Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden.

Von

Dr. Hermann von Ihering,

Privatdocent der Zoologie und vergleichenden Anatomie in Erlangen.

Mit Tafel X.

Die vorliegende Abhandlung schliesst sich eng an die in meinem Werke[1]) über das Nervensystem der Mollusken gegebene Darstellung an, und es muss daher diese, im Allgemeinen wenigstens, als bekannt vorausgesetzt werden. Die Vergleichung des Nervensystems der Arthrocochliden mit demjenigen der Amphineuren, die Ermittlung der Homologieen der einzelnen Centren und Nerven bei denselben ist vielleicht eine der schwierigsten Aufgaben, welche die vergleichende Anatomie der Evertebraten aufzuweisen hat. Auch jetzt, wo durch die im Folgenden mitgetheilten Untersuchungen eine breitere Basis für die Vergleichungen gewonnen ist, bleiben noch viele wichtige Fragen unbeantwortet, für die erst durch weitere Untersuchungen die Aussicht auf Erledigung gewonnen werden kann.

Es waren vor allen die Fissurelliden, deren Nervensystem für das Verständniss der bei den übrigen Arthrocochliden vorliegenden Verhältnisse die wichtigsten Anhaltspuncte abgab. Dennoch blieb in Folge unzureichenden Materials gerade bei ihnen noch vieles unklar, und es musste mir daher ganz besonders daran gelegen sein, hier weitere Beobachtungen anzustellen. Die Gelegenheit dazu bot sich mir im Herbste dieses Jahres in der K. K. zoologischen Station

---

[1]) H. v. Ihering Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig, W. Engelmann 1876.

in Triest. Ich konnte daselbst meine Untersuchungen über Chiton controliren und ergänzen, sowie Vertreter der Gattungen Haliotis, Fissurella, Emarginula, Turbo, Turritella, Vermetus, Scalaria, Valvata, Conus und Columbella untersuchen, deren Nervensystem ich im Folgenden besprechen werde. Erst nach Mittheilung der Beobachtungen werde ich mich zur Erörterung der allgemeineren durch dieselben gewonnenen Resultate wenden.

Durch die Untersuchung des Nervensystems von Chiton cinereus[1]) war mir es gelungen, genauere Angaben über das Nervensystem der Chitoniden zu machen als das bis dahin anderen Forschern möglich gewesen. Dennoch blieben manche Lücken, da die betreffende Art sehr klein und die Präparation daher mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist. Es war daher eine Nachuntersuchung an geeigneterem Materiale sehr wünschenswerth. Die Gelegenheit dazu bot sich in dem Chiton squamosus Poli der in Triest leicht zu haben ist. Ich bin dadurch jetzt in der Lage die früheren Angaben wesentlich zu vervollständigen. Im Allgemeinen passt auch für diese Species die früher vom Nervensysteme des Chiton cinereus gegebene Darstellung. Eine sehr wichtige Ergänzung erleidet dieselbe aber in dem Nachweise, dass die beiden primären Pallialnerven am hinteren Körperende bogenförmig in einander übergehen. Auch bezüglich der Buccalganglien und der Sublingualganglien sind genauere Beobachtungen gewonnen.

An dem Suprapharyngealstrange ist die Scheidung in den Innen- und Aussenstrang wenig deutlich, so dass dieselbe wohl von untergeordneter Bedeutung sein mag. Zur Seite der Mundmasse bildet der Suprapharyngealstrang jederseits ein echtes Cerebralganglion. Von diesem entspringen nach aussen hin der primäre Pallialnerv, nach innen die Wurzel des primären Pedalnerven und die Subpharingealcommissur. Der primäre Pallialnerv liegt seitlich unmittelbar nach innen von der Reihe der Kiemenblättchen, deren jedes einen Nerven aus ihm erhält. Hinten geht er wie schon bemerkt bogenförmig in denjenigen der anderen Körperseite über. Dabei liegen die primären Pallialnerven überall beträchtlich über den primären Pedalnerven, und sie hängen auch hinten nicht mit ihnen zusammen. Der Genitalnerv wurde nicht gesehen. Die primären Pedalnerven

---

[1]) l. c. pag. 43 ff. Taf. VI Fig. 26.

sind unter einander durch eine grosse Anzahl von Quercommissuren strickleiterförmig verbunden. Die Zahl derselben konnte nicht genau ermittelt werden, da die Präparation eine so schwierige ist, doch wird sich dieselbe ungefähr auf 20—30 belaufen. Sie ist also, wie auch schon für Chiton cinereus hervorgehoben wurde, erheblich grösser als die Anzahl der (8) dorsalen Kalkplatten. Es geht daraus mit Sicherheit hervor, dass die äussere Segmentirung nicht auf die innere bezogen werden kann und dass daher diejenigen ganz im Irrthum waren, welche Chiton, — die »Käferschnecke« —, seiner vielgliederigen Schale wegen zu den Gliederwürmern stellten. Nach hinten hin treten die beiden primären Pedalnerven näher an einander, wodurch die Länge der Quercommissuren abnimmt.

Ausser dem primären Pallialnerven und dem primären Pedalnerven entspringen aus dem Cerebralganglion noch die Subpharyngealcommissur und neben oder an dieser noch zwei andere Commissuren. Die erste derselben ist die sympathische, die andere etwas weiter unterhalb jener entspringende begibt sich zu dem Sublingualganglion. Erstere läuft an der Mundmasse zu dem Buccalganglion, welches seitlich neben dem Oesophagus gelegen ist, da wo derselbe von der Mundmasse abtritt. Die Buccalcommissur ist ziemlich stark. Sie umgreift den Oesophagus an der Unterseite. Nahe am Buccalganglion zeigt sie eine spindelförmige Anschwellung von der mehrere Nerven in die Mundmasse sich begeben. Weiter unten und hinten entspringt jederseits nicht weit von der Mittellinie ein Nerv, welcher auf die Zungenscheide tritt. Ganglien finden sich an der Ursprungsstelle dieser Nerven nicht, so dass also die Radulargangglien eine nicht allen Arten von Chiton zukommende Bildung repräsentiren. Während die Buccalcommissur an der Unterseite des Oesophagus gelegen ist, existirt ausser ihr noch eine zweite weit feinere Commissur (*a. bu. co.* Fig. 1) zwischen den beiden Buccalganglien, welche an der Oberseite des Oesophagus liegt. Diese dorsale Buccalcommissur hat schon Ed. Brandt[1]) an Chiton fascicularis richtig erkannt. Ich selbst konnte mich von ihrer Existenz bei Chiton cinereus nicht überzeugen, wogegen es an dem günstigeren Chiton squamosus gut gelang. Nerven entspringen von ihr nicht. Nur die untere oder ventrale Buccalcommissur entspricht

[1]) Ed. Brandt. »Ueber das Nervensystem von Chiton (Acanthochites) fascicularis«. Bull. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. Tom. XIII. 1869. pag. 462—466 Taf. I.

der Buccalcommissur der Arthrocochliden. Das wird sichergestellt durch die Lage unter dem Oesophagus und den Abgang der Nerven für die Radulascheide. Die dorsale oder accessorische Buccalcommissur der Chitoniden stellt eine besondere ihnen eigenthümliche Bildung dar, welche wohl auf eine Anastomose zwischen zwei peripherischen Nerven zurückgeht. Von dem Buccalganglion tritt ausser den schon genannten noch ein starker Nervenstamm ab, welcher an den Oesophagus tritt und den Darmtractus innervirt.

Die Sublingualganglien liegen an derselben Stelle wie bei Chiton cinereus, nämlich auf der s. g. Zunge. Wie dort sind auch hier beide Ganglien unter einander verbunden durch zwei Commissuren. Dieselben sind aber von ganz ungleicher Stärke, so dass die dickere leicht in die Augen fällt, die andere schwerer zu erkennen ist. Von dem Sublingualganglion gehen Nerven in die Zunge. Die Commissur welche das Sublingualganglion mit dem Centralnervensysteme verbindet, und deren Ursprung bei Chiton cinereus nicht mit voller Sicherheit erkannt werden konnte, entspringt, wie ich jetzt bestimmt constatiren konnte, nicht vom primären Pallialnerven, sondern vom Cerebralganglion, resp. von dem Anfangsstücke der Subpharyngealcommissur.

Das Nervensystem von Chiton fascicularis, den ich auch untersuchte, stimmt mit demjenigen von Chiton squamosus genau überein. Die dorsale Buccalcommissur ist hier weit leichter zu erkennen wie bei jener Species, da sie erheblich dicker und kürzer ist. An der unteren Buccalcommissur existirt in der Mitte ein unpaares kleines Ganglion, von welchem die beiden Nerven für die Radulascheide entspringen. Es sind also hier Radularganglien vorhanden, allein dieselben sind durch Berührung in der Mittellinie in ein einziges zusammengeschmolzen.

Ueber das Nervensystem der Fissurelliden war ich nicht in der Lage völlig hinreichende Angaben zu machen, und es musste daher um so mehr mein Wunsch sein die gebliebenen Lücken bald auszufüllen, als kaum eine andere Familie in so hohem Grade bedeutungsvoll ist für das Verständniss der bei den übrigen Arthrocochliden bestehenden Verhältnisse. Die in Triest an sehr schönem Materiale angestellten Untersuchungen über das Nervensystem der Fissurella costaria Defr. haben in sehr erwünschter Weise die Lücken ausgefüllt, und dadurch viel zum besseren Verständnisse der schwierigen hier vorliegenden Fragen beigetragen. Das Nerven-

system der genannten Fissurella (Fig. 2) stimmt in sehr vieler Hinsicht mit demjenigen der von mir (l. c. pag. 74 ff. Taf. VI Fig. 27) genauer untersuchten Fissurella maxima überein, unterscheidet sich aber davon wesentlich in dem Mangel eines besonderen »Visceralganglion«, welches also ebenso wie bei Fissurella barbadensis Gm. und rosea Lam. mit dem primären Palliopedalganglion verschmolzen, resp. zugleich mit letzterem in dem secundären Palliopedalganglion enthalten ist. Indem ich die citirte Beschreibung des Nervensystems von Fiss. maxima als bekannt voraussetze, wende ich mich zur Besprechung der bei Fissurella costaria obwaltenden Verhältnisse.

Die Cerebralcommissur ist sehr lang und gibt jederseits einen starken Nerven in die Schnauze ab. Aus dem Cerebralganglion entspringen am vorderen Umfange mehrere Nerven für die Schnauze sowie der Tentakelnerv und der Sehnerv. Am hinteren Umfange des Cerebralganglion entspringt der sehr starke primäre Pharyngealnerv (1 Fig. 2). Das Verhalten desselben ist ganz so wie bei den früher untersuchten Fissurellen, bedarf daher keiner weiteren Besprechung. Am äusseren hinteren Ende des Cerebralganglion entspringen die Schlundcommissuren. Von ihnen ist die cerebropedale (*ce. pe. co.* Fig. 2) die stärkere. Letztere entspringt am Cerebralganglion nach innen von der Cerebrovisceralcommissur und näher am Ursprunge des primären Pharyngealnerven wie jene. Im Verlaufe zur Seite des Schlundes winden sie sich um einander herum. Unten tritt die Cerebropedalcommissur ganz vorn in die vorderste Partie des secundären Palliopedalganglion. Aus dem unteren Ende der Cerebropedalcommissur entspringt ein feiner Nerv (2 Fig. 2) wie das ja auch bei anderen Arthrocochliden z. B. bei Janthina vorkommt. Dicht vor dem vorderen Querrande des secundären Palliopedalganglion, in dem die beiderseitigen Cerebropedalcommissuren in einander übergehen, liegen die grossen mit zahlreichen Otoconien erfüllten Otocysten. Ebenso wie die cerebropedalen Commissuren stehen auch die cerebrovisceralen an dem secundären Palliopedalganglion durch eine Quercommissur unter einander in Verbindung. Diese Commissur (3 Fig. 2) ist bei frisch untersuchten Thieren leicht zu sehen, da sie durch ihre weisse Farbe sich scharf abhebt von der unter ihr liegenden Ganglienmasse, welche eine dunkelgelbe Färbung aufweist. Letztere ist durch kleine Pigmentkörnchen bedingt, die in den Ganglienzellen sich befinden. Durch dieselbe weisse Färbung erkennt man auch leicht den primären Pallialnerven, der hier ebenso wie bei Haliotis

an der Aussenseite des primären Pedalnerven gelegen ist. Letzterer ist bedeutend dicker als der primäre Pallialnerv. Da wo die beiden Cerebrovisceralcommissuren unter einander durch die vordere Quercommissur verbunden sind, und wo diese sich seitlich nach hinten in den primären Pallialnerven fortsetzt, entspringt zwischen dem Anfangsstücke des letzteren und dem Ende der Cerebrovisceralcommissur jederseits die Visceralcommissur (*vi. co.* Fig. 2), auf deren Verhalten ich später zu sprechen komme. Neben der rechten Visceralcommissur entspringt noch ein ziemlich feiner nach aussen in die Körperwand tretender Nerv (4 Fig. 2). In ähnlicher Weise entspringt auch linkerseits von der bezeichneten vorderen Commissur ein feiner Nerv (5 Fig. 2). Derselbe wendet sich jedoch nicht direct nach aussen, sondern liegt der Visceralcommissur auf und vertheilt sich erst weiterhin in den Mantel. Seitlich entspringen von dem primären Pallialnerven zahlreiche nach aussen in die Körperwand tretende Nerven. Hinten stehen beide primäre Pallialnerven durch eine hintere Quercommissur unter einander in Verbindung. Die Fortsetzung des Stammes des primären Pallialnerven liegt dem hinteren verjüngten Ende des primären Pedalnerven auf und löst sich in mehrere Nerven auf.

Die beiden mächtigen primären Pedalnerven sind vorn durch eine dicke vordere Quercommissur unter einander verbunden, von der nach vorn jederseits die Cerebropedalcommissur entspringt, und hinten in gleicher Weise durch eine hintere Quercommissur, welche unter der oben erwähnten erheblich dünneren hinteren visceralen Quercommissur gelegen und mit ihr innig verbunden ist. Indem die beiden primären Pedalnerven so vorn wie hinten durch Commissuren in einander übergehen, bleibt zwischen ihnen ein freier Raum von oblonger oder spindelförmiger Gestalt, dessen Breite also in der Mitte am grössten ist und nach vorn wie nach hinten hin abnimmt. Durch diesen freien Raum ziehen nun eine Anzahl von Quercommissuren, welche vom medialen Rande des primären Pedalnerven ausgehen und sich zur entsprechenden Stelle des anderen hinbegeben. Die Zahl dieser Quercommissuren ist schwer zu ermitteln. Es existiren nämlich ausser einer Anzahl von stärkeren auch mehrere sehr feine Commissuren, welche bei der Präparation leicht zerreissen. So lange das Palliopedalganglion sich noch in seiner natürlichen Lage befindet, lassen sich diese Verhältnisse schwer erkennen und bei der Herausnahme zerreissen die feineren durch abgehende Nerven fixirten Commissuren leicht. Doch glaube ich

durch oft wiederholte Untersuchung mich davon überzeugt zu haben, dass die Zahl derselben neun beträgt. Die Dicke derselben unterliegt, wie schon bemerkt, erheblichen Schwankungen. Von mehreren derselben entspringt in der Mitte ein unpaarer Nerv, bei anderen kommen zwei Nerven aus der Quercommissur, bei anderen endlich treten keine Nerven von ihr ab, indem diese ganz nach dem Rande hin am primären Pedalnerven entspringen.

Die primären Pedalnerven geben in die Fusssohle sowohl nach unten wie nach der Seite hin zahlreiche Nerven ab. In der Zahl derselben sowie in dem Verhalten derjenigen Nerven, welche vom primären Pallialnerven abtreten, lassen sich keine bestimmten Beziehungen zu den Quercommissuren nachweisen. Hinter der hinteren pedalen Quercommissur nähern sich die beiden primären Pedalnerven immer mehr der Mittellinie um schliesslich sich zu berühren. Sehr bemerkenswerth ist der Umstand, dass sie dabei unter einander noch durch zwei weitere kurze Quercommissuren (6 und 7 Fig. 2) verbunden sind.

Das Verhalten der Visceralcommissuren ist folgendes. Die linke (*vi.co.s.* Fig. 2) wendet sich im Bogen nach der rechten Seite hinüber, um an der rechten Körperwand angelangt an dieser in die Höhe zu steigen. Dabei liegt die Commissur unter dem Darme, resp. unter dem mächtigen Kropfe oder Vormagen, in welchen der Darm unmittelbar hinter der Mundmasse anschwillt. Weiter oben schwillt die linke Visceralcommissur in ein kleines spindelförmiges Ganglion (*Sb.* Fig. 2) an, aus dem ein Nerv (8 Fig. 2) für den Mantel der rechten Seite entspringt, und welches also das Subintestinalganglion ist. Gegenüber dem eben erwähnten rechten Chiastopallialnerven (8 Fig. 2) entspringen drei andere sehr feine Nerven von dem Subinstestinalganglion. Von letzterem wendet sich die Visceralcommissur zu dem Abdominalganglion (*Ab.* Fig 2), welches über dem Darme in der Gegend des Nackens, also unter dem Boden der Kiemenhöhle dicht an der Haut anliegt. Die rechte Visceralcommissur wendet sich erst nach rechts und läuft dann an der Körperwand nach oben und gegen die linke Seite hinüber, wobei sie nach vorn von der linken Visceralcommissur gelegen ist. Oben an der Decke der Leibeshöhle in der Nackengegend bildet sie das Supraintestinalganglion (*Spr.* Fig. 2) und dann tritt sie in's Abdominalganglion. Aus letzterem entspringt ein einziger starker Nerv (10 Fig. 2) vermuthlich der Genitalnerv, über dessen weiteres Verhalten jedoch nichts Näheres ermittelt werden konnte.

Das Nervensystem von Fissurella (*sp*) [1]) stimmt mit demjenigen der eben behandelten Art im Allgemeinen völlig überein, unterscheidet sich aber wesentlich darin, dass die Zahl der freien Quercommissuren zwischen den beiden primären Pedalnerven eine weit geringere ist, indem sich nämlich deren nur vier vorfinden, die alle gleich dick sind.

Das Nervensystem von Emarginula Huzardi Payr. (Fig. 3) ist demjenigen von Fissurella costaria so ähnlich, dass es genügt die Differenzen hervorzuheben. Die Cerebralganglien und das sympathische Nervensystem bieten keine Abweichungen dar. Dicht oberhalb des Ursprunges der linken Visceralcommissur entspringt ein feiner vorderer Mantelnerv (9 Fig. 3), und in ganz ähnlicher Weise findet sich auch rechts ein Nerv (10 Fig. 3), der jedoch nach unten von der rechten Visceralcommissur entspringt. Die primären Pedalnerven sind unter einander verbunden durch fünf starke Quercommissuren. Von denselben entspringen, wenn ich darin auf meine Präparation mich verlassen darf, keine Nerven, mit Ausnahme nur der dritten (3 Fig. 3), von welcher nach rechts von der Mittellinie ein feiner in die Fusssohle tretender Nerv entspringt. Hinter der fünften Quercommissur sind die beiden seitlichen Hälften des Palliopedalganglion unter einander verbunden durch eine sehr dicke etwas schräg von rechts nach links und hinten laufende Commissur (6 Fig. 3). Hinter ihr läuft die Verlängerung jeder Hälfte des Palliopedalganglion in einen starken Nervenstamm verjüngt nach hinten weiter, biegt dann bogenförmig nach aussen und löst sich in mehrere Aeste auf. Vorher sind beide Stämme untereinander noch durch zwei Quercommissuren (7 und 8 Fig. 3) verknüpft. Die vom Palliopedalganglion und den Verlängerungen entspringenden zahlreichen Nerven lassen keine deutlichen Beziehungen zu den Quercommissuren erkennen, weder nach der Ursprungsstelle, noch auch nach Zahl und Stärke.

Das Nervensystem der Trochiden stimmt sehr mit demjenigen der Zeugobranchien überein. Nur ist die bei Fissurella eingeleitete Verschmelzung der Seitenhälften der secundären Palliopedalganglienmasse eine complete. Genauer untersucht wurde Turbo marmoratus L. Die Cerebralcommissur ist lang und gibt jederseits nahe am Cerebralganglion einen Nerven ab. Der primäre Pharyngealnerv und die Buccalganglien verhalten sich wie bei Fissurella. Be-

[1]) Vielleicht F. graeca oder eine nahestehende Art.

sondere Commissuralganglien existiren nicht, sie sind noch nebst den Pedalganglien in der secundären Palliopedalganglienmasse enthalten. Diese stellt eine grosse einfache Ganglienmasse dar, welche sich nach hinten in zwei grosse starke Pedalnerven fortsetzt und seitlich die Visceralcommissuren abgibt, sowie (nur?) rechts einen ziemlich starken secundären Pallialnerven.

Bei dieser Art, sowie bei Trochus zizyphinus L. verhalten sich die Kiemen nicht so wie es früher (l. c. pag. 70) von mir angegeben wurde, indem nämlich nur eine zweifiederige links gelegene Kieme existirt, welche an der Spitze frei ist. Die früher gemachten Mittheilungen bezogen sich auf Turbo (Livona) pica. Es geht daraus hervor, dass sich bezüglich der Kiemen innerhalb der Trochiden erhebliche Differenzen vorfinden.

Das Nervensystem von Vermetus gigas Bid. (Fig. 4) stimmt nach meinen Untersuchungen so sehr mit demjenigen der von Lacaze-Duthiers[1] untersuchten Arten (V. triqueter Bid. und semisurrectus Bid.) überein, dass ich die folgenden Bemerkungen wohl auch an die Besprechung der Angaben des genannten Beobachters hätte einfach anschliessen können. Da jedoch die Deutung der einzelnen Nerven und Commissuren eine genaue Beschreibung des Verlaufes derselben voraussetzt, so entschloss ich mich zur Mittheilung meiner Beobachtungen um so lieber, als auch die Erörterung des Nervensystems von Turritella eine genaue Kenntniss der bei Vermetus bestehenden Verhältnisse erheischt.

Die Cerebralganglien sind durch eine ziemlich lange Cerebralcommissur untereinander verbunden. Am vorderen Umfange des Cerebralganglion entspringen die Nerven. Ich verweise bezüglich derselben und ebenso hinsichtlich des Verhaltens der hinteren Partie der Visceralcommissur ganz auf die treffliche Darstellung bei Lacaze-Duthiers. Hier kommt mir es nur darauf an diejenigen Theile des Centralnervensystems zu besprechen, welche ein von den meisten andern Chiastoneuren abweichendes und schwer zu verstehendes Verhalten aufweisen. Am äusseren seitlichen Rande des Cerebralganglion entspringt die Cerebropedalcommissur und hinter ihr die erheblich dickere Cerebrovisceralcommissur. Diese Com-

---

[1] H. de Lacaze-Duthiers. Memoire sur l'anatomie et l'embryogenie des Vermets. Ann. d. scienc. nat. 4. Sér. Tom. 13. 1860. pag. 209—296. Pl. 4—9.

missuren verhalten sich an beiden Seiten nicht gleich. Sie sind links erheblich länger wie rechts, wo namentlich die Cerebrovisceralcommissur ausserordentlich kurz ist, so dass die betreffenden beiden Ganglien dicht an einander liegen. Die Ursache dieser Asymmetrie bildet offenbar die ungleiche Vertheilung der Commissuren, namentlich der Verlauf der rechten über den Darmtractus nach links hin. Daher ist denn auch die Visceropedalcommissur rechts länger wie links. Beide Pedalganglien sind unter einander verknüpft durch eine ziemlich lange Pedalcommissur. Aus jedem Pedalganglion tritt ein einziger sehr starker Nervenstamm in die Fusssohle. Die Commissuralganglien verhalten sich auch nach ihrer Gestalt und hinsichtlich der von ihnen entspringenden Nerven an beiden Seiten verschieden. Das rechte Commissuralganglion (*Co.* Fig. 4) hat eine ovale oder spindelförmige Gestalt; es verlängert sich an dem einen, dem Ursprunge der Visceropedalcommissur entgegengesetzten Pole in die nach links hinlaufende Visceralcommissur. Letztere läuft schräg nach links und hinten über den Darm hin und bildet an der linken Seite das Supraintestinalganglion (*Spr.* Fig. 4), aus welchem zwei etwas stärkere und ein feinerer Nerv nach aussen in die Seitenwandung des Körpers treten, während am hinteren Umfang die Fortsetzung der Visceralcommissur abtritt. Am hinteren Umfange des rechten Commissuralganglion entspringen zwei Nerven. Der stärkere von ihnen (1 Fig. 4) läuft nach hinten und abwärts um sich dann bald zu spalten in zwei starke Nerven, von denen der eine (3 Fig. 4) zum linken Commissuralganglion läuft, aus dem er entspringt, indessen der andere (4 Fig. 4) sich nach aussen wendet um nach langem Verlaufe im Innern der Körperwand sich in den Mantel der rechten Seite zu vertheilen. Neben dem Nerven 1 entspringt ein erheblich feinerer (2 Fig. 4) der gleichfalls nach hinten läuft, sich aber dann nicht in den Mantel begibt, sondern in der Wandung der rechten Körperseite nach hinten zieht. Nach Lacaze-Duthiers soll er mit dem rechten Chiastopallialnerven (7 Fig. 4) anastomosiren. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Angabe nicht überzeugen können, kann sie aber auch nicht für unrichtig erklären, da mir die Präparation des sehr feinen Nerven nicht mit der erforderlichen Genauigkeit gelang. Doch wäre es auch keineswegs unmöglich, dass in dieser Hinsicht bei den verschiedenen Arten Differenzen vorkämen. Viel Werth glaube ich auf diesen Punct nicht legen zu müssen, da es nicht zweifelhaft sein kann, dass die

Interviscerealcommissur von Turritella ihr Homologon in der durch den Nerven 3 gebildeten Anastomose besitzt.

Das linke Commissuralganglion ist grösser als das rechte und vorn dicker als hinten, wo es sich in zwei starke Stämme fortsetzt. Von diesen ist der eine, welcher quer auf dem Boden der Leibeshöhle und unter dem Oesophagus nach der rechten Seite hinüberläuft, der schon erwähnte Nerv 3, welcher mit dem Nerven 1 anastomosirt und dadurch einen besonderen accessorischen Schlundring bildet. Neben ihm entspringt die linke Visceralcommissur (*vi. co. s.* Fig. 4), welche zwar auch schräg nach der linken Seite hin auf dem Boden der Leibeshöhle verläuft, aber dabei mehr nach hinten gerichtet ist. Sie bildet an der rechten Seite kein Subintestinalganglion, indem sie da, wo der Chiastopallialnerv (7 Fig. 4) aus ihr entspringt, nicht gangliös verdickt ist. Etwas oberhalb der Visceralcommissur entspringt aus dem linken Commissuralganglion ein feiner Nerv (5 Fig. 4), welcher in der Körperwand nach hinten läuft und also dem Nerven 2 der rechten Seite entspricht. Oberhalb dieses Nerven entspringt noch ein sehr starker Nerv (6 Fig. 4), welcher sich nach aussen wendet um sich in den Mantel der linken Seite zu verbreiten und der auch zur Kieme Zweige gibt. An seiner Basis entspringt ein sehr feiner Nerv, der wohl nur als ein früh entspringender Zweig des Hauptnerven anzusehen ist.

Wenden wir uns nun zur Deutung der einzelnen Nerven und Commissuren. Die Visceralcommissuren verhalten sich in ihrem Verlaufe ganz wie bei den anderen Chiastoneuren. Besonders bemerkenswerth ist es, dass die aus den Commissuralganglien entspringenden und in den Mantel sich verbreitenden secundären Pallialnerven so deutlich ausgebildet sind. Links ist ohne Frage der starke Mantelnerv No. 6 der secundäre Pallialnerv, von dem wahrscheinlich der Nerv 4 einen abgelösten Zweig darstellt. Rechts liegt das Verhältniss weniger klar, da auf den ersten Blick es den Anschein hat, als entspringe kein Mantelnerv aus dem rechten Commissuralganglion, indem man geneigt sein könnte den Nerven 1 als den rechten Theil einer Commissur anzusehen, die mit dem Nerven 3 einen accessorischen Schlundring bilde, aus welchem dann der Nerv 4 entspringe. Bei genauer Prüfung überzeugt man sich jedoch, dass der Nerv 4 die Fortsetzung von Nerv 1 ist, während 3 nur einen anastomosirenden Ast darstellt. Hierdurch wird denn das zuerst so schwer verständliche Verhalten erklärt und es gelingt leicht die Verhältnisse bei Vermetus mit den bei den anderen Chiastoneuren bestehenden zu

vergleichen, da es sich lediglich um eine Anastomose im peripherischen Nervensysteme handelt, durch welche ein aus dem linken Commissuralganglion stammender Nerv (3) in Verbindung steht mit dem rechten secundären Pallialnerven (= 1 und 4 in Fig. 4).

Durch das eben besprochene merkwürdige Verhalten des Visceralnervensystems weicht Vermetus in bemerkenswerther Weise von den andern Chiastoneuren ab, unter denen sich nur eine Familie findet, bei welcher das gleiche resp. ein ähnliches Verhalten angetroffen wird, nämlich diejenige der Turritelliden. Dasselbe wird weiter unten näher erörtert werden, zuvor mag jedoch die Beschreibung des Nervensystems von Turritella eingeschaltet werden.

Das Nervensystem von Turritella communis (Fig. 5*a* und 5*b*), zu dessen Beschreibung ich mich wende, ist zwar schon früher von mir untersucht worden, jedoch an unzureichendem Materiale, so dass weitere Untersuchungen sehr wünschenswerth sein mussten. Durch dieselben sind nun die früher von mir gegebenen (l. c. pag. 91) kurzen Angaben völlig bestätigt worden, so dass über die Zugehörigkeit der Turritellen zu den Chiastoneuren kein Zweifel mehr obwalten kann. Die Cerebralganglien sind unter einander durch eine kurze sehr breite Commissur verbunden. Nach unten grenzt an das Cerebralganglion unmittelbar das durch eine sehr kurze Commissur mit ihm verbundene Commissuralganglion. Die Pedalganglien sind unter einander durch eine kurze breite Commissur verbunden. Die Visceropedalcommissur ist etwas dicker als die cerebropedale. Das Verhalten des Visceralnervensystems ist folgendes. Aus dem rechten Commissuralganglion entspringt ein sehr starker Nervenstamm, die rechte Visceralcommissur, welche über den Darm hin nach links läuft zum Supraintestinalganglion. Aus dem linken Commissuralganglion läuft unter dem Darme nach rechts hin ein kurzer sehr dicker Stamm, die linke Visceralcommissur, welche dicht unterhalb des rechten Commissuralganglions in das Subintestinalganglion tritt. Letzteres Ganglion liegt unmittelbar unter dem Commissuralganglion, so dass es nicht sofort gelingt beide von einander zu unterscheiden. Bei genauerer Präparation erkennt man beide deutlich, aber man überzeugt sich auch zugleich davon, dass sie unter einander durch eine deutliche Commissur verbunden sind (*i. vi. co.* Fig. 5*a*), deren Länge ungefähr dem Durchmesser des Subintestinalganglion gleichkommt. Ich will diese Commissur als Intervisceralcommissur bezeichnen. Vom Subintestinalganglion

aus wendet sich die Visceralcommissur nach hinten um im Abdominalganglion mit derjenigen der anderen Seite, welche vom Supraintestinalganglion kommt, sich zu vereinigen.

Hinsichtlich der Nerven ist Folgendes zu bemerken. Aus dem Cerebralganglion entspringen an der äusseren Seite der Tentakelnerv und neben ihm der Sehnerv. Aus dem verjüngten Vorderende des Cerebralganglion entspringen mehrere in die Schnauze tretende Nerven. Unter ihnen befindet sich auch die sympathische Commissur, welche zum Buccalganglion tritt. Beide Buccalganglien sind untereinander verbunden durch eine kurze Buccalcommissur. Aus dem linken Commissuralganglion entspringt ein ziemlich starker in die Körperwand und den Mantel sich begebender Nerv (1 Fig. 5 *a*); er ist der linke secundäre Pallialnerv. Der entsprechende Nerv der rechten Seite (2 Fig. 5 *a*) ist bedeutend feiner. Aus dem Supraintestinalganglion entspringen zwei feine, aus dem Subintestinalganglion ein einziger etwas stärkerer Nerv (die Chiastopallialnerven). Von den beiden aus dem Abdominalganglion entspringenden Nerven ist der stärkere wahrscheinlich der Genitalnerv. Vom hinteren Umfange des Pedalganglion treten mehrere Nerven in den Fuss. Am vorderen Umfange des Pedalganglion liegt die Otocyste, welche einen einzigen kugelrunden Otolithen von 0,15 Mm. Grösse enthält. Der Hörnerv entspringt aus dem Cerebralganglion, zu dem er mit der Cerebropedalcommissur läuft.

Turritella zeigt somit hinsichtlich des Nervensystems ganz die für die Chiastoneuren typischen Verhältnisse, bietet jedoch in einer Beziehung eine sehr auffallende Abweichung dar. Es ist das die zwischen dem rechten Commissuralganglion und dem Subintestinalganglion befindliche Commissur, die Intervisceralcommissur, wie ich sie nannte. Sehen wir uns unter den übrigen Familien der Chiastoneuren um nach ähnlichen Einrichtungen, die man zur Erklärung heranziehen könnte, so treten uns nur die Vermetiden entgegen. Es wurde oben dargethan wie bei Vermetus eine Anastomose zwischen dem linken Commissuralganglion und rechten primären Pallialnerven existirt. Denkt man sich den Ursprung dieser Anastomose von dem oberen Ende der Visceralcommissur verschoben gegen das Subintestinalganglion resp. den Chiastopallialnerven hin und dieselbe gleichzeitig verkürzt, so hat man das bei Turritella angetroffene Verhältniss. Sowohl die Lage der Ursprungsstelle der Nerven von den Commissuren als auch die absolute Länge der einzelnen Nerven und Commissuren unterliegt bekanntermassen den grössten Schwankun-

gen, so dass eine solche Erklärung durchaus nichts unwahrscheinliches enthält. Gemeinsam ist eben beiden Familien, den Vermetiden wie den Turritelliden, die Existenz einer besonderen Anastomose zwischen der linken Visceralcommissur und dem rechten Commissuralganglion, resp. dem aus ihm entspringenden secundären Pallialnerven. Dass das Verhalten von Vermetus in der That für die Erklärung der Interviscerale commissur von Turritella herangezogen werden darf und muss, geht nicht nur daraus hervor, dass ähnliche Bildungen bei anderen Familien sich, soweit bekannt, nicht vorfinden, sondern auch aus dem Umstande, dass ebenso wie nach dem Nervensysteme auch nach den übrigen Organsystemen, namentlich nach der Schale und dem Gebisse, die Vermetiden als die nächsten Verwandten der Turritelliden erscheinen. Die Uebereinstimmung, welche zwischen den genannten beiden Familien bezüglich des Nervensystems besteht, ist daher nichts weniger als zufällig.

Indem hinsichtlich des Verhaltens der Interviscerale commissur sowie ferner im Mangel eines deutlichen Subintestinalganglion Vermetus die tiefere Stufe einnimmt, wird man phylogenetisch die Vermetiden für die älteren von beiden Familien halten müssen. Dem widerspricht nur scheinbar der Umstand, dass die Schale der Vermetiden in der Jugend spiralig gewunden ist wie die der Turritellen, denn die Unregelmässigkeit des Gewindes ist erst innerhalb der Vermetiden erworben und daher auch nicht bei den Turritellen vorhanden, welche schon sehr früh von den Vermetiden sich abgezweigt haben müssen.

Scalaria hatte ich früher nicht zur Untersuchung erhalten können und es musste deshalb bisher die Frage nach der Stellung der Scalarien im Systeme noch als eine offene betrachtet werden. Bekanntlich hatten die Untersuchungen über den Bau der Radula, welche so vielfach zu überraschenden und mit den conchyliologischen Classificationen unvereinbaren Ergebnissen führten, die Solariiden, Janthiniden und Scalariiden als nächstverwandte Familien erkannt, welche in eine Unterordnung der Ptenoglossa vereint wurden. Durch die anatomische Untersuchung der Thiere erst konnte entschieden werden, ob die in der Schale oder die in der Radula sich documentirende Aehnlichkeit den wahren Sachverhalt zum Ausdruck bringe. Die Untersuchung des Nervensystems von Janthina und von Solarium hatte die durch die Radula zuerst erkannte nahe Verwandtschaft beider Gattungen in einer Weise bestätigt, welche es in hohem

Grade wahrscheinlich machen musste, dass auch der nach der Radula den Scalarien angewiesene Platz der richtige sein müsse, im Gegensatze zu der bei Berücksichtigung der Schale sich aufdrängenden Vermuthung naher Beziehungen zwischen Scalarien und Turritellen. Die im Folgenden enthaltenen Angaben über das Nervensystem von Scalaria communis (Fig. 6) bringen diese Frage zum Austrage, indem aus denselben in unzweideutiger Weise die nahe Verwandtschaft von Scalaria und Janthina hervorgeht. Das Nervensystem von Scalaria, weit davon entfernt wie dasjenige von Turritella den Typus der Chiastoneuren aufzuweisen, schliesst sich vielmehr so eng an dasjenige von Janthina an, dass es hier keiner eingehenden Beschreibung des Nervensystems von Scalaria communis bedarf, sondern dass es genügt auf meine Darstellung vom Nervensysteme der Janthina planispirata[1] hinzuweisen und nur die Differenzen hervorzuheben. Die Cerebralcommissur ist nicht ganz so lang wie bei Janthina. Das Commissuralganglion liegt unter dem Cerebralganglion, mit dem es durch eine kurze aber deutliche Cerebrovisceralcommissur verbunden ist. Die Pedalganglien sind durch eine sehr kurze Commissur unter einander verbunden, deren Länge kaum der Hälfte des Durchmessers des Pedalganglion gleichkommt. Hierin unterscheidet sich Scalaria wesentlich von Janthina, wo die Pedalcommissur eine beträchtliche Länge besitzt. In der Kürze der Pedalcommissur und in der deutlichen Ausbildung der Cerebrovisceralcommissur bietet Scalaria Merkmale dar, durch welche diese Gattung wenigstens bezüglich des Nervensystems auf einer etwas tieferen Stufe steht als Janthina. Auch die Buccalcommissur ist bei Scalaria bedeutend kürzer wie bei Janthina. Sehr lang ist die Cerebrobuccalcommissur. Das Abdominalganglion liegt wie bei Janthina ganz rechts, weshalb die linke Visceralcommissur viel länger ist wie die rechte. Aus dem Abdominalganglion entspringen mehrere Nerven und aus der linken Visceralcommissur kommen deren zwei, die in den Spindelmuskel treten und wohl den Nerven 7 und 9 von Janthina entsprechen. Ein sehr starker nach aussen in die seitliche Körperwand und den Mantel tretender Nerv entspringt links aus dem Cerebralganglion. Ob ein Branchialganglion und die zu ihm vom rechten Commissuralganglion ziehende Commissur vorhanden ist, vermag ich nicht zu sagen. Hinsichtlich der Hirnnerven sei nur noch erwähnt, dass der Sehnerv dicht neben

---

[1]) H. v. Ihering. Nervensystem. Tab. VII Fig. 28, pag. 107 ff.

dem starken Tentakelnerven, entspringt. Aus dem Pedalganglion tritt ein sehr starker Nerv nach hinten in die Fusssohle. Am vorderen Rande des Pedalganglion liegt die Otocyste, welche einen einzigen kugelrunden 0,07 Mm. grossen Otolithen enthält. Der Hörnerv entspringt nicht aus dem Pedalganglion. Er konnte eine Strecke weit deutlich gegen das Cerebralganglion verfolgt werden.

Aus dem soeben mitgetheilten Befunde geht mit Sicherheit hervor, dass Scalaria, Janthina und Solarium wie im Gebisse so auch im Nervensystem einander sehr nahe stehen, und dass daher die Unterordnung der Ptenoglossa (Gray) Trosch. als eine sehr wohlbegründete anzusehen ist.

Das Nervensystem von Valvata piscinalis stimmt mit demjenigen von Neritina und Ampullaria im allgemeinen überein, doch bedürfen meine an zu kleinen Thieren angestellten Untersuchungen noch der Prüfung. Die Cerebralcommissur ist kurz, die Buccalganglien liegen nahe an einander. Die Pedalcommissur ist kurz und dick. Hinter den Pedalganglien liegen die beiden Commissuralganglien, welche unter einander durch eine ziemlich kurze, übrigens nicht deutlich genug erkannte Quercommissur verknüpft sind, und von denen wohl das rechte auch das Abdominalganglion enthält. Aus dem linken Commissuralganglion kommt ein stärkerer Nervenstamm, der nach hinten läuft und sich dabei im Bogen auf dem Boden der Leibeshöhle, also auf der oberen Fläche der Fusssohle nach rechts wendet. Er innervirt den Spindelmuskel und die Masse der Körperwand. Bedarf, wie bemerkt, auch das Nervensystem von Valvata einer nochmaligen Untersuchung an günstigerem Material, so dürfte doch die Zugehörigkeit von Valvata zu den Orthoneuren wahrscheinlich gemacht sein.

Das Nervensystem der Columbelliden ist bisher noch nicht untersucht worden, so dass die folgenden Mittheilungen über das Nervensystem von Columbella rustica L. nicht unerwünscht sein dürften. Das Nervensystem dieser Schnecke zeigt ganz die für die übrigen Rhachiglossen characteristischen Verhältnisse. Die sämmtlichen Ganglien des Centralnervensystems liegen dicht an einander gedrängt um den Oesophagus, hinter oder richtiger unter dem Rüssel. Die Cerebralganglien berühren sich in der Mittellinie. Direct unter ihnen liegen etwas nach vorn hin die in der Mittellinie aneinander stossenden Pedalganglien. Hinter ihnen liegen die drei

Ganglien des Visceralnervensystems. Die Commissuralganglien stossen nach vorn dicht an die Pedalganglien, während das Abdominalganglion, welches zwischen den Commissuralganglien gelegen ist, etwas mehr zurückgelegen ist. Auf diese Weise bleibt zwischen den pedalen und den visceralen Ganglien eine mittlere kleine Oeffnung. Mit dem rechten Commissuralganglion ist das Branchialganglion durch eine sehr kurze, dicke Commissur verbunden. Die Otocyste liegt am Pedalganglion, ist 0,18 Mm. gross und enthält einen einzigen kugelrunden 0,1 Mm. grossen Otolithen.

Das Nervensystem der Toxoglossen ist bisher nur sehr ungenügend bekannt geworden. In der älteren Literatur liegt nur die wenig genaue Untersuchung des Conus mediterraneus bei Poli[1]) vor. Ich selbst hatte dann Gelegenheit das Nervensystem von Conus literatus zu untersuchen, jedoch nur an einem nicht sehr gut erhaltenen Alkoholthiere. Es war mir daher sehr erwünscht in Triest den Conus mediterraneus Brug. untersuchen zu können. Das Nervensystem desselben zeigt im Allgemeinen ganz die Verhältnisse, welche ich als characteristisch für dasjenige von Conus literatus hervorgehoben habe. Die Commissuralganglien sind innig mit den Cerebralganglien verschmolzen und bilden mit ihnen zusammen eine einzige grosse Ganglienmasse, welche dicht hinter dem kurzen Rüssel, über der Speiseröhre gelegen ist. Die hintere äussere Portion derselben wird jederseits von den Commissuralganglien gebildet, welche nur undeutlich sich gegen die Cerebralganglien absetzen. Die Pedalganglien berühren sich in der Mittellinie. Von den beiden Commissuren, die jederseits das Pedalganglion mit der oberen Ganglienmasse verbinden, ist die visceropedale, also die hintere, die dickere. Hinter der letztgenannten Commissur entspringt die Visceralcommissur, welche direct nach unten steigt um mit derjenigen der anderen Seite in dem Abdominalganglion zusammenzustossen. Jede Visceralcommissur ist sehr kurz, so dass der viscerale Schlundring kaum weiter ist als derjenige, welcher von den Pedalganglien und ihren Commissuren gebildet wird. In dieser Hinsicht finden sich mithin innerhalb der Toxoglossen, ja innerhalb der Conoideen bemerkenswerthe Unterschiede, da bei Conus literatus die Visceralcommissur sehr lang ist, das Abdominalganglion also weit von den Commissuralganglien entfernt liegt. Da bei den Rhachiglossen, von denen die Toxoglossen phylogenetisch abzulei-

[1]) H. v. Ihering. Nervensystem. pag. 125.

ten sein dürften. die Visceralcommissur sehr kurz ist, so wird wohl die Verlängerung der Visceralcommissur einen innerhalb der Toxoglossen erworbenen, vielleicht nur einem kleinen Theile derselben zukommenden Zustand repräsentiren. Ob ein Branchialganglion existirt, konnte auch hier nicht erkannt werden, doch ist der Branchialnerv vorhanden. Die Buccalganglien sind klein; sie sind untereinander durch eine ziemlich lange Buccalcommissur verbunden. Sie liegen nahe vor den Cerebralganglien an der Unterseite des Rüssels. Durch den von ihnen und den sympathischen Commissuren gebildeten vordersten Schlundring tritt ausser dem Oesophagus auch der Ausführgang der Giftdrüse durch. Aus dem Abdominalganglion entspringen zwei starke Nerven, von denen der eine mehr nach rechts entspringende sich in die Körperwand der rechten Seite und den Spindelmuskel begibt, wogegen der andere nach Abgabe eines Astes für den Spindelmuskel weiter nach hinten zieht, wahrscheinlich um zu den Eingeweiden mit Ausschluss des Darmtractus Nerven zu geben. Doch bedarf letzterer Punct noch weiterer Erforschung. Aus dem Pedalganglion entspringen zahlreiche Nerven für den Fuss. Die 0,28 Mm. grosse Otocyste enthält einen einzigen kugelrunden 0,136 Mm. grossen Otolithen.

Wenden wir uns nun zur vergleichenden Besprechung der einzelnen Theile des Centralnervensystems. Zunächst ist durch die hier mitgetheilten Untersuchungen das schon früher ausgesprochene Ergebniss entschieden bestätigt worden, dass nämlich das Pedalganglion der Arthrocochliden nicht demjenigen der Platycochliden homolog sei, sondern dass es aus einer echten Bauchganglienkette durch secundäre Verschmelzung hervorgegangen, in derselben Weise wie die einfache Bauchganglienmasse der brachyuren Decapoden oder der Spinnen u. a. aus der gegliederten Ganglienkette entstand. Dabei bilden gerade die Fissurelliden ein sehr instructives Zwischenglied, indem bei ihnen die Verschmelzung noch nicht sehr weit gediehen ist, so dass zwischen den beiden Hälften der Palliopedalganglienmasse noch Quercommissuren ausgespannt sind. Dennoch sind die früheren Angaben durch die vorliegenden Untersuchungen nicht unwesentlich modificirt. Es war mir nämlich früher nicht gelungen das Verhalten der primären Pallialnerven bei den Fissurellen zu erkennen und ich glaubte daher, dass dieselben sich innerhalb der Arthrocochliden noch erhalten hätten in den aus den Commissuralganglien entspringenden Nerven. Jetzt aber hat sich das Verhält-

niss so gestaltet: bei Chiton liegen die primären Pallialnerven nach aussen und oben von den primären Pedalnerven und sie gehen hinten im Bogen in einander über, wobei sie dicht über das hintere Ende der primären Pedalnerven hinlaufen ohne aber mit ihnen zusammenzuhängen. Die Quercommissuren sind nur zwischen den pr. Pedalnerven ausgespannt. Bei Haliotis liegen die pr. Pallialnerven dicht an den pr. Pedalnerven an. Hinten gehen sie nicht in einander wie bei Chiton über, sondern sie verschmelzen mit den pr. Pedalnerven. Die hinterste Quercommissur zwischen letzteren enthält daher wohl auch Fasern, durch welche die pr. Pallialnerven unter einander verbunden sind. Bei Fissurella und Emarginula findet sich nun genau dasselbe, nur sind die betr. Längsnervenstämme bedeutend verkürzt unter Zunahme der Dicke. Die primären Pedalnerven stechen bei Fissurella schon durch ihre gelbe Farbe deutlich gegen die nach aussen von ihnen liegenden, weiss erscheinenden pr. Pallialnerven ab. Die Quercommissuren befinden sich nur zwischen den pr. Pedalnerven und sind in ihrer Anzahl bei den verschiedenen Gattungen und Arten wechselnd. Die pr. Pallialnerven stehen am vorderen und am hinteren Ende der Palliopedalganglienmasse untereinander durch je eine kurze dicke Quercommissur in Verbindung und sind ebenda auch mit den pr. Pedalnerven durch Fasern in Zusammenhang. Hinter dem Ende der Palliopedalganglienmasse sind die Verlängerungen der pr. Pedalnerven, denen auch noch Fasern von den pr. Pallialnerven beigemischt sind, durch zwei weitere kurze Quercommissuren in Verbindung gebracht.

Es geht also daraus hervor, dass die Pedalganglien der höherstehenden Arthrocochliden nicht direct der Bauchganglienkette der Gliederwürmer verglichen werden können, sondern dass in die Bildung derselben auch noch die primären Pallialnerven mit eingegangen sind. Beide zusammen, die Pallialnerven und die Pedalnerven, gehen in die Bildung der primären Palliopedalganglienmasse ein, welche in Fissurella maxima noch erhalten ist, und aus welcher dann durch Verschmelzung des Visceralganglions mit ihr die secundäre Palliopedalganglienmasse entsteht, welche bei den hier besprochenen Fissurelliden vorliegt. Sie entspricht nur zum Theil den Pedalganglien, indem ihr vorderer Theil den Commissuralganglien der höherstehenden Gattungen gleichzusetzen ist, da aus ihm die Cerebrovisceralcommissuren und die Visceralcommissuren entspringen. Die Commissuralganglien sind also, wie ich schon früher nachwies, sowohl bei den Chiastoneuren als auch bei den Orthoneuren bei den

tiefststehenden Gattungen mit den Pedalganglien verschmolzen, und ihre Ablösung von ihnen sowie die Annäherung und schliessliche Verschmelzung mit dem Cerebralganglion bei vielen der höherstehenden Gattungen, stellt den späteren Zustand dar.

Die primären Pallialnerven bleiben also bei den höherstehenden Arthrocochliden nicht erhalten, sondern sie gehen bei den Zeugobranchien in die Bildung der Palliopedalganglienmasse ein. Es war daher ein Irrthum, wenn ich früher glaubte, die aus den Commissuralganglien entspringenden, an der Kreuzung der Visceralcommissuren bei den Chiastoneuren nicht Theil nehmenden Nerven als Homologa der pr. Pallialnerven deuten zu müssen. Das geht auch daraus hervor, dass diese Nerven sich auch bei Haliotis und den Fissurelliden schon vorfinden, und sie sind daher als secundäre Pallialnerven zu bezeichnen.

Diese bei den Fissurelliden angetroffenen Verhältnisse bilden eine interessante Bestätigung der von Gegenbaur ausgesprochenen Ansichten über die Entstehung der Pedalganglien der Mollusken, welche er auf die Bauchganglienkette der Würmer zurückführte. Freilich kann das nur im grossen und ganzen für richtig gelten und auch nur für die Arthrocochliden, während bei den Platycochliden die Pedalganglion abgelöste und nach unten verlegte Theile des einfachen dorsalen Schlundganglion der Protocochliden darstellen, welches dem gleichbeschaffenen Ganglien der Turbellarien homolog ist. Und dann ist hervorzuheben, dass nur die primären Pedalnerven mit ihren Commissuren der Bauchganglienkette der Würmer verglichen werden können, dass ausser ihnen aber auch noch die primären Pallialnerven in die Bildung der Pedalganglien eingegangen sind. Es weisen also in der That die niedersten Arthrocochliden eine Metamerenbildung auf, allein dieselbe kann nicht so aufgefasst werden wie das u. a. auch Gegenbaur meinte. Nach Gegenbaur[1]) wäre die Metamerenbildung entstanden »aus einem Wachsthumsprocesse, und zwar aus einem Vorgange, den wir als Knospung bezeichnen«. Es mag sein, dass ein derartiger Modus der Entstehung neuer Metameren bei den Anneliden sehr verbreitet sei, aber bei denjenigen Gliederwürmern, auf welche die Arthrocochliden zurückgehen, ist eine solche Auffassung unzulässig. Es zeigt sich vielmehr, dass bei den niedersten Chiastoneuren und bei

[1]) C. Gegenbaur. Grundzüge der vergl. Anatomie. II. Aufl. Leipzig 1870. pag. 501.

einem Theile der Amphineuren eine innere Gliederung vorliegt, welche äusserlich keinen entsprechenden Ausdruck findet. Es ist daher keinesfalls richtig, wenn man vielfach die Metamerie einfach und überall auf Knospung zurückführt. Es gibt jedenfalls auch Fälle, und sie verdienen wahrscheinlich in phylogenetischer Hinsicht weit mehr Berücksichtigung, wo eine innere Metamerie der äusseren vorausgeht. Dass auch bei den Gliederwürmern noch ähnliches vorkommt, zeigt ja das Beispiel der Hirudineen, wo bekanntlich die oft ungleichmässige oder fast ganz zurücktretende äussere Ringelung der inneren Gliederung ebensowenig entspricht, wie die acht Schalenstücke der Chitoniden deren innerer Segmentirung. Diese innerhalb der Hirudineen so sehr variirende äusserliche Ringelung darf daher nicht auf die echte äussere Segmentirung bezogen werden, welche bei den Chaetopoden vorliegt, und es stellen daher die Hirudineen gleichfalls Würmer dar, bei welchen die innere Segmentirung der äusseren vorausgegangen, resp. bei welchen die letztere noch nicht eingetreten ist. Die innere vom Nervensystem ausgehende Segmentirung wird bei den Anneliden in der Weise weitergebildet, dass zur inneren Segmentirung die entsprechende äussere hinzutritt, während sie bei den Arthrocochliden durch Verschmelzung rückgebildet wird.

Eine der schwierigsten und bisher noch nicht als gelöst anzusehenden Aufgaben ist die Erklärung des Zustandekommens der Kreuzung der Visceralcommissuren bei den Chiastoneuren. Ich habe in meinem Buche mich schliesslich dahin ausgesprochen, dass die Kreuzung nicht die Folge sein könne einer Verschiebung von Theilen des Körpers, durch welche auch die Nerven und Visceralcommissuren umgelagert würden, sondern dass die Ursache in einer Umlagerung der Visceralcommissur zu sehen sein dürfte, welche veranlasst sein könnte durch die Verschiebung der Eingeweide resp. ihrer Ausführgänge vom hinteren Körperende nach der rechten Seite. Es schien mir damals die Annahme am meisten für sich zu haben, dass ursprünglich nur der Genitalnerv aus der Visceralcommissur entsprang, und dass die Chiastopallialnerven eine später entstandene Neubildung repräsentirten, dass sie erst entstanden seien, als schon die Kreuzung der Commissuren bestand. Diese Annahme hat jedoch das missliche, dass man die Entstehung der Chiastopallialnerven als eine complete Neubildung ansehen muss, als ein Hervorspriessen neuer Nerven aus einer Commissur oder einem Ganglion. Eine solche Entstehung neuer Nerven ist, wenn auch die Möglichkeit der-

selben nicht in Abrede gestellt werden kann, bis jetzt nirgends sicher erwiesen und jedenfalls bildet sie nicht die Regel. Der Vorgang, durch den es in den meisten, wo nicht in allen Fällen zur Neubildung von Nerven kommt, ist der, dass von einem grösseren Stamm ein Ast, sei es durch Verkürzung des Stammes, sei es durch Verschiebung der Ursprungsstelle jenes Zweiges, sich ablöst und somit als ein selbständiger Nerv aus der Commissur oder dem Ganglion entspringt. Es musste daher jene Erklärung nur als eine provisorische gelten, indem es noch an Material zur Entscheidung gebrach. Durch die Untersuchung des Nervensystems der Fissurella costaria ist nun in unerwarteter Weise Aufschluss gewonnen worden. Es bildet nämlich jene Species ein Uebergangsglied von den Orthoneuren zu den Chiastoneuren. Während bei den typischen Gattungen der letzteren die rechts entspringende Visceralcommissur über den Darm hin nach links, und die links entspringende unter dem Darme hin nach rechts verläuft, ziehen bei jener Fissurella beide Visceralcommissuren unter dem kropfartig angeschwollenen Oesophagus nach rechts hin. Dabei liegt die rechte, d. h. die rechts entspringende Visceralcommissur vor der linken. Letztere bildet an der rechten Körperwand das Subintestinalganglion, aus welchem der rechte Chiastopallialnerv entspringt. Die rechte Visceralcommissur schlägt sich aber um den Oesophagus nach oben herum und bildet oben an der die Leibeshöhle bedeckenden Wand ein Ganglion, aus welchem der linke Chiastopallialnerv entspringt, der sich in der oberen Körperwand bis gegen die linke Seitenwandung hin verbreitet. Das Supraintestinalganglion aber liegt noch nicht an der linken Seite, sondern nahe der Medianlinie über dem Darme. Wird auch die definitive Entscheidung erst nach weiteren beweisenden Untersuchungen möglich sein, so macht dieser Befund es doch in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Kreuzung der Visceralcommissuren dadurch zu Stande gekommen, dass das Verbreitungsgebiet des linken Chiastopallialnerven, welches ursprünglich an der rechten Körperseite und der oberen Wandung gelegen war, sich mehr und mehr nach links hin ausdehnte, und dadurch die bekannte Umlagerung der Visceralcommissur zur Folge hatte. Den Ausgang bildet dabei die einfache Visceralcommissur der Orthoneuren, dann folgen als Zwischenstadien Formen wie Fissurella costaria, bei welchen die Visceralcommissur asymmetrisch nach rechts verschoben ist, bedingt durch die rechtsseitige Lage des Genitalapparates, welcher seinen Nerven aus der Visceralcommissur erhält.

Fassen wir zum Schlusse die Hauptergebnisse dieser Abhandlung zusammen, so lauten sie:

1) Die primären Pallialnerven gehen bei Chiton am hinteren Körperende bogenförmig in einander über.

2) Bei Fissurella gehen die primären Pallialnerven in die Bildung der Palliopedalganglienmasse ein, so dass sie bei den höherstehenden Arthrocochliden nicht mehr vorhanden, sondern in den Pedalganglien enthalten sind.

3) Fissurella costaria bildet hinsichtlich des Visceralnervensystemes ein Uebergangsglied von den Orthoneuren zu den Chiastoneuren. Die Kreuzung der Visceralcommissuren kommt dadurch zu Stande, dass sich das Verbreitungsgebiet des linken Chiastopallialnerven von rechts nach links hin ausdehnt.

4) Scalaria ist auch dem Nervensystem nach nächst verwandt mit Janthina, so dass die Abtheilung der Ptenoglossa als eine sehr gut begründete anzusehen ist.

5) Die Intervisceralcommissur von Turritella findet ihre Erklärung durch die bei Vermetus bestehenden Anastomosen; es sind daher Turritelliden und Vermetiden nahverwandte Familien.

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass es mir auch gelungen ist, die Stellung der Phoriden mit ziemlicher Sicherheit zu ermitteln. Die mir zur Untersuchung überlassenen Exemplare von Onustus trochiformis Born. waren durch die Herausnahme der Radula zu sehr beschädigt worden, als dass es möglich gewesen wäre das Nervensystem gut zu präpariren. Doch erkannte ich deutlich ein grosses unter dem Darm gelegenes Ganglion von dem zwei grosse Nervenstämme nach hinten hin zu Geschlechtsapparat und Spindelmuskel abgingen. Das Ganglion kann nach Lage und Verlauf der Nerven nur das Abdominalganglion gewesen sein und es kann deshalb, sowie der nach vorne hin von ihm abtretenden Commissuren wegen das Nervensystem nicht einer chiastoneuren Schnecke angehört haben. Es ist also der früher von mir den Phoriden angewiesene Platz in der Nähe der Capuloideen der richtige. Der schon von Moerch beschriebene Penis von Onustus hat eine Rinne. Die primäre linke Kieme besteht in einer schmalen Leiste neben der einfiederigen translocirten primären rechten Kieme Die Phoriden gehören daher zu jenen Orthoneuren, von welchen die Heteropoden ihren Ursprung genommen haben können.

Erlangen, Ende October 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Ce = Cerebralganglion.
Co = Commissuralganglion.
Pe = Pedalganglion.
Ab = Abdominalganglion.
Spr = Supraintestinalganglion.
Sb = Subintestinalganglion.
Bu = Buccalganglion.
ot = Otocyste.

ce.co. = Cerebralcommissur.
ce.pe.co. = Cerebropedalcommissur.
ce.vi.co. = Cerebrovisceralcommissur.
vi.pe.co. = Visceropedalcommissur.
vi.co. = Visceralcommissur.
vi.co.s. = linke } Visceralcommissur.
vi.co.d. = rechte } Visceralcommissur.

Fig. 1. Sympathisches Nervensystem von Chiton squamosus Poli.
bu.co. = Buccalcommissur. *a.bu.co.* = accessorische Buccalcommissur. *ce.bu.co.* = Cerebrobuccalcommissur.

Fig. 2. Nervensystem von Fissurella costaria Defr.
p.pl. = primärer Pallialnerv. *p.pe.* = primärer Pedalnerv.

Fig. 3. Secundäre Palliopedalganglienmasse von Emarginula Huzardi Payr.

Fig. 4. Centralnervensystem von Vermetus gigas Biv.
Die Cerebralcommissur ist durchschnitten und die Cerebralganglien sind nach unten geschlagen. Der hintere Theil der Visceralcommissur mit dem Abdominalganglion ist nicht gezeichnet.

Fig. 5*a*. Nervensystem von Turritella communis Risso.
Die Pedalganglien sind entfernt und die Commissuren *ce.pe.co.* und *vi.pe.co.* sind nach aussen geschlagen.
i.vi.co. = Intervisceralcommissur.

Fig. 5*b*. Pedalganglien von Turritella communis Risso.

Fig. 6. Nervensystem von Scalaria communis Lam.

Fig 2.
Fig 3
Fig 4

ZOBODAT - 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: 1877

Band/Volume: 3

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

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Amphibien und Arthrocochliden. 155-177