotocardier ab. Zu diesem Schlusse gelangte man einerseits in Hinsicht auf das hohe Alter der Gattung, die sich in den ältesten fossilführenden Schichten schon findet, andererseits vor allem auch auf Grund der Schalencharaktere. Die Organisation des äußerst seltenen Tieres blieb aber bis in die jüngste Zeit sozusagen gänzlich unbekannt.

Nach diesen etwas weitschweifigen allgemeineren Bemerkungen komme ich nun auf die Sache, von der hier die Rede sein soll. Heute liegen nämlich Untersuchungen vor, die uns einen vollen Einblick in den Bau der interessanten Tierform gewähren, und man wird es deshalb vielleicht nicht als überflüssig oder unbescheiden ansehen, wenn ich mir erlaube, hier über die Resultate dieser Forschungen zu referieren.

Im Jahre 1898 veröffentlichten E. L. Bouvier und H. Fischer in den Archives de zool. expér. (3) T. 6 unter dem Titel: „Étude monographique des Pleurotomaires actuels“ eine erschöpfende Zusammenfassung alles dessen, was bis dahin über das Genus bekannt war und fügten die Resultate einer anatomischen Untersuchung bei, die sie an einem, allerdings stark lädierten, Exemplar von *Pl. Quoyana* durchführen konnten. Sie mussten sich darauf beschränken, die Radula, Kiefer, Augen, Otocysten und das Nervensystem zu beschreiben. Seitdem sind nun mehrere Exemplare von *Pl. Beyrichii* aus den japanischen Gewässern in die Hände von Zoologen gelangt. So liegt denn heute eine ausführliche Darstellung der gesamten Organisation dieser Species von Martin F. Woodward (Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 44, 1901) vor, und fast gleichzeitig publizierten E. L. Bouvier und H. Fischer in den Compt. rend. Ac. Sc. Paris T. 132 Nr. 9 und 13 zwei vorläufige Mitteilungen über die Anatomie der gleichen Art. Wir halten uns hier zunächst an die Darstellung von Woodward und entgehen wohl dem Vorwurf der Ungerechtigkeit gegenüber den früheren Untersuchern, indem wir den Leser auf die citierte Litteratur verweisen.

Die Untersuchung von drei Exemplaren von *Pl. Beyrichii* ergab in den Hauptpunkten folgendes:

Außeres. Der Fuß, von großer Ausdehnung, zeigt an seinem Vorderrande eine transversal verlaufende Rinne; seine Seitenflächen sind mit kleinen Papillen besetzt, während auf der durch die zwei Epipodialfalten abgegrenzten Dorsalfläche solehe mangeln. Dieses

Epipodium, das bis zum Hinterende des Fußes reicht, ist noch sehr einfach gestaltet und entbehrt jener längeren Tentakel und Anhänge, wie sie bei anderen *Diotocardia rhipidoglossa* oft in sehr reicher Ausbildung auftreten. Die Dorsalfläche des Fußes trägt ein multispirales Operculum, das relativ klein ist und nicht annähernd bei zurückgezogenem Tier die Mündung der Schale verschließen kann. Es soll wohl eher den ausgestreckten Fuß gegen Reibung von seite der aufliegenden Schale schützen. Vermutlich ist es ein, wenigstens bei *Pl. Beyrichii* in Rückbildung begriffenes Organ. Der Kopf mit cylindrischer Schnauze trägt auf der Ventralseite subterminal die Mundöffnung, ferner zwei Tentakel, deren freie Enden Tendenz zur Verästelung zeigen. Zwei kleine Augen liegen auf niedrigen Erhöhungen hinter der Basis der Tentakel und sind vom einfachen Bau offener Augengruben. Der Mantel umgiebt rings den Eingeweidessack, sein freier Rand ist mit Papillen besetzt, die am besten vorn ausgebildet sind, wo die Mantelfalte die geräumige Mantelhöhle schützt. Der dem Schalenschlitz entsprechende Mantelschlitz ist am konservierten Material kaum wahrzunehmen.

Höchstes Interesse bietet die Beschreibung des Pallialkomplexes. Wir treffen an: einmal zwei zweizeilige gefiederte Ctenidien, vom Bau derjenigen der *Rhipidoglossa zygobranchia*, symmetrisch gelagert, aber von ungleicher Größe, nämlich das auf der linken Seite gelegene sehr viel größer (*very much larger*) als das auf der rechten Seite. Die Kiemen sind, wie der Pallialkomplex im allgemeinen, an der Mantelfalte d. h. an der Decke der Mantelhöhle befestigt, ihr Vorderende ragt frei in die Mantelhöhle vor. In dem nach unten gerichteten, freien Rande der Kiemenaxe verläuft das zuführende, im entgegengesetzten, festgewachsenen das abführende Kiemengefäß. Ohne auf weiteres einzugehen, sei noch erwähnt, dass Stützstäbe, die in den Kiemenblättchen vorkommen, weniger an ähnliche Gebilde bei Lamellibranchiern als eher an solche bei Cephalopoden erinnern. Als Osphradium wird ein Streifen verdickten Epithels am ventralen äußeren Rande der freien Partie der Kieme gedeutet, ein entsprechendes Verhalten wie bei *Haliotis*. Die Hypobranchialdrüsen sind sehr stark entwickelt und nehmen die ganze Fläche der Mantelfalte zwischen den beiden Kiemen ein; sie sind nur unvollständig getrennt und zeigen eine Struktur ähnlich wie das Adernetz eines Blattes; doch, so heißt es ausdrücklich, zeigt die mikroskopische Untersuchung, dass es sich um eine echte Schleimdrüse handelt. Diese Bemerkung wird mit Rücksicht darauf, dass die vorderen Spitzen der Hypobranchialdrüsen einst für die Nierenöffnungen gehalten wurden, gegeben; wir heben sie aber hier aus einem andern, später zu besprechenden Grunde hervor. Zwei accessorische Drüsen finden sich hinter den hypobranchialen

an der Basis jeder Kieme, die linke weitaus größer als die rechte in Uebereinstimmung mit der allgemeinen Asymmetrie der Pallialorgane. Das Rektum liegt nicht ganz median, sondern ist etwas nach rechts verschoben. Zwei Nieren sind vorhanden, different in Struktur und Funktion; die linke, im oberen linken Winkel der Mantelhöhle, öffnet sich mit schlitzförmiger Mündung neben dem Rektum, sie ist als Papillarsack ausgebildet und besitzt allein eine Verbindung mit dem Pericard gerade wie bei *Haliotis* und *Trochus*. Die rechte Niere, sehr groß und von kompliziertem Bau, ist das Hauptexkretionsorgan und dient zugleich zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte. Sie erstreckt sich sehr weit in den Körper hinein und öffnet sich durch einen drüsigen, verlängerten Ausführungsgang in die Mantelhöhle. Die Wandung der rechten Niere wird von venösem Blute durchströmt, während die linke vermutlich Blut aus dem Vorhof des Herzens erhält. Wir sehen also im ganzen den typischen Pallialkomplex eines primitiven Diotocardiens aus der Abteilung der *Rhipidoglossa zygobranchia* vor uns: in der Mitte der After, rechts und links daneben die Nierenöffnungen, rechts und links weiter außen die Ctenidien mit den zugehörigen Osphradien, schließlich die Hypobranchialdrüsen. Wir wollen vor allem noch die deutlich ausgesprochene Asymmetrie des ganzen Komplexes beachten, die rechte Hälfte ist gegenüber der linken wesentlich reduziert.

Geschlechtsorgane. Von den drei Exemplaren waren zwei Weibchen, eines ein Männchen. Die Gonade liegt wie bei anderen Prosobranchiern dorsal von der Verdauungsdrüse und erstreckt sich in die Windungen des Eingeweidetasches hinein. Die Geschlechtsprodukte werden vermutlich in reduzierte Coelomräume entleert, die sich schließlich zu einem Gange vereinigen, der in die distale Partie der rechten Niere führt. Beim Männchen findet sich keine weitere Komplikation des Geschlechtsapparates, beim Weibchen dagegen modifiziert sich der Endabschnitt des rechten Ureters dadurch, dass er stark drüsige Wände erhält und so zu einem richtigen Ovidukt wird. In diesem Punkt erhebt sich *Pleurotomaria* auf eine höhere Differenzierungsstufe als manche Rhipidoglossen und nähert sich den Trochiden. Es ist dies wiederum ein Beispiel dafür, dass recht primitive Formen keineswegs in der ganzen Organisation ursprüngliche Charaktere zu zeigen brauchen; um nur an eines zu erinnern, steht *Actaeon*, diese höchst interessante, prosobranchierähnliche Uebergangsform unter den Tectibranchiern gerade auch in Bezug auf die Geschlechtsorgane auf einer höheren Organisationsstufe als die meisten anderen näheren Verwandten.

Darmkanal. Kiefer ganz schwach entwickelt. Die Speicheldrüsen bilden eine kompakte Masse, ihre Ausführungsgänge münden über dem Zungenapparat. Die komplizierte Buccalmuskulatur setzt

sich wie gewöhnlich aus solchen Muskeln, die die ganze Buccalmasse und solchen, welche speziell den Zungenapparat bewegen, zusammen; letztere zeigen in ihrer Anordnung große Uebereinstimmung mit der bei *Patella*. Der Anfangsteil des Oesophagus ist zu einem Kropf erweitert, dessen Inneres mit Papillen bedeckt erscheint; zwei Oesophagealtaschen mit Faltenbildungen treten auf; das Ganze zeigt eine Drehung um die Längsaxe von rechts nach links, der Fixpunkt liegt dabei vorn; alles Verhältnisse, die durchaus übereinstimmen mit denen anderer Diotocardier, bei welchen diese Teile in letzter Zeit sehr genau untersucht wurden (Amaudrut)¹⁾. Im weiteren heben wir nur noch das Vorkommen eines stark entwickelten Spiraloecocums am Magen hervor, auch wieder eine Bildung, die bei den Diotocardiern weit verbreitet ist und auf deren größere Bedeutung speziell mit Rücksicht des Bestehens eines gleichartigen Coccums bei Cephalopoden hingewiesen wird.

Blutgefäßsystem. Das Herz, in einem geräumigen Pericard eingeschlossen, ist typisch zygobranch, mit Ventrikel, der vom Rektum durchbohrt wird und zwei Vorhöfen. Hinten entspringt von der Herzkammer eine gemeinsame Aorta, die sich bald in eine vordere und hintere Arterie teilt. Venensystem größtenteils lacunär. Ein Coelom ist nur durch die Pericardial-, Renal- und Genitalhöhlen repräsentiert.

Das Nervensystem bietet wiederum ganz besonderes Interesse. (Es ist nicht zu vergessen, dass Bouvier und Fischer schon früher eine ziemlich ausführliche Darstellung des Nervensystems von *Pl. Quoyana* gaben.) Was es vor allem auszeichnet, ist der Mangel an distinkten Ganglien. Die Stellen, wo sich bei den anderen Gastropoden spezifische Ganglien konzentriert haben, sind größtenteils nur durch stärkere Anhäufung von Ganglienzellen angedeutet und äußerlich an ihrer orangeroten Färbung kenntlich. Die Cerebralcentren stellen ein Band dar, an dem sich die verbindende Kommissur, die durchaus gangliös ist, nur durch die geringere Breite erkennen lässt. Die für die Diotocardier charakteristische Labialkommissur fehlt nicht, und mit ihr entspringen die Buccalnerven, die zu zwei stark verlängerten, miteinander durch eine Kommissur verbundenen Buccalganglien ziehen. Cerebropedal- und Cerebropleuralkonnective sind mit Ganglienzellen besetzt, beide ziehen getrennt zu den großen im Fuße gelegenen markhaltigen Nervenstämmen, die als Pleuropedalstränge bezeichnet werden und die, wie von den Diotocardiern bekannt, durch zahlreiche Querkommissuren verbunden sind. Eine Rinne zeigt äußerlich die Trennung des pleuralen und pedalen Teiles dieser ventralen Markstämme. Die verbindenden Kommissuren gehen von beiden Parteien, der pleuralen wie der pedalen ab, vermutlich ebenso die übrigen von diesen Strängen

1) Amaudrut, A. La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. scienc. nat., Zool. (8). T. 7. 1898.

abtretenden Nerven. Von besonderer Wichtigkeit ist das Verhalten der Pleurovisceralkonnective (Visceralkommissur), welche die Chiastoneurie aufs allerdeutlichste zeigen; sie entspringen (da ja distinkte Pleuralganglien fehlen) von den Pleuropedalkonnectiven; der supra-intestinale Ast geht mehr dem Cerebralcentrum genähert vom rechten Konnectiv, der subintestinale Ast mehr dem Pedalstrang genähert vom linken Konnectiv ab. Besondere Supra- und Subintestinal-, sowie ein Visceral-(Abdominal-)ganglion fehlen; dagegen sind die Pleurovisceralkonnective bis zur Abgangszelle der Kiemennerven mit Nervenzellen besetzt, und wo sie von den Cerebropleuropedalkonnectiven abgehen, zeigen diese letzteren eine stärkere Anhäufung von Ganglienzellen, so dass man hierin eine Andeutung von Pleuralganglien erblicken darf. Im Verlaufe der Kiemennerven, in der Nähe der Ctenidien, tritt jederseits ein sehr stark entwickeltes Branchialganglion auf. Ein großer, von den Pleuropedalkonnectiven entspringender Mantelnerv war nicht aufzufinden, wohl treten aber von dort mehrere kleinere Nerven ab, die hauptsächlich die Seitenteile des Kopfes innervieren.

Von den Sinnesorganen werden außer den Augen und Osphradien noch die Otocysten erwähnt, die viele kleine Otoconien enthalten.

Eine eingehende Beschreibung wird der Radula gewidmet unter Vergleich der früheren Angaben von Dall und Bouvier und Fischer. Es ergibt sich, dass diese Radula, obwohl sie äußerst kompliziert gebaut ist, doch die primitivste unter den Rhipidoglossen und den Gastropoden überhaupt vorstellt, speziell infolge des Mangels scharf geschiedener Regionen in den transversalen Reihen der Zähne.

In der Diskussion der Befunde am Nervensystem hebt Woodward nochmals hervor, dass sich bei den anderen Gastropoden die Pleuralcentren offenbar da konzentriert haben, wo bei *Pleurotomaria* die Visceralkommissur abgeht. Dies scheint ihm von Wichtigkeit für die Ableitung der Monotocardier, indem *Pl.* für diese wie für die übrigen Diotocardier den Ausgangspunkt bildet, und sich offenbar bei den Monotocardiern die Pleuralganglien gegen die cerebralen, bei den Diotocardiern gegen die pedalen verschoben. Zu der immer noch strittigen Frage der Auffassung der Monotocardierniere nimmt Verfasser Stellung im Sinne Perrier's, indem er in der Monotocardierniere das Verschmelzungsprodukt der beiden Diotocardiernieren erblickt.

Vergleichen wir nun sofort die Resultate der neuesten Untersuchungen Bouvier's und Fischer's an demselben Objekte (1 Expl. von *Pl. Beyrichii*), die allerdings erst in der Form vorläufiger Mitteilungen vorliegen und sich noch nicht über alle Organe ergehen, so lässt sich im großen und ganzen eine erfreuliche Uebereinstimmung konstatieren. Der Mangel eines Epipodiums und Mantelschlitzes, der erwähnt wird, dürfte wohl auf die starke Kontraktion bei der Fixierung des Tieres zurückzuführen sein. Auch diese Autoren konstatieren, was

besonders betont werden soll, an den Kiemen trotz ihrer symmetrischen Lage eine Verschiedenheit der Größe. Nach ihnen sind diese Ctenidien jedoch für die Atmung unzureichend; sie nehmen nur die vordere Partie der Mantelhöhle ein. *Pleurotomaria* verhält sich hierin primitiv; bei den übrigen Diotocardiern haben sich die Kiemen sekundär bis an den Grund der Mantelhöhle verlängert. Dafür tritt nun bei *Pleurotomaria* ein auxiliäres Respirationsorgan auf, das ganz den Eindruck einer Lunge von *Helix* z. B. erweckt. Ein Vergleich mit den Angaben Woodward's zeigt ohne weiteres, dass es sich um das von letzterem als Hypobranchialdrüse beschriebene Gebilde handelt. In der That ist diese Region nach Bouvier und Fischer z. T. auch drüsig und kann so einerseits die Hypobranchialdrüse der aquatilen, andererseits die Lunge der terrestrischen Prosobranchier aus sich hervorgehen lassen. Die Beschreibung von Darmkanal und Nervensystem stimmt wesentlich mit derjenigen Woodward's überein, namentlich wird auch das Fehlen distinkter Ganglien betont.

Das Gesamtbild der Organisationsverhältnisse von *Pleurotomaria* zeigt uns also, dass es sich um einen Diotocardier aus der Gruppe der zygobranchen oder zweikiemigen Rhipidoglossen handelt, aber um eine Form, die jedenfalls sehr viele primitive Züge aufweist, so viele wie kein anderer Vertreter unter den näheren Verwandten, ferner einige Merkmale von ganz einzig dastehendem ursprünglichem Charakter. Dieses Resultat muss den vergleichenden Anatomen mit großer Befriedigung erfüllen. Schon längst hat er auf Grund des hohen Alters, der Schalenverhältnisse und des wenigen, was sonst über die äußere Organisation des Tieres bekannt war, diesem einen Platz an der Wurzel des Gastropodenstammes angewiesen und geschlossen, dass die innere Organisation eine entsprechende sein werde. Würde man ihm die Aufgabe gestellt haben, ein Modell zur Erläuterung der noch unbekanntem Anatomie von *Pleurotomaria* zu konstruieren, so würde dieses Bild sicherlich den nun konstatierten thatsächlichen Verhältnissen in allen wesentlichen Punkten entsprechend gewesen sein. Das befriedigende Gefühl, das diese neuen Untersuchungen hervorrufen, lässt sich wohl vergleichen mit jenem, das den Chemiker erfasst, wenn er ein neuentdecktes Element glatt und sauber in eine Lücke des periodischen Systems einreihen kann. Allen denjenigen, welche der phylogenetischen und vergleichend-anatomischen Forschung noch nicht jede Berechtigung absprechen, werden die Ergebnisse dieser *Pleurotomaria*-Untersuchungen sicherlich große Freude bereiten.

Wir möchten noch ganz besonders auf die höchst interessanten Verhältnisse des Pallialkomplexes hinweisen. Trotzdem die Kiemen symmetrisch gelagert sind, ist die linke wesentlich größer als die rechte und auch andere Teile des Komplexes sind in ähnlichem Sinne beeinflusst. Diese Thatsache ist von höchster Bedeutung einmal für die

Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Rhipidoglossen, andererseits für die Frage nach der Ursache der Entstehung der Torsion und Asymmetrie bei den Gastropoden. Was das erste anbetrifft, zeigt sich, dass die Verwandtschaftsverhältnisse ganz richtig aufgefasst worden sind, namentlich darin, dass man die Fissurelliden als eine von der direkten Entwicklungsrichtung abgezweigte Gruppe ansah, bei der sekundär wieder vollkommen symmetrische, abgerollte, napfförmige Schalen auftraten und damit im Zusammenhang auch eine vollkommene Symmetrie des Pallialkomplexes, insbesondere zwei vollkommen gleich große Ctenidien sekundär erworben wurden. Es sei an dieser Stelle gleich auf die Wichtigkeit der kürzlich publizierten Angaben von Pelseener¹⁾ über *Scissurella*, einer zu den Pleurotomariiden gerechneten Form, hingewiesen. Bei dieser *Scissurella*, die schon bedeutend höher differenziert erscheint als *Pleurotomaria*, ist auch die Asymmetrie des Pallialkomplexes viel stärker ausgesprochen. Die beiden Ctenidien sind nicht mehr symmetrisch gelagert, das linke viel größer als das rechte und dieses letztere auch nur noch einseitig gefiedert. So ist jetzt die Serie, die uns die Hauptstadien der Entwicklung der Gastropoden demonstriert, fast lückenlos: Ausgangspunkt das hypothetische *Prorhipidoglossum*, vollkommen symmetrisch, mit ungedrehtem, hinterständigem Mantelkomplex, mit zwei gleich großen, symmetrisch gelagerten Ctenidien. Es erfolgt die Torsion, das Nervensystem wird chiasmoneur, die Mantelhöhle, vorn am tiefsten, birgt hier die Pallialorgane: hierher alle lebenden Gastropoden. Ursprünglichste Form darunter *Pleurotomaria* mit zwei symmetrisch gelagerten, aber nicht mehr gleich großen Ctenidien, das ursprünglich linke, nach der Drehung rechte, schon etwas zurückgebildet. Diese Asymmetrie des Pallialkomplexes, d. h. die Rückbildung der nach der Torsion rechten Hälfte prägt sich stärker aus bei *Scissurella*, sie führt schließlich zu weiterer und vollkommener Reduktion dieser rechten Hälfte bei den azygobranchen Diotocardiern (Trochiden etc.), den Monotocardiern und Euthyneuren. Andererseits kommt bei gewissen sich abzweigenden Gruppen die Tendenz zum Ausdruck, Schale und Eingeweidesack abzurollen und abzuflachen und den Pallialkomplex, der vorderständig bleibt, wieder symmetrisch auszugestalten; diese Tendenz ist schon bei *Haliotis* ausgesprochen, sie erreicht das Endziel bei den Fissurelliden. Die Docoglossen (Patelliden etc.) demonstrieren dieselbe Tendenz, aber sie sind in manchen Organisationsverhältnissen so abweichend von den Rhipidoglossen und in vielem trotzdem so primitiv, dass sie sich jedenfalls sehr frühzeitig von der gedrehten Stammform der Schnecken abgezweigt

1) Pelseener, P. Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. Ac. Roy. Belg. T. 57. 1899.

haben. Nota bene, diese Anschauungen über die Entwicklung der Gastropoden bestehen schon länger¹⁾, länger jedenfalls als die Kenntniss der Anatomie von *Pleurotomaria*, aber diese letztere hat ihnen nun soviel Befestigung und Stütze gegeben, dass an der Richtigkeit der Auffassung nicht mehr gezweifelt werden kann.

Zweitens: Die bei *Pleurotomaria* bereits ausgesprochene Asymmetrie des Pallialkomplexes ist eine Thatsache, mit der von nun an die Versuche einer Erklärung der Ursache und der Art und Weise der Entstehung der Asymmetrie der Gastropoden zu rechnen haben. Wir wollen hier eine Diskussion der verschiedenen Ansichten vermeiden. Für mich ist immer noch die von Lang²⁾ gegebene Erklärung die einfachste und den Thatsachen am besten entsprechende. Diese Erklärung, deren Kenntniss ich hier voraussetzen muss, nimmt an, dass die Wanderung des Pallialkomplexes nach vorn und die Aufrollung von Schale und Eingeweidesack in einer Schraubenspirale gleichzeitig erfolgten und dass beide Prozesse in direktem und ursächlichem Zusammenhange stehen. Ueber die Ursache der speziellen Asymmetrie des Pallialkomplexes der meisten Gastropoden giebt die Lang'sche Erklärung einen sehr plausibeln Aufschluss. Ich citiere wörtlich p. 359: „Schon beim ersten Anfang der Ausbildung der Gastropodenorganisation gerieten die ursprünglich linksseitigen Organe des Pallialkomplexes in ungünstige Verhältnisse. In der linksseitig eingeengten Mantelhöhle musste vornehmlich das Ctenidium kleiner, rudimentär werden, und es konnte ganz verschwinden.“ . . . „Wenn aber die ursprünglich linke Kieme nicht ganz verschwunden, sondern nur kleiner geworden ist, so müssen wir erwarten, dass bei denjenigen Diotocardiern, die noch zwei Kiemen besitzen, die ursprünglich linke (d. h. die nunmehrige rechte) die kleinere sei. Dies muss wenigstens für die ursprünglicheren Formen mit noch gewundener Schale gelten.“ Was wir zeigen wollten, springt jedem in die Augen: die Ergebnisse der *Pleurotomaria*-Untersuchung passen sich dem Lang'schen Erklärungsversuche glatt und sauber an. Eine linksgewundene *Pleurotomaria* würde sicher das linke, d. h. ursprünglich rechte Ctenidium rückgebildet zeigen. Freilich soll nun damit in keiner Weise behauptet werden, dass andere Erklärungsversuche, und zwar auch solche, die von dem Standpunkte ausgehen, es habe sich die Aufrollung von Schale und Eingeweidesack in einer Schraubenfläche erst nach vollzogener Torsion des Mantelkomplexes nach vorn abgespielt, sich zunächst mit dieser Asymmetrie des Komplexes bei *Pleurotomaria* nicht ebenso gut abfinden können. Es wurde obiges nur angeführt,

1) Vergl. z. B. Pelseneer, Moll. arch., p. 74 ff.

2) Lang, A. Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gastropoden. Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. Jahrg. 36. 1891.

weil ich an einem anderen Orte¹⁾ auf die Schwierigkeit hingewiesen habe, die für einen Teil des Lang'schen Erklärungsversuches bestände, wenn *Pleurotomaria*, wie etwa aus früheren kurzen Angaben zu entnehmen war, zwei symmetrische und vollkommen gleich große Ctenidien besitzen würde.

Als Resultat von allgemeinerem Interesse heben wir nochmals hervor: es beweist die Anatomie von *Pleurotomaria*, dass ein noch so primitiver Typus nicht in allen Punkten der Organisation gleich ursprünglich zu sein braucht, dass er sich vielmehr in diesem oder jenem System (hier im Geschlechtsapparat) auf eine bedeutend höhere Differenzierungsstufe zu erheben vermag. *Pleurotomaria* demonstriert ferner aufs deutlichste, dass die Paläontologie eben recht oft nur unzureichenden Aufschluss bieten kann. In unserem Falle ist die typische Gastropodenorganisation schon bei Formen nachzuweisen, die den ältesten Schichten, welche überhaupt noch Petrefakten liefern, angehören.

Zum Schlusse wollen wir noch auf einige spezielle Punkte eintreten:

Hypobranchialdrüse. Sollten Bouvier und Fischer mit ihrer Ansicht, dass diese Region des Mantels bei *Pleurotomaria* hauptsächlich als Lunge funktioniert, Recht haben, so wird man sich kaum ihrer weiteren Folgerung anschließen können, es werde damit das Vorkommen von Lungenatmung bei Prosobranchiern allgemein vorgebildet und solche terrestrische Formen seien von hier aus abzuleiten. Uebergang zur Lungenatmung fand in den verschiedensten Gruppen der Gastropoden für sich und unabhängig von den anderen Fällen statt. Pelseener¹⁾ hat vor einigen Jahren gezeigt, wie bei diesen so wenig unter sich verwandten Formen der terrestrischen Prosobranchier, jedesmal beim Uebergang zum Landleben unter Rückbildung der wichtigsten Teile des Pallialkomplexes (Ctenidium, Osphradium, Hypobranchialdrüse) allmählich ein Lungennetz entwickelt, in jedem einzelnen Falle also speziell erworben wurde. Das Verhalten von *Pleurotomaria* ließe sich offenbar auch nur als Spezialfall auffassen, bei dem natürlich ganz andere beeinflussende Faktoren als bei jenen Landformen mitspielten.

Nervensystem. Der Vergleich des Nervensystems der Diotocardier mit demjenigen der Amphineuren bildet ein Kapitel der Molluskenmorphologie, dessen Inhalt durch zahlreiche, sich Jahre hindurchziehende Diskussionen gekennzeichnet wird. Boten die Fußstränge in beiden Abteilungen ein übereinstimmendes Bild, so war man dagegen sehr wenig darüber einig, was aus den Lateralsträngen der Amphineuren

1) Lang, A. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Mollusca. 1900. p. 249.

2) Pelseener, P. Prosobranches aëriens et Pulmonés branchifères. Arch. de Biol. Tome 14. 1895.

bei den Gastropoden wird. Heute stimmt die überwiegende Mehrzahl der Forscher darin überein, dass diese Lateralstränge durch die gekreuzten Pleurovisceralkonnektive und den pleuralen Teil des Nervensystems der Gastropoden gegeben sind. Eine Anzahl von Forschern, französische vor allem, hält nun aber daran fest, dass dieser pleurale Anteil bei den Schnecken nicht nur durch die Pleuralganglien und die von ihnen abgehenden Nerven, sondern auch noch durch eine Partie der für die anderen Autoren einheitlichen Fußstränge repräsentiert werde. Vor kurzem hat Plate¹⁾ in eingehender Weise diese alte Streitfrage beleuchtet, zu derselben in dem Sinne Stellung genommen, dass die Einheitlichkeit der Pedalstränge der Gastropoden festzuhalten sei, und zugleich ein Bild gegeben, wie man sich die Umwandlung der Lateralstränge in die entsprechenden Abschnitte des Schneckenervensystems vorzustellen hat. Man wird sich seinen überzeugenden Ausführungen, auf die einfach verwiesen sei, ohne weiteres anschließen können. Für Bouvier und Fischer war nun gerade das Verhalten von *Pleurotomaria* eine neue Stütze ihrer abweichenden Ansichten, insofern hier eine Trennung des pleuralen und pedalen Abschnittes an den Fußsträngen durch die äußere Furche sehr deutlich zum Ausdruck kommt und die Cerebropleuropedal- und Cerebropedalkonnektive direkt in die entsprechenden Abschnitte der Fußstränge übergehen; dazu gesellt sich noch der Mangel gesonderter Pleuralganglien. Wie aus dem oben gegebenen Referat ersichtlich, steht Woodward auf ähnlichem Boden, da er auch von „pleuro-pedal cords“ spricht; es ist jedoch nicht festzustellen, ob er auch der Bouvier'schen Ansicht huldigt, dass die Lateralstränge der Amphineuren unter Verkürzung der Lateropedalkonnektive mit den Pedalsträngen verschmolzen seien. Jedenfalls hebt er gegen Bouvier und Fischer hervor, dass offenbar die Pleuralganglien der andern Diotocardier sich da ausgebildet haben, wo bei *Pleurotomaria* die Pleurovisceralkonnektive abgehen. Den Gründen, die Plate gegen die Annahme einer Verschmelzung von Lateral- und Pedalsträngen ins Feld geführt hat, kann man vielleicht noch folgende beifügen, die der Woodward'schen Untersuchung zu entnehmen sind: Die Furche, welche an den Fußsträngen pleurale und pedale Teile scheidet soll, ist rein äußerlich, im Innern sind beide Parteen nicht scharf getrennt. Die Querkommissuren zwischen den beiden Fußsträngen gehen sowohl von der pedalen, wie auch von der sogen. pleuralen Partie aus. Wie soll man sich vorstellen, dass solche Querkommissuren zwischen den pleuralen Abschnitten entstanden, da doch die Lateralstränge niemals kommissuriert sind. So scheint denn auch das Verhalten von *Pleurotomaria* die Auffassung von der Einheitlichkeit der Fußstränge der Diotocardier nicht zu gefährden.

1) Plate, L. Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Teil C (Fauna Chilensis Bd. II). 1904.

Plate wird wohl, man kann davon überzeugt sein, auf Grund der neuen Untersuchungen das Nervensystem von *Pleurotomaria* mit Bezug auf den Mangel an lokalisierten Ganglien als primitiv ansehen. In seinen angezogenen Ausführungen war er nicht dieser Meinung, sondern hob gegen Bouvier, der das Fehlen besonderer Pleuralganglien betont hatte, hervor, dass sich die Form in dieser Beziehung nicht primitiv verhalte, da offenbar schon dem *Prorhipidoglossum* distinkte Pleuralganglien zugekommen sein müssen, weil die Scarphopoden und Lamellibranchier solche besitzen. Das scheint nicht überzeugend, denn mit gleichem Rechte müsste man wohl dem *Prorhipidoglossum* auch schon lokalisierte Pedalganglien zuschreiben. Noch in einem anderen speziellen Punkte wird man Plate nicht ohne weiteres zustimmen können, wenn er nämlich glaubt, dass die gangliösen Mantelnerven gewisser Docoglossen (*Lottia*) nicht direkt von den Lateralsträngen der Amphineuren abzuleiten seien. Der Einwand, der gegen diese letztere, von Haller¹⁾ vertretene Ansicht erhoben wird, nämlich, dass diese Mantelnerven in dem Falle ungleich lang und gekreuzt werden müssen, trifft kaum zu. Die Mantelfalte wanderte doch bei dem Torsionsvorgang nicht mit²⁾; wenn nun diese Mantelnerven kein Organ innervieren, das die Drehung mitgemacht hat, und aus der Beschreibung der Innervationsgebiete durch Haller geht dies hervor, bleiben sie ebensogut symmetrisch wie der Mantel selbst. Man kann sich sicherlich vorstellen, dass die Docoglossen, die sich in einer besonderen, isolierten Richtung entwickelten, darin, dass sie noch gewisse Teile der Lateralstränge der Amphineuren resp. des Urmollusks an ihrer alten Stelle verbleiben ließen, einen primitiven Charakter des Nervensystems aufweisen, der bei den Rhipidoglossen nicht mehr vertreten ist.

Nieren. Wie wir sehen, nimmt Woodward für die Perrier'sche Theorie der Entstehung der Monotocardierniere Stellung. Die Hauptstütze der anderen, auf Ray Lankester zurückzuführenden Ansicht, lag in letzter Zeit in den ontogenetischen Befunden (*Paludina* nach von Erlanger). Woodward hält diese letzteren nicht für sehr beweiskräftig. Wir wollen, ohne eine eigene Meinung zu äußern, nur

1) Haller, B. Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier etc. 1894.

2) Thiele, J. Ueber die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. Arch. f. Naturg. 1901, Beiheft, p. 10, nimmt eine solche Drehung des Mantels an. Das entspricht jedoch sicherlich nicht den tatsächlichen Verhältnissen; denn sonst müsste dieser Vorgang auch an der Uebergangsstelle des nicht mitgewanderten Gewebes des Fußes und Nackens in das verlagerte des Eingeweidetasches und Mantels insofern nachzuweisen sein, als dort die Gewebeelemente (Muskel-fasern etc.) eine Streckung und Zerrung im Sinne der Torsion aufweisen würden, ein Punkt, auf den mich Prof. Lang aufmerksam machte.

darauf hinweisen, dass Tönniges³⁾ diese Befunde an *Paludina* neuerdings bestätigen konnte. [80]

Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Dr. Walkhoff, München.

Anschließend an die erschienenen Lieferungen des Selenka'schen Werkes „Menschenaffen“, Studien über „Entwicklung und Schädelbau“, habe ich den Bau des Unterkiefers bei den Anthropomorphen und dem Menschen untersucht. Die Arbeit konnte sich nicht auf eine Vergleichung der äußeren Formen beschränken, wenn man jenem Ideal, eine gemeinsame Stammesform für die einzelnen Species zu finden, nachstreben wollte. Vielmehr musste der Hauptwert auf die Erörterung der konstruktiven Teile des Unterkiefers und deren Abänderungen im inneren Aufbau gelegt werden. Ich ging von den Gesetzen aus, welche Roux für die Entwicklungsmechanik aufgestellt hat. Die Arbeit musste ein Prüfstein für die Lehre von der „funktionellen Selbstgestaltung“ sein. Gerade der Unterkiefer wird nicht durch eine statische Belastung betroffen, sondern das Knochengewebe steht hier, wie kaum bei einem zweiten Knochen des tierischen Organismus, allein unter der Wirkung der Muskelfunktion. Es mussten demgemäß die Lehren der Entwicklungsmechanik ganz besonders zur Geltung kommen und das Objekt musste geradezu durch seine hervorragende Bedeutung für die Primaten und speziell für den Menschen zu einem morphologischen Vergleich herausfordern.

Die Struktur des Unterkiefers lässt sich in ausgezeichneter Weise durch die Methode der Photographie mit Röntgenstrahlen ermitteln, welche ich in mehreren hundert Aufnahmen von den Unterkiefern aller Anthropomorphen und auch des Menschen in Anwendung brachte.

Die Gestaltung der äußeren Kiefer-Formen ließ sich nun bei allen Anthropomorphen respektive dem Menschen aus den Veränderungen der inneren Struktur erklären. Vergrößerung oder Verkleinerung einzelner konstruktiven Teile, welche ursprünglich in ihrer embryonalen Anlage im übrigen vollkommen gleich sind, bedingen durch die abgeänderte innere Struktur die Variationen der äußeren Form, und zwar nicht allein generell, sondern individuell. Die Struktur ist wiederum abhängig von der Beanspruchung durch die Funktion der Muskeln und der in dem Kiefer eingepflanzten und durch den Muskeldruck wirkenden Zähne. Die innere Architektur wird sogar so weit beeinflusst, dass, wenn die in Trajektorien noch so kunstvoll aufgebaute Spongiosa (z. B. beim

3) Tönniges, C. Zur Organbildung von *Paludina* etc. Sitzungsber. Marburg, 1899.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Hescheler Karl

Artikel/Article: [Ueber die Gattung Pleurotomaria. 569-582](#)