

Tethys. Ein Beitrag zur Phylogenie der Gastropoden.

Von

Dr. Hermann von Ihering

in Göttingen.

Mit Tafel II.

Im Winter 1874/75 bot sich mir in der zoologischen Station in Neapel die Gelegenheit, *Tethys leporina* L. häufig und in zum Theil ausserordentlich grossen, bis über 20 Ctm. langen Exemplaren zu untersuchen. Da sich bald ergab, dass die über die Anatomie des hochinteressanten Thieres vorliegenden Angaben vielfach der Ergänzung und Berichtigung bedürfen, so entschloss ich mich zu einer monographischen Bearbeitung desselben. Ich musste diesen Plan jedoch fallen lassen, als ich späterhin in Kopenhagen bei Herrn Dr. RUD. BERGH eine von ihm verfasste und schon gedruckte monographische Bearbeitung unserer Nudibranchie vorfand, und mich durch die mir gütigst gestattete Durchsicht der Correcturbogen davon überzeugen musste, dass das was ich gewollt, schon in ausgezeichneter Vollendung existirte. Ist es BERGH doch u. a. auch gelungen, endlich die Bedeutung der merkwürdigen als *Foenicuri* bekannten Interbranchialanhänge klar zu stellen! ¹⁾

Da sich indessen doch auch manche Differenzen in der Deutung

¹⁾ RUD. BERGH. Malacologische Untersuchungen. In SEMPER, Reisen im Archipel der Philippinen. II. Theil. 2. Band. Heft IX. Wiesbaden 1875.

Nachschrift. Da das Heft eben nach Abschluss dieser Abhandlung erschienen, ist es noch möglich gewesen, es eingehend zu berücksichtigen.

der Theile ergaben, und meine an frischem Material angestellten Untersuchungen diejenigen BERGH's in mehreren Puncten ergänzen, so entschloss ich mich zu einer Besprechung derselben um so lieber als es mir dadurch möglich wird in einem grösseren demnächst erscheinenden Werke über die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Mollusken mich auf das hier über die systematische Stellung von Tethys Bemerkte zu beziehen. Damit ist aber nicht wenig gewonnen, denn die Stellung, welche Tethys unter den Gastropoden einnimmt, darf wohl derjenigen, welche die Cyclostomen unter den Vertebraten einnehmen zur Seite gesetzt werden.

Selbständige Untersuchungen über die Anatomie von Tethys haben nach BOHADSCH nur J. F. MECKEL¹⁾ (1808), CUVIER²⁾ (1808) und ST. DELLE CHIAJE³⁾ (1828) veröffentlicht. Wir werden darauf bei Behandlung der einzelnen Organsysteme näher eingehen.

Hinsichtlich der Reihenfolge in der wir dieselben behandeln wollen, sei bemerkt, dass sie folgendermassen lautet:

- 1) Das Nervensystem.
- 2) Der Darmtractus.
- 3) Der Geschlechtsapparat, mit Bemerkungen über die Physiologie der Zeugung bei den Zwittersehnecken.
- 4) Die Niere.
- 5) Die Ontogenie.
- 6) Die Phylogenie der Gastropoden.

Die merkwürdigen Pseudoparasiten (Phoenicuri) werden im zweiten Abschnitte ihre Erledigung finden. In systematischer Hinsicht sei hier bemerkt, dass ich mit BERGH nur eine Species von Tethys, die *T. leporina* L. anerkennen kann. An dem reichen Materiale von Tethys, das mir in Neapel zu Gebot stand, habe ich mich namentlich davon überzeugen können, dass der Mangel oder die geringere oder stärkere Ausbildung der schwarzblauen Flecken des Segels durchaus nicht als ein die Aufstellung verschiedener Arten gestattendes Merkmal betrachtet werden darf. —

¹⁾ J. F. MECKEL Beiträge zur vergleichenden Anatomie. Bd. I. Heft 1. Leipzig 1808, p. 9—25, Taf. II und III.

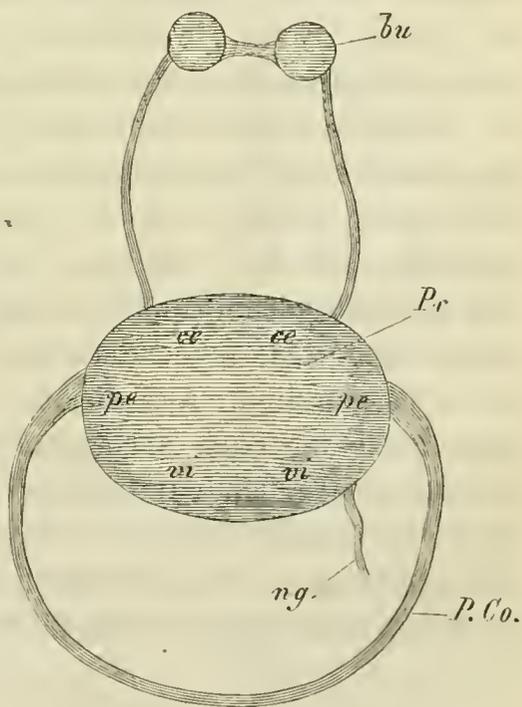
²⁾ CUVIER. Memoires pour servir à l'histoire et l'anatomie des Mollusques. Paris 1817. No. 7 über Tethys (erschien zuerst in den Ann. d. Mus. 1808).

³⁾ ST. DELLE CHIAJE. Memorie etc. Vol. III. 1828. p. 137—148. Taf. 39.

1. Das Nervensystem.

Die tiefe Organisationsstufe, auf welcher Tethys steht, prägt sich in keinem Organsysteme in so unverkennbarer und instructiver Weise aus, wie im Nervensysteme. Dieses wird an Einfachheit nur noch von der merkwürdigen Rhodope überboten und bildet den Ausgangspunct für die Erklärung aller der zahlreichen Modificationen, welche das Nervensystem der »Opisthobranchen« und Pulmonaten bietet. Da ich an jener Stelle die ausführlichere Darstellung gebe so beschränke ich mich hier auf eine kurze Mittheilung. Das Nervensystem von Tethys hat die Gestalt eines Siegelringes, indem es aus einer einzigen dem Schlunde aufliegenden Ganglienmasse und einer denselben umgreifenden einfachen Schlundcommissur besteht. Der oberen oder dorsalen Fläche dieser Ganglienmasse liegen etwa in der Mitte die Augen, und hinter diesen die Otocysten auf. Ein zweiter Schlundring wird gebildet durch die Commissuren, welche von jener Ganglienmasse zu den beiden Buccalganglien gehen, und von der diese beiden untereinander verbindenden an der Unterseite der Mundmasse gelegenen Commissur. Jene Ganglienmasse, welche durchaus keine weiteren Abtheilungen erkennen lässt, darf man sich aus symmetrisch zur Mittellinie gelegenen Hälften zusammengesetzt vorstellen, und diese werde ich im Folgenden als »Protoganglien« bezeichnen. Aus dieser Protoganglienmasse und ihrer einfachen Schlundcommissur, die ich als Protocommissur bezeichne, entstehen durch immer weiter schreitende Differenzirung alle die Ganglien und Commissuren, welche das Centralnervensystem der oben genannten Zwitter Schnecken zusammensetzen. Diese Vorgänge im Einzelnen zu verfolgen und dadurch die Homologien der Ganglien, Commissuren und Nerven festzustellen, wird die Aufgabe des angezogenen Werkes sein. Hier will ich auf jene Vorgänge nur soweit eingehen, als es erforderlich ist

Fig. 1.



um eine Vergleichung des Nervensystemes von Tethys und den ihr verwandten Formen vornehmen zu können.

Irgend welche Abtheilungen oder Regionen lassen sich wie schon bemerkt an der Protoganglienmasse von Tethys nicht unterscheiden, wie ich nach häufig wiederholter Untersuchung sowohl frischer als auch in Alkohol aufbewahrter Thiere gegenüber der von BERGH mitgetheilten Zeichnung¹⁾ behaupten muss. Ich kenne zu gut die bekannte Treue und Genauigkeit BERGH'scher Zeichnungen, um zu bezweifeln, dass BERGH ein dem abgebildeten ähnliches Präparat gesehen, allein es wäre ein Irrthum wollte man in den daselbst gezeichneten Einschnürungen den Ausdruck der drei Ganglien erkennen, die man im Protoganglion der Aeolidien unterscheiden kann, und ich muss es daher dahingestellt sein lassen ob jenes Bild die Spuren der Conservirung oder die einer Compression zur Schau trägt. Uebrigens ist die Differenz zwischen BERGH's und meiner Darstellung im Grunde nur eine untergeordnete, da auch BERGH die schon von den früheren Autoren hervorgehobene Thatsache bestätigt, dass die Verschmelzung aller der bei den übrigen Nudibranchien erkennbaren Ganglien bei Tethys den höchsten Grad erreicht. Eine deutliche Ausbildung der Pedalganglien geschweige denn der Visceralganglien behauptet auch BERGH nicht. Die Differenz besteht lediglich in der Deutung der seichten Furchen, welche BERGH für die äussere Grenze zwischen den im übrigen mit einander verschmolzenen Pedalganglien und Cerebrovisceralganglien hält.

Deutlich spricht sich schon bei Tethys die späterhin auftretende Regionen- oder Gangliensonderung im Ursprunge der Nerven aus²⁾. Von diesen entspringen die zum Kopfe mit Einschluss des Velum tretenden aus der vorderen, die zur Körperwandung, den Kiemen und dem Geschlechtsapparate sich begebenden aus der hinteren, und die in den Fuss gehenden aus der äusseren und seitlichen Partie des Protoganglion. Aus diesen, hier nur im Ursprunge der Nerven, resp. auch der Lage der entsprechenden Ganglienzellengruppen sich zu erkennen gebenden Regionen werden nun bei den höherstehenden Nudibranchien zunächst besondere noch innig unter einander zusammenhängende Lappen oder Portionen der Protoganglien, in denen schon die wichtigsten der späteren selbständigen Ganglien erkannt werden können.

¹⁾ l. c. Taf. 45 Fig. 19.

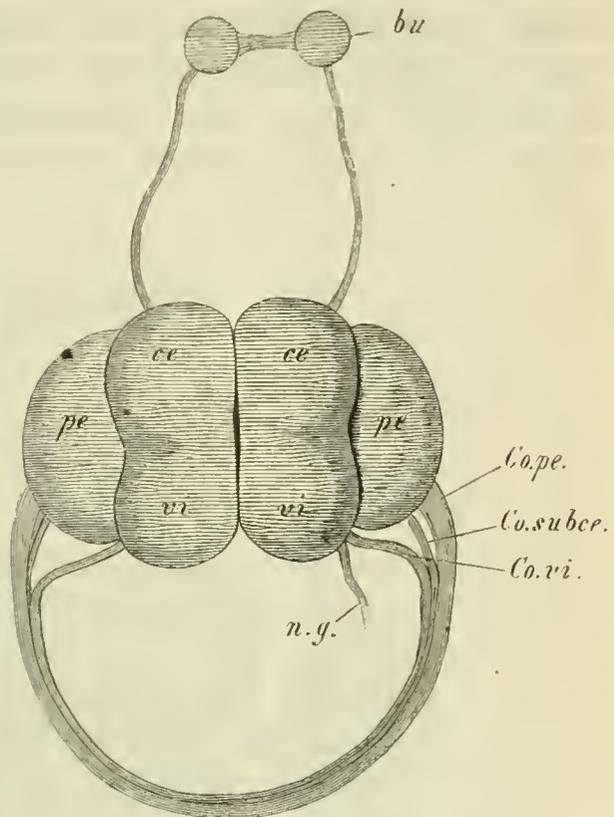
²⁾ cf. Fig. I. Bezüglich der Erklärung der Buchstaben in Fig. I—III vergleiche man das unten bei der Tafelerklärung Bemerkte.

Es entsprechen nämlich die vorderen Portionen der Protoganglien den späteren Cerebralganglien, die hinteren den Visceralganglien (meinen Protovisceralganglien), und die äusseren oder lateralen den Pedalganglien.

Von ihnen bleiben (bei der überwiegenden Mehrzahl) die beiden ersteren am längsten noch mit einander verschmolzen, während die Pedalganglien am ersten sich als selbständige Ganglien von der Protoganglienmasse ablösen. Der Umstand, dass die Ganglienzellen der genannten lateralen Portion sowohl mit der vorderen, wie mit der hinteren Portion durch Ausläufer in Verbindung stehen, erklärt es, weshalb bei der Ablösung des Pedalganglion die breite Commissur, die dasselbe mit dem Rest des Protoganglion verbindet, sehr

bald in zwei vom Pedalganglion aus divergente Commissuren sich spaltet¹⁾. Von diesen beiden Commissuren geht die eine zur vorderen Portion des Protoganglion, die andere zur hinteren. Erstere ist die spätere Commissura cerebropedalis, letztere die spätere Commissura visceropedalis. Nur die eine von ihnen, nämlich die erstgenannte, entspricht einer der beiden s. g. Schlundcommissuren, welche bei den Pulmonaten die über dem Schlunde gelegenen Ganglien mit den unter ihm liegenden verbinden. Die hintere der beiden Schlundcommissuren der Pulmonaten ist die Commissura cerebrovisceralis, entstanden durch die Trennung der hinteren Portion des Protoganglion von der vorderen. Damit ist der Process der Zerlegung des Protoganglion in seine drei Constituenten vollendet. Von den drei auf diese Weise aus jedem Protoganglion hervorgehenden Ganglien bleiben zwei in unveränderter Form bestehen durch die ganze Reihe derjenigen Mollusken, die hervorgegangen sind aus

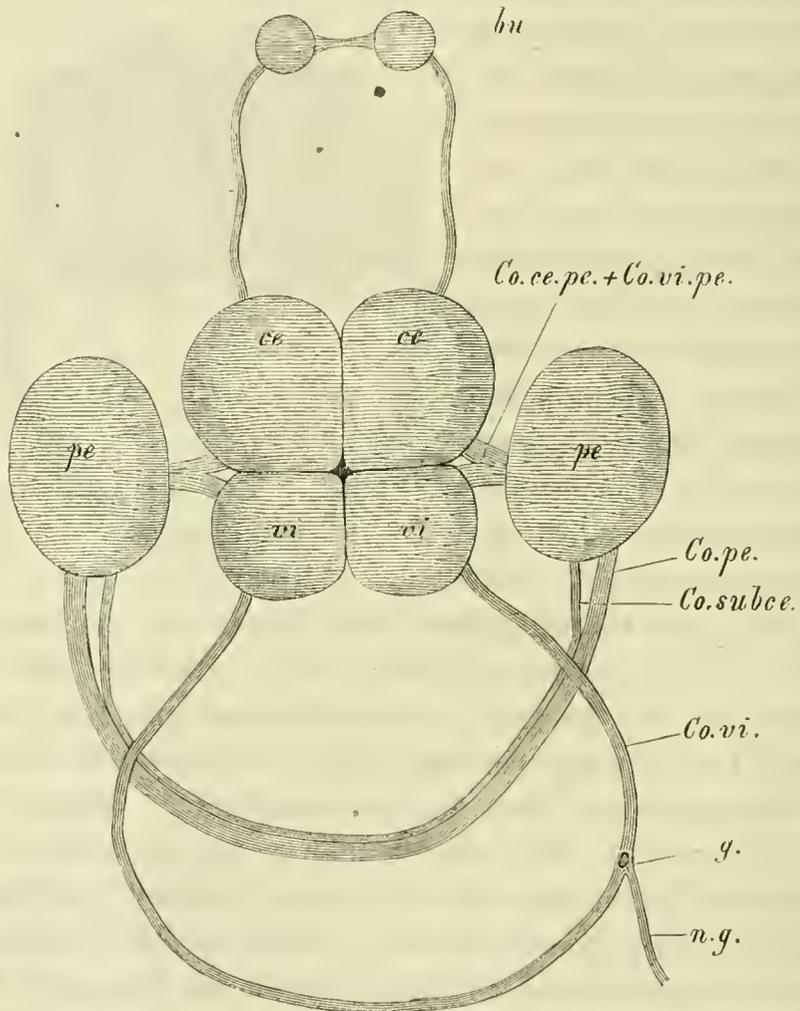
Fig. II.



¹⁾ cf. Fig. III. *Co. ce. pe.* + *Co. vi. pe.*

Nudibranchien von der Beschaffenheit unserer Tethys, resp. wenn wir noch einen Schritt weiter gehen, aus den Plattwürmern. Es sind das die cerebralen und die pedalen Ganglien. Alle weiterhin noch auftretenden Modificationen betreffen nur die Protovisceralganglien, indem durch Abschnürungen aus ihnen ein grosser Theil der Ganglien hervorgeht, welche zu der von mir¹⁾ als Bauchganglienreihe bezeichneten Gruppe von Visceralganglien (Deutovisceralganglien, wie ich sie nenne) gehören. Der Rest des Protovisceralganglion,

Fig. III.



von welchem die Commissuren zum Cerebral- und zum Pedalganglion ausgehen, stellt das Commissuralganglion²⁾ dar. Ein anderer Theil

¹⁾ H. v. IHERING. Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. IX. Bd. N. F. II. Bd. Jena 1875. p. 299 bis 339.

²⁾ nach IHERING l. c. p. 322.

von Deutovisceralganglien entsteht neu durch Einlagerung von Ganglienzellen in die Visceralcommissur an der Stelle, wo aus ihr die Nerven abtreten, deren Ursprungsstelle bei vielen von dem Protovisceralganglion auf jene Commissur übertritt.

Von besonderem Interesse ist bei diesem Prozesse der Zerlegung des Protoganglion in die genannten Ganglien das Verhalten der Commissuren. Bei Tethys haben wir, wie oben bemerkt, die ganz einfache, den Schlund umgreifende Protocommissur. Die Fasern derselben enden nun nicht in einer einzelnen der drei von mir unterschiedenen Regionen, sondern in allen dreien. So kommt es denn, dass, sobald sich aus jenen Regionen wirkliche, auch äusserlich durch seichte Furchen sich markirende Portionen oder Lappen des Protoganglion entwickelt haben, auch die Protocommissur in drei distincte Commissuren zerfällt. Diese liegen anfangs wie z. B. bei vielen Doriden noch dicht zusammen in einer einzigen gemeinsamen Hülle oder Scheide, so dass erst das Mikroskop ihre Existenz lehrt. Von ihnen endet die eine in der cerebralen, die zweite in der visceralen und die letzte in der pedalen Portion des Protoganglion. Ich nenne die erstgenannte die Subcerebralconmissur, die zweite die Visceralcommissur und die letzte die Pedalconmissur. Der Name der Subcerebralconmissur soll darauf hinweisen, dass die cerebralen Ganglien auch oberhalb des Darmtractus durch eine Commissur, die ich als Cerebralconmissur bezeichne, unter einander verbunden sind. Die nächste Veränderung besteht nun in der Lostrennung der Visceralcommissur von den beiden anderen. So ist es schon bei den Aeolidien. Die Subcerebralconmissur¹⁾ verschmilzt späterhin mit der Pedalconmissur. Sehr früh schon geschieht dies bei dem zu den Aplysien und Bullen hinführenden Stamme, wogegen sich die Subcerebralconmissur als selbständiges Gebilde sehr lange erhält bei der von den Aeolidien und Doriden gegen die Pulmonaten oder richtiger die Heliciden hinführenden Reihe. Auch hier verschmilzt sie schliesslich mit der Pedalconmissur, zu der sie von Anfang an dadurch in besonders naher Beziehung steht, dass sie durch das Pedalganglion und bei den höherstehenden Formen zuletzt in der Commissura cerebropedalis gegen das Cerebralganglion hin verläuft. Beide zwischen den Pedalganglien ausgespannten Commissuren, die pedale

¹⁾ Die in so ungemein weiter Verbreitung bei den Nudibranchien von mir nachgewiesene Subcerebralconmissur ist bisher in genügender Weise nur bei *Umbrella* und *Glaucus* beschrieben worden.

wie die subcerebrale nehmen an Länge in dem Maasse ab, wie mit der höheren Organisationsstufe der betr. Schnecken die Pedalganglien immer mehr und mehr gegen die Fusssohle hinabsteigen, bis sie schliesslich in der Medianlinie sich berühren, so dass die genannten Commissuren äusserlich nicht mehr wahrnehmbar sind.

Werfen wir nun noch einen flüchtigen Blick auf das sympathische Nervensystem! In der oben eitirten Abhandlung habe ich den Versuch gemacht den Begriff des sympathischen Nervensystemes der Mollusken anders zu fassen, als das bisher geschieht, indem ich ihn aus einem mehr oder weniger physiologischen zu einem morphologischen gemacht. Durch alle meine recht ausgedehnten Untersuchungen über das Nervensystem der Mollusken habe ich mich nun von der Richtigkeit jener Auffassung mit derselben Bestimmtheit überzeugen können, mit der ich jetzt erklären muss, dass die Ansichten, die ich dort hinsichtlich der Phylogenie der Mollusken vertreten habe, durchaus verfehlt waren. Indem ich auf letzteren Punct erst weiter unten näher eingehen werde, muss ich hier noch bemerken, dass dieselben beiden Buccalganglien, die bei allen übrigen Opisthobranchien und Pulmonaten sich finden, auch schon bei *Tethys* existiren. Dadurch ergibt sich in morphologischer Hinsicht aufs entschiedenste ein Gegensatz zwischen den Buccalganglien und der Protoganglienmasse, oder den von ihr abzuleitenden Ganglien. Erstere bilden mitsammt den von ihnen ausgehenden zum Darmtractus und seinen Annexen tretenden Nerven und den in deren Verlauf eingelagerten Ganglien: das sympathische Nervensystem. Dagegen wird man die Protoganglienmasse und die Protocommissur, sowie alle aus ihnen hervorgegangenen Ganglien und Commissuren in ihrer Gesamtheit als Centralnervensystem bezeichnen dürfen. Alle Ganglien, welche eingelagert sind in den Verlauf von Nerven die dem Centralnervensystem entstammen, gehören zum peripherischen Nervensysteme.

Vergleichen wir nunmehr das Nervensystem von *Tethys* mit demjenigen der übrigen Nudibranchien und speciell denjenigen Gattungen, welche man bisher zumeist mit *Tethys* in einer Familie vereinigte, also namentlich den Scyllaeen, Tritonien und Dendronotiden, so ergibt sich die völlige Unhaltbarkeit einer solchen Vereinigung. Bei allen den genannten Gattungen ist nämlich das Protoganglion schon in die drei Portionen gegliedert, und die Protocommissur in die eben bezeichneten drei Commissuren zerfallen. Indem wir erst weiter unten auch auf die übrigen durchgreifenden anatomischen Unterschiede zwischen den genannten Gattungen und *Tethys* eingehen können,

müssen wir hier nur noch erörtern, welche Gattungen denn wohl hinsichtlich des Nervensystemes sich mit Tethys vergleichen lassen. Bis jetzt ist es nur eine einzige Form, welche hierbei in Betracht kommen kann: die merkwürdige von KÖLLIKER beschriebene Rhodope. Das Nervensystem derselben besteht wie bei Tethys aus den beiden zu einer einzigen dem Schlunde aufliegenden Ganglienmasse verschmolzenen Protoganglien und den in eine Masse verschmolzenen Buccalganglien, die jederseits durch eine Commissur mit dem Protoganglion verbunden sind, wodurch ein Schlundring — der sympathische — gebildet wird. Dem Protoganglion liegt wie bei Tethys das Auge und hinter diesem die Otocyste auf. Der einzige wesentliche Unterschied zwischen Tethys und Rhodope beruht in dem Mangel der Protocommissur bei letzterer Gattung. Ist die Beschreibung KÖLLIKER's¹⁾ in dieser Beziehung richtig, so bildet Rhodope hierin in der That einen Uebergang von den Nudibranchien zu den der Protocommissur entbehrenden Plattwürmern. Hat dagegen KÖLLIKER die Protocommissur übersehen, so schliesst sich Rhodope nur um so enger an Tethys an, der sie auch darin nahe steht, dass die bei den Plattwürmern durch eine leicht, auch äusserlich, nachweisbare Cerebralammissur verbundenen Protoganglien, hier emander bis zur Berührung und Verschmelzung genähert sind. Im einen wie im anderen Falle aber bleibt Rhodope ein wichtiges Bindeglied zwischen Nudibranchien und Turbellarien, worauf wir unten noch näher eingehen werden.

Das Nervensystem von Melibe, das wir durch BERGH's²⁾ Untersuchungen kennen gelernt, ist dem von Tethys sehr ähnlich, nur scheint die äussere Portion des Protoganglion durch eine deutliche Furche vom Rest des Protoganglion abgegrenzt zu sein. Die Protocommissur ist nach BERGH's Zeichnung und Darstellung zu schliessen, noch ganz einfach.

2. Der Darmtractus.

Der Darmtractus von Tethys besteht aus einem der Mundmasse der Aeolidien homologen Mundrohre, in welches die beiden sehr kleinen und daher bisher übersehenen Speicheldrüsen einmünden,

¹⁾ A. KÖLLIKER. Rhodope. Giornale dell' J. R. Istituto Lombardo di scienze, lettere ed arti. T. VIII. Milano 1847 p. 551—561 und Tab. I.

²⁾ l. e. p. 362 ff. u. Taf. 48 Fig. 1.

aus dem sehr weiten kurzen Oesophagus, der ohne Grenze in den weiten Magen übergeht, in welchen sich die Gallengänge öffnen, und aus dem Mittel- und Enddarme.

Die Mundmasse ist ein weites, cylindrisches Rohr, das nach vorn hin einen kurzen weiten, contractilen Rüssel bildet, der auf der Vorderfläche des Velum steht, etwas unterhalb des Mittelpunctes desselben, innen aber nach hinten sich durch eine Ringfalte scharf gegen die mit Längsfalten versehene Speiseröhre absetzt. Ihre Wand besteht aus dem, allen die sich mit Molluskenhistologie befasst haben, wohl bekannten Netzwerk von Fasern, das grosse blasse Zellen umschliesst, deren Durchmesser hier 0,035 bis 0,058 Mm. für die Zelle, und 0,021 Mm. für den Kern beträgt. Innen trägt dieses Gewebe ein Epithel niedriger 0,014 Mm. hoher und 0,028 Mm. breiter Zellen, welche auf ihrer freien Fläche einen feinen, blassen 0,0015 Mm. dicken Cuticularsaum tragen. Die Schleimhaut bildet aber keine ebene Fläche, wie diejenige der Speiseröhre, sondern erhebt sich ringsum in eine grosse Anzahl isolirter kleiner und niedriger, stumpfer Papillen. An der Unterseite der Mundmasse liegen hinten die Buccalganglien und nach aussen von diesen die, wie bemerkt, bisher übersehenen Speicheldrüsen (Taf. II, Fig. 1 *sp*). Diese sind sehr kleine, rudimentäre, nur wenige Mm. lange Drüsen von gelblicher Farbe die in die untere Wandung des Mundrohres einmünden. Ihr Nutzen für die Verdauung kann in Anbetracht ihrer relativ so geringen Grösse nur ein sehr untergeordneter sein, und so mag dem der Physiologe weniger Interesse an ihnen nehmen als der Morphologe. Denn abgesehen von dem Interesse, das wir an jedem »werdenden« Organe nehmen, ist dasselbe hier dadurch ein besonderes, dass mit ihrem Nachweise die Nothwendigkeit sich ergibt für die bisher als Speicheldrüsen¹⁾ gedeuteten Organe eine andere Erklärung zu geben. Dass die bisherige Auffassung falsch sei, ergab sich mir schon bei der ersten Untersuchung, bevor ich die eigentlichen Speicheldrüsen auffand, und würde auch, wenn diese ganz fehlten, nicht minder sicher sein. Denn die bisher für Speicheldrüsen gehaltenen Drüsen, die accessorischen oder Neben-Lebern²⁾ (*Glandulae suprahepaticae*) wie ich sie forthin nennen werde, münden in denselben Theil des Magens wie die Hauptleber, ja die eine von ihnen öffnet sich

1) So von CUVIER und DELLE CHIAJE, wogegen MECKEL sie übersehen hat.

2) cf. Taf. II. Fig. 1 *N7*.

sogar direct in den Gallengang der eigentlichen Leber. Nun sind aber gerade die Einmündungsstellen der Drüsen des Darmtractus die einzigen zuverlässigen Kriterien, welche wir für die Feststellung der Homologieen der einzelnen Abschnitte des Darmcanales besitzen, und wir nennen den Theil des Darmtractus »Magen«, in welchen sich die Gallengänge öffnen, und denjenigen Theil, in welchen die Speicheldrüsen münden, die »Mundmasse«. Aus diesem Grunde leuchtet es schon von vornherein ein, dass Drüsen, die sich in den Magen öffnen, niemals Speicheldrüsen sein können.

Werfen wir nunmehr, bevor wir die wahre Bedeutung dieser Drüsen zu ermitteln suchen, einen Blick auf ihren Bau, sowie auf den des Magens und der Leber. Der Magen beginnt eigentlich unmittelbar hinter der Mundmasse, so dass man kaum von einer besonderen Speiseröhre sprechen kann. Er trägt nach innen von der Faser- und Muskelschicht ein einfaches Epithel 0,02 bis 0,03 Mm. grosser Zellen und darauf folgt nach innen eine oft mehr als 0,3 Mm. dicke Schicht, welche aus einfachen schlauchförmigen 0,014 Mm. dicken Drüsenschläuchen besteht, deren histologischer Bau leider von mir nicht näher untersucht worden, so dass sich vor erneuter Untersuchung nicht sagen lässt, ob es gestattet ist, sie der bekannten Cuticularschicht im Muskelmagen der Vögel zu vergleichen. Diese Schicht erinnert sowohl in ihrem Aussehen als in ihrer Consistenz an Knorpel, indem sie zwar weich und sehr elastisch ist, aber doch durch diese an Gummi erinnernde Elasticität dem Magen denselben Schutz gewährt, wie eine harte Kalk- oder Chitinauskleidung. Dass der Magen eines so gefräßigen, jeder Bewaffnung des Mundes baaren Raubthieres wie Tethys eines solchen Schutzes ganz besonders bedarf, wird sofort verständlich, wenn man den Mageninhalt desselben kennen lernt. Ich fand denselben ausser aus Tangstücken bestehen in zahlreichen Crustaceen, kleinen Echinodermen und mehrmals auch kleinen Fischen, von denen einer 4 Cm. lang war. Dasselbe Thier enthielt noch die Otolithen eines andren Fisches, welche diejenigen des ebenbezeichneten um das Doppelte übertrafen. Diese Beschaffenheit der Nahrung macht ebensowohl die Kürze der Speiseröhre verständlich, durch welche jedenfalls die grösseren unverdaulichen Skelettheile wieder ausgeworfen werden, wie auch einige andere Einrichtungen. Es finden sich nämlich um die Einmündungsstelle der Gallengänge und in dem erweiterten Endabschnitte derselben je eine Anzahl von Wülsten und Höckern, welche denselben histologischen Bau wie die ganze Innenschicht des Magens zeigen. Sie bilden

einen Schutzapparat, durch welchen das Eindringen gröberer Nahrungstheile verhütet wird.

Ein ähnlicher sehr dicker breiter und langer bandförmiger Wulst, der aber auch zahlreiche Bindegewebs- und Muskelfasern enthält, findet sich im Mitteldarm, von wo er sich auch in dem Enddarm noch eine Strecke weit fortsetzt. Durch ihn wird dem Eindringen jener groben unverdaulichen Theile der Nahrung eine Schranke gesetzt.

Die Leber ist eine grosse solide den ganzen hinteren Abschnitt der Leibeshöhle füllende Drüse, welche äusserlich von der Zwitterdrüse umgeben ist, welche letztere wiederum von den Zweigen der baumförmig verästelten Niere überzogen ist. Die Axe der Leber nimmt ein weiter, an Umfang von vorn nach hinten hin abnehmender Hohlraum ein, die Fortsetzung des Gallenganges in die Leber. Von ihm treten nach beiden Seiten hin die Ausführgänge der einzelnen Leberlappen ab. Dieser seitliche Ursprung der Gallengänge zweiter Ordnung von einem grossen in der Axe der Drüse gelegenen Stamme, der schon früheren Untersuchern aufgefallen, findet auch in dem Ursprunge der von der äusseren Oberfläche der Leber abtretenden und in die fleischigen Interbranchialanhänge sich verzweigenden Leberschläuche seinen Ausdruck. Diese Schläuche, die ich nach ihrem Entdecker R. BERGH die »BERGH'schen Leberschläuche« zu nennen vorschlage¹⁾, begeben sich nach aussen um nach kurzem Verlaufe in der Körperwandung in die Interbranchialanhänge einzutreten. Ihre Anzahl konnte von mir aus Mangel an hinreichendem Material nicht mit der erforderlichen Sicherheit festgestellt werden, doch scheinen es nicht mehr wie 2 jederseits zu sein, von denen der vordere linke aus dem Hauptgallengange entspringt. Jedenfalls ist ihre Anzahl eine sehr erheblich geringere, als die der Interbranchialanhänge, zu welchen sie treten, indem jeder Schlauch mehrere derselben versieht. Es geschieht das in der Weise, dass die Verlängerung des Stammes zu dem vordersten der von demselben versorgten Anhänge tritt, von diesem ein Ast zu dem nächst hinteren geht, und von diesem Aste sich wieder ein anderer nach hinten zum nächstfolgenden Interbranchialanhang begibt. Auch an Alkoholexemplaren von *Tethys* lässt sich jeder dieser Schläuche nach aussen hin bis an die Insertionsstelle des Interbranchialanhanges verfolgen, wo er in der Mitte derselben frei endet, jedoch nicht mit blindgeschlossenen, sondern mit offenem Ende. Die Fortsetzung

¹⁾ cf. Taf. II, Fig. 1 B.

desselben hatte sich in den Interbranchialanhang hineinerstreckt. An einem jungen Thiere, an welchem die vorderen Interbranchialanhänge noch festsass, konnte ich den Eintritt des Schlauches in den Anhang direct beobachten. Diese Insertionsstelle, nun, das Stigma, wie wir sie mit CUVIER nennen wollen, ist auch an Thieren, welche alle Anhänge verloren haben, leicht nachweisbar. Sie liegt zwischen je zwei grossen Kiemen, nach aussen und unten von der zwischen den grossen stehenden kleinen Kieme, und gibt sich dem Auge leicht durch den in Folge des an dieser Stelle mangelnden Epithelüberzuges fehlenden Glanz als eine etwas rauhe unregelmässige Fläche zu erkennen, in deren Mittelpunkt die Oeffnung des BERGH'schen Schlauches sichtbar ist.

Die Bedeutung der Interbranchialanhänge ist hiermit nun in unerwarteter Weise aufgeklärt. Es sind Papillen oder Rückenanhänge, welche den gleichnamigen Gebilden der Acolidien in ihrer Lage und ihrer Beziehung zur Leber gleichen, ohne indessen wohl als directe Homologa derselben bezeichnet werden zu können. Es hat freilich Zeit und Mühe genug gekostet, bis die Bedeutung dieser lange räthselhaften Anhänge aufgeklärt worden. Finden wir doch noch in unseren Tagen die ältere Ansicht vertheidigt, welche in ihnen Parasiten erblickt. Und fürwahr, der Irrthum ist verzeihlich genug, wenn man bedenkt, dass die abgelösten Anhänge nicht nur selbstständige Bewegungen vollführen, sondern auch mit der vorderen als Mund gedeuteten Oeffnung sich fest an Holzstückechen u. s. w. anhängen vermögen, wie in glaubwürdiger Weise OTTO berichtet, der auch bemerkt, dass die Thiere Flüssigkeiten, die durch den Mund in den Magen injicirt wurden, wieder von sich geben konnten. Die Geschichte dieser vermeintlichen Parasiten ist wohl eine der merkwürdigsten Komödien der Irrungen, welche die Zoologie kennt. Haben doch gerade die späteren Untersuchungen die allerersten Ansichten wieder bestätigt, welche dieselben als Körperanhänge betrachteten. Während nämlich (nach BERGH) CAVOLINI sie für Kiemen hielt, beschrieb sie MACRI als Rückenanhänge. Aber schon vorher hat CUVIER sie richtig als Tentakel bezeichnet. Letzteres muss ich wenigstens (gegen BERGH l. c. p. 352 Anm. 1.) annehmen, da mir die Beschreibung von CUVIER (l. c. p. 10) nur auf die Interbranchialanhänge zu passen scheint. Denn CUVIER bemerkt, dass diese kleinen weichen, gelben und oft zweispitzigen Tentakel nur während des Lebens des Thieres ansitzen. Es ist daher wohl anzunehmen, dass CUVIER die abgelösten Interbranchialanhänge selbst gesehen, oder

dass er sie aus der Beschreibung des Herrn DE LAROCHE kannte, der die von CUVIER untersuchten Exemplare auf einer Reise nach den Balearen gefangen.

In dem 1819 erschienenen ersten Bande seiner Entozoensynopsis (p. 573) beschrieb RUDOLPHI unter dem Namen *Phoenicurus varius* von ihm häufig gefundene Ectoparasiten von Tethys, von denen er bemerkt, dass sie schon von RENIER (1807) als *Hydatula varia* beschrieben seien. Hinsichtlich des anatomischen Baues erwähnt er nur der beiden, von allen späteren Autoren bestätigten Ganglien. Im Jahre 1823 erschien eine ausführlichere Beschreibung derselben von OTTO¹⁾, der in ihnen Uebergangsformen zwischen Planarien und Trematoden sieht und für sie den Namen *Vertumnus tethidicola* vorschlägt, den er jedoch sogleich in einem Nachworte wieder einzieht als synonym mit der RUDOLPHI'schen ihm zu spät bekannt gewordenen Bezeichnung. OTTO beschreibt die vordere Oeffnung als Mund und gibt an, dass er in einen Magensack führe, dessen Inhalt durch Oeffnungen ins Parenchym gelangen könne.

Eine zutreffendere Beschreibung der Gefässe, die von diesem s. g. Magen aus sich in das Parenchym des Thieres vertheilen, gab im selben Jahre DELLE CHIAJE, welcher im ersten Bande seiner *Memorie* (Vol. I. 1823 p. 59, Taf. II Fig. 9—15) die *Phoenicuri* als »*Planaria ocellata*« beschrieb, den Namen jedoch später (im III. Bande) fallen liess, nachdem er die RUDOLPHI'sche Benennung kennen gelernt. Die Oeffnungen der BERGH'schen Schläuch ein den Stigmata hielt DELLE CHIAJE (Ibid. Vol. II. p. 265) für Oeffnungen des Wassergefässsystems. DELLE CHIAJE hält die Unterschiede, welche die vordersten und die hinteren *Phoenicuri* in der Form bieten, für den Ausdruck verschiedener Varietäten, die er sehr geneigt ist als selbständige *Species* zu trennen. Mehrere neue Arten von Tethys gründete 1825 MACRI²⁾ auf die *Phoenicuri*, indem er solche Formen von Tethys, welche alle *Phoenicuri* verloren haben als eine Art (*Th. cornigera*), solche, die noch die zwei vordersten *Phoenicuri* besaßen, als eine zweite Art (*T. parthenopeia*), und Thiere, die sich noch im Besitze sämtlicher *Phoenicuri* befinden, als eine dritte *Species* (*Th. polyphylla*) beschrieb und abbildete.

¹⁾ A. W. OTTO. *Nov. Act. Nat. cur.* vol. XI, P. 2, Bonn 1823 p. 294 bis 300. Taf. 41 Fig. 1.

²⁾ SAV. MACRI in *Atti della reale Acad. d. Scienze.* Vol. II, P. 2. Napoli 1825 p. 157—219 u. Tab. I—V.

Der erste, welcher die Phoenicuri wiederum für Körperanhänge der Tethys erklärte, war VERANI, der 1840 auf der Naturforscher-Versammlung in Turin darüber eine Mittheilung machte, welche 1842 in OKEN'S Isis (p. 252) aufgenommen wurde. Gleichzeitig erschien eine ausführlichere Abhandlung von A. KROHN¹⁾, worin der Nachweis geführt wurde, dass die Phoenicuri nicht Schmarotzer, sondern äussere Organe der Tethys seien. Einen Fehler beging KROHN nur darin, dass er den s. g. Magen der Phoenicuri für ein Blutgefäss erklärte. Die wahre Natur dieses Gefässes, der Fortsetzung des BERGH'schen Schlauches, ist erst durch die oben besprochene und bestätigte Entdeckung BERGH's erschlossen worden, wogegen der Nachweis, dass die s. g. Phoenicuri oder die Interbranchialanhänge nicht Parasiten sind, wenigstens in der deutschen Literatur, längst in die Lehrbücher übergegangen ist, so dass es einigermassen befremden muss, dass der hervorragendste unter den jetzt lebenden französischen Zoologen, H. DE LACAZE-DUTHIERS²⁾, keine Kenntniss davon hat und den Irrthum von der parasitären Natur der Phoenicuri noch aufrecht erhält. Es ist das um so auffallender als schon J. F. MECKEL³⁾ den BERGH'schen Schlauch gesehen und von dem Centrum des Stigma gegen die Leber hin verfolgt hat.

Unverständlich bleibt freilich noch immer der Nutzen dieser Anhänge. Welche Bedeutung hat die ausserordentliche Leichtigkeit mit der sie sich vom lebenden Thiere ablösen? Dürfte es vielleicht in Anbetracht dieses Umstandes und ihrer so auffälligen Färbung gestattet sein, sie für Lockorgane zu halten, durch welche Fische u. a. Tethys zur Beute fallende Thiere angezogen würden. Es scheint mir schwer vom Standpunkte der natürlichen Zuchtwahl aus eine andere Erklärung zu finden, und an geschlechtliche Zuchtwahl ist natürlich bei Zwittersehnecken nicht zu denken. Hinsichtlich der Lebensweise von Tethys scheint mir die Beobachtung hier angeführt werden zu dürfen, dass ich Tethys im Golfe von Neapel nahe bei der Station aus einer Tiefe von 4—5 Faden in zahlreichen Exemplaren auf steinigem Boden gedredgt habe, aber nicht auf schlammigem.

1) A. KROHN. Archiv f. Anat. u. Phys. J. 1842 p. 418—423.

2) H. DE LACAZE-DUTHIERS. Archives de Zool. e. et. g. T. III. 1874. p. 30.

3) l. c. p. 17.

Es wird also Tethys wie so viele andere pelagische Thiere des Tages über sich am Boden des Meeres aufhalten.

Die nahe Verwandtschaft der Meliben mit Tethys spricht sich auch darin aus, dass die Meliben dieselben leicht abfallenden Papillen besitzen, wie Tethys, in welche gleichfalls Leberschläuche eintreten.

Kehren wir nach diesem Exeurse zurück zu der weiteren Beschreibung der Leber, in deren Drüsenzellen, wie beiläufig bemerkt sein mag, ganz ähnliche Concremente wie in der Niere gebildet werden. Das Endstück des Gallenganges erweitert sich vor seiner Mündung in den Magen in unregelmässiger durch die oben beschriebenen Schutzpapillen bedingter Weise, und nimmt hier den Gallengang der linken Nebenleber auf. Der Ausführgang der rechten Nebenleber mündet an entsprechender Stelle selbständig in die Magenöhle. Die Nebenleber ist eine vielfach verzweigte Drüse, von gelblichbrauner Farbe, deren Schläuche merkwürdiger Weise nicht in der Leibeshöhle liegen, sondern in die Körperwandung vorn und seitlich eingebettet sind. Dieses Verhalten ist darum von besonderem Interesse, weil es zeigt, dass bei diesen tiefstehenden Nudibranchien das Cölom noch nicht vollständig ausgebildet ist. Tethys ist ein halbparenchymatöses, halb cöomatöses Thier, und die Mittelstellung, die Tethys in dieser Hinsicht einnimmt, darf als eine der vielen Bestätigungen meiner weiter unten noch näher zu besprechenden Ansicht betrachtet werden, nach welcher die Phylogenie der »Opisthobranchien« an Plattwürmer und speciell an Turbellarien anknüpft.

Auf den Magen folgt ein blindsackförmig erweiterter Abschnitt, der Mitteldarm wie ich ihn aus morphologischen Gründen lieber denn als einen »zweiten Magen« bezeichnen will. An diesen kurzen, durch Einschnürungen nach beiden Seiten hin abgesetzten Abschnitt schliesst sich der ebenfalls nur kurze, ziemlich weite Enddarm an. Der After liegt auf dem Rücken rechts, nach innen von der durch die Kiemen gebildeten Längslinie, neben und über der dritten Kieme auf einer besonderen kleinen Papille.

Nachdem wir somit die anatomische Beschreibung des Darmtractus gegeben wird es nunmehr gestattet sein, eine Deutung der einzelnen Abschnitte zu versuchen und zu sehen wie weit sich die Homologieen mit den entsprechenden Organen der übrigen Nudibranchien feststellen lassen. Es ergibt sich nun dabei, dass sich der Darmtractus von Tethys sehr leicht auf das von den Acolidien her allgemein bekannte Schema zurückführen lässt. Dieses ist bekannt-

lich folgendermassen characterisirt. Aus der Mundmasse führt eine kurze weite Speiseröhre unmittelbar in den Magen, der sich nach hinten in einen spitz zulaufenden Blindsack auszieht, den man als den Hauptgallengang ansehen muss und aus welchem nach beiden Seiten hin die Gallengänge der einzelnen Leberlappen abtreten. Hinter dem vordersten Paare derselben entspringt von der oberen Wand des Magens oder wenn man will des erweiterten Anfangsstückes des Gallenganges, der kurze Darm. Jene beiden vor der Abgangsstelle des Darmes gelegenen Gallengänge und die zu ihnen gehörigen Leberlappen, von denen also einer rechts und einer links vom Darne liegt, sind die Homologa der Nebenlebern von Tethys. Aus der Aeolidienleber leitet sich diejenige der übrigen Nudibranchien und der Heliceen in verschiedener Weise ab, wie ich an der Hand eines reichen vergleichend anatomischen Materials demnächst zeigen werde. Hier möge nur die Bemerkung noch Platz finden, dass die Hauptmasse der Leber immer aus dem hinteren Stamme hervorgeht, mit welchem bald nur die eine, bald beide Nebenlebern verschmolzen sind, falls diese nicht, wie in vielen Fällen, sich als selbständige Organe erhalten. Die Beziehung der Abgangsstelle des Darmes zu den Gallengängen ist eine so constante, dass sie einen wichtigen phylogenetischen Rückschluss nahe legt, der angesichts der zahlreichen anderen für die Abstammung der Nudibranchien von Plattwürmern sprechenden Gründe als kein zu gewagter erscheinen kann. Es ist der, dass die wurmartigen Vorfahren der Nudibranchien keinen After und keinen Enddarm besessen haben, dass dieser eine Neubildung der Mollusken ist, dessen Entstehung von der eben bezeichneten Stelle zwischen erstem und zweitem Paare der seitlichen Gallengänge ausging. Der After lag vermuthlich anfangs dorsal, und ist erst im Laufe der Zeit an die rechte Körperseite herabgetreten. Alle diese Stadien finden sich noch in der Anatomie der bis jetzt bekannten Nudibranchien vertreten. Ich bemerke dies ausdrücklich, weil alle jene Ableitungen nicht etwa von mir erdachte und angenommene sind, sondern die Ergebnisse vergleichend anatomischer Studien, welche eingehend darzulegen hier zu weit abführen würde. Mollusken ohne After kennt man bis jetzt noch nicht, es ist auch sehr viel weniger wahrscheinlich, dass man sie noch kennen lernen wird wie umgekehrt Dendrocoelen mit After. Denn auf Dendrocoelen weisen uns alle anatomischen Verhältnisse der niedersten Nudibranchien hin. Dass der Darmtractus dem nicht widerspricht, bedarf kaum der Erwähnung, denn alle einzelnen Theile

lassen sich in ungezwungenster Weise auf einander beziehen. Der Rüssel oder Pharynx wird zur Mundmasse, das Anfangsstück des Darmes zu Oesophagus und Magen, die Verzweigungen des Darmes zur Leber. Dass überhaupt gerade bei den Nudibranchien zwischen Darmanhang und Leber weder morphologisch noch functionell eine scharfe Grenze gezogen werden kann, hat der Streit über den Phlebenterismus sattsam gezeigt.

Dieselbe Beschaffenheit der Leber wie bei Tethys findet sich bei den schon seit CUVIER in nahe Beziehung zu Tethys gebrachten Tritonien und Seyllaeen, sowie besonders auch den Dendronotiden. Bei ihnen allen ist die Leber nicht verästelt wie bei den Aeolidien, sondern eine compacte Masse, aus welcher nur einzelne sich vielfach theilende BERGH'sche Sehläuche entspringen. Ob letztere auch bei den Tritonien sich finden, ist noch näher zu untersuchen, sicher sind sie aber nachgewiesen bei Seyllaea, Lomanotus und Dentronotus. Namentlich letztere Gattung gleicht auch hinsichtlich der Leber Tethys sehr, indem in den Magen hinten der Hauptgallengang, vorn jederseits der Ausführgang der ganz selbständigen, verästelten Nebenleber einmündet.

3. Der Geschlechtsapparat.

Die grosse Zwitterdrüse bildet einen dicken Ueberzug über die rings von ihr umschlossene Leber. Ihre äussere, in mehr oder minder quadratische Lappen getheilte Oberfläche wird von der baumförmig verästelten Niere überzogen. Aus ihr entspringt ein gewundener Zwittergang, der sich dicht bei der Prostata in die beiden Leitungswege theilt. Der weibliche oder Uterus nimmt eine grosse Eiweissdrüse auf, die in ihn ihr Secret entleert, sowie weiter unten, nahe dem äusseren Orificium das kurzgestielte Receptaculum seminis. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt zusammen mit der männlichen in einer geräumigen Tasehe, einer Grube der Haut, welche an der rechten Körperseite weit vorne, vor der ersten Kieme liegt und von einem Hautlappen überdeckt wird.

Das Vas deferens beginnt unmittelbar vor der Prostata als ein sehr enger Canal. Die Prostata ist eine kugelige Drüse von tubulösem Baue. Sie besteht aus zahlreichen, grossentheils gabelig gespaltenen Drüsenschläuchen, welche sich alle jederseits in einen grossen Stamm sammeln, der in den hier etwas erweiterten männlichen Gang einmündet. Das feinkörnige, hier dem Samen beige-

mengte Secret der Prostata verleiht demselben eine gelbliche Farbe, so dass auch das Vas deferens nach dem Austritt aus der Prostata eine andere Farbe zeigt, wie vorher¹⁾. Das Vas deferens endet in dem steifen nach der Spitze hin sich bedeutend verjüngenden Penis, welcher aus dem Geschlechtsatrium oft weit hervorragt. Neben ihm befindet sich noch ein anderes, zum Penis in naher Beziehung stehendes Organ, welches ich als »Penistasche« bezeichnen möchte. Bei der ersten grossen von mir darauf untersuchten Tethys zeigte dieselbe das in unserer Fig. 2 *ps* dargestellte Verhalten. Dieselbe bildete eine hohle Ausstülpung der Körperwandung, einen neben dem Penis aus dem Geschlechtsatrium frei hervorthängenden blindsackartigen Schlauch, der an seinem äussersten freien Ende wie ein an der Spitze in sein Lumen eingestülpter Handschuhfinger eingezogen war. Die kurze, nach aussen offene, durch diese Einstülpung gebildete Tasche war mit Sperma gefüllt. Eines der später von mir untersuchten Exemplare zeigte indessen ein ganz anderes Bild (Fig. 3). Hier war die in Fig. 2 nur auf die Spitze sich erstreckende Einstülpung eine völlige, so dass die Penisscheide einen nach aussen offenen und frei in der Leibeshöhle liegenden Sack bildete, eine Einstülpung der Haut nach innen. Dieselbe war ganz mit frischem Sperma erfüllt, welches aus dem Penis stammte, der, wie Fig. 3 es zeigt, gleichfalls in der Tasche lag. Wir haben es also in dieser Penisscheide zu thun mit einem Sack, in welchen der Penis sein Sperma entleeren kann, und diese Thatsache verdient um so mehr Beachtung als gerade bei Tethys die von mir als männliche Samenblase in Anspruch genommene Vesicula seminalis, die wir sonst bei den Zwitter Schnecken so verbreitet finden, fehlt. Ihre Stelle vertritt in functioneller Hinsicht die Penistasche. Die Wandung der Penistasche ist nicht drüsig, sondern besteht aus einer Bindegewebsgrundlage und einem nicht flimmernden Epithel. An demselben grossen geschlechtsreifen Thiere, an welchem das eben beschriebene Verhalten der Penistasche beobachtet wurde, zeigte sich das Receptaculum seminis mit Sperma gefüllt. In dem Uterus fanden sich nur wenige Eier, dagegen, namentlich im oberen dem Zwitterdrüsengang genäherten Theil viel Sperma. Dasselbe ging nach oben hin continuirlich in die den Zwitterdrüsengang und das Vas deferens erfüllenden Samenmassen über. Es geht daraus hervor, dass wenigstens für Tethys

1) cf. Fig. 4.

das bekannte Schema nicht richtig ist, nach welchem an der Stelle, wo der Zwitterdrüsengang der Zitterschnecken sich in die männlichen und weiblichen Leitungswege spaltet, auch eine Scheidung der beiden Geschlechtsproducte in der Weise eintreten sollte, dass die Eier sich in den Uterus, die Spermatozoen aber in's Vas deferens sich begeben. Da ich auch an *Helix pomatia* die gleiche Beobachtung gemacht, so glaube ich, dass man um so eher diesen Modus für einen allen Zitterschnecken gemeinsamen wird halten dürfen, als durch denselben wieder eine jener zahlreichen Schwierigkeiten beseitigt wird, welche noch immer einer klaren Erkenntniss der physiologischen Vorgänge des Geschlechtslebens der Zitterschnecken entgegen stehen. Denn wenn es auch nicht allzuschwer verständlich ist, weshalb die Eier eher in den weiten Uterus als in das enge Vas deferens eintreten, so ist doch durchaus unklar, wie es kommen sollte, dass die in enormer Masse den Zwitterdrüsengang verlassenden Spermatozoen nur in den Samenleiter, nicht auch in den Eileiter eintreten sollten. Diese allgemein verbreitete, aber nur erschlossene, nicht erwiesene und wie meine Beobachtungen zeigen auch nicht erweisbare, Annahme ist eben eine falsche. An dem peripheren Ende des Zwitterdrüsenganges treten die grossen Eierstockseier in den weiten Eileiter, die Spermatozoen theils ins Vas deferens theils auch in den Eileiter. Die in letzteren gelangten Samenfäden gehen zu Grunde, die in jenen eingetretenen werden durch die Beifügung des Prostatasecretes zu befruchtungsfähigem Sperma. Welcher Art die in dem einen wie im andren Falle mit dem Sperma vorgehenden Veränderungen sind, ist noch durch genauere, namentlich chemische Untersuchungen zu ermitteln. Man könnte daran denken, dass die von der Eiweissdrüse und den Wandungen des Uterus gelieferten Secrete zerstörend auf das frisch gebildete Sperma einwirken, und dieses erst durch Zufügung des Prostatasecretes dagegen resistent gemacht werde. Es wäre aber auch möglich, dass die im Zwitterdrüsengange noch total mangelnde, oder in kaum nachweisbaren Spuren vorhandene Beweglichkeit der Samenfäden erst durch das Prostatasecret, direct oder indirect (durch nachträgliche Einwirkung der Uterussäfte) hervorgerufen würde. Damit löst sich in ungezwungener Weise das grosse Räthsel, durch welche Vorrichtungen bei den Zitterschnecken die Selbstbefruchtung verhindert werde. Bisher konnte eine Lösung nur durch die, wie wir gleich sehen werden, wenig plausible Annahme erklärt werden, dass der Same eines Thieres auf die von ihm selbst er-

zeugten Eier nicht befruchtend einwirken könne. Dem widersprechen aber die in der Literatur verzeichneten Fälle¹⁾ von Fortpflanzung bei isolirt erzogenen Schnecken, die a priori um so weniger als unmöglich bezeichnet werden dürfen, als bekanntlich auch Selbstbegattung beobachtet ist, und zwar in zuverlässigster Weise, nämlich von K. E. v. BAER²⁾ an *Limnaeus auricularis*. Letztere Thatsache könnte von der anderen Seite nur als Onanie aufgefasst werden, wogegen meine Theorie nicht nur die Selbstbegattung sondern auch die Selbstbefruchtung in ungezwungenster Weise zu erklären vermag. Wird nämlich nach derselben der Samen der Zwittersehnecken erst durch die Zufügung des Prostatasecretes reif oder befruchtungsfähig, so kann auch die Möglichkeit der Selbstbefruchtung nach vorausgegangener Selbstbegattung nicht mehr gelängnet werden. Für meine Theorie spricht ausser diesen nur mit ihrer Hilfe erklärbaren Facten zur Genüge schon die blosse Existenz der Prostata und ihre allgemeine Verbreitung bei den Zwittersehnecken, welche nicht gestattet diese Drüse als ein unnützes Organ anzusehen, vielmehr deutlich dafür spricht, dass erst durch den Zusatz ihres Secretes alle jene Bedingungen gegeben sind, ohne deren Erfüllung im natürlichen Verlauf der Dinge die Möglichkeit einer wirksamen Befruchtung nicht vorhanden ist.

Ist meine Hypothese richtig, so darf eine Fortpflanzung von isolirt erzogenen und nicht von anderen Individuen begatteten Schnecken, vorausgesetzt natürlich, dass nicht etwa Parthenogenese im Spiele sei, nur bei solchen Gattungen sich nachweisen lassen, bei welchen

¹⁾ VON OKEN an *Limnaeus auricularis* (Isis 1817 p. 320) und ROBIN in Compt. rend. Soc. Biol. 1849 p. 89 und Compt. rend. 1851 p. 333. Die Beobachtung OKEN'S ist wohl als ganz zuverlässig anzusehen, nicht so diejenige von ROBIN. Dieser isolirte einen jungen *Limnaeus stagnalis* »à coquille incomplète«, und erhielt drei Jahre hindurch je 6—10 Laiche mit befruchteten Eiern. An und für sich beweist dieser Versuch gar nichts, da wir wissen, dass die Begattung meist schon lange vor Beendigung des Schalenwachsthumes eintritt. Noch weniger ist natürlich mit dem zweiten Versuch bewiesen, wo ein *Limax flavus* Eier ablegte, der längere Zeit isolirt in Gefangenschaft gehalten wurde, und sich folglich nicht habe begatten können, denn es steht fest, dass zwischen Begattung und Eierablage bei den Heliceen in der Regel Wochen, jedoch auch mehrere Jahre liegen können. Der Versuch mit *Limnaeus* würde jedoch in dem Falle entscheidend sein, wenn bei genauer Untersuchung sich erweisen würde, dass wie bei *Helix* der Same nur für ein Jahr oder richtiger eine Saison des Geschlechtslebens verwendet wird.

²⁾ MÜLLER'S Archiv 1835 p. 224.

der Bau des Genitalapparates die anatomische Möglichkeit einer Selbstbegattung zulässt. Das ist nun in der That der Fall bei den Lymnaeen, den einzigen Zwitter Schnecken, von welchen bisher Selbstbegattung und Selbstbefruchtung bekannt geworden, indem bei diesen nicht wie bei den Heliceen ein gemeinsames Geschlechtsatrium existirt, sondern der Penis weit genug von der weiblichen Genitalöffnung entfernt liegt, um eine Einführung desselben in die eigene Vagina zu gestatten.

MECKEL sowohl wie CUVIER und DELLE CHIAJE betrachten die Zwitterdrüse (die BOHADSCH für den Hoden hielt) als das Ovarium, die Prostata aber als den Hoden. Den Zusammenhang der letzteren mit dem Zwitterdrüsengang — ihrem Oviduct — erkannten sie nicht. CUVIER und MECKEL beschrieben die Penistasche, die sie auch abbilden. Eine recht gute Abbildung des Penis und der Penistasche (seines »Nebensaekes«) hat BERGH (l. c. Taf. 46 Fig. 15) gegeben.

Die einzige Differenz, die hinsichtlich des Genitalapparates zwischen Tethys und der Mehrzahl der übrigen Nudibranchien besteht, liegt in dem Mangel der Vesicula seminalis und der Existenz der Penistasche.

4. Die Niere.

Die Niere von Tethys ist eine baumförmig verästelte Drüse, deren verzweigte Schläuche die Leber und die sie grossentheils umgebende Zwitterdrüse umspinnen. Die äussere Oeffnung ihres Ausführungsganges liegt etwas hinter dem After, auf der Papille, welche auf ihrer Spitze die Analöffnung trägt. Der Endabschnitt des Ausführungsganges der Niere oder der Ureter¹⁾ ist ein ziemlich weites Rohr, dessen Wandungen zum Theil noch drüsiger Natur sind. Er spaltet sich nach kurzem Verlaufe in seine zwei Hauptäste, von denen der eine in die Tiefe hinabsteigt, der andere sich oberflächlich d. h. auf der dorsalen Partie der Eingeweidemasse verzweigt. Die Drüsen-schläuche²⁾, welche die Niere bilden, bestehen aus einer äusseren structurlosen Membrana propria und einem Epithel von Drüsenzellen, deren Durchmesser 0,015 Mm. für die Zelle und 0,007 Mm. für den Kern beträgt. Die Mehrzahl der Zellen zeigt indessen nicht diese

¹⁾ cf. Fig. 1 u.

²⁾ cf. Fig. 6.

Proportionen, sondern durch die Bildung der Excretionsbläschen erheblich grössere. Diese Zellen¹⁾ messen dann 0,0286 Mm. und mehr. Die Vergrösserung, an welcher der Kern nicht Theil nimmt, kommt ausschliesslich auf Rechnung des Excretionsbläschens, das schliesslich fast die ganze Zelle erfüllt. Es enthält eine verschieden grosse Anzahl von Harnconcrementen, deren Grösse meist 0,007 bis 0,009 Mm. beträgt. Flimmerung vermochte ich in der Niere nicht nachzuweisen. An den grösseren Aesten und Stämmchen enthält die Wandung nach aussen vom Epithel noch zahlreiche Bindegewebs- und Muskelfasern.

Auf dem Ureter sitzt etwa in der Mitte zwischen seiner Mündung und der Gabelung ein rundliches kleines drüsiges Organ an, das mit seinem anderen Ende am Pericardium fest sitzt, der Pericardialtrichter²⁾ (Nierenspritze BGH.), wie ich ihn nennen werde. Bei genauerer Untersuchung ergibt sich, dass es hohl ist und einerseits mit dem Lumen des Ureter in weiter Communication steht, andererseits durch eine kleinere runde Oeffnung mit der Pericardialhöhle zusammenhängt. Die letztgenannte Oeffnung liegt in einer Membran, welche quer zur Axe des Pericardialtrichters steht, und sein Lumen von dem des Pericardium trennt. In dieser Membran liegen um die Oeffnung herum zahlreiche ringförmig angeordnete Muskelfasern, die also einen Sphincter bilden, durch welchen die Communication zwischen Niere und Pericardium nach Belieben aufgehoben werden kann. So erklärt es sich, dass es mir bei noch lebenden oder erst vor sehr kurzer Zeit gestorbenen Thieren nie gelang farbige Flüssigkeit vom Ureter durch den Pericardialtrichter ins Pericardium zu injiciren, was sofort an Thieren gerieth, die schon einige Zeit todt waren, und bei denen daher die Muskeln ganz erschlafft waren. Der die Oeffnung umgebende freie Rand trägt Flimmerepithel, was an das ähnliche, z. B. bei Phylliroë bestehende Verhalten erinnert. Die Wandung des Trichters ist ziemlich dick und besteht grossen Theils aus denselben Drüsenschläuchen die auch die Niere zusammensetzen. Sie liegen an der innern dem Lumen zugekehrten Seite, und zwar so, dass die blinden Enden der Drüsenschläuche gegen die Sphinctermembran gerichtet sind. Nach unten gegen den Ureter hin treten je 10—12 Schläuche zu einem kurzen breiten Ausführgange zusammen, der an der Basis des Trichters in den Ureter

¹⁾ cf. Fig. 7.

²⁾ cf. Fig. 1 tr.

mündet. Ganz ähnlich habe ich auch bei vielen anderen Nudibranchien den Bau des Pericardialtrichters gefunden.

Durch den Ureter wird mithin nicht nur das Wasser eingeführt, durch welches die festen Concremente der Niere ausgespült werden, wobei wohl auch die Muskelzellen in den Wandungen der Nierengänge eine Rolle spielen mögen, sondern auch das Wasser, welches dem Blute zugeführt wird. Dies lehrt nicht blos der anatomische Befund, sondern auch die directe Beobachtung des lebenden Thieres. Besonders lehrreich ist in dieser Hinsicht eine von TRINCHESE¹⁾ gemachte Beobachtung. Dieselbe bezieht sich auf sein gen. *Ercolania*, das er zu den Aeolidien stellt, das aber sicher nicht dahin, sondern zu den Hermaeen, also in die Nähe der Elysien, Cyereen, Limapontien u. s. w. zu stellen ist. Bei diesem jederseits mit 2 Reihen keulenförmiger Kiemen versehenen Thiere liegt neben dem in der Medianlinie gelegenen After eine Oeffnung, die in das von TRINCHESE als Hydrocardium bezeichnete Endstück der Niere führt. Diese Oeffnung, so berichtet TRINCHESE (l. c. p. 105), öffnet und schliesst sich von Zeit zu Zeit. Sobald sie sich öffnet, erweitert sich das Hydrocardium, sobald sie sich schliesst contrahirt sich dasselbe, und zur selben Zeit schwellen die Kiemen an. Dieses Factum weist auf eine directe (von TRINCHESE nicht gesehene) Communication zwischen dem Hydrocardium und dem Innern der Kiemen hin. Ich glaube hier diese interessante Beobachtung anführen zu dürfen, weil sie geeignet ist Licht zu werfen auf die Bedeutung der Pericardialöffnung der Niere, deren verbreitetes Vorkommen auch bei Pteropoden und Heteropoden namentlich durch GEGENBAUR'S klassische Untersuchungen bekannt geworden. Das eingeführte Wasser dient natürlich nicht nur zur Verdünnung des Blutes oder der Volumveränderung des Körpers, sondern wesentlich auch zur Respiration, die mithin nicht sowohl eine äussere, wie namentlich auch eine innere ist. Dieser Gesichtspunct dürfte wohl auch mit in Betracht zu ziehen sein, wenn es sich darum handelt die bei den übrigen Mollusken bestehenden Einrichtungen zur Wasseraufnahme in den Körper in ihrer physiologischen Bedeutung richtig zu würdigen.

Die Niere von *Tethys* ist lange übersehen worden. MECKEL sah nur den Pericardialtrichter, CUVIER beschrieb die äussere Oeffnung und den Ureter. Auch DELLE CHIAJE kam in der ersten Auf-

¹⁾ S. TRINCHESE. Annali del Museo civico di storia nat. di Genova. pub. p. G. DORIA. Vol. II. 1872 p. 86—132. Pl. 4—13.

lage der Memorie nicht weiter. In der zweiten Auflage dagegen gibt er eine im Ganzen zutreffende Beschreibung derselben. Leider ist mir dieselbe in Göttingen nicht zugänglich, doch glaube ich mich von Neapel her, wo sie in der Bibliothek der zool. Station sich findet, zu erinnern, dass DELLE CHIAJE dort den Pericardialtrichter beschreibt, ohne jedoch seine Bedeutung und seinen Zusammenhang mit Ureter und Pericardium richtig erkannt zu haben. Auch LEYDIG (Lehrbuch d. Histologie 1857 p. 475) hat das Verhältniss der Niere zur Leber nicht richtig erkannt, indem er die Niere nicht als selbständiges Organ erkannte, sondern sie für die modificirte Aussenschicht der Leber hielt.

Die verästelte Niere von Tethys steht der Niere der Plattwürmer, dem sog. Wassergefässsysteme derselben noch sehr nahe. Sie unterscheidet sich nur durch den Besitz des Pericardialtrichters. Ob dieser allen Nudibranchien (auch Rhodope?) zukomme, und sich auf irgend welche Einrichtungen bei Turbellarien zurückführen lasse, oder ob er eine Neubildung der Mollusken darstelle, ist noch näher zu untersuchen. Es ist dies der einzige wichtige noch unklare Punkt, den man meiner Ableitung der Nudibranchien von Turbellarien entgegen halten kann.

5. Ontogenie von Tethys.

Bei dem Interesse das gerade Tethys hinsichtlich seiner systematischen Stellung darbietet, war es mir sehr angenehm in Neapel (im December) ihre Ontogenie kennen zu lernen. Ich fand dieselbe bis zur Ausbildung der Larve in genau derselben Weise vor sich gehen, wie bei den andern von mir daraufhin untersuchten Opisthobranchien. Die Furchung ist von Anfang an eine ungleichmässige, indem durch dieselbe das Ei zunächst in zwei ungleich grosse Furchungskugeln zerfällt, von denen die grössere dunklere sich sehr viel langsamer weiterhin theilt, die kleinere hellere aber durch fortgesetzte Theilungen bald eine grössere Anzahl kleiner blasiger Zellen liefert, welche die grossen Kugeln umwachsen. Dieser Umwachsungsprocess ist meist schon beendet wenn die Zahl der innern aus der grossen dunklen ersten Furchungskugel hervorgegangenen Zellen noch nicht mehr als 2—3 beträgt. Die weiteren Veränderungen betreffen zumeist die lebhaft sich vermehrenden Ectodermzellen, welche am vorderen Pole eine zum Velum werdende Anhäufung bilden, am hinteren die Entodermzellen einschliessenden Pole nach aussen eine sehr feine zuerst mehr häutige Larvenschale ab-

sondern. Unter und hinter dem Velum bilden sie an der ventralen Seite einen kleinen stumpfen Höcker, der zum Fusse wird, und dessen Zellen sehr kurze Wimpern tragen, indessen der Rand des Segels von langen Cilien eingesäumt wird. Die Gestalt des Velum erscheint von oben gesehen bisquitförmig indem der Mitteltheil schmaler als die Aussenpartien ist. Der cilienbesetzte Rand ist vollkommen continuirlich.

Es ist wohl zu beachten, dass der Mund auf der Fläche des Velum gelegen ist, was wenn ich recht gesehen auch schon bei der Larve der Fall ist. Die weiteren Entwicklungsstadien habe ich nicht verfolgt; doch scheint mir durchaus kein Grund vorhanden, die schon von LOVÉN ausgesprochene Vermuthung für unwahrscheinlich zu halten, wonach das Velum der Larve in das des erwachsenen Thieres übergehe. In diesem Falle wie in so vielen anderen muss ich entschieden für LOVÉN eintreten gegen HUXLEY, der in dem Velum der Larve den vorderen Theil des Epipodium sieht. Ein genaues Eingehen auf die Ansichten HUXLEY's würde hier viel zu weit führen. Ich kann aber an dieser Stelle nicht unterlassen, meine Verwunderung darüber auszudrücken, dass die in jener Abhandlung¹⁾ entwickelten Ansichten über die morphologischen Verhältnisse des Molluskenkörpers noch immer Geltung in der Wissenschaft haben. Ein strenges Examen derselben würde sie der Reihe nach sämmtlich als ganz unhaltbar erweisen, ebenso wie gegenwärtig wohl sogar der Verfasser selbst nicht mehr an die Existenz eines »Archetype of the cephalous Mollusca« glauben dürfte. Wird man nun auch zahlreiche der Irrthümer jener Abhandlung mit der damals noch viel zu geringen Unterlage embryologischer Beobachtungen als vorschnelle Verallgemeinerungen entschuldigen können, so wird HUXLEY doch den Vorwurf nicht zurückweisen können, sich an eine Arbeit gemacht zu haben, zu der seine Kräfte um so weniger ausreichten, als er das damals vorhandene Material von Untersuchungen über die Körperbeschaffenheit und den inneren anatomischen Bau der Gastropoden durchaus nicht beherrschte, und daher selbst von denjenigen That- sachen, die sich in seinem Sinne verwerthen liessen, vielfach keine Kenntniss hatte (z. B. Epipodium bei Prosobranchien). Selbst jetzt ist noch kein einziges Organsystem bei den Mollusken derartig untersucht, dass man versuchen könnte die Homologieen festzustellen, sei

¹⁾ TH. H. HUXLEY. On the Morphology of the Cephalous Mollusca. Philos. Trans. Vol. 143. P. 1. London 1853. p. 29—65 u. Pl. II—V.

es nun Fuss oder Mantel, Schale, Nervensystem oder was man sonst auch nehmen mag!

Gewiss wäre es Unrecht, die genannte Abhandlung HUXLEY's mit demselben Massstabe zu messen, den wir heutigen Tages an vergleichend anatomische Arbeiten anlegen müssen. Allein durch meine Bemerkungen sollte auch nicht die historische Bedeutung jener Arbeit in Frage gezogen, sondern nur Verwahrung eingelegt werden, gegen die fernere Beibehaltung der HUXLEY'schen Deutungen.

Die kurze Darstellung der Ontogenie von Tethys, die wir hier gegeben, mag genügen, um zu zeigen, dass dieselbe sich ganz der, durch zahlreiche Untersuchungen bekannten Entwicklungsgeschichte der übrigen Opisthobranchien anschliesst. Der Umstand, dass schon bei so niedrig stehenden Opisthobranchien wie Tethys und Limapontia (wo sie von FR. MÜLLER untersucht ist) die Ontogenie bis zur Larvenbildung genau in derselben typischen Weise abläuft wie bei den höchststehenden, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, das genau dieselbe Larvenform sich auch noch bei manchen marinen Turbellarien werde nachweisen lassen.

6. Die Phylogenie der Gastropoden.

Schon oben wurde, anlässlich der Behandlung des Nervensystemes darauf hingedeutet, dass die Stellung, welche man Tethys bisher im Systeme angewiesen, den anatomischen Differenzen nicht genügend Rechnung trage. Um die Bedeutung, welche ihr meinen Untersuchungen zufolge zukommt, richtig darstellen zu können, muss ich hier einiges von den allgemeinen Resultaten mittheilen, zu denen ich gelangt bin, wogegen ich hinsichtlich der Details auf mein Buch verweisen muss, durch welches überhaupt die bisherige, grossentheils auf Schale und Radula gebaute Systematik der Gastropoden sehr erhebliche Umänderungen erleidet. Eines der weitgreifendsten Ergebnisse meiner keineswegs auf das Nervensystem beschränkten Untersuchungen über Molluskenanatomie ist die Auflösung des »Typus« der Mollusken durch den Nachweis seiner polyphyletischen Abstammung. Es ist in der That angesichts des Materiales, das ich vorlegen werde, durchaus unstatthaft noch ferner von einem »Typus« der Mollusken zu reden, selbst wenn man denselben, wie das gegenwärtig wohl keiner Begründung mehr bedarf, beschränkt auf die Lamellibranchien, Gastropoden und Cephalopoden, oder wie ich lieber sagen möchte die Acephala und die

Cephalata. Letzteren Namen möchte ich, bis zur Aufstellung eines auf die Verwandtschaftsverhältnisse begründeten natürlichen Systemes, vorschlagen als interimistische Bezeichnung für die durch die Verbindung der Cephalopoden mit den Gastropoden entstandene Klasse der »Mollusken«. Eine solche Verbindung erweist sich angesichts der nahen Verwandtschaft der Cephalopoden mit den gymnosomen Pteropoden als eine Nothwendigkeit. Indem ich nun hier auf die Acephalen nicht eingehen und von den Ordnungen der Cephalaten die Scaphopoden, Heteropoden, Pteropoden und Cephalopoden gleichfalls nicht in die Betrachtung ziehe, werde ich hier mich auf die eigentlichen Gastropoden s. str. oder Platypoden (R. LEUCKART) beschränken, d. h. auf die von den Prosobranchien, Opisthobranchien und Pulmonaten gebildete Unterklasse. Ich will an dieser Stelle nicht darauf eingehen, zu zeigen wie diese, namentlich aber die beiden letzten Ordnungen durchaus unnatürliche und unhaltbare Gruppen sind, sondern hier nur das hervorheben, dass auf diese Weise ganz heterogene Elemente mit einander verbunden werden, nämlich die Prosobranchien einerseits, die Opisthobranchien und Pulmonaten andererseits. Von diesen gehören die letzteren beiden Ordnungen so eng zusammen, dass die Grenze zwischen beiden nur in ganz künstlicher Weise gezogen werden kann. Der Nachweis der durch die opisthobranchen Peronien und Veronicellen gehenden Abstammung der stylommatophoren Pulmonaten von den »Opisthobranchien«, wobei das Endstück des Ureter zur Lunge wird, bildet von den vielen phylogenetischen Reihen, die ich durch meine Untersuchungen gefunden habe, eine der vollständigsten. Andererseits nun bilden die Prosobranchien eine durchaus nicht mit jenen verwandte Gruppe. Die Aehnlichkeiten, welche zwischen ihnen und den übrigen Gastropoden bestehen, sind nur durch die Anpassung an gleiche Lebensverhältnisse bedingt, aber nicht durch verwandtschaftliche Beziehungen. Die Verwandtschaft zwischen einer Helix und einer Helicina ist, wenn meine Untersuchungen und Folgerungen richtig sind, keine nähere als etwa die zwischen einer Fliege und einem Blutegel. Ich habe nämlich gefunden, dass der Ursprung der Prosobranchien auf Gliederwürmer, derjenige der Opisthobranchien auf Plattwürmer zurückgeht. Am wenigsten dürfte wohl die letztere Behauptung auf Widerstand stossen, da die Aehnlichkeit der niedrigsten Nudibranchien mit Turbellarien schon viele Zoologen frappirt hat, und zwar Zootomen sowohl wie Systematiker. Lebhaften Widerspruch dagegen mag wohl meine Darlegung der Phylogenie der Prosobranchien finden. Meine Unter-

suchungen über diese arg vernachlässigte Abtheilung der Mollusken haben mich dahin geführt, als die tiefststehenden Prosobranchien die Rhipidoglossen oder Sentibranchien und speciell Fissobranchiaten (Haliotis, Fissurella) zu erkennen, sowie endlich die mit diesen eng zusammenhängenden Chitoniden. Das Nervensystem der letzteren nun, das bisher sehr ungenau bekannt war, hat zu sehr unerwarteten Ergebnissen geführt. Ich habe nämlich zwischen den beiden langen innern Fussnervestämmen von Chiton cinereus Quercommisuren gefunden, und dieselben wiedergefunden bei Fissurella und Haliotis, bei welcher letzterer sie schon LACAZE-DUTHIERS gesehen hat. Darauf allein ist jedoch nicht im Mindesten die Aehnlichkeit des Nervensystemes von Chiton mit dem der Gliederwürmer, namentlich der Oligochaeten, beschränkt, sie spricht sich namentlich auch unverkennbar aus im Verhalten der Schlundcommisur, doch würde es zu weit abführen hier näher darauf einzugehen. Gerade bei Chiton wird ein solches Verhalten nicht so sehr überraschen, wenn schon es sehr die Frage sein muss, wie weit den Ideen, die sich schon so manche Zoologen über die systematische Stellung von Chiton gemacht, eine gewisse Berechtigung zuerkannt werden darf, da ich nämlich die Zahl der Quercommisuren der Bauchkette grösser finde, wie die der äusseren Segmente, und überhaupt wohl die Rückenplatten nur als eine späterworbene und nicht charakteristische Neubildung der Chitoniden betrachtet werden dürfen.

Unter diesen Umständen gewinnt die merkwürdige und bisher nicht verwerthbare Thatsache, dass die Ontogenie von Chiton sich derjenigen der Anneliden anschliesst, ein ganz besonderes Interesse. Ich bin gern bereit diese Thatsache als eine wichtige Stütze meiner phylogenetischen Ableitungen anzuerkennen, so gering ich im Allgemeinen auch die Bedeutung der Ontogenie für die Auffindung der Phylogenie anschlagen muss, denn die einzige sichere Grundlage für die Ermittlung der Phylogenie bildet die vergleichende Anatomie, wogegen der Ontogenie nur die Rolle eines zwar werthvollen aber doch untergeordneten Hilfsmittels zukommt. Die wichtigste Aufgabe der modernen auf dem Boden der Descendenzlehre stehenden Zoologie, soweit überall die Ermittlung der Verwandtschaftsverhältnisse der Thiere ihr Ziel ist, scheint mir die Feststellung der Homologieen zu sein. Diese ergeben sich aber mit Sicherheit nur auf dem Wege der vergleichenden Anatomie, nicht oder nur selten aber auf dem der Ontogenie. Wir hören nicht auf, Organe, welche die vergleichende Anatomie als homologe erweist auch fernerhin als solche zu betrachten, wenn

wir erfahren, dass sie auf verschiedene Weise entstehen, wenn mit andren Worten die Ontogenie sie als heterogenetische Organe erweist. Es würde zu den grössten Absurditäten führen, auch die bestbegründeten Lehren der vergleichenden Anatomie auf den Kopf stellen heissen, wollte man die Abstammung aus dem gleichen Keimblatte zum bedingenden Kriterium der Homologie machen, resp. Organe nicht mehr für homologe erklären, sobald sich zeigt, dass sie verschiedenen Keimblättern entstammen. Ein und dasselbe Organ kann bei verwandten Thieren auf verschiedene Weise ontogenetisch entstehen; daher sind die entscheidenden Kriterien der Homologieen der Anatomie, im weiteren Sinne des Wortes, zu entlehnen, aber nicht der Ontogenie und nicht der Physiologie.

Durch diese Anschauungen stehe ich in lebhaftestem Widerspruch mit der herrschenden wissenschaftlichen Strömung, namentlich aber mit der Partei, welche im Allgemeinen den Fortschritt vertritt. Glaubt doch diese Partei, HAECKEL an ihrer Spitze, die Phylogenie vor Allem durch die Ontogenie erschliessen zu können, entsprechend dem s. g. biogenetischen Grundgesetze, dessen Bedeutung, wie mir dünkt, bedeutend überschätzt wird. Denn der grossen Zahl der Bestätigungen steht die nicht minder umfangreiche derjenigen Beobachtungen gegenüber, die sich dem Schema nicht fügen. Sieht man näher zu, wie die Verwerthung dieses »Gesetzes« für die Ermittlung der Phylogenie praktisch sich gestaltet, so findet man, dass überhaupt nur diejenigen Beobachtungen berücksichtigt werden, die als Stütze für irgend welche vorgefasste Meinung sich benutzen lassen. Die vielen Beobachtungen aber, welche sich nicht für die Phylogenie verwenden lassen, werden entweder nicht weiter berücksichtigt, oder durch die Annahme einer »Fälschung der Ontogenie« zu erklären versucht. Gewiss kann man schon a priori den so gewonnenen Resultaten nur einen relativ geringen Werth beimessen, zumal es auch durchaus unwahrscheinlich ist, dass von jenen für phylogenetische Constructionen verwertheten Thatsachen auch wirklich alle ihre wahre Erklärung durch das biogenetische Grundgesetz finden.

Ausdrücklichst lege ich gegen den Vorwurf Verwahrung ein, dass ich die Bedeutung der Ontogenie für die Construction der Stammbäume nicht zu würdigen wisse, wenn schon ich gestehen muss, dass ich dieselbe weniger in der Keimblätterabstammung, als in den über dieser leider neuerdings gar zu sehr vernachlässigten speciellen Organogenieen sehen kann. Gewiss ist es kein bedeutungsloser Zufall, wenn gerade bei denjenigen Gastropoden, welche ana-

tomisch den Gliederwürmern am nächsten stehen, auch die Ontogenie auf dieselben hinweist, oder wenn sich bei den Heliceen noch ein offenbar von den marinen Vorfahren her vererbtes rudimentäres Velum findet. Allein ohne die Basis der durch die vergleichende Anatomie gewonnenen Anschauungen würde ich eine solche Verwendung nicht wagen. Gerade die Ontogenie zeigt besonders deutlich, wie leicht die gleichen äusseren Lebensbedingungen auch dieselben Organisationsverhältnisse erzielen. Zahlreiche Larven von Prosobranchien¹⁾ gleichen denen von Opisthobranchien so auffallend, dass auch der erfahrenste Embryologe dem anatomischen Baue derselben keine Gründe würde entnehmen können, welche zur Zuthellung der betr. Larven zu der einen oder der andren von den beiden doch so vollkommen verschiedenen Abtheilungen zwingen. Welch ein grober Irrthum würde hier die Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes sein! Dieselbe Uebereinstimmung der Ontogenie bis zum Ausschlüpfen der mit Velum, Nautiluschale und Operculum versehenen Larven verhindert andererseits bei den Opisthobranchien selbst jede Verwendung der Ontogenie für die Auffindung phylogenetischer Reihen. Habe ich mich doch selbst in Neapel davon überzeugen können, dass die Entwicklungsgeschichten und speciell die Larven von Tethys, Aplysia und den Aeolidien und Doriden einander so ähnlich sind, dass die Unterscheidung nur durch die Gestalt des Laiches ermöglicht wird, und diese Beobachtungsreihe kann leicht durch die Literaturbenutzung ausserordentlich erweitert werden. Und doch wie weit von einander entfernt sind die genannten Gattungen! Wären wir in diesem Gebiete der Zoologie auf die Ontogenie angewiesen, wir dürften getrost darauf verzichten je zuverlässige Angaben über die Phylogenie der betreffenden Schnecken zu erlangen. Der weitere Begriff, der zuverlässigere und sicher führende Weg für die Auffindung der phylogenetischen Reihen ist eben die vergleichende Anatomie, während die Ontogenie nur eines der mancherlei Hilfsgebiete ist, das aber mit grosser Vorsicht benutzt werden muss, indem es häufig irre führt, oft aber auch ganz im Stiche lässt. Ich glaubte diese allgemeinen Betrachtungen schon hier kurz darlegen zu müssen, weil sie die Grundlage bilden für meine phylogenetischen Constructionen. Der Gegensatz, in den ich damit zu den herrschenden Anschauungen trete, mag wohl seinen Grund vor Allem in der ver-

¹⁾ Unter den von mir selbst untersuchten z. B. diejenigen von *Janthina*.

schiedenen Art der Behandlung des Stoffes haben. Sind doch meine phylogenetischen Reihen die Frucht anhaltender mühsamer Detailuntersuchungen, deren auf inductivem Wege gewonnene Ergebnisse sich nur langsam Stück um Stück zu dem Mosaikbilde zusammenfügten, das jetzt vor mir steht, und wenn auch noch nicht ohne grosse Lücken, doch sehr viel mehr ist als ein blosser Anfang.

Meine Angaben über die Abstammung der Prosobranchien stützen sich vor Allem auf den Nachweis der Zugehörigkeit von Chiton zu Fissurella, Haliotis u. s. w., wodurch also die bisherigen nur nicht hinreichend begründeten Annahmen bestätigt werden. Das so zusammengesetzte Phylum hat mit den übrigen Gruppen der Mollusken durchaus keine directen Beziehungen, soweit ich wenigstens bis jetzt er-messen kann. Es ergibt sich dadurch die Nothwendigkeit, dasselbe von den übrigen Mollusca cephalata abzutrennen und mit einem besondern Namen zu versehen. Der Name »Prosobranchia«, der vollkommen unser Phylum decken würde, passt deshalb durchaus nicht, weil nicht nur die Mehrzahl der Pulmonaten, sondern auch zahlreiche »Opisthobranchien«, wie ich gefunden, in Wahrheit prosobranch sind. Die Begriffe der Proso- und Opisthobranchie sind auf viel zu schwacher Unterlage von Beobachtungen errichtet. Sie bestätigen die Erfahrung, die ich selbst so häufig machen muss, dass nämlich ein natürliches System nur in wenigen Fällen auf einzelne anatomische Charactere hin begründet werden kann. Das Characteristische für die einzelnen Abtheilungen ist der gemeinsame phylogenetische Ursprung. Nur selten finden sich anatomische Merkmale, welche so unverändert durch die ganze Reihe hindurch erhalten sind, dass sie ebensowohl noch für das Endglied derselben wie für das erste characteristisch erscheinen. Will man daher nicht einen Namen wählen, der nur für einen Theil der betreffenden Abtheilung zutreffend ist, so wird man wohl am besten thun die Namen, soweit es geht, der Phylogenie zu entlehnen. Letzteres thue ich, indem ich vorschlage, das von den Chitoniden ausgehende, die bisherigen »Prosobranchien« enthaltende Phylum zur Erinnerung an den Ursprung desselben von Gliederwürmern mit dem Namen der Arthrocochliden (Arthrocochlides) zu belegen, dagegen für jenes andere von den bisherigen »Opisthobranchien« und speciell den Nudibranchien ausgehende Phylum aus Rücksicht auf seinen Ursprung von Plattwürmern den Namen der Platycochliden (Platycochlides) in Anwendung zu bringen.

Nach dem eben Bemerkten bedarf es kaum noch der besonderen

Versicherung, dass ich alle die über die Phylogenie der Pulmonaten anlässlich des Nervensystemes von *Helix* früher von mir ausgesprochenen Vermuthungen, jetzt für verfehlt erklären muss. Natürlich vermag ich daher auch den früher von mir getheilten Ansichten GEGENBAUR's über die Phylogenie der Mollusken nicht mehr beizupflichten, da gerade diejenigen Gastropoden, für welche er namentlich aus der Pericardialöffnung der Niere ein Argument für ihren Ursprung von Gliederwürmern entnehmen zu dürfen glaubte, von Plattwürmern abstammen.

Kehren wir nunmehr zu unserer Tethys zurück! Schon oben wurde bemerkt, dass eine Vereinigung von Tethys mit den Tritonien, Scyllaeen und Dendronotiden schon wegen der Verschiedenheiten im Baue des Centralnervensystemes nicht angehe. Diese Differenzen sind so entscheidende, dass ich darauf hin Tethys und die übrigen Platycochliden mit einfacher Protoganglienmasse und einfacher Prothocommissur als eine erste grosse Unterabtheilung allen übrigen dahin gehörigen Schnecken entgegen stellen werde. Selbstverständlich ist dabei nicht gemeint, dass die beiden Abtheilungen durchaus den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechen, denn die Tethys noch nahestehenden Formen der Nudibranchien sind natürlich dieser viel näher verwandt, wie etwa den Bulliden oder den Heliceen. Allein eine solche mehr oder minder künstliche Trennung kann kein System vermeiden. Nur der Stammbaum als Ausdruck der phylogenetischen Reihen ist davor gesichert. Uebrigens sind doch die im Nervensysteme sich aussprechenden Unterschiede nicht die einzigen, welche eine Scheidung der Tethydiden von den Tritonien und Dendronotiden erheischen. Ein weiterer durchgreifender Unterschied liegt nämlich in dem Mangel von Radula und Kiefern bei Tethys, bei der es überhaupt noch nicht zur Ausbildung einer echten Mundmasse gekommen ist. Mit Tethys wird man die Meliben in eine Familie vereinen müssen, obwohl sich die etwas höhere Stellung der letzteren auch im Besitz der Kiefer ausspricht, welche im Wesentlichen denen der Aeolidien gleichen. Nicht zu den Meliben gehörig ist indessen *Doto*, für welche Gattung BERGH die früher übersehenen Radula-Seitenplatten und Kiefer nachgewiesen.

Eine zweite Familie der niederststehenden Platycochliden werden die Rhodopidae bilden müssen. Schon oben wurde die Aehnlichkeit hervorgehoben, die hinsichtlich des Nervensystemes zwischen Tethys und Rhodope besteht. Von dieser Seite wird man daher wohl schwerlich gegen die Molluskennatur von Rhodope opponiren können,

zumal auch Lage und Bau der Sinnesorgane ganz damit übereinstimmen. Auch der Darmtractus, der noch der Mundmasse und deren Bewaffnung entbehrt, spricht für die Molluskennatur des Thieres, und speciell für die Annäherung an Tethys, während der Bau der Leber eher auf Doris hinweist. Auch der Geschlechtsapparat gleicht durchaus dem der Nudibranchien. So blieben von den gegen die Molluskennatur des Thieres sprechenden Momenten nur der angebliche Mangel von Niere und Gefässsystem übrig. Von beiden ist es wohl sehr wahrscheinlich, dass sie nur übersehen sind. Am leichtesten wird man sich das von der Niere vorstellen können, die vermuthlich wohl ebenso wie diejenige von Tethys baumförmig verästelt sein wird. Ist doch auch die Niere des letzteren über einen halben Fuss langen Thieres so lange Zeit und von den hervorragendsten Zootomen übersehen worden. Und auch die Vermuthung, dass das Gefässsystem wohl übersehen sein möchte, verliert sehr an Unwahrscheinlichkeit, wenn man die Zeit berücksichtigt, in der jene Arbeit KÖLLIKER'S entstand. Es war das die Zeit, wo die Angaben von QUATREFAGES über den Mangel des Gefässsystems bei den Aeolidien oder den Phlebenteraten noch nicht widerlegt waren, so dass KÖLLIKER das Fehlen des Herzens bei Rhodope durchaus nicht überraschte. Dass aber bei Rhodope sich dasselbe bei erneuter Untersuchung ebenso noch finden werde, wie es sich bei den Aeolidien gefunden hat, scheint mir nicht eben unwahrscheinlich, zumal KÖLLIKER auch den von ihm untersuchten Aeolidien das Gefässsystem abgesprochen hat.

Damit wäre meine Aufgabe, soweit sie sich auf die Stellung bezieht, die Tethys im Systeme einnimmt, beendet. Ihre Beziehung zu den Turbellarien werde ich erst in meinem Buche anlässlich der Phylogenie der Platycochliden eingehend behandeln.

Göttingen, Ende October 1857.

Erklärung der Abbildungen.

~~~~~  
**Tafel II.**

Fig. 1. Der Darmtractus, von unten gesehen.

*M* = Mundmasse.

*V* = Magen.

*V'* = Mitteldarm.

*V''* = Enddarm.

*an* = After.

*sp* = Speicheldrüse.

*L* = Leber.

*B* = BERGH'scher Schlauch.

*N* = linke Nebenleber.

*N'* = rechte Nebenleber.

*u* = Ureter.

*u'* = dessen äussere Oeffnung.

*tr* = Pericardialtrichter.

*pc* = Pericardium.

Fig. 2. Der Geschlechtsapparat.

*zw* = Zwitterdrüse, die Leber *L* umgebend.

*zwg* = Zwitterdrüsengang.

*pr* = Prostata.

*vd* = Vas deferens.

*p* = Penis.

*ps* = Penissack.

*ov* = Eileiter.

*E* = Eiweissdrüse.

*RS* = Receptaculum seminis.

Dieselben Bezeichnungen gelten für die beiden folgenden Figuren.

Fig. 3. Der Penis, welcher in dem Penissacke liegt.

Fig. 4. Querschnitt durch die Prostata.

Fig. 5. Die Otoeyste mit zahlreichen Otoconien und zutretendem Hörnerv.  
150fache Vergrösserung.

Fig. 6. Ein Stück der baumförmig verästelten Niere, schwach vergrössert.

Fig. 7. Excretionszellen der Niere, bei 250maliger Vergrösserung.

*a*, Zelle mit Kern und, Coneremente enthaltendem, Excretionsbläschen.

*b*, Epithelzelle, noch ohne Excretionsbläschen.

## Erklärung der in den Text gedruckten (p. 29, 31, 32) Holzschnitte Fig. I—III.

In allen drei Figuren ist

*bu* = Buccalganglien.

*ce* = cerebrale Portion,

*vi* = viscerale Portion,

*pe* = pedale Portion des

*Pr* = Protoganglion.

*P co* = Proto Commissur. (Fig. I.)

Sie ist in Fig II u. III zerfallen in folgende 3 Commissuren:

*Co. pe* = Comm. pedalis.

*Co. subce.* = Comm. subcerebralis.

*Co. vi* = Comm. visceralis.

*n g* = Genitalnerv, der erste aus dem rechten Protovisceralganglion (*vi*) entspringt (Fig. II) späterhin von der Viscerale Commissur (Fig. III), wobei an der Stelle seines Abganges von der Commissur eine Ganglienzelle liegt.

In Fig. III ist:

*Co. ce. pe* + *Co. vi. pe* die dicke kurze Commissur, welche das Pedalganglion mit dem Rest des Protoganglion (*ce* + *vi*) verbindet. Es ist ihre Spaltung schon sichtbar, durch die sie in 2 Commissuren zerfällt, nämlich:

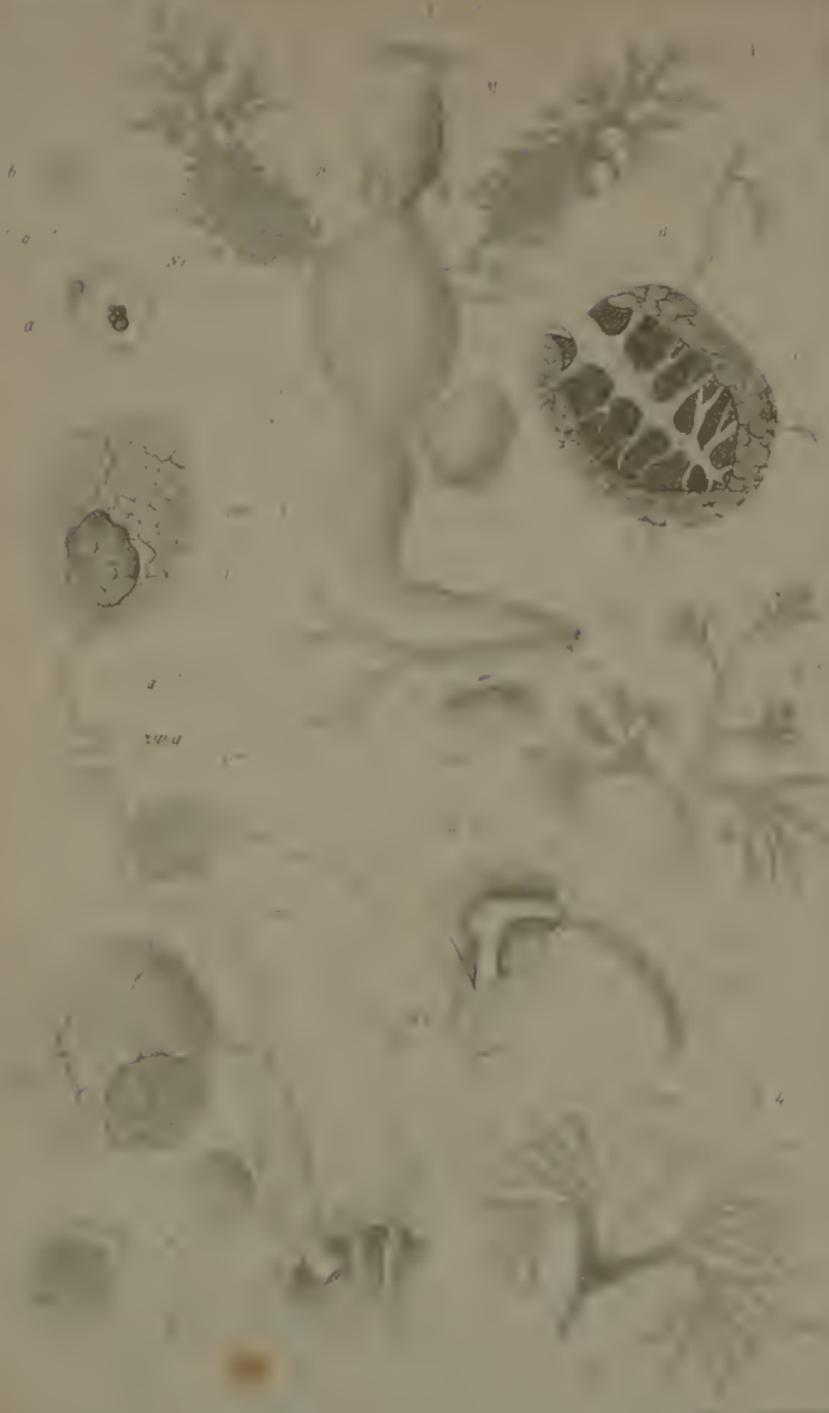
- *Co. ce. pe* = Commissura cerebro-pedalis und
- Co. vi. pe* = Commissura visceropedalis.

Fig. I stellt die einfache noch ungegliederte Protoganglienmasse mit der Proto Commissur dar. (Verhalten bei Tethys.)

Fig. II stellt die schon gegliederte Protoganglienmasse dar. Jedes Protoganglion besteht aus den drei durch seichte Furchen von einander getrennten Portionen *ce*, *vi* und *pe*. Die 3 Schlundcommissuren liegen noch in einer gemeinsamen Hülle. (Verhalten bei vielen Doriden.)

Fig. III. Das Pedalganglion ist schon deutlich gegen das Cerebrovisceralganglion abgesetzt, und mit ihm durch eine kurze breite Commissur verbunden. Letztere ist bei den Aeolidien meist nicht so deutlich wie bei den Tritonien, von denen diese Zeichnung entnommen ist. Die Comm. *vi.* ist von den andern beiden abgetrennt. Auch die Trennung zwischen cerebraler und visceraler Portion des Cerebrovisceralganglion ist schon angedeutet. (Verhalten der Aeolidien u. a.)





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Ihering Hermann von

Artikel/Article: [Tethys. Ein Beitrag zur Phylogenie der Gastropoden. 27-62](#)