

Beiträge zur Kenntnis der Anordnung, Correlation und Funktion der Mantelorgane der Tectibranchiata.

Von

John D. F. Gilchrist.

Mit 21 Figuren im Text.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Laboratorium von Herrn Professor ARNOLD LANG in Zürich auf seine Anregung hin begonnen. Während sechs Monaten arbeitete ich dort daran, dann vier Monate lang an der zoologischen Station zu Neapel und beendete sie schließlich wieder in Zürich.

Die Arbeit giebt keine erschöpfende Darstellung der Pallealorgane der Tectibranchiaten. Bei den Cephalaspideen besonders fehlt viel daran. Ich hoffe eine ausführlichere Darstellung geben zu können, wenn ich einmal über reichlicheres und mannigfaltigeres Material verfügen werde.

Bei der Präparation wurden verschiedene Methoden versucht. Borax- und Alaunkarmin gaben die besten Resultate für gewöhnliche Schnitte. Für Isolierungen wurde eine Mischung von pikrinsaurem Ammoniak mit Pikrokarmin schließlich beibehalten und gab gute Resultate. Da Pikrokarmin auch ein wenig fixierend wirkt, konnte es, je nach der Natur des Gewebes, in verschiedenen Mengenverhältnissen angewandt werden. Es gab auch eine brauchbare Kernfärbung. Gold- und Silbermethoden wurden auch für Nervengewebe angewandt, aber mit geringem Erfolg. Methylenblau

wurde mit mäßigem Erfolg benutzt. Indessen drang die Farbe nicht durchweg ins Nervensystem ein, nicht bis zu Geweben, mit welchen sie nicht in direkter Berührung war. Die Methode, die ich schließlich wählte, war, das Nervensystem bloßzulegen und es in eine schwache Lösung von Methylenblau in Seewasser zu bringen. Die Färbung war unsicher und nicht gleichmäßig, doch aber wertvoll als bestätigende Probe.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Professor ARNOLD LANG dafür, daß er mir den Gegenstand dieser Arbeit vorgeschlagen hat, sowie für seine stete Bereitwilligkeit, sein unfassendes Wissen mir zur Verfügung zu stellen. Auch Herrn Dr. KARL FIEDLER habe ich zu danken für das Interesse, das er an meiner Arbeit nahm. Ich bin auch der British association verpflichtet, deren Tisch ich in Neapel innehatte, wo ungewöhnlich günstige Gelegenheit zum Arbeiten und Sammeln geboten wurde.

Correlation und Funktion der Pallealorgane der Tectibranchiata.

Der Gasteropodenkörper wird in drei Regionen eingeteilt, die man nach ihren charakteristischen Funktionen benennen kann. 1) Die Sinnes- oder Kopfreion, 2) die Lokomotions- oder Fußregion (der Fuß kann eine einfache Kriechsohle sein oder mehr oder weniger eingreifend modifiziert), 3) die Vital- oder Visceralregion, welche Kiemen, Visceralorgane und ihre verschiedenen Öffnungen umfaßt. Diese Einteilung dient übrigens nur zur Bequemlichkeit, Sinnesorgane können in der Visceralregion vorkommen oder Visceralorgane in der Sinnesregion.

Bei den Prosobranchiata wird die Visceralregion von einer Schale geschützt, in welche die beiden anderen Regionen zurückgezogen werden können. Daraus geht hervor, daß diese Teile in Bezug auf Größe und Form in einem gewissen konstanten Verhältnis zu einander stehen müssen. So kann der Fuß nicht zu einem vervollkommeneten Lokomotionsorgan entwickelt werden. Und auch der Pallealkomplex zeigt aus demselben Grunde stereotyp eine ziemlich feststehende Form. Aber wenn diese Schale entbehrlich wird (bei den Opisthobranchiata) infolge des Auftretens anderer Verteidigungseinrichtungen, dann besteht eine fast unbe-

grenzte Variationsmöglichkeit in Bezug auf Form und Anordnung dieser Regionen, welche die Möglichkeit, neue Lebensweisen anzunehmen, bedingt. So kann das Tier, der schwerfälligen Schale entledigt, in Schlamm und Geröll (Umbrella) oder Sand (Oscanus) seine Nahrung suchen, oder es kann im Gewirr verflochtener Meerespflanzen umherkriechen (Aplysia), oder es kann sogar eine schwimmende Lebensweise ergreifen. Außer den Tectibranchiata bieten Nudibranchiata und Pteropoda ähnliche Beispiele.

Eine bloß vergleichende Betrachtung der Pallealorgane, wie sie bei verschiedenen Formen variieren, würde nutzlos sein, wenn nicht geradezu irreführend. Wir betrachten deshalb zunächst die Wechselbeziehung dieser Organe bei jeder einzelnen Form.

Bei den Prosobranchiata ist die Lebensweise, das Verhältnis der verschiedenen Körperregionen und das der Pallealorgane ziemlich konstant, eine Schilderung ist daher nicht so wesentlich; bei den Opisthobranchiata dagegen, bei denen der Pallealkomplex so mannigfaltig ist und durch Entwicklung von Parapodien modifiziert wird, ist es durchaus notwendig, nicht nur die allgemeine Anordnung der Pallealorgane und ihren histologischen Bau in Betracht zu ziehen, sondern auch die ganze äußere Körperform, soweit sie dazu in Beziehung steht und endlich die Lebensweise, soweit sie bekannt ist.

Bei diesem Verfahren können wir auch von Thatsachen Notiz nehmen, die auf allgemeine Fragen hinzielen, wie die Phylogenie der Opisthobranchiata, ihre Asymmetrie, das Verschwinden alter Organe, das Auftreten neuer etc.

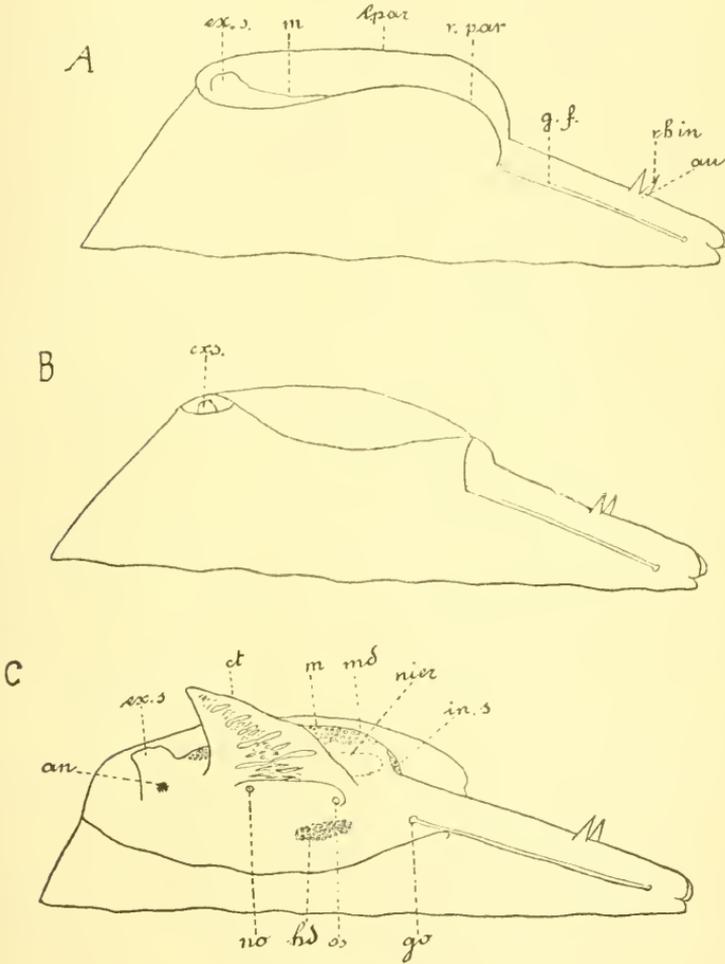
Aplysia depilans.

Aplysia ist ein geeigneter Typus, von dem man ausgehen kann, um einen Überblick über die Tectibranchiata zu bekommen. Wie wir sehen werden, nimmt sie eine mittlere Stellung ein zwischen dem einen Extrem, welches den Prosobranchiaten nahe kommt und dem anderen, das sich den Nudibranchiaten nähert; daher kann sie als Grundform betrachtet werden, auf welche alle verschiedenen Modifikationen bezogen und durch welche sie verstanden werden können.

Die Litteratur, welche die Aplysiidae zum Gegenstand hat, findet man von ältester Zeit an in MAZZARELLI'S „Monografia delle Aplysiidae“ (1893). Über die Pallealorgane besonders enthält

diese Monographie das Neueste, während über die allgemeine Anordnung dieser Organe und den Mechanismus der Mantelhöhle noch nichts veröffentlicht ist, mit Ausnahme einer allgemeinen Beschreibung nebst Schema von LANKESTER (15).

Fig. 1.



Die Kopfregion ist wohl entwickelt und kann sehr weit vorgestreckt und wieder zurückgezogen werden. Sie ist mit wohlentwickelten vorderen Tentakeln versehen; man kann beobachten, wie das Tier mit denselben seine Nahrung untersucht. Die Rhizophora sind wohl entwickelt, sie liegen auf einer Erhebung des

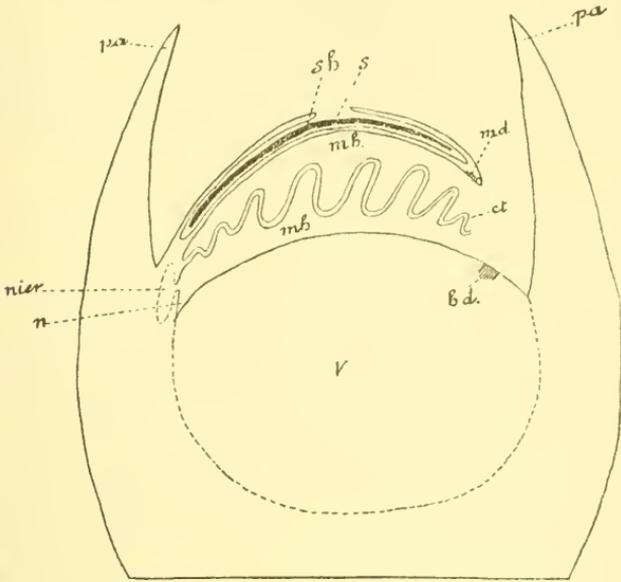
Körpers zwischen den vorderen Tentakeln und dem Beginn der Mantelregion.

Die Parapodialregion: Die Parapodien oder seitlichen Vorragungen des Fußes, Fig. 1, *l. par*, *r. par*, strecken sich an beiden Seiten des Körpers aufwärts, hinten scheinen sie zu verschmelzen und eine Art Wall zu bilden, der die Mantelregion umgiebt und nur vorn, wo das Wasser eintritt, fehlt. Diese Vereinigung der hinteren Parapodien könnte man für eine sekundäre Verschmelzung ansehen; aber wie wir sehen werden, ist das nicht zutreffend. Wenn das Tier ruht, sind die Parapodien über der Mantelregion zusammengefaltet und greifen übereinander; dann strömt das Wasser durch eine linke vordere Öffnung den Kiemen zu. Wenn man Karmin oder einen anderen Farbstoff in das durch diese Öffnung strömende Wasser bringt, sieht man, daß die Strömung sehr schwach ist — zweifellos wird sie durch die schwache Bewimperung der Kiemen hervorgerufen. Die Karminpartikel treten, in Schleimfäden gehüllt, über dem hinteren Wall der Parapodien hinten aus. Dies ist das normale Verhalten in gut durchlüftetem Wasser; aber zuweilen kam es auch in solchem Wasser vor und immer war es der Fall, wenn die Tiere einige Zeit lang ungenügende Wasserzufuhr erhielten, daß die Parapodien weit ausgebreitet wurden und die Kiemen voll entfaltet, so daß sie eine vorragende, halbmondförmige Lage einnahmen und sich dem Wasser gut darboten. Zuweilen bemerkte man auch in dieser Stellung ein langsames rhythmisches Heben und Senken des Mantels (*m*), das bessere Cirkulation des Wassers um die Kiemen veranlassen muß. Ich habe nie gesehen, daß das Tier seine Parapodien zum Schwimmen benutzt, wie seine größere Verwandte *Aplysia limacina*, oder daß es klappende Bewegungen ausführt, wie man sie bei derselben Form zuweilen beobachten kann, während der Körper ruht. Die einzige Thätigkeit, welche ich an den Parapodien wahrnahm, war, daß sie eine Art Röhre bildeten, besonders wenn sie übereinander gelegt waren und so den Wasserstrom über Osphradium, Ctenidium und Exkretionsöffnung leiteten. Die Parapodien sind nicht zu einem Spritzapparat verschmolzen, durch welchen das Tier rückwärts getrieben werden könnte, wie bei *Notarchus*, auch sind sie nicht voneinander getrennt, um zwei bewegliche Seitenklappen zu bilden, mittelst welcher es vorwärts schwimmen könnte wie *Aplysia limacina*.

Die Mantelregion ist fast ganz durch die aufwärts gerichteten Parapodien verdeckt, aber ihr hinterer Teil, der einen Exkretions-

sipho bildet, bleibt immer sichtbar. Der Mantel stellt eine Falte der Körperwand dar, wie das Fig. 2 *m* zeigt, ein schematischer

Fig. 2.



Querschnitt des Tieres. Wie man sieht, ist er zurückgeschlagen über die dünne membranöse Schale (*sh*), welche er absondert. Sein Zweck mag sein, die Kiemen zu beschützen; aber bemerkenswert ist auch seine Gestalt und Lage, die ihn in Stand setzt, einen Wasserstrom (durch Wimperbewegung der Kiemen erregt) 1) über ein Sinnesorgan zu leiten, 2) über ein Atmungsorgan, 3) über Exkretionsorgane (cf. Fig. 1 C). Zu diesem Zweck ist der vordere Teil des Mantels so gestaltet und so gerichtet, daß er mit dem rechten Parapodium eine nach vorn gewandte Öffnung bildet. Der mittlere Teil liegt am Rande dem Körper an, der hintere Teil ist in eine Art Röhre ausgezogen, mittelst welcher die Exkrete im Wasserstrom über den Grenzwall der hinteren Parapodien hinausgeführt werden (Fig. 1 *ex.s.*). So sehen wir, daß die Mantelhöhle hier hauptsächlich einen Durchgang darstellt, der in zwei Räume geteilt werden kann — einen vor den Ctenidien, in diesem befindet sich reines Wasser, und einen anderen hinter den Ctenidien, dort ist das Wasser durch die Respirations- und Exkretionsorgane verunreinigt. Die Teilungsebene geht durch

die Mitte der Ctenidia, wo die Atmung am lebhaftesten ist. Es wird gut sein, die Vorstellung einer Teilungsebene im Sinne zu behalten, da wir sehen werden, daß sie bei verschiedenen Formen die verschiedensten Lagen einnehmen kann, senkrecht oder parallel oder in einer mittleren Stellung zur Körperachse. Daraus sehen wir auch, daß mit Bezug auf den Wasserstrom die Reihenfolge der Pallealorgane ausnahmslos sein muß: 1) das Sinnesorgan, 2) das Respirationsorgan, 3) die Exkretionsorgane. Was geschieht, wenn keine Parapodien da sind und kein Mantel, die dem Wasserstrom die Richtung geben könnten, werden wir sehen.

Morphologie und Lage der Pallealorgane.

Der Mantelraum erstreckt sich, wie man Fig. 2 *m. c*, *m. r* ersieht, über die Oberfläche des Visceralkomplexes und nimmt die Kiemen fast ganz auf; doch sieht man dieselben ein wenig über den freien Rand des Mantels vorragen. Die Öffnung des Mantelraums ist nach rechts und vorwärts gerichtet. Er erstreckt sich auch unter die Kiemen und teilweise unter die Niere (Fig. 2 *n*). Der kleine innere Teil des Mantelraumes, welcher jenseits der Kiemen liegt, ist von Bedeutung. Bei den Prosobranchiata bildet er einen weiten Hohlraum, so daß dort die Kiemen gleichsam vom Dach herabhängen. Dann sieht man nicht nur, daß die Größe geringer wird, sondern der obere und der untere Teil lassen einen Verschmelzungsprozeß wahrnehmen, so daß die innerste Ecke des Raumes keilförmig wird und unregelmäßige Umrisse bekommt.

Der Mantel ist über die Schale geschlagen und bedeckt dieselbe mit Ausnahme eines kleinen Feldes in der Mitte (Fig. 2 *s*). Durch eine sphinkterartige Kontraktion des Mantels wird der das Mittelfeld umgebende Rand oft wie eine Papille aufgerichtet. Dieser Bau läßt sich, wie wir sehen werden, phylogenetisch erklären, er braucht nicht auf eine besondere Funktion hinzuweisen. An der Unterseite des freien Mantelrandes kommen eine Anzahl dicht zusammengedrängter einzelliger Drüsen vor, die eine ganz bestimmte Zone einnehmen (Fig. 1 *c*, *md* und Fig. 2 *md*). Sie kommen nur am Mantelrand vor und sind nach vorn und nach hinten zu stärker entwickelt als in seinem mittleren Teil.

Zwei Teile des Mantelrandes sind besonders modifiziert, nämlich der vordere Teil, wo bei den Prosobranchiaten der Einmündungssipho liegt. Bei *Aplysia* wird dieser Sipho nur durch einen schlaffen erweiterten Teil des Mantels dargestellt (Fig 1 C

ins), er ist nicht sehr in die Augen fallend, außer bei der Begegnung, wo er als eine Art Kopulationsorgan dient und von dem Fuß einer anderen *Aplysia* erfaßt wird. In diesem Falle ist er weiter Ausdehnung fähig. Er ist zweifellos dem Siphon der Prosobranchier homolog und daher ein schönes Beispiel für Funktionswechsel. Der andere Teil des Mantels, der besonders betrachtet werden muß, ist der Ausströmungssiphon (Fig. 1 *ex. s*). Es ist eine wohlmarkierte aufwärts gerichtete Falte des hinteren Mantelendes, also desjenigen Teils des Mantels, welcher über dem After liegt und denselben fast ganz umgiebt. — Was die Schale anbetrifft (Fig. 2 *sh*), so haben wir zu bemerken, daß sie eingeschlossen liegt und daß sie membranös und halb verkalkt ist.

Das Osphradium (Fig. 1 C, *os*) ist eine kleine Grube oder ein Kerb in der Körperwand; zuweilen durch Pigmentablagerung leicht kenntlich, zuweilen schwerer zu sehen. Es wird vor den anderen Organen durch den eindringenden Wasserstrom beeinflusst, da es vor den Ctenidien liegt, an der Basis des abführenden Gefäßes. Doch liegt es nicht direkt im Wasserstrom, sondern in dem Winkel, der von dem zuführenden Gefäß und dem Boden des Mantelraumes gebildet wird, also rechts von den Ctenidien. Da alle Experimente mit Karmin zeigten, daß dies nicht die Stelle ist, welche dem Wasserstrom am meisten ausgesetzt ist, war es schwer, eine solche Lage anders zu erklären als durch irgend eine phylogenetische Ursache. Die Lage ist vielleicht ein neuer Beweis für die Abstammung dieser Form von einer Prosobranchiate. Bei diesen liegt das Osphradium nicht vorn in der Verlängerung der langen Achse der Kieme, sondern deren rechter Seite genähert. Bei *Aplysia* ist diese Lage beibehalten worden. Es ist um so weniger nötig, sie zu ändern, als das Osphradium von *Aplysia*, wie wir sehen werden, mehr oder weniger rudimentär ist, und seine Funktion, teilweise wenigstens, auf ein anderes Organ übergegangen ist. Dies kleine Detail der Lagerung ist bemerkenswert, auch weil eine verwandte Form (*Notarchus*) sich ganz anders verhält.

Wir verdanken SPENGLER eine Erklärung der besonderen Innervierung des Osphradiums, eine Erklärung, die helles Licht auf Lage und Natur des ganzen Pallealkomplexes wirft. Wie er zeigt, haben bei den Prosobranchiaten die Organe, die ursprünglich paarig waren und zu beiden Seiten des Körpers lagen, durch allgemeine Wanderung des Pallealkomplexes seitwärts und nach vorn ihre Plätze getauscht (in extremen Fällen). Das Resultat ist, daß

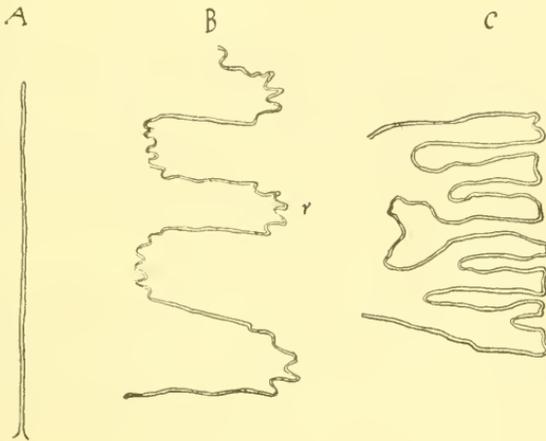
die Nerven, welche jedes Organ mit dem entsprechenden Pleuralganglion verbinden, sich kreuzen. Beweise für diesen Vorgang kann man auch in der Innervierung des Osphradiums bei *Aplysia* finden. Die Pleurovisceralkonnektive selbst kreuzen allerdings nicht (Chiastoneurie), aber die Kreuzung findet bei den Visceralganglien statt, welche in ihrer natürlichen Lage nicht sowohl neben als übereinander liegen, das rechte etwas über dem linken. Aber man muß sich daran erinnern, daß diese beiden Ganglien nicht gleichwertig sind. Vom rechten entspringt der Nerv für Kieme und Osphradium, vom linken zwei starke Nerven, ein genitaler und ein siphonaler. Das ursprünglich linke Visceralganglion, das die verloren gegangene Kieme nebst Osphradium versorgte, ist vermutlich verschwunden, wir haben also nur das rechte Visceral- und das Abdominalganglion, oder, wie man besser sagt, das rechte Parietal- und das Visceralganglion. Doch ist es möglich, daß der große Siphonalnerv, der aus dem Visceralganglion entspringt, dem Nerv der verlorenen Kieme homolog ist, daß also beide Ganglien echte Parietalganglien sind.

Wir haben hier einen wertvollen Hinweis, daß der ganze Pallealkomplex, mit dem wir zu thun haben, der ursprünglich rechte ist, daß der linke verschwunden ist. Vielleicht sehen wir auch, daß die Unterscheidung in „Orthoneura“ und „Chiastoneura“ nicht bestimmt und scharf ist, sondern von dem Grad der Drehung des Pallealkomplexes abhängt.

In allen Berichten über *Aplysia* ist die Morphologie der Kieme nicht deutlich erklärt. Sie ist allerdings ziemlich schwer zu verstehen. Die Kieme ist wie der Mantel eine Falte der Körperwand, aber so kompliziert, daß das Wesentliche leicht übersehen werden kann. Das kann einfach erläutert werden. Faßt man ein Stück der Körperwand des Mollusks zwischen Daumen und Zeigefinger, so hat man in der Mitte zwei Hautschichten, von denen wir annehmen wollen, daß sie einander nicht fest anliegen, und auf jeder Seite hat man eine rinnen- oder röhrenartige, überliegende Falte. Das ist im wesentlichen der Bau der Kieme bei *Aplysia*; die beiden Falten sind das zuführende, resp. das abführende Gefäß, welche miteinander kommunizieren durch den Raum zwischen den zusammengeschobenen Teilen der Haut. Diese sind nun bei *Aplysia* stark gefaltet und durch Stränge oder Trabekeln miteinander verbunden, die sich von einer Seite zur anderen erstrecken. Eine lakunare (nicht kapillare) Verbindung wird so zwischen dem zuführenden und dem abführenden Gefäß hergestellt

und es ist klar, daß durch Faltung dieses Teiles die respiratorische Oberfläche vergrößert wird. Ein Querschnitt der oben beschriebenen einfachen Falte würde sich darstellen wie Fig. 3 A; Fig. B ist eine kompliziertere Form, während Fig. C einen wirklichen Querschnitt der Kieme in der Region *r* in B zeigt.

Fig. 3.



Die Kieme wird ferner dadurch kompliziert, daß die arteriellen Gefäße, die in ein gemeinsames abführendes Gefäß münden, stark verkürzt sind, so daß sie vollständig verborgen bleiben, wenn man die Oberfläche betrachtet. Die hintere, venöse Region der Kieme ist dann allein sichtbar. Der Zweck oder wenigstens das Resultat dieser Verkürzung ist, die Region, wo die Atmung am lebhaftesten ist, dem Wasserstrom recht darzubieten. Bei anderen Formen werden wir die umgekehrte Anordnung finden; sie hat dort anderen Bedingungen zu entsprechen.

Nach dem Bau der Kieme wollen wir den Cirkulationsmodus des Wassers betrachten. Er kann demonstriert werden, indem man Karmin oder einen anderen Farbstoff hineinbringt. Man sieht, wie der eintretende Strom sich über das abführende Gefäß verbreitet und sich teilt. Ein Teil geht zur oberen Seite, einer zur unteren; der letztere kommt am Osphradium vorüber. Die Strömung geht also in der Richtung der langen Achse der Kieme, nicht quer zu derselben wie bei den Prosobranchiaten. Das Wasser wird schnell zwischen die respiratorischen Falten eingezogen. Über der Kieme giebt es keine Strömung.

Die Lage der Kieme: Ihre lange Achse (d. i. die Achse vom zuführenden zum abführenden Gefäß) ist der Körperachse nicht genau parallel, sie wird mit hineingezogen in die allgemeine Drehung des Mantelraumes. Der Grad von Drehung, wie ihn die Kieme zeigt, gestattet übrigens durchaus keinen Schluß auf die allgemeine Drehung des Mantelraumes, eher auf Beschaffenheit und Ausdehnung desselben, wie wir bei anderen Formen sehen werden.

Die Nierenöffnung (Fig. 1 C, *n. o* und Fig. 2 *n*) liegt an der Hinterseite des unter der Kieme gelegenen Teils des Mantelraumes und natürlich hinter der Teilungsebene, welche durch die Kieme geht. Es ist eine einfache Öffnung in der dünnen membranösen Haut, sie zeigt keine Papille und keine Tendenz zur Bildung eines Nierenganges. Ihre Lage und die Lage der Niere ist von CUNNINGHAM (6) genau beschrieben worden.

Die Lage der Afters (Fig. 1 C, *an*) ist insofern interessant, als er von allen Pallealorganen am meisten die Tendenz zeigt, sich nach rückwärts zu verschieben. Form und Lage der Parapodien bedingen, daß der Strom des Wassers und der Exkrete sich nach hinten richten muß. Sie können nicht nach vorn oder nach der Seite hinausgeschafft werden wie bei den Prosobranchiata. Daher verschiebt sich der After rückwärts der Mittellinie zu. Er erreicht dieselbe nicht; aber der Mantel ist auch in demselben Sinne modifiziert, er bildet eine Rinne (*ex. s*), durch welche der Strom der Exkrete aufwärts und zur Mittellinie geführt wird, von wo sie über den Wall der Parapodien nach hinten gelangen können. After und Exkretionssipho sind Faktoren, deren Tendenz es ist, den ganzen Pallealkomplex nach hinten zu ziehen.

Die Lage der Geschlechtsöffnung (Fig. 1 C, *g. o*) ist dicht unter dem Vorderrande des Mantels, unmittelbar rechts von jenem früher erwähnten schlaffen Vorsprung der Haut, der vorn vom Mantel gebildet wird. Man könnte deshalb denken, daß die Lage in direkter Beziehung zum Mantel steht, aber das ist, wie andere Formen zeigen, nicht der Fall. Diese Lage ist durchaus beständig bei allen Species. Eine bemerkenswerte Thatsache ist, daß das männliche Kopulationsorgan weit nach vorn gegen die Kopfregion hin verschoben ist; der Spermaström wird durch eine lange Wimperrinne dorthingeführt (Fig. 1 A, *g. f*).

Das letzte besondere Organ des Pallealraums endlich ist die Hypobranchialdrüse. Wie man in Fig. 1 (C, *h. d*) sieht, liegt sie hinter der Geschlechtsöffnung und rechts davon. Diese Lage kann

man schwer anders erklären als durch die Annahme, daß die Drüse in irgend welcher Beziehung zu Geschlechtsvorgängen steht. Sie ist oft als „Giftdrüse“ oder Verteidigungsorgan betrachtet worden; die Lage wenigstens scheint nicht darauf hinzuweisen.

Allgemeine Schlüsse die Lagerungsverhältnisse betreffend.

Das Osphradium muß liegen: 1) vor den Exkretions- und Respirationsorganen, 2) direkt im Strom des eintretenden Wassers. (Bei *Aplysia* ist letzteres aus den angeführten Gründen modifiziert). Da diese beiden Bedingungen durch die allgemeine Anordnung des Mantels und der Parapodien bestimmt werden, wird die Lage des Osphradiums augenscheinlich durch dieselben Faktoren bestimmt. Die Lage der Kieme wird auch durch äußere Faktoren bestimmt, nämlich durch den Wasserstrom und durch den allgemeinen Charakter des Mantelraumes. Die Nephridialöffnung muß, wie gesagt, in der Abteilung hinter der Teilungsebene liegen; der Bedingung genügt sie, weiter keiner. Sie zeigt keine Tendenz, in eine bessere Lage auszuwandern. Der After hingegen zeigt eine Tendenz zu unabhängiger Wanderung; vermutlich nicht, weil er mit einem muskulösen Rectum versehen ist und in enger Verbindung mit der Körperwand steht, sondern weil er vom hinteren Ende des Mantels mitgeführt, von diesem zum Teil umgeben wird und so inmitten eines muskulösen Ausströmungssipho liegt.

Die Lage des Mantels wird durch zwei Faktoren bestimmt. 1) Vorn muß eine Öffnung zwischen Mantel und Parapodium freibleiben als Einströmungssipho. Sie ist übrigens nicht gut entwickelt. 2) Hinten wird er nach oben und hinten und gegen die Mittellinie zu gezogen als wohlentwickelter Ausströmungssipho. So scheinen die beiden Faktoren in verschiedenem Sinne auf den Mantel einzuwirken: der eine sucht ihn vorwärts, der andere ihn rückwärts zu ziehen. Das wird vielleicht durch das Verhalten einiger Prosobranchiaten bestätigt, wo die Sache umgekehrt ist: der Einströmungssipho gut entwickelt ist, der Ausströmungssipho nicht. Dort überwiegt die Tendenz nach vorn, und wir finden in der That den Mantel viel weiter nach vorn gezogen als bei *Aplysia*.

Histologie und Physiologie der Organe.

Der Mantel: BLOCHMANN (2) hat die eigentümlichen einzelligen Drüsen unter dem Mantelrand bei *Aplysia* beschrieben, und MAZZARELLI (16) giebt in seiner Monographie einen ausführlichen

Bericht über den Mantel. Es ist unnötig, hier auf Einzelheiten einzugehen, die für die Vergleichung keine Bedeutung haben.

Der Mantel ist, wie im Kapitel über Morphologie erwähnt wurde, gleich den Kiemen eine Falte der Körperwand. Diese Falte besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Zellen durchweg klein und pigmentiert sind. Größere Wimperzellen und kleine Drüsenzellen („Becherzellen“) kommen hie und da zwischen diesen vor. Außerdem gibt es noch zwei abweichende Zellformen: 1) Die Zellen unmittelbar unter dem Schalenrande. Dies sind verhältnismäßig große, deutlich begrenzte Zellen, von deren äußerem Rande die Schale abgesondert wird. Ihr Protoplasma ist durchsichtig und unpigmentiert. Sie sind am deutlichsten gerade am Rande der Schale und verlieren ihren eigentümlichen Charakter nach der Mitte zu. 2) Große, einzellige, drüsige Elemente kommen unter dem freien Rande des Mantels vor. Sie zeigen alle Zwischenstufen von einem Stadium, in welchem sie fast ganz mit Protoplasma gefüllt sind und nur einen Tropfen Flüssigkeit enthalten, bis zu einem anderen, in welchem Protoplasma und Kern nur einen kleinen Teil der Zelle einnehmen und der übrige mit secernierter Flüssigkeit gefüllt ist. Das Ganze ist von einer Hülle von Muskel- und Bindegewebe umgeben. Im letzten Stadium ihrer Lebensgeschichte bleibt nur diese Hülle zusammengeschrumpft übrig, Protoplasma und Sekretion sind verschwunden und der Kern ist einem Auflösungsprozeß anheimgefallen.

Zwischen den Epithelschichten finden sich wie in den Kiemen Konnektivelemente, die beide verbinden; das Ganze bildet einen Lakunenraum, der in Zusammenhang mit dem allgemeinen Blutsystem steht. Muskelelemente sind auch vorhanden. Mit den Kiemen verglichen, ist das Binde- und Muskelgewebe viel höher entwickelt.

Die Funktionen des Mantels und der Schale, welche ein organischer Teil desselben ist, sind: Schutz der Kiemen und Leitung eines Wasserstroms; ferner: Beherbergung von Drüsen.

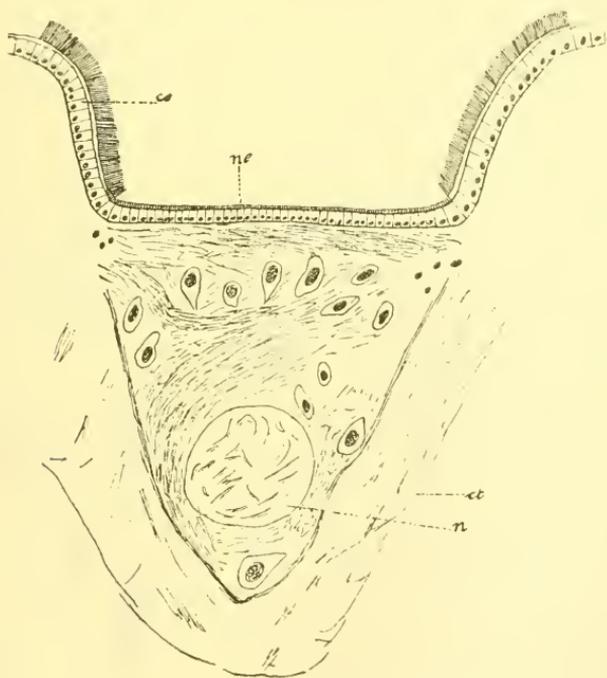
Das Osphradium: SPENGL (20), VOYSSIÈRE (21), BERNARD (1) haben über dies Organ geschrieben, nur MAZZARELLI (16) hat seinem histologischen Bau bei *Aplysia* besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Einzig von allen Sinnesorganen zeigt es keine deutliche Verbindung mit den Cerebralganglien, aber PELSENER (18) hat gefunden, daß bei *Pholas* eine solche Nervenverbindung existiert. Bei *Aplysia* zeigen Schnitte durch die Pleural- und Cerebral-

ganglien, die in der gewöhnlichen Weise hergestellt und gefärbt sind, ein Gebilde, das ein Faserbündel zu sein scheint; dasselbe verläuft über die Visceralganglien zu den Cerebralganglien. Mit Methylenblau gefärbt, erwiesen sich aber die Fasern als bindegewebiger Natur; sie zeigten nicht das perlschnurartige Aussehen, das Nervenfasern haben, wenn sie in lebendem Zustand mit diesem Farbstoff gefärbt wurden. Trotzdem zweifle ich nicht, daß PEL-SENEER's Beobachtung richtig war.

Es muß erwähnt werden, daß die Nerven des Pleurovisceral-konnektivs einen anderen Charakter haben wie ihre Fortsetzung, der Nerv des Osphradiums und der Genitalnerv; sie sind mit einer deutlichen Scheide versehen, während die letzteren keine Scheide haben. Die Bedeutung dieser Thatsache ist nicht bekannt. Das Ganglion des Osphradiums (Fig. 4) unter dem Epithel hat

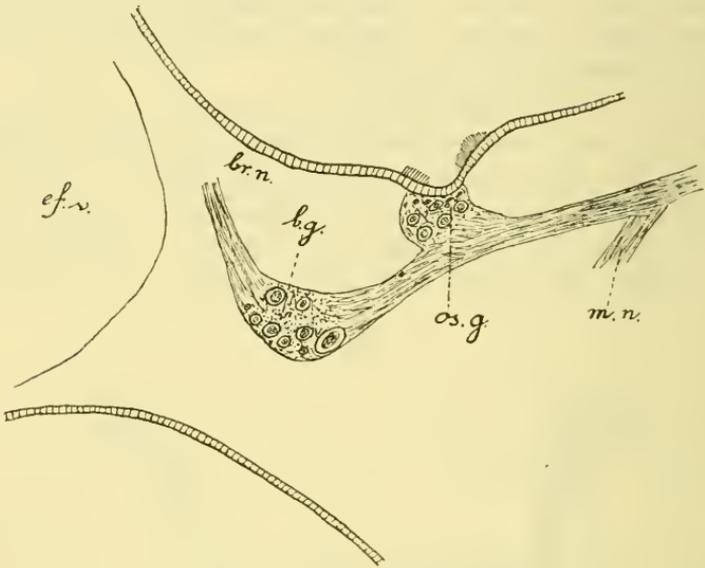
Fig. 4.



den für die Opisthobranchiata so charakteristischen Bau — es ist eine Ansammlung von Zellen verschiedener Größe über und um den Branchialnerv, einige davon sind außerordentlich groß —, das Ganze wird von einer zähen Hülle von Bindegewebe umgeben (Fig. 4 *ct*), diese ist so dicht, daß die Dissociation schwierig

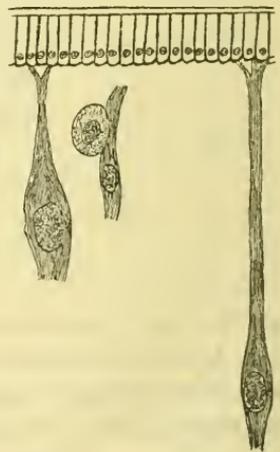
wird. In wohl gelungenen Isolierungspräparaten zeigte sich, daß die Ganglienzellen größtenteils unipolar sind. Später werden Gründe angeführt werden, weshalb man das Osphradium als späteren Ursprungs wie die Kiemen zu betrachten hat, und das Ganglion des

Fig. 5.



Osphradiums als einen besonders ausgebildeten Teil des Branchialganglions. Es ist lehrreich, an dieser Stelle auf die enge Beziehung des Ganglions des Osphradiums zum Branchialganglion hinzuweisen (Fig. 5 *os. g.* und *b. g.*). Genau konnte die Art der Verbindung zwischen Epithel und Ganglienzellen nicht mit absoluter Sicherheit dargelegt werden, nach (zweifelhaften) GOLGI-Präparaten schienen die Fortsätze der Ganglienzellen sich unter den Epithelzellen auszubreiten und zwischen ihnen aufzusteigen. Schnitte, die auf die gewöhnliche Art gefärbt und geschnitten waren, schienen auch darauf hinzudeuten (Fig. 6).

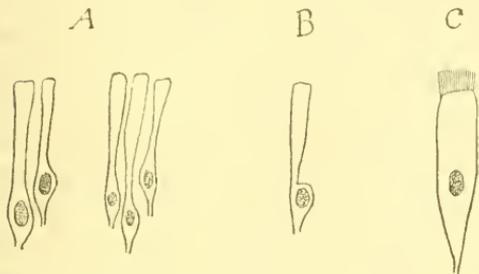
Fig. 6.



Was das Epithel anbetrifft, das das Ganglion bedeckt, so besteht es aus deutlichen Zellen, die kleiner sind als die des umgebenden Epithels (cf. Fig. 4). Sie sind über dem Ganglion zusammen-

gedrängt; die Konzentration bewirkt eine Verlängerung der Zellen, die größtenteils Cylindergestalt annehmen (Fig. 7 A). Der Kern wird indessen niemals oder nur in sehr geringem Grade durch den seitlichen Druck modifiziert. So nimmt er die ganze

Fig. 7.



Breite der Zelle ein. Isolierung zeigte die Anwesenheit mehrerer modifizierter Zellen von der in Fig. 7 B dargestellten Form. Sie waren nicht zahlreich. Obwohl der Kern nicht eigentlich zusammengeedrückt war, war er doch in verschiedenen

Richtungen verschoben. Das Epithel kann, obgleich es am Grunde einer Grube liegt, im lebenden Zustand beobachtet werden, wenn man es zweckmäßig zurechtschneidet. Der centrale Teil (d. i. das Epithel, welches unmittelbar über dem Ganglion liegt) wird von dem umgebenden Epithel durch einen Kreis von gelbem Pigment geschieden; derselbe fehlt aber oft. Dies Epithel innerhalb des pigmentierten Kreises zeigt an der Oberfläche eine dichte Mosaik kleiner Zellen, die gänzlich der Cilien entbehren. Unmittelbar außerhalb des Kreises indessen ist das Epithel mit deutlichen, kräftigen Cilien versehen, die durch ihre lebhafte Bewegung einen verhältnismäßig starken Wasserstrom erhalten. In Schnitten wies dies Epithel über dem Ganglion keine Cilien auf (neurales Epithel Fig. 4 n. e); aber es besaß eine Cuticula, die Streifung zeigte. Die neuralen Zellen unterscheiden sich scharf von dem umgebenden Wimperepithel (c. e); sie gehen ganz plötzlich ohne Übergangsformen in dasselbe über. Ich fand zwar ein vermittelndes Gewebe, welches dem ähnlich war, das SPENGLER beim Osphradium von Pterotrachea beschrieben und abgebildet hat, aber das war das Resultat schiefer Schnittführung. Die Zellen des umgebenden Wimperepithels (Fig. 7 C) sind größer, enthalten gröberes Protoplasma, ihr Kern färbt sich nicht so leicht und ist im Verhältnis zur Größe der Zelle kleiner als bei den neuralen Zellen. Sie sind mit deutlichen Cilien versehen, welche die Cuticula durchbohren.

MAZZARELLI hat diese Zellen nicht bewimpert gefunden und die von mir Neuralzellen genannten bewimpert. In diesem und in

anderen Punkten weichen meine Beobachtungen gänzlich von den seinen ab. Ich war daher um so sorgfältiger und bestätigte sie durch öftere Wiederholung und durch zahlreiche Schnitte.

Die Funktion des Osphradiums.

Der allgemeine Anschein eines wohlentwickelten Osphradiums ist sehr ähnlich dem der Kieme und man nahm anfangs an, daß es eine ähnliche Funktion hätte, es wurde sogar „falsche Kieme“ genannt. Jetzt giebt man indessen allgemein zu, daß es ein Sinnesorgan ist. Es hat alle Charakteristika eines solchen: enge Verbindung mit einem Neuraepithel und Versorgung durch ein besonderes Ganglion. Als das Organ bei *Limnaeus* entdeckt wurde, vermutete man, seine Funktion sei, das Tier, wenn es an die Oberfläche des Wassers käme, auf das Lufteinnehmen aufmerksam zu machen (SIMROTH). Seine Homologie mit dem gleichen Organ bei *Aplysia* macht das unwahrscheinlich. Wir können nur schließen, daß seine Funktion sein muß, auf Sinnesreize im Wasser zu reagieren. Daher hat SPENDEL es als Geruchsorgan bezeichnet; aber dies weist nicht hin oder sollte nicht hinweisen auf eine Funktion, die mit der des Geruchsorgans luftatmender Tiere identisch wäre; denn es ist wohlbekannt, daß auf Geruchsreize im Wasser von dem Riechepithel luftatmender Tiere nicht reagiert wird. Dies ist bei einigen physiologischen Experimenten mit den Rhinophoren in Wasser lebender Mollusken übersehen worden (vid. 9). In dieser Hinsicht führt der Name „Geruchsorgan“ irre; wie denn z. B. ein neuerer Autor sagt, indem er von seiner Funktion spricht: man könne noch nicht als feststehend ansehen, daß es ein Geruchsorgan sei. Der Name ist hingegen passend, insofern er auf ein Sinnesorgan hinweist, welches auf Reize im umgebenden Medium reagiert. Insoweit steht seine Funktion fest. Aber aus seiner Lage und aus der Thatsache, daß es bei einigen Formen bereits wohlentwickelte Geruchsorgane (Rhinophora) in der Kopfregion giebt, hat man geschlossen, daß es kein gewöhnliches Geruchsorgan ist, sondern daß es eine spezielle Funktion hat; und aus der Thatsache, daß es immer (einige Pteropoden machen eine Ausnahme) in enger Beziehung zu den Kiemen steht, hat man vermutet, daß es dem speciellen Zweck dient, das Atemwasser zu prüfen. SPENDEL (20) und LANKESTER (15) schließen, daß das so sei. Andererseits behaupten LACAZE-DUTHIERS und Andere, daß es nicht bewiesen sei. So liegt die Sache.

Ich werde einen Erklärungsversuch zu geben wagen, welcher mir allen diesen Thatsachen Rechnung zu tragen scheint; doch kann dies erst nach einer vergleichenden Untersuchung des Organes bei verschiedenen Formen geschehen.

Die Histologie der Kieme.

Die zelligen Elemente der Kieme sind mit Vorteil nach Dissociierung zu studieren. Ich erhielt ein gutes Präparat nach 24-stündiger Behandlung mit $1/200$ -prozentigem pikrinsaurem Ammoniak und $1/2$ -prozentigem Pikrokarmmin. Die Zellen variieren zwischen schmalen Formen mit klarem Protoplasma und spitz auslaufenden Fortsätzen, mit tief gelegenem, im Verhältnis zur Zelle großem Kern, und größeren Formen mit central gelegenem Kern und mehr körnigem Protoplasma. Die Extreme verhalten sich der Größe nach wie 1 zu 20. Übergangsformen kommen reichlich vor. Der Zellfortsatz, der in ihnen weniger ausgeprägt ist, zeigt helle, stark lichtbrechende Flecke, die zuweilen so groß sind wie der Kern, in dessen Nähe sie liegen. Nach Isolierungspräparaten des Osphradiumepithels zu schließen, weisen diese Eigentümlichkeiten auf sensorielle Natur hin. Außer einigen kleinen Zellen mit eiförmigem Kern findet man große, stark bewimperte Zellen, sie sind aber nicht zahlreich. Die Cilien bilden einen dichten Büschel; man kann sehen, daß sie durch die Cuticula treten. Das Protoplasma dieser Zellen ist ziemlich grob granuliert.

Die beiden Epithelschichten, aus welchen die Kieme besteht, sind durch isolierte Fasern verbunden, welche von einer Seite zur anderen gehen. In keinem Falle sah ich sie in direkte Berührung treten, wie es MAZZARELLI darstellt.

Die Funktion der Kieme ist zweifellos hauptsächlich eine respiratorische, aber nach einigen Beobachtungen scheint es, als ob ihr auch eine andere wichtige Funktion obläge, nämlich: das Blut zum Herzen zu treiben. Dies wird bei vielen Vertebraten bekanntlich durch eine Art Saugvorrichtung erreicht; aber der Bau des Herzens und die Natur des umgebenden Gewebes macht es unwahrscheinlich, daß das hier der Fall sein könnte (vergleiche die zu diesem Zweck dienende Vorrichtung bei den Cephalopoden: spezielle „Kiemenherzen“). Die folgenden Details sind nicht bei *Aplysia* beobachtet worden, sondern bei der leichter zu untersuchenden Kieme von *Notarchus*. Eine Art anscheinend peristaltischer Kontraktion trat im zuführenden Gefäß auf, setzte sich zur Mitte der Lamelle (Centrum der Kieme) fort und darüber

hinaus in das abführende Gefäß. Klappen fand ich nirgends im Verlauf der Kieme, aber diese allgemeine Anordnung wirkt als bewegende Kraft und als Klappe; die Kontraktion des zuführenden Gefäßes treibt Blut durch die Kieme zum abführenden Gefäß; die Kontraktion des abführenden Gefäßes treibt es weiter zum Herzen, da es durch die kräftige Kontraktion des mittleren Teiles der Kieme am Zurückströmen gehindert wird. Die Kontraktion der Kieme wird zweifellos durch die Muskelfasern zwischen den Lamellen zustande gebracht. Ich muß zufügen, daß diese Erscheinungen mit befriedigender Klarheit nur bei einer Form — *Notarchus* — beobachtet werden konnten. Zweifellos waren Einrichtungen, die getroffen wurden, um die Kieme recht zu exponieren, die Ursache der unregelmäßigen, krampfhaften Kontraktion, die man gewöhnlich sieht.

Diese Funktion mag erklären, warum bei *Aplysia* die Kieme voll entwickelt erhalten blieb, obwohl die allgemeine Körperoberfläche zur Atmung so gut geeignet ist. Besonders wirkt dies Licht auf den Fall von *Aplysia limacina*, bei welcher die Parapodien als Respirationsorgane funktionieren, während die Kieme selbst, obgleich sie ihre normale Größe beibehält, dem Zweck der Atmung nicht gut angepaßt ist (siehe bei *A. limacina*). Es wäre außerordentlich interessant zu wissen, ob irgend eine besondere Einrichtung zu diesem Zweck bei den kienlosen Nudibranchiaten existiert.

Die Hypobranchialdrüse von *A. depilans* unterscheidet sich nicht sehr von der Drüsenansammlung des Mantels, nur ist sie konzentrierter und scharf von dem umgebenden Epithel gesondert; auch sind die Drüsenzellen größer und das Ganze ist in ein Netzwerk von Muskel- und Bindegewebe eingeschlossen. Sie wird von der Aorta aus durch ein Gefäß mit Blut wohl versehen. In Isolierungspräparaten sieht man Wimperzellen und Sinneszellen. Die Drüsenzellen öffnen sich zur Oberfläche, jede mit einer besonderen Öffnung. Das Sekret riecht stark, schmeckt nicht entschieden unangenehm; auf Reiz hin wird es reichlich abgesondert.

Die ursprüngliche Funktion besonderer Drüsen der Mantelhöhle scheint die Entfernung fremder Reizstoffe aus Kieme und Mantelhöhle zu sein. Daß dies wenigstens thatsächlich geschieht, kann man demonstrieren, indem man Karminpartikelchen in das in die Höhle strömende Wasser bringt. Man beobachtet, daß sie, durch schleimige Fäden verbunden, zum Exkretionssipho hinausgeschafft werden. Diese Funktion schließt natürlich andere nicht

aus, leitet vielmehr aus phylogenetischen Betrachtungen darauf hin. Die ausgesprochene Lokalisierung von Drüsenzellen in der Hypobranchialdrüse weist auf eine speziellere Funktion. Ihre nahe Beziehung zur Geschlechtsöffnung scheint anzudeuten, daß sie eine sexuelle Funktion hat, die vielleicht mit der der Analdrüse einiger Vertebraten verglichen werden kann. Das schließt nicht die Möglichkeit aus, daß sie in ein Verteidigungsorgan umgewandelt ist, wie die Analdrüsen anderer Vertebraten. Aber die einzige Tatsache, welche das zu bestätigen scheint, ist die auf Reiz erfolgende reichliche Schleimabsonderung. Zieht man die Natur der Drüse und andere mögliche Funktionen in Betracht, so erscheint dies durchaus nicht als überzeugender Beweis. Die einzige weitere Tatsache, die auch darauf hindeutet, lieferte folgender Versuch: Eine *Aplysia* wurde von einem *Octopus* ergriffen und umschlungen, aber nach der Zeit, die gewöhnlich bis zum Eintritt der Reaktion der Drüse verläuft, wurde das Tier wieder ausgeworfen. Aber auch Teile einer *Aplysia* (Parapodien) wurden ausgeworfen. Im ganzen kann die Frage noch nicht als entschieden betrachtet werden, obwohl dies gewöhnlich geschieht.

Allgemeiner Rückblick auf die Histologie.

Die zelligen Elemente von *Aplysia* sind nicht stark spezialisiert. Die Becherzellen sind von den gewöhnlichen Epithelzellen wenig verschieden und die größeren Drüsenzellen des Mantels und der Hypobranchialdrüse sind nur stark differenzierte Becherzellen. Die Wimperzellen zeigen gar keine besondere Entwicklung. Die Sinneszellen weichen nicht in auffallender Weise ab. Übrigens findet MAZZARELLI (16) mehr spezialisierte Zellen in den Rhinophora. — Die gewöhnlichen Eigenschaften der untersuchten Sinneszellen waren: geringe Größe, klares Protoplasma und perlähnliche Auswüchse. Eine Prüfung vom Standpunkt der Funktion aus zeigt gleichfalls mangelnde Differenzierung (cf. Pleurobranchia).

Schlußfolgerungen.

Wir haben gesehen, daß die ganze Anordnung des Pallealkomplexes und seine Innervierung nur verständlich werden, wenn man sie mit den Verhältnissen bei den Prosobranchiaten vergleicht. Sie können mehr oder weniger befriedigend erklärt werden, wenn man voraussetzt, daß die Form, die wir betrachtet haben, von einem Prosobranchiaten abstammt, welcher keine wohl-

entwickelte Schale mehr brauchte, da er einen neuen Verteidigungsmodus erworben hatte. Die Beweise dafür fassen wir zusammen:

1) Beweis für eine Umkehrung des Drehungsprozesses: der halb-chiastoneure Zustand der Pleurovisceralkonnektive, die Lage des Mantelraums und seiner Organe.

2) Besonderheiten des Baus, die nur durch solche Abstammung erklärt werden können: Nutzlos gewordene Teile des Mantelraums schließen sich. Lage des Osphradiums; seine rudimentäre Beschaffenheit; Bau der Schale.

3) Neuer Verteidigungsmodus: Nichteßbarkeit (experimentell bewiesen).

Nun wir einen typischen Tectibranchiaten im Detail untersucht haben, sind wir in der Lage, die verschiedenen vorkommenden Modifikationen zu verstehen und sogleich ihre Bedeutung einzusehen. Wir finden eine Reihe, die zu den extrem modifizierten Nudibranchiaten führt; oder, wenn wir in entgegengesetzter Richtung vorgehen, finden wir eine zu den Prosobranchiaten führende Reihe. Es wäre indessen falsch, wenn wir die verschiedenen Formen als Stufen eines Entwicklungsganges betrachten wollten, in welchem z. B. *Bulla* hinter *Aplysia* zurückgeblieben wäre, und *Aplysia* hinter *Doris*. Alle haben eine gleich lange phylogenetische Geschichte, aber sie sind verschiedener Lebensweise angepaßt. Anstatt also zu versuchen, aus den Formen eine in der einen oder der anderen Richtung verlaufende Reihe zu bilden, ziehen wir vor, sie um die als Grundform gewählte zu gruppieren. So bekommen wir eine richtigere Vorstellung, wenn dieselbe auch vielleicht schwerer zu erfassen ist.

***Aplysia punctata*.**

Wir wenden uns jetzt zu einer Form, die so nahe mit *Aplysia depilans* verwandt ist, daß man geschwankt hat, wie sie zu klassifizieren sei: nämlich *Aplysia punctata* [conf. BLOCHMANN, (2), über die Klassifikation auch MAZZARELLI (16)].

Außere Unterschiede sieht man kaum, aber die Art kann rasch bestimmt werden, indem man die untere Seite des Mantels reizt. Bei *Aplysia punctata* sondern dann die Drüsen reichlich eine tief-purpurne Flüssigkeit ab; bei *Aplysia depilans* ist die Flüssigkeit weiß.

Man hat etwas übereilt als feststehend angesehen, daß die Purpurfarbe der durch die Manteldrüsen abgesonderten Flüssigkeit

den Zweck habe, das Tier unsichtbar zu machen, oder seine Flucht vor einem Feinde zu verbergen. Die Gründe für diesen Schluß sind nicht ausreichend; dagegen aber muß man die Thatsache anführen, daß erst, nachdem das Tier gefangen und rauh angepackt worden ist, die Flüssigkeit nach einiger Zeit ausgeströmt wird. Wenn es auch nötig sein mag, eine Ursache zu finden, so ist es nicht nötig, für jede auffallende Modifikation eine Funktion zu finden. Die Entstehung neuer Organe verlangt solche funktionslosen Modifikationen.

Ein anderes Unterscheidungsmerkmal ist die deutliche Sondernung der beiden Parietalganglien, welche bei *Aplysia depilans* verschmolzen sind. Die Hypobranchialdrüse hebt sich auch besser ab; das ganze Drüsenepithel ist unter die Oberfläche gesunken; es bleibt eine gemeinsame Exkretionsöffnung.

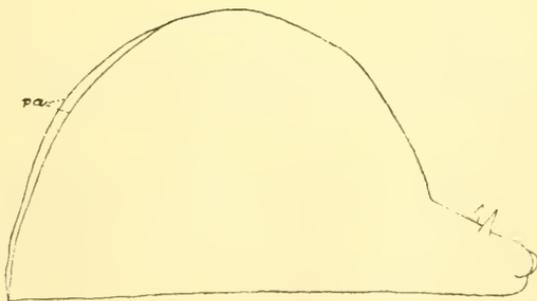
Über das Vorhandensein eines Branchialganglions sind die Ansichten verschieden. VAYSSIÈRE (21) beschreibt ein Branchial- und ein Osphradialganglion. MAZZARELLI (16) bezweifelt die Existenz des ersteren. Ich fand in Schnitten beide Ganglien gerade wie bei *Aplysia depilans*. Vielleicht hat MAZZARELLI ein abnormes Exemplar ohne Branchialganglion gehabt.

Aplysia Ilmacina.

Wenn wir noch die allgemeinen Merkmale von *Aplysia depilans* und nichts wesentlich Neues im Sinne haben, fällt uns eine ausgesprochene Spezialisierung auf. Sie gilt einer bewegteren Lebensweise. Das Tier schwimmt und kriecht furchtlos umher; es zuckt nicht zusammen wie *A. depilans* oder *A. punctata*, wenn man es berührt. Der Körper ist mehrmal größer als eine gewöhnliche *A. depilans*. Er ist äußerst plastisch und biegsam und vermag durch eine sehr enge Öffnung zu kriechen. Die Farbe ist tief dunkel purpurn.

Die Kopfregion (vid. Fig. 8) kann nicht zurückgezogen werden

Fig. 8.



wie bei *A. depilans*, aber die vorderen und die hinteren Tentakel sind besser entwickelt. Die Region der Parapodien ist äußerst wohlentwickelt; die Parapodien bilden große, dehbare Klappen, die sich hinten nicht vereinigen wie bei *A. depilans*, sondern bis zu ihrem äußersten Hinterende frei bleiben. So werden zwei biegsame Seitenflügel gebildet, mittelst welcher das Tier schwimmen kann und zwar sehr gut schwimmen. Die Bewegung ist einigermaßen ähnlich wie bei *Loligo*. Doch habe ich nicht gesehen, daß *A. limacina* wie *Loligo* die Richtung ändern könnte. Ich habe oft gesehen, daß diese großen Flügel klappende Bewegungen ausführten, während das Tier mit seinem Fuß an der Wand des Behälters fest saß — sicher um die Atmung zu fördern. Wie wir sehen werden, erklärt das die Beschaffenheit der Kiemen. In der Ruhelage greifen die Parapodien übereinander wie bei *A. depilans*, sie bilden eine Leitungsröhre, in welche hinein das Wasser gezogen wird; aber der Strom ist hier viel schwächer, wie sich mit Karmin nachweisen läßt; zuweilen konnte man überhaupt keinen wahrnehmen. In der Mantelregion finden wir eine Änderung die in Korrelation zu den erwähnten Abweichungen steht.

Morphologie und Lage.

Der Mantel deckt den Pallealkomplex vollständig, er reicht viel weiter nach rechts über die Kiemen und bildet in der Mitte hinten einen wohlentwickelten Siphon. Die Ränder desselben können so fest aneinander gelegt werden, daß sie eine geschlossene Röhre bilden. Diese allgemeine Anordnung reduziert die Reibung im Wasser beim Schwimmen auf ein Minimum, und die Pallealorgane werden zweckmäßig geschützt, obwohl ein Schutz, wie ihn die Parapodien bei *A. depilans* bilden, fehlt. Andere Abweichungen, die damit in Zusammenhang stehen, sind, daß die Öffnung, die man bei *A. depilans* in der Mitte des Mantels wahrnimmt, fast ganz überdeckt wird, es bleibt nur eine ganz kleine Öffnung; ferner, daß die Öffnung der Mantelhöhle leicht rückwärts geneigt ist, anstatt vorwärts wie bei *Aplysia depilans*. Vielleicht hängt damit auch die Thatsache zusammen, daß die Schale weniger gewunden ist, wie man aus dem Teil der Leber sieht, der gewöhnlich in den Windungen der Schale mitgeführt wird.

Das *Osphradium* nimmt zu den anderen Organen dieselbe Lage ein. Es ist indessen verhältnismäßig viel kleiner und schwer zu sehen, teils aus diesem Grunde, teils weil es durch das schwarze Pigment des ganzen Körpers verborgen wird.

Die Kiemen sind groß, pigmentiert und kompakt; sie eignen sich nicht zur Atmung.

In Bezug auf die Lage der anderen Organe ist nichts Neues zu bemerken, außer beim After, der weiter aufwärts im Ausströmungssipho liegt, vielleicht infolge der Verlängerung des letzteren. Er zeigt daher mehr als bei *A. depilans* die Tendenz, sich rückwärts zu verlagern und der Mediane zu nähern und zwar auf zweierlei Weise. Erstens, indem er sich mit dem ganzen Pallealkomplex im Körper verlagert und zweitens, indem sich seine Lage zu den anderen Pallealorganen verschiebt.

Die Hypobranchialdrüse ist erwähnenswert, da sie stärker spezialisiert ist als bei *A. depilans*, ja sogar stärker als bei *A. punctata*.

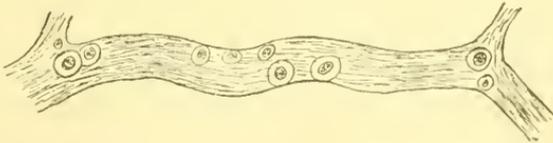
Allgemeiner Rückblick auf die Lagerungsverhältnisse.

Die Rückwärtsdrehung geht augenscheinlich noch weiter; After und Ausströmungssipho sind auch hier wieder die Organe, die die Drehung veranlassen.

Histologie und Physiologie.

Der Mantel zeigt histologisch größere Entwicklung des Binde- und Muskelgewebes. Drüsige Elemente kommen wie bei *A. depilans* vor, sie sondern reichlich eine purpurne Flüssigkeit ab wie bei *A. punctata*. Eine Thatsache ist von besonderer Bedeutung: der Ausströmungssipho ist, wie wir sahen, ein Muskelgebilde; der Nerv dieses Organs hat perlschnurartiges Aussehen, nach der Färbung sah man, daß isolierte Ganglienzellen in seinem Verlauf verstreut sind (vid. Fig. 9). Dies halte ich für das erste Auftreten eines Siphonalganglions.

Fig. 9.



Die Reduktion des Osphradiums verdient Beachtung. Der Ring von Wimperepithel ist verhältnismäßig schmaler, ebenso das nicht wimpertragende Sinnesepthel, das er umgiebt. Das Ganglion darunter ist auch stark reduziert; es besteht aus wenigen Gan-

glienzen im Branchialnerven, der an dieser Stelle dicht unter dem Epithel hinzieht.

Die Kieme ist schwach mit Wimpern besetzt und durch dunkel pigmentierte Zellen charakterisiert. Sie ist zur Atmung weniger geeignet und breitet sich niemals so weit aus wie bei *A. depilans* in ungenügend sauerstoffhaltigem Wasser. Man erinnere sich daran, daß sie, wie früher erwähnt, auch eine andere Funktion haben kann.

Schlußfolgerungen.

Aplysia limacina ist an eine andere, eine bewegtere Lebensweise angepaßt und zeigt größere Abweichung vom Prosobranchientypus. Beweise:

1) Die großen, vollständig getrennten Parapodien sind Schwimmorgane.

2) Infolge davon werden sie zum Teil zu Respirationsorganen; bis zu einem gewissen Grade verlieren die Kiemen diese Funktion. Der Wasserstrom im Mantelraum wird geringer; das Osphradium verkümmert.

3) Vielleicht hat man hier auch die Thatsache zu erwähnen, daß die Einströmungsöffnung weniger hervortritt und daß der Ausströmungssiphon stärker entwickelt ist und sich der Mittellinie nähert, und als Folge (?) davon, daß der ganze Pallealkomplex nach hinten rückt.

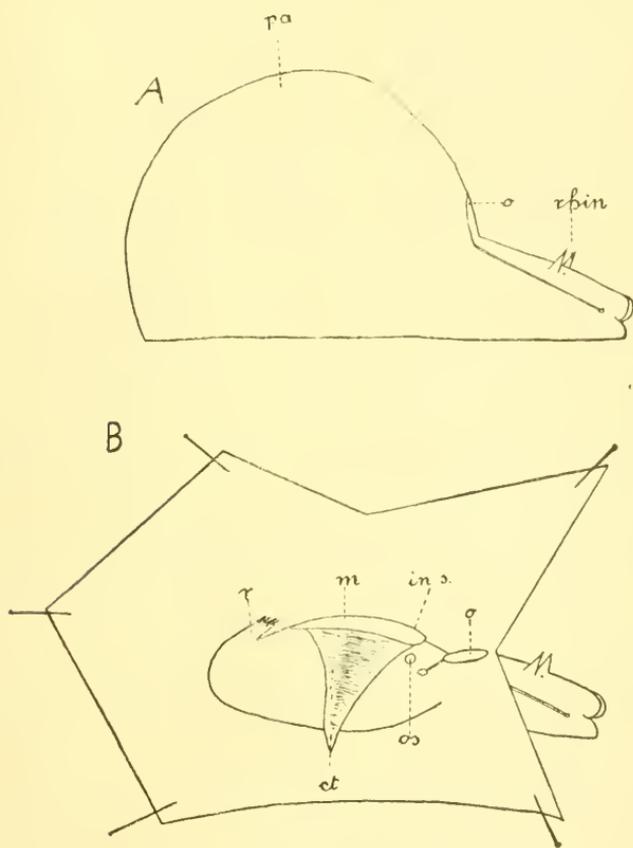
Notarchus neapolitanus.

In vieler Hinsicht den *Aplysiae* nahe verwandt, ist eine äußerst interessante Form *Notarchus* (Fig. 10). Er ist besonders lehrreich von vergleichendem Gesichtspunkte aus. Wie *Aplysia limacina* ist er eine freischwimmende Form, aber er bedient sich der gerade entgegengesetzten Mittel, um das zu erreichen. Die Parapodien sind über dem Rücken des Tieres verschmolzen, so daß sie eine Art Sack bilden, aus dem das Wasser durch eine ziemlich kleine Öffnung vorn herausgepreßt werden kann (*o*), wodurch das Tier rückwärts getrieben wird (cf. *Loligo*).

Konservierte Exemplare sehen ziemlich rätselhaft aus, nämlich einfach wie eine Kugel. Das rührt von der geringen Größe der Kopfregion her und daher, daß dieselbe sehr weit zurückgezogen werden kann. Die Tentakel sind ziemlich gut entwickelt, die Rhinophoren (*r*) liegen nahe vor der Öffnung der Parapodienhöhle und daher im Wasserstrom. Diese Lage ist bemerkenswert.

Die Region der Parapodien ist also eine weite Höhle. Sie erstreckt sich nicht nur über die Masse der Eingeweide, sondern auch darunter (Fig. 10 B). Die Verschmelzungslinie der Parapodien ist hie und da sichtbar; der Prozeß war also nicht ein einfaches Vorwachsen des Hinterendes, wie man denken könnte. Die Öffnung (Fig. 10 o), die vorn bleibt, ist schlitzartig. Beim

Fig. 10.



Einatmen bleibt ihre untere Hälfte offen, die obere geschlossen und das Wasser strömt langsam und stetig in die Höhle. Beim Ausatmen findet das Entgegengesetzte statt: das Wasser wird durch die obere Hälfte plötzlich und mit bedeutender Kraft ausgestoßen. Wenn das Tier gereizt wird, versucht es auf diese Art zu entschlüpfen. Es atmet tief ein und zieht sich in eine Kugel zusammen, dann wirft es das Wasser mit Kraft aus. Da die Richtung des Stromes nicht in der Linie des Schwerpunktes liegt, be-

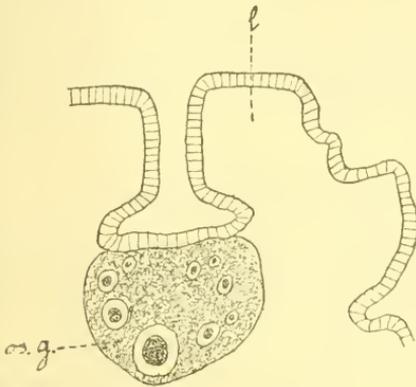
wegt es sich rollend fort wie eine Kugel. Wenn es auf diese Art dem Reiz nicht entschlüpfen kann, wirft es eine weiße Flüssigkeit aus, aber nicht in solchen Mengen wie *Aplysia*. Die Quantität erscheint unzureichend, um das Tier zu verbergen.

Im Innern der Höhle (Fig. 10 B) finden wir eine nicht weniger fundamentale Abweichung, die durchaus in Beziehung steht zu dieser neuen Entwicklung der Parapodien. Ich erinnere daran, daß wir eine solche Beziehung auch bei *Aplysia limacina* fanden. Der Mantel ist der Größe nach bedeutend reduziert, sein Rand hat das Aussehen einer längs des Rückens, fast in der Mittellinie verlaufenden Rippe. Er ist an seiner Unterseite dicht mit einzelligen Drüsen besetzt, die die milchige Flüssigkeit absondern. Der übrige Mantel, der sich nach links über die Kiemen ausbreitet, ist membranös und durchsichtig. Das Vorderende des Mantels (*in. s.*), das bei *Aplysia* als homolog dem Einstromungssipho bezeichnet wurde, ist wohlentwickelt und darauf liegt ein deutlicher Pigmentfleck, der sich von dem übrigen Teil der Höhle scharf abhebt. Die Beobachtung zeigt, daß es bei der Begattung eine Rolle spielt. Die Region des Ausströmungssipho ist im Gegenteil stark reduziert, der Mantel ist hier verschwunden. Die Funktion des Ausströmungssipho, die für die bisher behandelten Formen so charakteristisch ist, wird von dem muskulösen Rectum übernommen. Die Schale hat eine entsprechende Veränderung erfahren, sie ist mikroskopisch klein geworden, ist spiralig gewunden und liegt auf dem hinteren Teil der Eingeweidemasse. (Von VAYSSIÈRE entdeckt und beschrieben, 21.)

Das Osphradium stellt hier wie bei *Aplysia* eine kleine Grube dar, unterscheidet sich aber sowohl nach Lage wie nach Gestalt. Es liegt nicht in der Ecke unter dem abführenden Gefäß, sondern vorn auf dem Gefäß, direkt im Strom des eintretenden Wassers. Wenn wir nach der Ursache dieser veränderten Lage suchen, so dürfen wir sie nicht mit der bloßen Thatsache erklären, daß es eine günstigere Stelle ist, denn bei *Aplysia* sahen wir dieselbe Stelle für die günstigste an und das Osphradium lag nicht da. Zieht man aber außerdem in Betracht, daß diese Form in anderer Hinsicht weiter von dem ursprünglichen Zustand abweicht, und daß der Wasserstrom hier stärker ist als bei *Aplysia*, so können diese Thatsachen zusammen eine wahrscheinliche Erklärung der Veränderung liefern. Auch im Bau zeigt das Osphradium eine Abweichung. Man sieht bei konservierten und bei lebenden Exemplaren, daß es von seinem unteren Rande her durch

eine Hautfalte überdeckt wird, die wie eine Lippe die Höhlung verschließt (Fig. 11 *l*). Man kann sie beim lebenden Tier mit einer Nadel leicht öffnen. Man darf nicht denken, daß dies irgend etwas Komplizierteres sei als eine Hautfalte, aber darum ist es nicht weniger bedeutsam. Es ist der Anfang zu einer höheren Ausbildung des Sinnesorgans, auf einem Stadium, wo seine ursprüngliche Form noch erkenntlich ist. Bei *Aplysia* wurde das Osphradium

Fig. 11.



auf Reiz zurückgezogen. Der Zustand bei *Notarchus* kann als eine Modifikation dieses Verhaltens aufgefaßt werden, die dadurch zustande kommt, daß das Organ dauernd dem Reiz entzogen wird. Abwechselnd fließen Ströme reinen und unreinen Wassers darüber; das letztere ist vermutlich die Ursache des Reizes, welcher die chronische Kontraktion veranlaßt.

Die Kieme verhält sich wie bei den vorigen Formen, sie braucht aber nicht mehr den Schutz des Mantels, ihr freies Ende ragt gerade in die Höhle der Parapodien hinein (Fig. 10 B, *ct*). Sie ist länglich und man kann beobachten, daß sie sich in der Höhle fühlerartig bewegt. Vielleicht dient sie in dieser großen Höhlung als eine Art Sinnesfühler.

Die Öffnung des Nephridiums ist wie gewöhnlich weit nach hinten im Subbranchialraum gelegen und zeigt keine Papille.

Die Lage des Afters (Fig. 10 B, *r*) ist hier wieder charakteristisch. Der Mantel bildet keinen Ausströmungssiphon, steht also nicht im Dienste der Exkretion. Das Rectum ist durch starke Muskelentwicklung ausgezeichnet, es liegt fast in der Mittellinie, ein wenig schief zur Körperachse. Aber während des Exkretionsvorganges nähert es sich der Mittellinie viel mehr und der After wird nach vorn geführt, hinter oder über den Mantel, nach der allgemeinen Öffnung des Parapodialraumes zu. Der After ist hier nicht wie bei *Aplysia* eine einfache Öffnung in der Haut, sondern er ragt etwas darüber vor und ist um seinen Rand mit 6 oder 7 Papillen versehen, die zweifellos einen Teil des Exkretionsmechanismus bilden.

Histologisch ist nichts Neues zu bemerken.

Schlußfolgerungen.

Die leitende Thatsache ist die Verschmelzung der Parapodien. Andere Veränderungen stehen in Beziehung dazu und wir könnten Notarchus einfach als eine modifizierte *Aplysia* ansehen, wenn es nicht einen Umstand gäbe, der sich durch eine solche Beziehung nicht gut erklären läßt: der ganze Eingeweidekomplex ist nämlich frei (cf. Prosobranchiata), er ist nicht in den Fuß hinuntergewandert. Vielleicht hat auch die Fortexistenz einer wenn auch sehr kleinen, gewundenen Schale den gleichen Sinn. Bei einer anderen Form unter den Cephalaspideen (*Gasteropteron*) finden wir ganz ähnliche Verhältnisse.

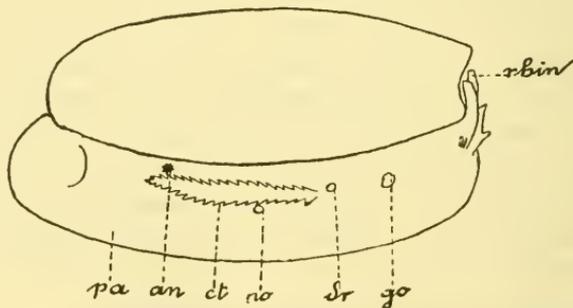
Oscanius (Pleurobranchus) membranaceus.

Wir haben bis jetzt drei Richtungen kennen gelernt, in welchen die Parapodien — die Organe, welche Variationen einleiten und veranlassen — modifiziert werden.

1) Als passive Schutzorgane (vielleicht haben sie auch andere Funktionen) bei *Aplysia depilans* und *A. punctata*, 2) als große, freie Schwimmgorgane wie bei *A. limacina*, 3) als Schutz- und Lokomotionsorgane (letzteres auf eine andere Art) bei *Notarchus*. Den Pallealkomplex sahen wir Veränderungen erleiden, die in direkter Beziehung zu diesen Variationen stehen. Jetzt kommen wir zu einer anderen Art der Spezialisierung, bei welcher die Parapodien ganz anders entwickelt werden und der Pallealkomplex dementsprechend durchgreifende Veränderung erfährt. (Natürlich setzen wir voraus, daß die neue Form noch in der gleichen phylogenetischen Reihe steht. Der Beweis dafür folgt.)

Die Kopfregion (Fig. 12) ist außerordentlich reduziert,

Fig. 12.



es ist nur genug Raum da zur Insertion der vorderen Tentakel und der Rhinophoren (*r*), welche letztere wohlentwickelt sind.

Die Parapodien (*pa*) sind bloße flache Ausbreitungen des Fußes; das Ganze bildet eine kreisförmige Scheibe. Dies stets in scharfem Gegensatz zu den früheren Formen, bei welchen sie zu beiden Seiten des Körpers emporgeschlagen waren.

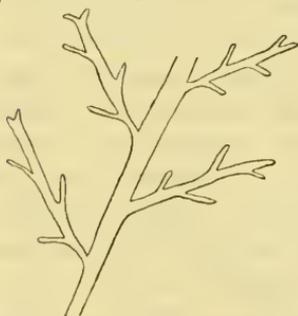
Der Mantel ist stark modifiziert und stellt eine zweite scheibenartige Ausbreitung dar, ähnlich wie der Fuß. Vorn hat er einen schmalen Schlitz, durch welchen die Rhinophoren vorragen (vid. Fig. 12). Der Mantel ist gleich breit rings um das Tier, so daß der Mantelraum hier eine weite ringförmige Rinne ist, die auf der rechten Seite, wo die Pallealorgane liegen, keine besondere Entwicklung zeigt — in scharfem Gegensatz zu *Aplysia*. Die Schale ist ganz in den Mantel eingeschlossen, ohne eine Spur einer Öffnung in demselben, wie sie bei *Aplysia* vorkommt. Sie ist ihrer Ausdehnung nach wohlentwickelt, wenn auch dünn und schwach verkalkt. Sie bedeckt die Eingeweide vollständig, reicht aber nicht bis in den freien Mantelrand hinein. Das Tier lebt auf sandigem Meeresgrunde, und dies mag die Sandfarbe der Mantelregion erklären (Schutzfarbe) und auch die weite Ausbreitung des Fußes. Dieser hat jedenfalls ebenso wie der vorragende Teil des Mantels noch eine andere Aufgabe zu erfüllen, nämlich, der Lokomotion zu dienen. Immer wenn das Tier gereizt wird, aber auch sonst oft, sieht man es die Mantelhöhle auf einer Seite schließen, wodurch der ganze Körper nach der anderen Seite getrieben wird. Dann kehrt sich der Prozeß um und die andere Seite der Mantelhöhle, die vorher weit ausgebreitet war, wird rasch geschlossen. Dies abwechselnde Öffnen und Schließen läßt das Tier unruhig, sprungweise fortschreiten; die Bewegung ist anscheinend ziellos, doch aber vorzüglich geeignet, um einem schwerfälligen Feinde zu entschlüpfen. Einem solchen wenigstens, nämlich der nahen Verwandten des Tieres, der raubgierigen Pleurobranchia. Die Art der Wassercirkulation ist ganz neu. Bisher sahen wir, daß der Wasserstrom, nachdem er teilweise über die Rhinophora gegangen war, in den Mantelraum eintrat und über Osphradium, Kieme und Exkretionsöffnung fortging. Hier berühren die Ränder des Mantels und der Parapodien einander in der normalen Ruhelage, sie bilden eine geschlossene Rinne zu beiden Seiten des Körpers. Eine relativ kleine Öffnung bleibt vorn nach der Kopfregion zu, und die wird durch die vorspringenden Rhinophoren fast geschlossen. Obwohl etwas Wasser durch diese

Öffnung an den Rhinophoren vorbei einströmt, fließt das meiste durch die Rinne in den Rhinophoren, bewegt durch die Cilien, welche diese Rinne auskleiden. An der Basis der Rhinophoren erweitert die Rinne sich bedeutend, eine große, von Sinneszellen und Wimperzellen gebildete Oberfläche wird dem Wasserstrom dargeboten (Fig. 12).

Es zeigt sich, daß der Strom, der so direkt über dies Sinnesepithel hinstreicht, nachher kein anderes Sinnesepithel, kein Osphradium mehr passiert; hier existiert ein solches Organ nicht. An einer Stelle (vor der Kieme) findet man eine kleine Öffnung, die in eine rätselhaft gebaute Höhlung führt, deren Funktion oder Homologie unbekannt ist (Fig. 12 *dr*). Um alle falschen Homologien zu vermeiden, nenne ich sie „BOURNE'S Organ“, nach dem Autor, der sie beschrieben hat (3).

Die Kiemen sind auch stark modifiziert und erscheinen ganz abweichend gebaut. Der Subbranchialraum, der bei *Aplysia* rudimentär war, ist hier völlig ausgefüllt und der Mantel hat sich aufwärts zurückgezogen, so daß die Kieme sich an die Körperwand anheftet. Äußerlich erscheint sie biserial, federartig. Das rührt her von einer Verlängerung des abführenden Teils der Kieme, des sichtbaren Teils (der bei *Aplysia* verkürzt und nicht sichtbar ist). Der zuführende Teil ist stark verkürzt, und da er auf der dem Körper zunächst liegenden Seite sich befindet, ist er durch den abführenden Teil dem Auge vollständig verborgen. Die biseriale Anordnung rührt hier nicht wie bei *Aplysia* daher, daß eine einzige Lamelle abwechselnd nach beiden Seiten gefaltet ist, sondern sie ist ein primärer Zustand (Fig. 13). Die Teilungsebene

Fig. 13.



des Mantelraumes liegt hier senkrecht und ist parallel zur Körperachse.

Die Nierenöffnung (Fig. 12 *ro*) hat infolge der Anfüllung des Subbranchialraumes natürlich ihre Lage verändert, aber ihre relative Lage ist dieselbe geblieben und sie zeigt noch keine Papille.

Die Lage des Afters ist gerade hinter der Kieme (Fig. 12 *an*). Zum erstenmal scheint er eine Lage stabilen Gleichgewichts erlangt zu haben. Hier giebt es keine Parapodien, die seinen Weg verlegen und er bedarf keiner Unterstützung von seiten des Mantels durch Siphobildung.

Die Geschlechtsöffnung hat ihre Lage nicht sehr verändert, sie liegt etwas weiter nach vorn in Bezug auf die Kieme und etwas genauer in ihrer Verlängerung. Bei allen bisher betrachteten Formen fanden wir eine Wimperrinne, die das Sperma von der eigentlichen Geschlechtsöffnung weit nach vorn in die Kopffregion leitete, wo der Penis liegt. Hier ist der Penis der Genitalöffnung ganz nahe; natürlich, weil eine Kopffregion ja nicht existiert.

Was die Histologie und die Physiologie anbetrifft, so ist die BOURNE'sche Drüse besonders beachtenswert. Sie ist von LACAZE-DUTHIERS (13) beschrieben worden als Kommunikationsöffnung zwischen Blutsystem und Außenwelt. Später wurde sie von BOURNE untersucht, der keine solche Kommunikation fand, sondern ein dünnes, membranöses Epithel, das die Höhlung des Organs von der Branchialvene trennt. Die Wände der Höhlung werden außer von diesem Epithel von Becher- und Wimperzellen gebildet, aber die ersteren kommen nicht zahlreich genug vor, um das Organ zu einer besonderen Drüse zu stempeln, gleich der Hypobranchialdrüse von *Aplysia*, mit welcher BOURNE es homologisieren wollte. Seine Funktion werden wir bei der nächsten Form, *Pleurobranchea*, näher betrachten, bei welcher es höher entwickelt ist.

(Die beiden Autoren weichen in einigen Punkten von einander ab, woraus hervorzugehen scheint, daß sie verschiedene Species von *Pleurobranchus* untersucht haben. Keiner von beiden nennt die Species.)

Schlußfolgerungen.

Der Pallealkomplex von *Oscanius* weicht bedeutend, aber nicht seinem Wesen nach, von dem von *Aplysia* ab. Die auffallendste und gleichzeitig die anderen beherrschende Neuerung ist die Entwicklung des Mantels als Lokomotionsorgan. Der Bau der Kieme jedoch stellt einen neuen Typus lamellarer Flächenentwicklung dar und trennt diese Form entschieden von *Aplysia* und ihren Verwandten.

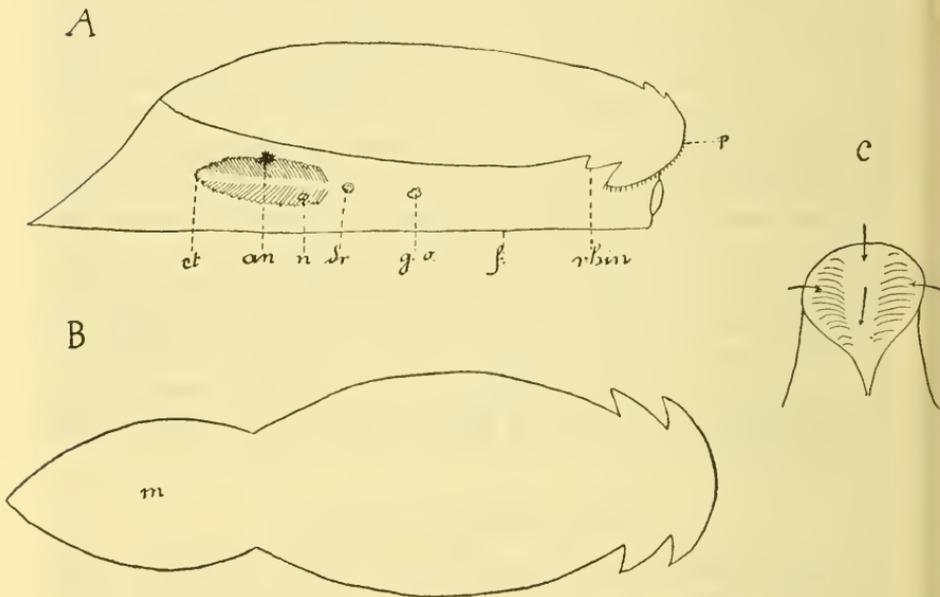
Pleurobranchea.

Von ganz anderem Charakter ist eine nahe Verwandte von *Oscanius*, *Pleurobranchea*. In den Bassins zeigte sich, daß dies der raubgierigste aller Mollusken ist. Er ist weder durch eine Schale noch durch eine Färbung geschützt, und anstatt eine de-

fensive Flüssigkeit auszuströmen, wenn er ergriffen wird, oder sich loszumachen zu suchen, dreht er sich drohend um und streckt den langen Rüssel, mit dem er bewaffnet ist, vor. Ließ man ihn über Nacht in demselben Bassin mit einem *Oscanius*, so war am nächsten Morgen von diesem nichts mehr übrig außer der Schale und dem Mantelrande. Eine wertvolle *Bulla acera* verlor ich auf diese Art und mehrere kleine Exemplare von *Aplysia* verschwanden geheimnisvoll.

Die Kopffregion (Fig. 14) ist wohlentwickelt, in Anbetracht der großen Sinnesorgane. Die vorderen Tentakel sind groß, zwischen

Fig. 14.



ihnen befindet sich eine breite Hautausstülpung, deren vorderer Rand mit fühlertartigen Papillen besetzt ist, mit welchen das Tier den Boden vor sich untersucht. Dahinter liegen die wohlentwickelten Rhinophoren. Die Augen sind sehr rudimentär, liegen ganz unter der Haut und sind selbst zu diffusem Sehen unfähig. Trotzdem hat das Tier bis zu einem gewissen Grade Lichtempfindungen, denn während des Tages zieht es sich stets in den dunkelsten Winkel des Bassins zurück. Dies ist ein neuer Hinweis auf die wenig differenzierte Natur der Gewebelemente bei den Mollusken. Daß auch andere Mollusken in dieser Weise lichtempfindlich sind, ist experimentell bewiesen. Pleurobranchea ist augenscheinlich in jeder Beziehung ein Nachttier.

Die Region der Parapodien ist ganz unentwickelt, der ganze Fuß ist eine hinten etwas zugespitzte Kriechsohle. Das Tier kann trotzdem etwas schwimmen. Wenn es gereizt wird, sieht man oft eine charakteristische Kontraktion des Fußes, durch welche sich ein deutliches Metapodium abgliedert (Fig. 14 B). Die Bedeutung dieser Kontraktion habe ich bei einem Tiere beobachten können, nur bei einem von den vielen Exemplaren, die in den Bassins gehalten wurden. Es bewegte sich vorwärts, indem es aus Fuß und Metapodium eine Art Schraubenwindung bildete; der Fuß wurde in entgegengesetzter Richtung gedreht wie das letztere.

Die Mantelregion setzt sich direkt in die Kopfreion fort, es tritt keine Furche zwischen beiden auf wie bei *Oscanius* (Fig. 14 *m*). Eine flache Rinne sieht man rings um den Körper, sie ist an der rechten Seite, wo der Pallealkomplex liegt, deutlich. Eine rudimentäre Schale ist von CANTRAINE beobachtet worden. (Malacologie Méditerranéenne et Littorale, p. 86.)

Die Lage der Organe ist hier auffallend verschieden von der bei *Oscanius*.

Die BOURNE'sche Drüse ist äußerlich wahrnehmbar, nicht als eine bloße Öffnung, sondern als eine deutliche Papille oder besser als eine Röhre, die eine rosettenartige Öffnung trägt. Diese Form der Öffnung rührt von einer Faltung des Epithels an der Mündung der Röhre her, einer Faltung, die sich in den inneren Teil der Röhre fortsetzt. Der Rand der Öffnung ist an deren unterem Teil unterbrochen, so daß eine Art Rinne zustande kommt (Fig. 14 C). Ein Wasserstrom geht über die ganze Öffnung weg; er kommt größtenteils von oben und verläuft, wie die Pfeile in Fig. 14 C angeben. Ob der Strom wirklich in die Öffnung eintritt und in das Organ hinuntergeht, dafür habe ich keinen Beweis. Die Öffnung erweitert sich gelegentlich bedeutend, und man kann dann in die weite Höhlung des Organs hineinblicken. Ein solcher Augenblick wurde benutzt, um vorsichtig etwas Karmin einzuführen. Die Öffnung kontrahierte sich sofort und das Karmin wurde sehr langsam ausgestoßen (nach $\frac{1}{2}$ Stunde). Jedem Versuch, die Höhlung zu injizieren, folgte ein massenhafter Blutausswurf. Schleimabsonderung als Folge eines Reizes wurde nicht beobachtet.

Die Kieme (A) ist groß und viel kompakter als bei *Oscanius*. Wie dort hat sie ein federartiges Aussehen, aber die einzelnen Strahlen liegen nicht lose, sondern fest aneinander, sie bilden eine

glatte Oberfläche, die durchaus der allgemeinen Körperoberfläche gleicht. Auf diese Art sind sie ausreichend geschützt. Es muß besonders bemerkt werden, daß wir hier zum erstenmal keinen Wasserstrom haben, der von vorn über die Kieme hin oder vielmehr auf sie zugeht. Bei allen anderen Formen sahen wir diesen Strom über Rhinophora und Kiemen hinfließen. Die Ursache ist natürlich das Fehlen von Parapodien und Mantel, die einen zu den Kiemen führenden Kanal bilden könnten. Jede Spur eines Gebildes, das an einen Einströmungssiphon erinnert, ist verschwunden, daher hat der Pallealkomplex nicht mehr die Tendenz, nach vorn zu wandern. Wir finden, daß die Kieme bei einer Rückwärtswanderung die Führung übernimmt, sie läßt die Geschlechtsöffnung weit hinter sich und geht sogar dem After voraus (Fig. 14 A).

Die Lage des Afters (*an*) ist bemerkenswert; er liegt über der Kieme, etwa in der Mitte ihrer Anheftungslinie an die Körperwand.

Die Öffnung des Nephridiums liegt unter der Kieme, in der Mitte ihrer vorderen Hälfte. Trägt man die Kieme ab, so kann man die Öffnung als eine niedrige Papille von gelblicher Farbe sehen. Reizt man sie, so wird sie vollständig zurückgezogen, es zeigt sich eine große Öffnung, die dann auch geschlossen wird, so daß man sie kaum noch sehen kann.

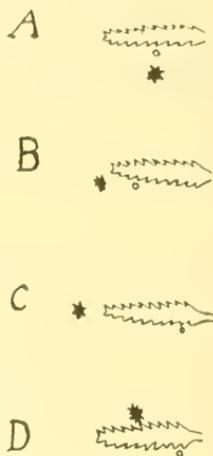
Die Geschlechtsöffnung (*go*) ist von den anderen entfernt, sie liegt verhältnismäßig weit nach vorn. Von allen Organen zeigt sie die geringste Tendenz zur Wanderung.

Allgemeiner Rückblick auf die Lagerungsverhältnisse.

Stellen wir uns vor, daß eine Form wie *Oscanius* Parapodien und Mantel verloren hätte, also auch den Wasserstrom, der zu den Kiemen geht, daß sie also keinen Einströmungssiphon besäße, so würden wir von vornherein erwarten, daß infolge dieser Veränderung noch eine andere auftreten müßte, wie wir sie bei *Pleurobranchea* finden: die Kiemen müßten sich in eine weniger vortretende, weniger gefährdete Lage zurückziehen. Dies würde die merkwürdige Lage des Afters, der Kieme und der Nephridialöffnung erklären. Man beachte, daß die Lagerung hier genau umgekehrt ist wie im ursprünglichen Zustande, wo die Nephridialöffnung zwischen After und Kieme liegt. Die verschiedenen Stadien sind in Fig 15 dargestellt. A ist die ursprüngliche Lage, B die bei *Aplysia*, C bei *Oscanius*, D bei *Pleurobranchea*.

Wird diese Erklärung angenommen, so ist Pleurobranchea wichtig, 1) weil sie die Richtung anzeigt, in welcher die Opisthobranchiaten sich entwickeln: nicht einem Prosobranchiatenzustande zu, sondern fort von demselben; sonst wäre diese Anordnung von After, Kieme und Nierenöffnung unerklärlich. 2) Weil sie zeigt, wie ein Nudibranchiatenzustand entsteht, nämlich durch Verlust der Parapodien und durch Entwicklung der Mantelregion, nicht der Region der Parapodien, wie man behauptet hat. In dieser Hinsicht ist auch die Wanderung der Kieme nach rückwärts bedeutungsvoll, wenn man sie mit der Lage bei Doris vergleicht, obwohl man gewöhnlich annimmt, daß die Kieme von Doris nicht der der Tectibranchiaten homolog ist. Eine Thatsache, die sich auf die letztere Frage bezieht, wird bei Umbrella angeführt werden.

Fig. 15.



Histologie und Physiologie.

Histologisch ist nichts Neues beim Pallealkomplex von Pleurobranchea zu bemerken. Was die Funktion der Organe anbetrifft, so haben wir hervorzuheben, daß die Wasserversorgung der Kiemen ganz ähnlich wie bei Doris stattfindet; das Wasser tritt direkt zu den Kiemen, eine bestimmte Strömung existiert nicht. Vielleicht dürfen wir jetzt wagen, aus den Beobachtungen an der BOURNESCHEN Drüse bei Pleurobranchea einen Schluß auf ihre Funktion zu ziehen: sie könnte ein Exkretionsorgan sein, das mit dem Gefäßsystem in Verbindung steht. Daß sie eine verloren gegangene Niere sei (LANKESTER) oder die Hypobranchialdrüse der anderen Mollusken (BOURNE), dafür giebt es noch keinen Beweis.

Schlußfolgerungen.

Pleurobranchea ist eine Form, bei welcher der Pallealkomplex einstmals viel weiter vorn lag als bei den Prosobranchiaten. Sie zeigt eine ausgesprochene Tendenz, sich dem Nudibranchiatentypus zu nähern.

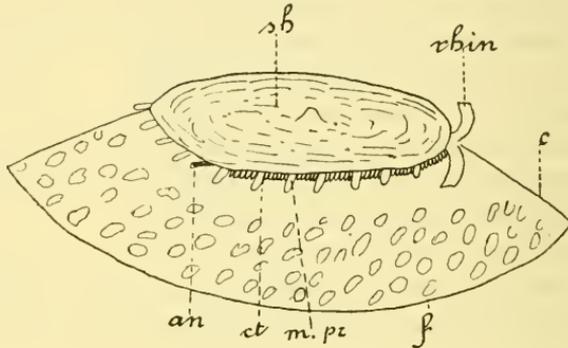
(Ein interessantes kleines Exemplar einer Pleurobranchea im Museum in Zürich stellt ein Übergangsstadium zwischen Oscanius und Pleurobranchea dar. Mantel, Parapodien, Lage der Kieme

und des Afters verhalten sich so genau intermediär, wie man nur wünschen kann.)

Umbrella mediterranea.

Wie *Oscanius* ist auch *Umbrella* (Fig. 16) einem wenig bewegten harmlosen Leben angepaßt, aber auf eine andere Art.

Fig. 16.



Die Kopfregion ist ganz unentwickelt. Sie liegt in einer bloßen Spalte (*c*) des riesigen Fußes (*f*); die Rhinophoren dagegen sind wohl entwickelt und ragen weit vor. Die Region der Parapodien ist nicht entwickelt, aber der Fuß hat sich gewaltig vergrößert, er stellt eine kompakte Masse von zähem Bindegewebe und Muskeln dar und ist an seiner Außenfläche mit harten Papillen besetzt. Dieser Fuß umgibt die Kopfregion vorn vollständig. Seitliche Verlängerungen, Parapodien, oder eine Rückwärtsverlängerung, ein Metapodium, fehlen. So hat die Sohle des Fußes einen fast kreisförmigen Umriss.

Die Mantelregion ist besonders interessant. Sie hat eine völlige Veränderung ihrer Funktion und ihrer Gestalt erfahren. Bisher sahen wir den Mantel entweder als Schutz- oder als Lokomotionsorgan fungieren, oder er diente als Wasserleitung. Nichts davon ist hier der Fall. Er ist auf einen Saum von zartem Gewebe reduziert, ist nicht über die Schale zurückgeschlagen, sondern endet an ihrem Rande und ragt fransenartig zerfasert darunter hervor (Fig. 16 *mpr*). Er findet sich ringsum unter der Schale. Diese ist ebenso merkwürdig wie der Mantel. Sie liegt ganz äußerlich oben mitten auf dem Tier wie eine flache Mütze und erinnert an die Verhältnisse bei *Patella*. Sie ist hart und wohl verkalkt, steht also in starkem Gegensatz zu den früheren Formen.

Reizt man das Tier, so wird die Schale hinten ein wenig herunter gezogen, so daß sie die kreisförmige Pallealrinne vollständig schließt. Aber sie hat auch noch eine andere Funktion. Bei allen beobachteten Exemplaren war die Schale dick bedeckt mit Schutt und Trümmern verschiedenster Art, besonders am Rande waren die Bruchstücke fest mit ihr verkittet, so daß es bedeutender Kraft bedurfte, um sie loszureißen. Dies ist eine vorzügliche Schutzeinrichtung, indem das Tier in dem Schlamm und Schutt, in dem es lebt, schwer zu sehen ist. Einen weiteren Beweis dafür werden wir später sehen in der besonderen Anordnung von Drüsen, die klebrigen Schleim liefern.

Die Pallealorgane sind entsprechend umgestaltet. Keine Spur eines Osphradiums oder irgend eines Organes, das dessen Stelle einnahm, wurde gefunden.

Der Zustand der Kieme ist besonders lehrreich. Wir wissen von Patella her, daß, wenn die allgemeine Körperoberfläche nicht atmet, dieser Mangel durch die große Ausbreitung der sogenannten „falschen Kiemen“ ersetzt werden kann. Vielleicht sehen wir hier die Genesis solcher Kiemen. Die gewöhnliche, biserial Opisthobranchiatenkieme vom zweiten Typus, wie bei *Oscanius*, wird an ihrer gewöhnlichen Stelle auf der rechten Seite des Körpers beibehalten, aber sie setzt sich nach vorn fort, geht hinter dem Kopf quer herüber und reicht sogar noch ein Stück weit auf die linke Seite. Dieser letzte Teil besteht aus einfachen losen Lamellen wie bei Patella; die Lamellen zeigen Biegungen und Faltungen zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche. Bei Patella wird dasselbe durch Vergrößerung der Anzahl der Lamellen erreicht. Dieser heterogene Charakter der Kieme ist leicht zu erklären. Hinten auf der rechten Seite zeigt die Kieme die gewöhnliche, biserial, federartige Anordnung. Aber bald werden die Faltungen der unteren Seite, die der Körperwand fest ange drückt ist, immer kleiner, schließlich verschwinden sie und es bleiben nur die Faltungen der anderen Seite übrig, die so den Anschein einer Anzahl loser Lamellen bekommt, in der That aber die eine Seite einer biserial gebauten Kieme ist.

Die Innervierung der Kieme ist bemerkenswert, weil der Nerv sich verzweigt. Er teilt sich in eine große Anzahl von Zweigen, um die große Kieme zu versorgen. Dies Verhalten steht zweifellos in Beziehung zu dem neuen Charakter der Kieme, obwohl BERNARD (1) annimmt, daß es auf ein diffuses Osphradium hinweist, welches irgendwie über die Kieme zerstreut sei. Er glaubt,

daß diese Annahme in der Anwesenheit von Sinneszellen eine Stütze finde, die er in der Kieme entdeckte. In gewissem Sinne ist das sicher richtig, und wir könnten demnach sagen, daß Pleurobranchea ein diffuses Auge über ihren ganzen Körper verteilt habe und daß Aplysia außer ihrem eigentlichen Osphradium noch ein diffuses, über die Kiemen zerstreutes besäße, da dort auch Sinneszellen vorkommen. Vielleicht ist es aber besser, keine solche Verwirrung anzurichten und zu sagen, daß das Osphradium fehlt. Man kann das ohne Bedenken thun, denn die Ursache dieses Mangels wird später angedeutet werden.

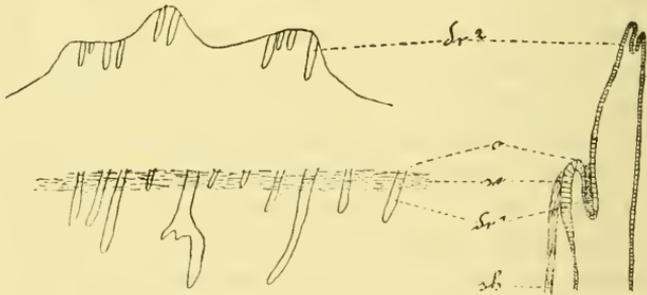
Die Nierenöffnung liegt an ihrer gewöhnlichen Stelle unter der Kieme auf der rechten Seite.

Der After liegt dicht hinter der Anheftungsstelle der Kieme; wir müssen beachten, daß er mit einer besonderen muskulösen Papille versehen ist, die so lang ist, daß sie bis zum freien Ende der Kieme reicht; die Exkrete werden also jenseits der Kieme hinausgeschafft.

Histologie und Physiologie.

Der histologische Bau der Manteldrüse ist von Interesse (Fig. 17). Das allgemeine Mantelepithel ist dicht besetzt mit ein-

Fig. 17.



zelligen Drüsen; die Zellen sind nicht besonders vergrößert wie bei Aplysia, es sind einfache Becherzellen. Unter dem Rande der Schale findet sich auf dem Mantel ein Streifen eines besonderen Epithels, welcher sich ringsum erstreckt. Das ist das Epithel, welches die Schale erzeugt (Fig. 17 *se*). Dicht am äußeren Rande dieses Epithelstreifens sieht man eine Anzahl von Öffnungen (Fig. 17 *o*). Sie führen in lange röhrenartige Höhlungen, die innen dicht mit Wimperzellen besetzt sind (Fig. 17 *dr¹*). Ähnliche Röhren öffnen sich gerade am Mantelrande, besonders an den

Spitzen der Mantelfransen (dr^2). Anders, wie man denken sollte, scheinen diese Röhren ausschließlich mit Wimperzellen besetzt zu sein.

Da sie sich am Rande der Schale und an den Spitzen der Mantelfortsätze öffnen, mag ihre Aufgabe sein, die Flüssigkeit abzusondern, welche das Trümmerwerk zusammenklebt, das die Schale als Schutzhülle bedeckt. Die Sache erfordert neue Beobachtungen, die sich besonders auf die Lebensgewohnheiten des Tieres zu erstrecken haben.

Schlußfolgerungen.

Umbrella ist ein Opisthobranchiat, welcher große Spezialisierung und Anpassung an eine besondere Lebensweise zeigt. Der Zustand der Kieme ist besonders lehrreich. Das Tier nähert sich dem Nudibranchiatenzustand, aber auf entgegengesetztem Wege wie Pleurobranchea, nämlich durch Vergrößerung der Fußregion und Verkleinerung der Mantelregion. In der That, denken wir uns Mantel und Schale weg, so haben wir Verhältnisse genau wie bei Doris: einen Ring besonderer respiratorischer Anhänge, die den After umgeben; das Ganze auf dem Rücken des Tieres gelegen.

Nun wir die Grenze der Tectibranchiaten erreicht haben und den allmählichen Übergang zu den Nudibranchiaten konstatiert haben, wollen wir zu der Grundform zurückkehren, von der wir ausgingen und versuchen, die verschiedenen Entwicklungsreihen klarzulegen, die zu dem beschaltten Prosobranchiatenzustand zurückführen.

Ich muß wiederholen, daß wir durchaus nicht eine richtige phylogenetische Reihe durchlaufen. Der Umstand, der durchgehend bei allen Formen vorkommt und sie verknüpft, ist das Verschwinden der Schale, und die variierenden Faktoren, dem Grade ihrer Bedeutung nach geordnet, sind: 1) die Parapodien, 2) Mantel und Schale, 3) Osphradium und Rhinophoren, 4) Kiemen, 5) Lage der Organe des Pallealkomplexes. Alle diese Faktoren stehen zwar funktionell untereinander in enger Beziehung, doch variieren sie bei den verschiedenen Formen bedeutend nach Gestalt und Bau, je nach der Lebensweise, so daß z. B. eine Form wie Gasteropteron das beste Zwischenglied, was die Parapodien betrifft, sein würde, Acera in Bezug auf Mantel und Schale u. s. w.

Obgleich wir hie und da eine Andeutung enger phylogenetischer Beziehung wahrnehmen, wie z. B. bei einigen Aplysiiden

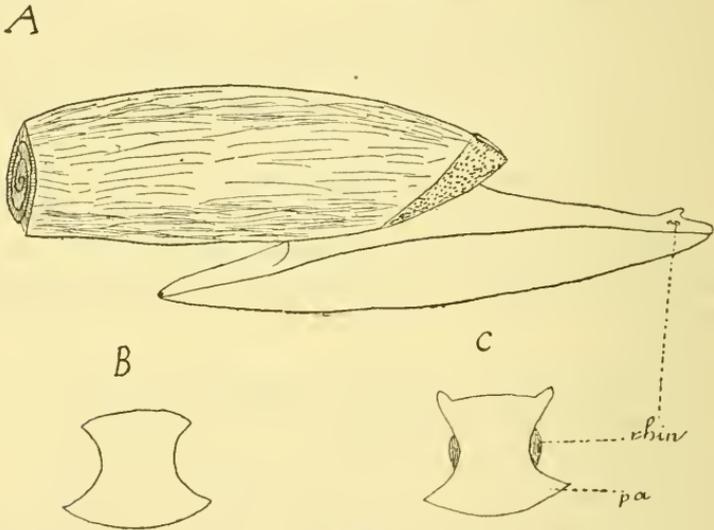
oder Pleurobranchiiden, so ist das nicht genügend, um eine detaillierte Klassifikation durchführen zu können.

Bei den Tectibranchiaten, zu denen wir jetzt kommen, finden wir ein vor anderen charakteristisches Merkmal, welches die Systematiker veranlaßt hat, sie unter dem Namen Cephalaspideen zusammenzufassen. Dies Merkmal findet sich in der Kopffregion. In der Region der Parapodien und in der Mantelregion zeigen sie die größten Abweichungen. Wir beginnen mit der Form, die *Aplysia* am nächsten verwandt ist, mit *Acera bullata*.

Acera bullata.

Acera bullata (Fig. 18) besitzt eine große Schale, in deren Windungen die Eingeweidemasse liegt. Die Schale ist dünn, nicht stark verkalkt, sie eignet sich nicht als Schutzorgan, teils

Fig. 18.



wegen ihrer membranösen Beschaffenheit, teils weil sie nicht so groß ist, daß das Tier seinen ganzen Körper da hinein zurückziehen könnte.

Die Kopffregion ist in die Länge gezogen, aber klein. Die Parapodien reichen bis zur Kopffregion, bilden also eine Art Rinne an beiden Seiten. Besondere Tentakel kommen nicht vor, aber auf beiden Seiten befindet sich in der Rinne ein länglicher Fleck von Sinnesepithel (Fig. 18 A) von gelber Farbe, und unmittelbar darüber ist der Rand der Rinne ohrenartig in eine aufwärts ge-

richtete Falte ausgezogen, die eine Art rudimentären Tentakels bildet, mittelst welches das Wasser zum Geruchsepithel getrieben werden kann. Fig. 18 B, ein Querschnitt durch die Kopfreion, C ein Querschnitt in der Gegend dieses rudimentären Tentakels, und A eine Seitenansicht, werden das erklären.

Die Parapodien (*pa*) sind wohlentwickelte Organe, sie laufen rings um den Körper; ihre seitlichen Teile bilden zwei muskulöse Lappen, die beiderseits am Körper aufragen. Möglichenfalls benutzt das Tier sie zur Lokomotion. Bei der Betrachtung der Parapodien von *Aplysia* hatten wir Gelegenheit zu untersuchen, wie ein so augenscheinlich sekundäres Verhalten, wie die anscheinende Verschmelzung der Parapodien hinten, zustande käme. Hier sehen wir, daß es ein primäres, nicht ein sekundäres Verhalten ist; die Verhältnisse bei *Aplysia* sind das Resultat eines Aufwärtswachsens der Parapodien hinten sowohl wie an den Seiten (Fig. 18 A, *pa*).

Was die Mantelregion betrifft, so kann man äußerlich nichts davon sehen, ausgenommen einen schmalen Saum des Mantels, der über den vorderen Rand der Schale zurückgeschlagen ist, und auch der wird auf Reiz vollständig zurückgezogen (Fig. 18 A, *m*). Man vergleiche das Verhalten bei *Aplysia*, wo er dauernd über die Schale geschlagen bleibt. Die Öffnung der Mantelhöhle ist der rechten Seite genähert, sie kann durch Sphinktermuskeln ganz verschlossen werden; dann ist die Kieme eingeschlossen, After und Geschlechtsöffnung bleiben aber frei. Der Hals des Sphinkters ist außerordentlich empfindlich und kontrahiert sich bei der leisesten Berührung. Die Mantelhöhle erstreckt sich weit unter die Kiemen in die Windungen der Schale, so daß die Kiemen hier vom Dach der Mantelhöhle herabhängen, wie bei den Prosobranchiaten. Man erinnere sich, daß bei *Aplysia* die Höhle rudimentär ist. Die Mantelhöhle erstreckt sich unter die Niere, die also das Dach derselben einnimmt, nur ein vorderes Stück freilassend.

Hier sind große einzellige Drüsen an der Unterseite des Mantels entwickelt, gerade wie bei *Aplysia*, aber sie nehmen nicht nur den Rand des Mantels ein, sondern rücken bis in die Höhlen hinein vor.

Das Ctenidium ist gebaut wie bei den typischen Opisthobranchiaten, wie auch bei *Aplysia*. Es wird vom Mantel vollständig bedeckt. Die Anordnung der Pallealorgane wird durch das Auftreten des Sphinkterapparates einigermaßen gestört. Die Kieme scheint ziemlich dieselbe Lage einzunehmen wie bei *Aplysia*;

schneidet man aber die Anheftung des abführenden Gefäßes durch, so findet man, daß das eigentliche Gefäß viel weiter nach links liegt, als es von außen den Anschein hat. Das heißt, es nähert sich dem Herzen, dessen Lage hier besonders beachtet werden muß. Es liegt nicht vor der Kieme, wie bei den bisherigen Formen, sondern entschieden links von diesem Organ.

Das Osphradium ist ein deutlicher dunkler Pigmentfleck, größer als bei *Aplysia*. Es liegt entschieden mehr seitlich von der Kieme als bei *Aplysia*. Dies könnte man auffassen als einen Hinweis auf einen mehr ausgesprochenen Prosobranchiatencharakter, doch muß man zugeben, daß der von dem Sphinkter ausgeübte Zug genügt, um es zu erklären.

Die Nephridialöffnung ist noch ein einfaches Loch in der Haut im Subbranchialraum.

Die Afteröffnung liegt weit zurück im fernsten Winkel der ganzen Schale, sie wird von einer besonderen Falte des Mantels umgeben, so daß auch hier der After in Korrelation zum Mantel steht und daher natürlich auch zur Schale, die vom Mantel abge sondert wird.

Die Geschlechtsöffnung liegt vorn in ihrer gewöhnlichen Lage.

Schlußfolgerungen.

Acera bullata ist ein Uebergangsstadium; sie bildet einen Uebergang von einer beschalten zu einer unbeschalten Form. Beweise: Die zarte Schale, die nicht zum Schutz dienen kann, da sie weder groß noch stark genug ist. Die Entwicklung von Parapodien. Die einfache Gestalt der in der Kopfreion entwickelten Rhinophoren. Das Osphradium, das im Vergleich zu demjenigen der Prosobranchiaten klein ist, groß dagegen im Vergleich mit *Aplysia* oder anderen Formen mit stärker entwickelten Rhinophoren. *Acera* oder eine sehr ähnliche Form kann man als die Form ansehen, von der alle bisherigen abstammen.

Acera ist wertvoll, insofern sie einen Uebergang zu einem schalenlosen Zustand darstellt. Die Entwicklung der Parapodien, des für die neue Lebensweise wichtigen Organes, hat die Abweichung eingeleitet. Andere Abweichungen lassen sich als mehr oder weniger direkte Folgen hieraus ableiten.

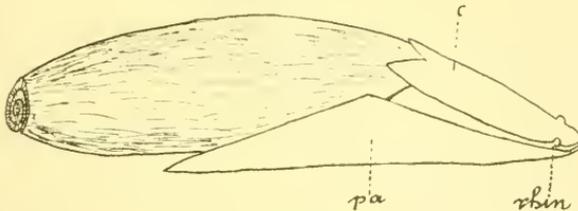
Nun wir zu einer deutlich beschalten Form gekommen sind, deren Eingeweidesack in den Windungen der Schale liegt, die den tiefen Mantelraum der Prosobranchiaten besitzt, sind wir nicht mehr weit von der anderen Grenzlinie der Opisthobranchiaten.

Doch haben wir noch einige instruktive Uebergangsstadien, von denen *Bulla* und *Actaeon* die wichtigsten sind.

Bulla striata.

Hier kommen wir zum erstenmal zu einer Form, die sich ganz in die Schale zurückziehen kann. Die Kopfregion hat die typischen Cephalaspideenmerkmale, nämlich flache, schildartige Ausbreitung, hinten in zwei Zipfel verlängert, welche über den vorragenden vorderen Rand der Schale greifen. Hier findet sich auf beiden Seiten eine deutliche, aufwärtsgerichtete Falte des Kopfschildes, unter welchem in der Rinnenhöhlung ein gelber Fleck von Sinnesepithel liegt (1). Beim lebenden Tier sieht man, daß diese aufwärtsgerichteten Klappen sich nach verschiedenen

Fig. 19.



Richtungen wenden können, zweifellos um wahrzunehmen, woher der Sinnesreiz kommt.

Die Region der Parapodien ist nicht stark entwickelt; ich habe aber gesehen, daß das Tier schwimmen kann.

Die Mantelregion ist ganz unter der Schale verborgen und die Mantelhöhle ist durch ihre große Ausdehnung charakterisiert.

Die Region des Einströmungssiphos ist nach vorn über das Tier hinaus verlängert, bis zu der Furche auf der linken Körperseite. Die Höhlung erstreckt sich auch weit nach rückwärts bis zum äußersten Hinterende, aber ein deutlicher Ausströmungssiphos, wie bei *Aplysia*, fehlt.

Dies ist ein Schritt der Annäherung an Prosobranchiatenverhältnisse, wie auch die weite Ausdehnung des Mantelraumes unter der Kieme und über den Eingeweiden.

Die Lage der Kieme ist auch so, wie sie für die Prosobranchiaten charakteristisch ist; sie hängt nämlich vom Dach der Höhle, in dem Teil derselben, der dem Einströmungssiphos nahe liegt. Ihr Bau dagegen zeigt den charakteristischen Opisthobranchiatentypus wie bei *Aplysia*.

Das Osphradium liegt rechts von der Kieme, wie bei

Aplysia, und in gerader Linie mit dem Einströmungssipho, wie bei den Prosobranchiaten.

Die Nierenöffnung liegt, wie gewöhnlich, rückwärts im Subbranchialraum und hinter der Teilungsebene, also dicht hinter der Kieme.

Wie bei den bisherigen Formen findet sich eine wohlentwickelte Manteldrüse und auch eine Hypobranchialdrüse, die den Boden der Mantelhöhle einnimmt. Sie nimmt einen großen Teil der Höhle in Anspruch und liegt weit nach hinten, nahe dem After. Wegen ihrer „Lage nahe den Kiemen“ hält PELSENER diese Manteldrüse für homolog der Hypobranchialdrüse der „Gasteropoden“, und die Drüse auf dem Boden der Höhle bezeichnet er als „Analdrüse“, weil sie dem Anus nahe liegt. Es ist möglich, daß diese Manteldrüse der Hypobranchialdrüse der Prosobranchiaten homolog ist, sie ist aber nicht homolog der Hypobranchialdrüse derjenigen Formen, die wir untersucht haben, bei welchen immer außer der Hypobranchialdrüse noch eine Manteldrüse vorkommt.

Vielleicht ist die Manteldrüse der Opisthobranchiaten der Hypobranchialdrüse der Prosobranchiaten homolog, und die Hypobranchialdrüse der Opisthobranchiaten der oben erwähnten Analdrüse.

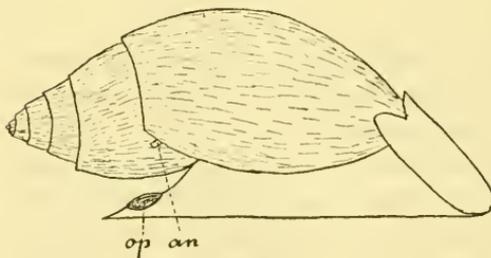
Schlußfolgerung.

In der Beschaffenheit der Schale, der Mantelhöhle, der Kieme, des Osphradiums etc. zeigt *Bulla* eine weitere Annäherung an die beschalteten Prosobranchiaten.

Actaeon.

Diese Form wird von vielen Autoren als das hauptsächlichste Bindeglied zwischen Opisthobranchiaten und Prosobranchiaten angesehen.

Fig. 20.



Das Tier (Fig. 20) kann sich vollständig in die Schale zurückziehen. Es besitzt ein Operculum und bildet in dieser Hinsicht eine Ausnahme von allen anderen Tectibranchiaten.

Der große Mantelraum und die Kieme (ähnlich wie bei *Bulla*) zeigen Prosobranchiateneigenschaften; aber seine Verwandtschaft mit denselben

beruht hauptsächlich auf dem Nervensystem. Einen Bericht darüber siehe bei BOUVIER (4).

(Ich konnte diese Formen nicht genauer untersuchen, weil das Material fehlte.)

Allgemeine Folgerungen.

Das Vorhandensein einer Schale ist für eine große Abteilung der Gruppe der Mollusken charakteristisch. Der Verlust dieser Schale ist ebenso charakteristisch für eine andere große Abteilung.

Als eine Folge der kalkigen Bedeckung müssen besondere Vorkehrungen für die Atmung getroffen werden, in Gestalt einer bewimperten Kieme in der Mantelhöhle, die einen für respiratorische Zwecke ausreichend starken Wasserstrom erzeugen muß.

Als eine Folge dieses Wasserstromes entwickelt sich ein besonderes Sinnesorgan (Osphradium) an der geeignetsten Stelle, nämlich in diesem Wasserstrom und an einem Punkte, wo ihm passende Nervenversorgung zur Verfügung steht (am Branchialganglion). Gerade wie dem Geruch und Gehör der Säugetiere besondere äußere Organe dienen, die die Eindrücke aufnehmen und die Richtung, aus welcher sie herkommen, empfinden, so haben wir hier die Entwicklung eines äußeren Organes, des Siphos, der bei vielen Prosobranchiaten so wohl ausgebildet ist. Im allgemeinen hat er die Tendenz, sich der Kopf- oder Sinnesregion zu nähern. Bei den Tectibranchiaten fehlt er, was sich durch die Entfernung des Mantelraumes von der Kopfregion erklären ließ.

Die vorteilhafte Errungenschaft der Nichteßbarkeit gab dem Sachverhalt eine durchaus neue Wendung. Das Tier kann sich jetzt aus seiner Schale herauswagen. Große Parapodien, die zu groß sind, als daß sie in die Schale zurückgezogen werden könnten, entwickeln sich und dienen zum Schwimmen oder zum Kriechen. Diese Parapodien können auch zu einem hohen Grade respiratorische Funktion übernehmen. Die Kieme und ihr Wasserstrom werden weniger notwendig und können wegfallen. Die Kopfregion wird die günstigste Stelle für Sinnesreize aus dem umgebenden Medium. Daher die Entwicklung der Rhinophoren und das allmähliche Verschwinden des alten Osphradiums. (In der Reihe *Bulla-Aplysia depilans* — *Aplysia limacina* — *Pleurobranchia*.) Daher auch der Verlust des Einströmungssiphos und die Rückwärtswanderung der Pallealhöhle. Die Ausfüllung des Mantelraumes und das Verschwinden der Schale sind korrelative Veränderungen,

All diese Stadien kann man sehr schön an jetzt lebenden Tectibranchiaten verfolgen.

Aber das Studium des Pallealkomplexes zeigt nicht nur die Weiterentwicklung der Prosobranchiaten, sondern auch eine Annäherung an die Nudibranchiaten. Die Schale verschwindet, die allgemeine Körperoberfläche, die oft durch verschiedene Fortsätze vergrößert wird, übernimmt die Atmung und die Mantelhöhle fällt weg. Diese Veränderung zieht das Verschwinden des Wasserstroms und des Osphradiums nach sich; die Aufgabe des letzteren wird ganz von den Rhinophoren übernommen. Was die Homologie der respiratorischen Fortsätze anbelangt, so hat man behauptet, daß sie den Parapodien angehören und auch, daß es Mantelfortsätze seien oder Fortsätze der allgemeinen Körperwand. Fälle wie *Pleurobranchia* und *Umbrella* scheinen darauf hinzuweisen, daß beide Auffassungen richtig sein können und daß man jede Art besonders studieren muß.

Die Frage nach der Funktion des Osphradiums habe ich bis hierher aufgeschoben, um zuvor diese verschiedenen Punkte klarzulegen. Sie scheinen eine ausreichende Erklärung zu liefern, sowohl für seine Funktion, wie auch für seine Lage. Seine Funktion ist ähnlich der der Rhinophoren. Seine Entwicklung steht in direktem Verhältnis zum Wasserstrom, in indirektem zur Entwicklung der Rhinophoren.

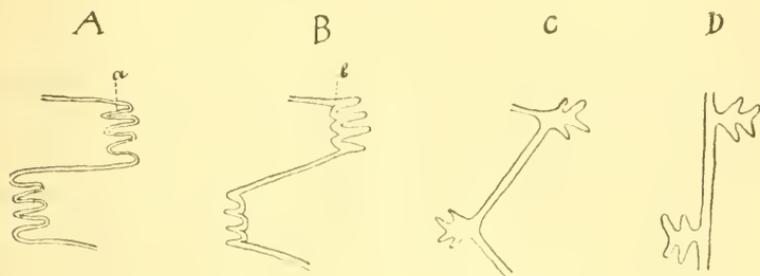
Daß diese Erklärung des Osphradiums natürlich und richtig ist, wird vielleicht noch einleuchtender durch einen Vergleich mit ähnlichen Phänomenen bei luftatmenden Tieren. Falls ein bestimmter Luftstrom vorhanden ist, der das Respirationsorgan versorgt, findet sich ein spezialisiertes Riechepithel in diesem Strome und ein spezialisiertes, äußeres Organ, das der Leitung dient, wie bei den Prosobranchiaten. Andererseits sehen wir bei den Insekten, wo kein besonderer lokalisierter Strom vorkommt, das Geruchsorgan eine vorragende Stellung in der Kopfgregion einnehmen, wie bei den Opisthobranchiaten.

Noch eine andere Frage muß erörtert werden, nämlich die Abweichungen im Kiemenbau, die wir bei den beiden Typen beobachteten.

Die Kieme vom *Aplysiatypus*, die für die *Cephalaspideen* und die *Anaspideen* charakteristisch ist, steht weit vom Körper ab und bildet mit dessen großer Axe einen annähernd rechten Winkel; bei den *Notaspideen* dagegen, wo die Kiemen durchgehends vom Mantel nur unvollkommen geschützt sind, liegen sie dem Körper

dicht an und sind seiner großen Achse mehr oder weniger parallel, oder, wie wir uns ausdrückten: in dem einen Fall ist die Teilungsebene senkrecht zur Körperachse, im anderen Fall parallel. Dies wird, wie bereits angedeutet, zustande gebracht durch eine Verlängerung des abführenden Teils der Kieme und dadurch, daß der zuführende Teil sich dicht an die Körperwand anlegt. Lamellare Entwicklung geht aus einer Annäherung des zu- und des ab-

Fig. 21.



führenden Gefäßes hervor. Fig. 21 stellt dies schematisch dar. A ist eine Kieme vom ersten Typus. Es ist augenscheinlich, daß jede Annäherung des abführenden Gefäßes an das zuführende oder an die Körperwand die Räume (*a*) in geschlossene Säckchen umwandeln würde, die für die Atmung nicht geeignet wären. Daher das Verschwinden der inneren Lamelle, wie B, *b* es zeigt. Fig. C zeigt ein weiteres Stadium in dem Prozeß und D stellt eine typische Kieme des zweiten, des Notaspideentypus dar.

Wichtigste Litteratur.

- 1) J. BERNARD, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. *Ann. des Sc. Nat.*, LIX, 1890.
- 2) BLOCHMANN, Die im Golfe von Neapel vorkommenden Aplysien. *Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel*, 1884, Nr. 5.
— Über die Drüsen des Mantelrandes bei *Aplysia* und verwandten Formen. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie*, Bd. 38, 1883.
- 3) A. G. BOURNE, On the supposed communication of the vascular system with the exterior in *Pleurobranchus*. *Quart. Jour. Micr. Sc.* (2), Vol. 25, 1885, p. 429.
- 4) BOUVIER, Sur l'organisation des Actéons. *Société de Biologie*, 7. Jan. 1893.
- 5) W. CLARK, Mémoire sur les Bullides. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 2. Ser., 1850, Vol. VI, p. 98.
- 6) J. T. CUNNINGHAM, Notes on structure and relation of kidney of *Aplysia*. *Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel* (4), 1883.
- 7) FLEMMING, Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. 6, 1870.
— Die Haare tragenden Sinneszellen an der Oberhaut der Mollusken. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. 5, 1869.
- 8) P. FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*.
- 9) V. GRABER, Über die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe. *Biol. Centralbl.*, Bd. 8, p. 743, 1889.
- 10) B. HALLER, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. *Morphol. Jahrb.*, Bd. 9, 1884.
- 11) HANCOCK, On the olfactory apparatus of the Bullidae. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, Series 2, t. IX, 1852.
- 12) H. v. JHERING, *Das Nervensystem und die Phylogenie der Mollusken*. Leipzig 1879.
- 13) H. DE LACAZE-DUTHIERS, Histoire anatomique et physiologique du *Pleurobranche orangé*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 4. Ser., vol. XI, 1859, p. 257.
— Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. *Archiv de Zool. expér.*, ser. 1, t. 1.
- 14) ARNOLD LANG, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Lieferung III, Mollusca*, 1892.

- 15) R. LANKESTER, Mollusca in Encyc. Brit.
 - 16) G. MAZZARELLI, Monografia delle Aplysiidae. 1893.
 - 17) MOQUIN-TANDON, Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée. Ann. Sc. Nat. Zool., 5. ser., t. 14, 1870.
 - 18) G. PELSENER, L'innervation de l'osphradium des Mollusques. Comptes Rend., t. 109, 1889, p. 534.
 - 19) B. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 22, 24, 27, 1888—92.
 - 20) J. W. SPENGLER, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35, 1881.
 - 21) A. VAYSSIÈRE, Recherches anatomique sur les mollusques de la famille des Bullidés. Ann. Sc. Nat. Zool., 6. ser., t. 9, 1879—80.
— Recherches zoologiques et anatomiques sur les mollusques opisthobranches du Golfe de Marseille. Ann. du Musée d'Hist. Nat. de Marseille, Zoologie, Tome 2.
 - 22) Die folgende Arbeit enthält wichtige Beobachtungen über die Mantelorgane einiger Opisthobranchiata.
Beiträge zur Anatomie der Gattung Siphonaria von Dr. AUGUSTUS KÖHLER in Gießen, aus den Zoologischen Jahrbüchern von SPENGLER in Gießen. Siebenter Band, 1893.
-

Figurenerklärung.

Fig. 1. *Aplysia depilans*. A mit ausgestreckten Parapodien kriechend. *au* Auge, *ex.s* Ausströmungssipho, *g.f* Geschlechtsfurche, *l.par* linkes Parapodium, *r.par* rechtes Parapodium, *rhin* Rhinophora. B ruhend. Die Parapodien greifen übereinander. C in ungenügend durchlüftetem Wasser. Die Parapodien sind weit ausgestreckt, der Mantel erhoben, die Kieme ragt hervor. *an* After, *ex.s* Ausströmungssipho, *g.o* Geschlechtsöffnung, *h.d* Hypobranchialdrüse, *in.s* Einströmungssipho, *m* Mantel, *m.d* Manteldrüse, *n.o* Nephridialöffnung, *os* Osphradium.

Fig. 2. *Aplysia depilans*. Schematischer Querschnitt. *ct* Ctenidium, *hd* Hypobranchialdrüse, *md* Manteldrüse, *m.h* Mantelhöhle, *nier* Niere, *pa* Parapodien, *n* innerer Winkel der Mantelhöhle, *s* Öffnung zur Schalenhöhle, *sh* Schale, *v* Eingeweide.

Fig. 3. *Aplysia depilans*. Schematische Darstellung der Kiemenfaltung.

Fig. 4. *Aplysia depilans*. Querschnitt des Osphradiums. *ce* Wimperepithel, *ct* Konnektivgewebe, *n* der Nerv, welcher durch das Ganglion geht, *ne* Neuralepithel.

Fig. 5. *Aplysia depilans*. Schnitt, welcher das Branchialganglion (*bg*) und das Ganglion des Osphradiums (*os.g*) zeigt. *mn* Mantelnerv, *br.n* Branchialnerv, *ef.v* abführendes Gefäß.

Fig. 6. *A. dep.* Ein Schnitt durch das Osphradium, welcher die Verbindung zwischen Epithel und Ganglienzellen zeigt.

Fig. 7. *A. dep.* A und B wimperlose Zellen über dem Ganglion des Osphradiums. C Wimperzellen, welche die Grube des Osphradiums umgeben.

Fig. 8. *Aplysia limacina*, mit getrennten Parapodien (*pa*).

Fig. 9. *Apl. lim.*, der Siphonalnerv mit zerstreuten Ganglienzellen.

Fig. 10. *Notarchus neapolitanus*. A Seitenansicht. *pa* verschmolzene Parapodien, *o* Parapodialöffnung, *rhin* Rhinophora. B die Parapodialhöhle ist geöffnet. *ct* Ctenidium, *in.s* Einströmungssipho, *m* Mantel, *o* Parapodialöffnung, *os* Osphradium, *r* Rectum.

Fig. 11. *Notarchus*. Osphradium mit der Lippe *l*, die das Osphradium abschließen kann, *osg* Ganglion des Osphradiums.

Fig. 12. *Oscanius* (*Pleurobranchus*) *membranaceus*. *an* After, *ct* Ctenidium, *dr* Drüse, *go* Geschlechtsöffnung, *no* Nephridialöffnung, *pa* Parapodium, *rhin* Rhinophora.

Fig. 13. *Oscanius*. Schema, das die Art der Kiemenfaltung zeigen soll.

Fig. 14. *Pleurobranchia meckelii*. A Seitenansicht. *an* After, *ct* Ctenidium, *dr* Drüse, *f* Fuß, *go* Geschlechtsöffnung, *n* Nephridialöffnung, *p* Saum von Fortsätzen, *rhin* Rhinophoren. B Schwimmstellung. *m* Metapodium. C Vergrößerte Ansicht der vor der Kieme gelegenen Drüse. Die Pfeile zeigen die Richtung des Wasserstromes an.

Fig. 15. Lage des Afters und der Nephridialöffnung zur Kieme. A ursprüngliche Anordnung. B Verhalten bei *Aplysia*. C bei *Oscanius*. D bei *Pleurobranchia*.

Fig. 16. *Umbrella mediterranea*. *an* After, *c* Spalte im Fuße, *ct* Ctenidium, *f* Fuß, *m.pr* Mantelfransen, *rhin* Rhinophora, *sh* Schale.

Fig. 17. *Umbrella med.* Äußere Ansicht und Schnitt durch den Mantelrand. *dr*¹ und *dr*² Drüsen, *o* Öffnung der Drüsen, *se* das Epithel, welches die Schale erzeugt, *sh* Schale.

Fig. 18. *Acera bullata*. A Seitenansicht. *rhin* Rhinophoren. B Querschnitt der Kopfreion. B Querschnitt der Kopfreion durch die Rhinophoren.

Fig. 19. *Bulla striata*. C Kopfschild, *rhin* Rhinophoren, *pa* Parapodien.

Fig. 20. *Acteon*. *an* After, *op* Operculum.

Fig. 21. Schema zur Erläuterung des hypothetischen Überganges von der Kieme von *Aplysia* (A) zu der von *Oscanius* (D).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [NF_21](#)

Autor(en)/Author(s): Gilchrist John D. F.

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Anordnung, Correlation und Funktion der Mantelorgane der Tectibranchiata. 408-459](#)