

Untersuchungen

über den anatomischen und histologischen Bau der

Brachiopoda Testicardinia.

Von

Dr. J. F. van Bemmelen,

Assistent am zoologischen Laboratorium der Niederländischen Reichsuniversität zu Utrecht.

Hierzu Tafel V—IX.

VORWORT.

Die Anatomie der Brachiopoden ist mehrmals Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, wie man aus der beigegebenen Zusammenstellung der darüber bestehenden Schriften sehen kann. Besonders Huxley und Hancock sind es, die sich darum verdient gemacht haben. Die Untersuchungen des letzteren kennzeichnen sich durch Genauigkeit und Umfang der Beobachtungen, während die zahlreichen dazugehörigen Bilder sehr schön und wahrheitsgetreu gezeichnet sind.

In anatomischer Hinsicht habe ich dann auch zu diesen Untersuchungen wenig hinzuzufügen. Anders gestaltet sich die Sache wenn auch die Histologie der Gewebe in Betracht gezogen wird. Hierüber hat Hancock nur kurze Notizen geliefert, und auch nur dürftige Zeichnungen angefertigt. Es war ja auch gar nicht seine Absicht über die histologische Beschaffenheit der Brachiopoden eingehende Untersuchungen anzustellen. Ausserdem waren die Hilfsmittel dazu in den fünfziger Jahren noch bei weitem nicht so vollkommen wie heute.

Auf diese Lücke in unseren Kenntnissen wurde meine Aufmerksamkeit von Prof. C. K. Hoffmann hingelenkt, und unter seiner Leitung fing ich im Leidener Laboratorium diese Unter-

suchungen an. Für seinen freundlichen Rath und Hülfe danke ich ihm ergebenst.

Eine Frage besonders ist es, welche Hancock gänzlich ungelöst gelassen hat: die nach dem feineren Bau der Geschlechtsorgane. Durch die Schrift der Gebrüder Hertwig: „die Cölomtheorie“, bekam diese Frage eine höhere Wichtigkeit. Es freute mich daher, im Stande zu sein den histologischen Bau der Brachiopoden an reichem und ziemlich gut conservirtem Material unter der Leitung von Prof. O. Hertwig selbst nachforschen zu können. Für die Hülfe, die er mir dabei zukommen liess, spreche ich hier öffentlich meinen Dank aus.

Das hier bezeichnete Material ist grösstentheils auf den zwei letzten Expeditionen des Niederländischen Schoners „Willem Barents“ bei Draggungen im Barentsmeere gesammelt, und mir von der königlichen zoologischen Gesellschaft „Natura Artis Magistra“ zu Amsterdam zur Untersuchung freundlichst anvertraut. Für dieses Zutrauen bin ich der Gesellschaft zu grossem Dank verpflichtet.

Die in diesen Sammlungen enthaltenen Arten waren *Waldeheimia cranium*, *Terebratulina caput-serpentis* und *Rhynchonella psittacea*. Weiter standen mir zur Untersuchung einige Exemplare von *Terebratula vitrea* aus der zoologischen Station zu Neapel zu Gebot. Obwohl prachtvoll conservirt, waren diese Letzteren zur histologischen Untersuchung weniger geeignet wegen der grossen Zartheit ihrer Gewebe, welche sehr leicht Schrumpfung hervorrief.

Von der ziemlich umfangreichen Literatur über den Bau der Brachiopoden sowie von den verschiedenen Ansichten betreffs der systematischen Stellung dieser Thiere habe ich eine chronologische Zusammenstellung an die Abhandlung hinzugefügt.

Geschichtlicher Rückblick.

Die ersten Beschreibungen von Brachiopodenschalen findet man bei *Fabius Columna*¹⁾ (1616) und *Martin Lister* (1678), welche sie *Conchae anomiae* nannten, statt welchen Namen schon 1696 *Llhwyd*²⁾ die Bezeichnung *Terebratula* vorschlug. Lin-

1) *Fabius Columna*, De Purpura.

2) *Llhwyd*, *Lithophyllaciï Britannici Iconographia*.

naeus aber führte 1768 den Namen *Anomia* wieder ein¹⁾, und ausserdem beschrieb er eine der Schalen *Lingula*'s unter dem Namen *Patella unguis*, da er mit dem Bestehen einer zweiten Schale unbekannt war. In diesem Irrthum befanden sich auch *Rumpe* und *Favanne*, welche dadurch veranlasst wurden die Schale mit dem häutigen Gehäuserudiment von *Limax* zu vergleichen. *Chemnitz* war der Erste, der beide Schalen sah; nichtsdestoweniger nannte er das Thier *Pinna unguis*.

Die ersten guten Bilder der *Terebratulidengehäuse* und, was wichtiger ist, die ersten guten Beschreibungen der darin lebenden Thiere gab im Jahre 1766 *Pallas*²⁾. Er gebraucht wie *Linnaeus* den alten Namen *Anomia*. Von *Gründler*³⁾ wurde dann 1774 zum ersten Male eine gute Abbildung des Wohnthieres gegeben, und zwar einer *Terebratulina caput-serpentis*; während *O. F. Müller*⁴⁾ 1781 eine *Crania* zeichnete, der er den Namen *Patella anomala* gab, welcher von *Cuvier* in *Orbicula* umgeändert wurde.

*Poli*⁵⁾ bildete dasselbe Thier 1792 nochmals ab und nannte es *Criopus*.

Erst im Jahre 1789 bemerkte *Bruguière*⁶⁾ die Uebereinstimmung zwischen *Lingula* und den *Terebratuliden*. Mit dem letzteren Namen bezeichnete er wiederum alle diejenigen *Brachiopoden*, deren eine Schale hinten durchbohrt ist, mit *Anomia* dagegen nur ein *Lamellibranchiergeschlecht*, das in seinen äusseren Formen einigen *Brachiopoden* so sehr ähnlich sieht, dass es von *Linnaeus* diesen zugerechnet worden war. Auch nach der von *Bruguière* gemachten Trennung wurde es stets als Uebergangsstufe zwischen *Brachiopoden* und *Lamellibranchiern* betrachtet.

Bruguière sah auch zum ersten Male den Stiel der *Linguliden* und verglich dieses Organ nicht nur dem viel kürzeren der *Terebratuliden*, sondern auch demjenigen der *Lepadiden*. Auch später sind die *Cirripedien* noch öfters als den *Brachiopoden* verwandt betrachtet. *Lingula* wurde von *Bruguière* zu einem

1) *Linnaeus*, *Systema Naturae*, 12^{te} Auflage.

2) *Pallas*, *Miscellanea Zoologica*, 1766.

3) *Gründler*, *Der Naturforscher*, Bd. I u. II, 1774.

4) *O. F. Müller*, *Zoologia Danica*, 1781.

5) *Poli*, *Testacea utriusque Siciliae*, II, 1792.

6) *Bruguière*, *Encyclopédie méthodique*, 1789.

eigenen Genus erhoben, das von Lamarck und Cuvier übernommen wurde.

Es war Cuvier, der zuerst den anatomischen Bau der die schon vielfach besprochenen Gehäuse bewohnenden Thiere erforschte. Seine Untersuchungen legte er in einer im Jahre 1797 erschienenen Abhandlung über die Anatomie von *Lingula anatina* (1) nieder. Sie führten ihn zu der Schlussfolgerung, dass zwischen *Lingula* und den gewöhnlichen Lamellibranchiern ein erheblicher Unterschied besteht. Desshalb erhebt er *Lingula* zu einer selbständigen Molluskengruppe, welcher er auch die Terebratuliden zuzählt, weil er trotz der mangelhaften ihm zu Dienste stehenden Beschreibungen dieser Thiere ihre Uebereinstimmung mit *Lingula* sehr richtig erkannt hatte. Als Merkmale dieser neuen Gruppe hebt er Folgende hervor: das Fehlen eines Kopfes und Fusses (im Sinne des Molluskenfusses); das Vorkommen zweier häutiger, mit fadenförmigen Anhängen besetzter und im Umkreise des Mundes eingepflanzter Arme; und die Lagerung der Kiemen in den Mantellamellen. Ausserdem aber weist er noch auf manche Unterschiede zwischen gewöhnlichen Bivalven und *Lingula* hin, wie auf den Mangel eines Schlossbandes zwischen den Schalen, die eigenthümliche Lage und die grössere Zahl der Muskeln und den einfachen Bau des Darmkanales bei *Lingula*.

Auch die Ausführungsgänge der Geschlechtsprodukte fand er, deutete sie aber als seitliche Herzen, ein Irrthum, der erst 1854 von Huxley berichtigt wurde.

Erst im Jahre 1807 bekam die neue Cuvier'sche Gruppe von Duméril¹⁾ den Namen Brachiopoden, und unter diesem wurde sie von Lamarck²⁾ in seine Abtheilung der Conchylifera monomyaria aufgenommen. Er vereinigt aber unter dem Namen Brachiopoden nicht nur die jetzt noch so genannten Thiere, sondern auch die Rudisten, obwohl schon Cuvier diese von den ersteren getrennt hatte.

1824 schlug de Blainville³⁾ für die Cuvier'sche Ordnung den Namen Palliobranchia vor, welcher aber nicht zur allgemeinen Geltung gelangte, wahrscheinlich weil de Blainville selbst von seiner ersten Meinung, die Athmungsorgane seien im Mantel

1) Duméril, *Traité élémentaire d'histoire naturelle*, 1807.

2) Lamarck, *Animaux sans vertèbres*, 1818.

3) de Blainville, in „*Dictionnaire des Sciences naturelles*,“ T. XXXII, Seite 298.

zu suchen, wie Cuvier gesagt hatte, schon 1828 zurückkehrte¹⁾ und mit Pallas die Arme als die Stellen des Gasaustausches ansieht.

Die zweite anatomische Untersuchung der Brachiopoden, welche zur Oeffentlichkeit gelangte, ist die von Owen 1835 (2). Er untersuchte *Waldheimia australis*, weiter eine Art *Discina* (von ihm *Orbicula* genannt) und eine *Lingula*. Er betrachtet die Brachiopoden als eine Molluskengruppe, welche zwischen die Lamellibranchier und die damals noch zu den Weichthieren gezählten Tunicaten einzureihen sei. Mit den ersteren zeigen sie nach ihm eine auffallende Uebereinstimmung in der Natur und der Form der Schutzorgane. In einzelnen Hinsichten achtet er sie höher organisirt, so seien die Arme complicirter gebaut als die Lippenanhänge der Lamellibranchier, und in erster Linie stehe ihr Muskelsystem auf einer höheren Stufe der Entwicklung, da auch das Schliessen der Schalen durch Muskeln stattfindet. Zweitens vergleicht er die Brachiopoden mit den Tunicaten und findet eine Uebereinstimmung zwischen den Mantellamellen der ersteren und der Wand der Athemhöhle bei den letzteren, welche Theile nur der Form nach verschieden, aber in Lage und einfachem Baue gleich seien. Der Raum zwischen den beiden Mantelhälften der Brachiopoden könne seiner eigenthümlichen Form wegen nicht zum Herbeiführen der Nahrung nach dem Munde dienen, daher sich die Mundarme so stark entwickelt haben. Den Stiel der Brachiopoden finde man unter den Tunicaten bei *Boltenia* wieder.

Owen's Schlussfolgerung ist, dass in allen Hauptmerkmalen die Brachiopoden den Lamellibranchiern gleich seien, wesshalb sie nicht als eine selbständige Klasse betrachtet werden dürften, wie dies schon damals von Einzelnen behauptet zu sein scheint.

Nichtdestoweniger hat die vollkommene Symmetrie des Brachiopodenkörpers in Bezug auf eine durch die Mittellinie der beiden Schalen gelegte Ebene auf Owen wie es scheint solchen Eindruck gemacht, dass er, statt von linker und rechter Schale zu sprechen, wie es sich nach dem Lamellibranchiertypus gehörte, die Bezeichnungen durchbohrt und undurchbohrt vorzieht. Einmal selbst gebraucht er den Ausdruck „upper valve“, und vom Darmkanale sprechend sagt er, dass er sich zuerst aufwärts, dann rechts wendet. Hier wurde ihm wahrscheinlich die Wahrheit zu mächtig,

¹⁾ de Blainville, in „Dictionnaire des Sciences naturelles“, T. LIII, Seite 131.

denn diese Ausdrücke könnte er nur gebrauchen, wenn er sich das Thier mit den Schalen nach oben und unten gekehrt denkt.

1845 wurde die Anatomie *Lingula's* auf's Neue untersucht von Carl Vogt (7), der 1851 seine Meinungen über den Bau der Brachiopoden in seinen zoologischen Briefen darlegte. Durch den Satz, dass die Brachiopoden zu den Lamellibranchiern gehören, gebunden, versucht er's, ihren Bau mit dem Schema der zweiklappigen Muscheln gewaltsam in Uebereinstimmung zu bringen. Mit dem Stiel weiss er aber nichts anzufangen, denn nach seiner Deutung liegt dieses Organ an der Rücken-, statt an der Bauchseite, ist also dem Fusse der Lamellibranchier nicht gleichzustellen.

Die Meinungen Vogt's sind von den meisten damaligen Zoologen getheilt worden, z. B. von Deshayes und Agassiz, wiewohl viele, wie Owen, durch die merkwürdige Symmetrie des Brachiopodenkörpers in Zweifel versetzt zu sein scheinen. Wenigstens ärgert sich Vogt darüber, dass viele Forscher von Rücken- und Bauchschale sprechen, statt, wie es sich gehöre, von rechter und linker Schalenklappe.

Einer der Gründe, welche für die Verwandtschaft der Brachiopoden und Lamellibranchier zu sprechen schienen, war die äussere Uebereinstimmung zwischen einzelnen Formen der Ersteren und dem Geschlechte *Anomia* unter den Letzteren, mit welchem schon Pallas und Linnaeus die Brachiopoden verwirrt hatten. Aber schon 1847 erhob Steenstrup (10) gegen diese Vergleichung Widerspruch und zeigte, dass *Anomia* nur in untergeordneten Sachen sich von den übrigen Lamellibranchiern abweichend verhält, die Brachiopoden dagegen so sehr von ihnen verschieden seien, dass sie mit ihnen und mit Mollusken überhaupt nicht verwandt sein könnten.

1848 sprach er sich nochmals in diesem Sinne aus und machte die kühne Behauptung, dass die Brachiopoden den Anneliden und unter diesen *Serpula* am nächsten stehen.

Die Ansichten Steenstrup's scheinen nicht in weiten Kreisen bekannt geworden zu sein, obwohl er wie Morse (42) erwähnt, scharfe Angriffe darüber zu erleiden gehabt hat. Wahrscheinlich haben die meisten späteren Schriftsteller seine Abhandlungen darum nicht gekannt, weil dieselben in dänischer Sprache verfasst sind. Von der Weise, wie die Meinungen Steenstrup's und die damit gänzlich übereinstimmenden Morse's bekämpft wurden, findet man ein Beispiel in einer Aeusserung Verril's, übernommen von David-

son (50), „dass man in dieser Weise wohl jede Gruppe annelidulirens könnte.“

d'Orbigny (9) hob 1847 den Structurunterschied zwischen Brachiopoden- und Molluskenschalen und die Uebereinstimmung der Ersteren mit den Wohnzellen einiger Bryozoen hervor. Derselbe Unterschied wurde in denselben Jahren von W. J. Carpenter (4, 5, 8, 12, 14) in seinen „Reports on the microscopic Structure of Shells“ erläutert.

1850 gerieth Hancock bei der anatomischen Untersuchung einiger Süßwasserbryozoen¹⁾ zu dem Schlusse, dass die Bryozoen einerseits den Tunicaten, anderseits den Brachiopoden verwandt seien. Die Letzteren betrachtet er noch immer als eine den Lamellibranchiern am nächsten stehende Abtheilung der Acephalen Mollusken. Um dies zu beweisen benutzt er selbst noch ihre Aehnlichkeit mit Anomia, deren Kiemen er als Lippenanhänge deutet, während der Fuss nach ihm fehle.

Als Gründe für die Beziehung zwischen Brachiopoden und Bryozoen erwähnt er die Uebereinstimmung der Arme bei den Ersteren mit dem Tentakelapparate bei einigen Formen der Letzteren, bei welchen diese Anhänge auf zwei Träger zu beiden Seiten des Mundes eingepflanzt stehen. Diese Träger seien die Homologa der Brachiopodenarme, die Tentakeln selbst dagegen entsprächen den Cirren auf diesen Armen. Bei beiden Gruppen sind im Falle, dass diese Vergleichung richtig sei, die Arme hohl und die Cirren zäh und nicht contractil. Auch in den Verdauungsorganen und in erster Linie im Muskelsysteme sieht Hancock grosse Uebereinstimmung. Er macht aber auch auf viele Unterschiede aufmerksam, so auf das Fehlen der Fortpflanzung durch Knospen und demzufolge auch den Mangel der Stockbildung bei den Brachiopoden. Diesen Untersuchungen Hancock's stimmte Huxley gänzlich bei. Als dann auch 1850 Milne Edwards Bryozoen und Tunicaten zu einer selbständigen Klasse mit dem Namen Molluscoïdea vereinigte, fügte Huxley 1853 die Brachiopoden hinzu.

Unterdessen wurde die grosse Verschiedenheit der Brachiopoden von Anomia nochmals 1853 von Forbes²⁾ und 1854 von Lacaze-Duthiers³⁾ klar zu Tage gestellt.

¹⁾ A. Hancock, On the anatomy of freshwater-Bryozoa. *Annals and Magazine of Nat. Hist.* 2 Ser. Vol. V, 1850.

²⁾ E. Forbes, *British Mollusca*, Vol. II.

³⁾ H. Lacaze-Duthiers, *Annales des Sciences Nat.* 4 Série, Vol. I.

1854 erschien ein kurzer mit zwei hässlichen Holzschnitten ausgestatteter Aufsatz Huxley's (15, 17), welcher nichtdestoweniger die wichtigsten Entdeckungen auf dem Gebiete der Brachiopodenanatomie enthält. Zunächst stellt sich aus dieser Abhandlung heraus, dass Vogt's Deutung damals schon allgemein verlassen war, denn fortwährend wird in ihr von Rücken- und Bauchschale geredet. Dasselbe findet man in den zu gleicher Zeit erschienenen Arbeiten Owen's und Hancock's.

Huxley entdeckte erstens, dass der Darm bei *Waldheimia flavescens* und *Rhynchonella psittacea* blind aufhört und nicht wie Owen 1853¹⁾ behauptet hatte durch einen Anus an der Bauchseite in der Mittellinie des Körpers ausmündet. Weiter sah er zum ersten Male die Längs- und Quermembranen, welche zwischen Darm und Leibeswand ausgespannt sind, und gab den Letzteren den Namen der Gastro- und Ileoparietalbänder. Seine dritte Entdeckung war, dass die sogenannten Seitenherzen Cuvier's, deren trichterförmige Ausmündung in die Leibeshöhle schon von Vogt entdeckt war, auch eine Oeffnung nach Aussen besitzen. Huxley erwähnt, dass auch Hancock durch seine Untersuchungen zu demselben Resultate gekommen war, und ausserdem beobachtet hatte, dass vom oberen Ende der Trichterkanäle überhaupt keine Gefässe zum Mantel und zu den Eingeweiden entspringen. Durch diese Befunde kam Hancock auf die Vermuthung, dass die Seitenkanäle keine Herzen, sondern Ausführungsgänge der Geschlechtsproducte seien.

Zuletzt entdeckte Huxley das birnförmige Bläschen auf der dorsalen Seite des Darmkanales und die gleichen Gebilde unterhalb der Trichterkanäle. Die Bedeutung dieser Bläschen ist bis jetzt noch unerklärt.

Infolge seiner Untersuchungen stimmt Huxley der Ansicht Hancock's bei, wonach die Brachiopoden den Bryozoen am nächsten verwandt seien und zwischen diesen und den Lamellibranchiern eine Uebergangsstufe bilden. Als Beweise hebt er hervor, dass der Darmkanal wie bei Bryozoën neural gebogen ist, dass die Arme dem Lophophor einzelner Bryozoën zu vergleichen und einige Muskeln denen der Avicularien sehr gleichartig seien. In der „English Cyclopaedia, Nat. Hist. Vol. III, 1855“, nennt er diese Muskeln; es sind die *Occlusores* und *Divaricatores*.

¹⁾ R. Owen, On the anatomy of *Terebratula*, in „Introduction to the Classification of Brachiopoda, von T. Davidson“, 1853.

Dieselben Meinungen findet man wieder in Hancock's grossen Untersuchungen (22, 23), welche, mit zahlreichen grossen Tafeln ausgestattet, 1858 erschienen.

Darin bestätigt er die obengenannten, von ihm selbst und Huxley gemachten wichtigen Entdeckungen, und forscht dem Bau aller Organe genau nach. Seine Schlussfolgerungen sind dieselben wie 1850, nur arbeitet er die Vergleichung der Brachiopoden mit Tunicaten und Bryozoën weiter aus. So sucht er die Homologa der Musculi adjustores in den Retractores der Polypen und den Deckelmuskeln bei Paludicella, an welchem Thiere er auch Muskeln findet, deren Wirkung mit der der Parietales bei den Inarticulaten Brachiopoden übereinstimmt.

Ein wichtiger Punct, worin seiner Meinung nach die Brachiopoden sich den Tunicaten gleich verhielten, sei das lacunäre Blutgefässsystem, wiewohl die Bluträume der Ascidien enge Spalten geworden seien, infolge der starken Entwicklung des Atrialraumes. Bei beiden Gruppen bestehe weiterhin ein enger Zusammenhang zwischen Mantel und Schale, denn der Erstere bildet Ausläufer in Letztere.

Bei Tunicaten enthalten diese zwar deutliche Gefässe, was bei Brachiopoden gar nicht der Fall ist, aber dennoch hält Hancock diese Papillen für homolog. Im Allgemeinen achtet er die Brachiopoden höher organisirt als die Tunicaten, dagegen niedriger als die Lamellibranchier, an deren Verwandtschaft mit den Brachiopoden er noch immer festhält. Nur in der Entwicklung des Muskelsystems stehen die letzteren höher.

Zur selben Zeit ungefähr, in welcher Hancock's Arbeit erschien, schrieb Gratiolet zwei Monographien (21, 26), die erste über die Anatomie der *Waldheimia australis*, die zweite über die von *Lingula anatina*. Wiewohl die Untersuchungen Huxley's und Hancock's ihm bekannt wurden, bevor er diese letztere veröffentlichte, bleibt er dabei, der Owen'schen Ansicht in Bezug auf die sogenannten seitlichen Herzen zu huldigen.

In anderen Hinsichten sind seine Untersuchungen sehr genau. Allerlei Thatsachen, z. B. das Vorkommen geringelter, in echten Follikeln des Mantelrandes eingepflanzter Haare, weiter die Structur und die Lage der Muskeln und der Arme, die vollkommene Symmetrie der Organe, der merkwürdige Zusammenhang von Körper und Schale, die eigenthümliche Lage und Bau der Athmungsorgane, gaben Gratiolet die Ueberzeugung, dass die Brachiopoden

sehr weit von den Lamellibranchiern entfernt stehen, mit Tunicaten überhaupt nichts gemein haben, aber dagegen Spuren einer Verwandtschaft mit Crustaceen bemerken lassen. So vergleicht er ihre Armen den Kiemen der Letzteren.

In seinen allgemeinen Ansichten entfernt sich Gratiolet also weit von Hancock, nähert sich dagegen denjenigen Steenstrup's, dessen Untersuchungen er aber nicht erwähnt.

Eine übersichtliche Darstellung der Molluscoïden-Merkmale und des Zusammenhanges der unter diesem Namen vereinigten drei Thiergruppen findet man in dem Lehrbuche von Carus und Gerstäcker (1868—1875).

Von der Classe der Molluscoïdea wird darin gesagt, dass sie nur die gedrungene, seitlich symmetrische Körperform mit den Mollusken gemeinsam haben, eine Form, an welcher niemals Gliederung auftritt.

In allen anderen Hinsichten entfernen sie sich so weit von den Mollusken, dass sie als ein selbständiger Formenkreis zu betrachten seien.

Der grösste Unterschied sei, dass bei Mollusken der animale Theil des Körpers vom vegetativen scharf getrennt sei, bei Molluscoïdea dagegen eine solche Grenze gänzlich fehle. Eine Vergleichung des Molluscoïdenkörpers mit dem der Mollusken habe dann auch nur die Bedeutung eines Hilfsmittels, denn vom Molluskenschema ausgehend, gelange man bei den Molluscoïdea nur zu negativen Merkmalen. Hieraus gehe die Unnatürlichkeit der Verbindung dieser beiden Gruppen hervor. Die meisten Analogien beständen noch zwischen Tunicaten und Acephalen Mollusken.

Diesen negativen Verhältnissen gegenüber stehen nach Carus und Gerstäcker sehr positive in Bezug auf die Verwandtschaft der drei Molluskengruppen zu einander. Denn die Kiemenhöhle der Tunicaten, der Schalenraum der Brachiopoden und die Tentakelscheide der Bryozoën seien unter sich homolog, ebenso die Arme der Brachiopoden, die Tentakeln der Bryozoën und die Kiemenbalken einzelner Tunicaten. Weiter hätten alle drei ein Ganglion zwischen Mund und Anus gemeinsam.

Eine der oben beschriebenen entsprechende Vergleichung, mit schematischen Figuren erläutert, findet man in Bronn's Malacozoä Acephala¹⁾.

¹⁾ H. G. Bronn, Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere, 1862.

Von Hancock's und Huxley's Ansichten entfernen sich also die hier genannten der Sechsziger Jahre hauptsächlich darin, dass die Brachiopoden von den Mollusken gänzlich entfernt werden.

Ein grosser Fortschritt zum besseren Verständniss der systematischen Stellung der Brachiopoden wurde 1860 und 1861 gemacht durch die Entdeckung ihrer Larven von F. Müller (29, 30) und Lacaze-Duthiers (31). Beide beobachteten, dass diese frei herumschwimmen und gegliedert sind in drei oder vier Segmente, deren vorderstes Augenflecke trägt. Müller sah ausserdem, dass die Larven zwei Mantellamellen haben, deren Rand mit langen Haaren umsäumt ist, weiter, dass neben den Augen zwei Gehörbläschen sich finden und dass die Larven nach einiger Zeit sich festheften, worauf die Setae abfallen und Augen und Gehörbläschen atrophiren.

Lacaze-Duthiers erforschte ausserdem die Anatomie des *Thecidium Mediterraneum*, dessen Larven er entdeckt hatte, und dessen Oviducte er mit denen *Bonellia's* vergleicht. Auch im Blutkreislauf sieht er Uebereinstimmung mit den Gephyreën.

In erster Linie aber waren es die 1869 veröffentlichten Entdeckungen Morse's (38, 40, 41) über die Entwicklungsgeschichte der *Terebratulina septentrionalis*, welche die Verschiedenheit der Larven dieses Thieres von denen der Mollusken und ihre Uebereinstimmung mit denen der gegliederten Würmer und mit vollkommen entwickelten Bryozoën klar zu Tage stellen. Morse war selber der Erste, diese Uebereinstimmung näher zu betonen, denn er schrieb zuerst 1870, und nochmals 1873 Abhandlungen über die systematische Stellung der Brachiopoden (39, 42), in welchen er, auch aus anatomischen Gründen, zu beweisen bestrebt ist, dass diese Thiere sowohl in ihrem allgemeinen Bau wie in dem aller einzelnen Organe mit Anneliden, besonders mit Tubicolen übereinstimmen, und dagegen von den Mollusken verschieden sind.

So gleiche der Stiel *Lingula's* dem Hinterleibe derjenigen Würmer, deren Körper eine deutliche Trennung in Thorax und Abdomen zeigt, den letzteren Theil in einem Rohre versteckt. Denn der Stiel ist bei *Lingula* stets beweglich, geringelt und von einer dicken Cuticula umkleidet, welche durch Ausführgänge von Drüsen, deren Secret zum Aufbaue eines Sandrohres dient, durchbohrt wird.

Spuren einer Segmentation findet er in den zwei Paar Ovidukten bei *Rhynchonella*, in der Lagerung der Muskeln und der Körpereinschnürung bei *Lingula*; dennoch betrachtet er den Brachiopodenkörper im Allgemeinen als ungegliedert, wie es auch bei

vielen Würmern der Fall sei, „unter andern bei den Chaetognathen“!

Er macht dann auf die grosse Gleichartigkeit der Rücken- und Bauchseite, die auch für gegliederte Würmer so typisch sei, aufmerksam. Die gedrungene Körperform achtet er als eine Erscheinung, die in allen Thierklassen bei einzelnen Formen sich wiederfinde.

Dem Mantel der Brachiopoden vergleicht er die Ringkragen, die bei einigen Würmern, besonders bei den mit grossen Kopfanhängen versehenen, vorkommen. Auch diese letzteren Hautduplaturen zeigen ja oft seitliche Längsspalten, wodurch sie in eine Rücken- und eine Bauchhälfte zerfallen. Die Schalen deutet er als Cuticula, sich vorzugsweise auf das Vorkommen der Mantelausläufer in ihnen stützend. Diese Ausläufer vergleicht er den feinen Anhängen des Matrixepithels, wie sie sich in den Cuticularporen bei Anneliden und Crustaceen finden.

Weiter betont Morse, dass bei Mollusken echte, hornartige Haare in Hautfollikeln niemals, bei Brachiopoden dagegen wie bei Anneliden in grosser Zahl gefunden werden. Bei Tubicolen sind diese Haare wie bei Brachiopoden auf den vordersten Körperteil beschränkt, sie sind beweglich und dienen oft zum Schutz der Athmungsorgane, gleich wie die Setae am Mantelrande bei Lingula die Mantelhöhle absperren können. In Bezug auf die Gewohnheit Lingula's Sandröhren zu bilden, macht er auf die merkwürdige Thatsache aufmerksam, dass alle diejenigen Würmer, deren Körper scharf in einen thoracalen und abdominalen Theil getrennt ist und die am Kopfe zwei spiralig gewundene Anhänge tragen, dieselbe Gewohnheit haben.

Auf der Wand der Leibeshöhle fand er eine Cilienbekleidung, welche die Leibeshöhle in fortwährender Bewegung hielt. In dieser Flüssigkeit befinden sich zellige Elemente. Dieselben Erscheinungen treffe man bei Gephyreën und denjenigen Anneliden, denen ein Gefässsystem abgeht.

Die Kopfarme der Tubicolen seien in ihrem Bau denen der Brachiopoden ganz gleich. Die zwei grossen, vom Ganglion infraoesophageum entspringenden, und nach hinten verlaufenden Nervenstränge der Brachiopoden, die in ein kleines Ganglion auslaufen sollten, vergleicht er den Seitensträngen, die bei vielen Würmern vom Schlundringe entspringen. Ob Quercommissuren daran vorkommen oder fehlen, scheint ihm von geringer Bedeutung.

Die Genitalgänge der Brachiopoden sind ihm die Homologa

der Segmentalorgane bei Anneliden, welche ja auch bei vielen Arten nur in Ein- oder Zweizahl vorhanden sind. Die Geschlechtsdrüsen liegen bei beiden Gruppen an der Leibeshöhlenwand, und ihre Producte fallen in diese Höhle hinein.

Endlich findet er grosse Uebereinstimmung zwischen den Larven der Brachiopoden und denen verschiedener Würmer, namentlich der Rotatorien, während die ausgewachsenen Räderthierchen seiner Meinung nach den entwickelten Brachiopoden in vielen Hinsichten ähnlich seien.

Morse kommt zum Endresultate, dass die Brachiopoden, wie jede sehr alte Gruppe, Anknüpfungspunkte aufweisen zu jeder der aus demselben Stamme, hier also der gemeinschaftlichen Stammform der Würmer, gesprossenen Gruppe, die grösste Verwandtschaft aber mit den kopftragenden, sedentären Anneliden. Beide Gruppen betrachtet er desshalb als Seitenäste aus dem Chaetopodenstamme, die Brachiopoden aber als den älteren.

Gegen seine Meinung erhob sich von verschiedenen Seiten Widerspruch, so z. B. von Dall¹⁾, der die Brachiopoden zu den Mollusken zu zählen beharrt und von Stoliczka²⁾, der selbst die alte Vereinigung mit den Anomiidae aufrecht erhält, wiewohl Morse selbst noch einmal wieder ausführlich dargethan hat, dass Anomia eine echte Lamellibranchie und die Aehnlichkeit mit den Terebratuliden eine rein äusserliche ist.

King dagegen schliesst sich der Meinung Hancock's wieder an, wonach die Brachiopoden den Bryozoën am nächsten stehen. Dabei stützt er sich hauptsächlich auf die Entdeckung von Rhabdopleura, einem Meeresbryozoën mit einem Lophophor, wie er weiterhin nur bei Süsswasserbryozoën gefunden wird, und mit zwei Hautfalten an der Aussenseite der Tentakeln, die von Allmann als das Aequivalent des Mantels gedeutet wurden.

Die Aehnlichkeit zwischen den Larven der Brachiopoden und den ausgewachsenen Bryozoën, ist, wie oben kurz erwähnt, zuerst von Morse betont und zwar in seiner 1869 erschienenen Abhandlung „On the early Stages of Terebratulina septentrionalis“. Darin zeigt er, dass der Tentakelkreis um den Mund der Larven zuerst ringförmig ist, später hufeisenförmig. Die erste Form ist dem Tentakelring der Gymnolaemata ähnlich, die zweite achtet er dem Lophophor der Phylactolaemata gleich, dem auch die Arme der ausgewachsenen Brachiopoden schon von Hancock verglichen wurden.

¹⁾ Dall, in American Journal of Conchyliology, VI u. VII, 1870 u. 1871, und Americ. Naturalist, IV, pag. 510.

²⁾ Stoliczka, Palaeontographia Indica, 1872.

Die den Darm der Brachiopoden mit der Leibeswand verbindenden Häute scheinen Morse einige Aehnlichkeit mit dem Funiculus der Bryozoën zu zeigen. Dieser ist z. B. bei *Paludicella* doppelt, und Ovarium und Hoden sind beide an einen dieser Funiculi befestigt, ebenso wie die Geschlechtsdrüsen der Linguliden an den Ileoparietalbändern. Bei *Alcyonella* hingegen liegt das Ovarium an der Leibeswand (endocyst) wie bei allen Articulaten Brachiopoden.

Weiterhin zeigen die Larven der Bryozoen wie die der Brachiopoden bewegliche Haare. Morse setzt selbst die Möglichkeit voraus, dass Formen wie *Lepralia*, die mit einem Theile ihres Kalkgehäuses angewachsen sind und in der Wand desselben feine Porenkanäle aufweisen, dem *Thecidium* verglichen werden könnten, schlanke Formen dagegen, wie *Pedicellina* und *Loxosoma* (deren Stiel selbst retractil ist) der *Lingula*.

Im Allgemeinen aber scheint Morse, wie aus seiner Abhandlung von 1873 (42) hervorgeht, der Uebereinstimmung zwischen Brachiopoden und Anneliden eine höhere Bedeutung wie der zwischen ihnen und Bryozoën beizumessen.

Hyatt¹⁾ dagegen betrachtet die Bryozoën mit King als die nächsten Verwandten der Brachiopoden. King hat noch eine bemerkenswerthe Parallele gezogen, zwischen Brachiopoden und den *Bipinnaria*-Larven der Asteriden. Bei den letzteren findet sich wirklich auch ein langer Stiel am hinteren Leibesende und zwei symmetrische, tentakeltragende Arme am Vorderende; die Tentakeln sind mit Flimmerhaaren versehen. Der Darm verläuft zuerst nach der Rückenseite, dann in der Mittellinie nach hinten und mündet etwas seitwärts durch einen Anus nach aussen, ebenso wie es bei *Lingula* der Fall ist. Diejenigen Brachiopoden, deren Darm blind ausläuft, stammen seiner Meinung nach von Anusbesitzenden Formen.

Grosses Aufsehen erregten die 1873 veröffentlichten Entdeckungen Kowalewsky's (46) betreffs der ersten Theilungsstadien und der Anlage des Urdarmes und der Leibeshöhle bei verschiedenen Testicardines. Er beobachtete, dass die Furchung total und regelmässig ist, die Morula sich meistens durch Einstülpung in eine *Gastrula* umwandelt und aus dieser ein dreiblättriges Stadium hervorgeht durch Bildung und nachherige Abschnürung zweier symmetrischer Darmdivertikel. Der Hohlraum dieser Mesodermsäcke

¹⁾ A. Hyatt, Observations on Polyzoa, suborder Phylactolaemata in Proceedings of the Essex Institute, Massachusetts, Vol. IV u. V.

entwickelt sich zur Leibeshöhle, ihre Wände zum Peritonealepithel und zu Muskeln. Nur bei Thecidium ist dieser Entwicklungsgang etwas modificirt, wahrscheinlich in Folge des reicheren Nahrungsdotters.

Diese Entdeckungen bewiesen, dass die ersten Entwicklungsstadien der Brachiopoden eine merkwürdige Uebereinstimmung mit denen der Chaetognathen haben.

Morse's Meinungen werden in vielen Hinsichten von Gegenbaur getheilt. Während er in der ersten Auflage seiner „Grundzüge der vergleichenden Anatomie“ (1859) die Brachiopoden noch zusammen mit Tunicaten und Bryozoen zu den Mollusken stellt, erhebt er sie in der Auflage 1878 des „Grundrisses d. V. A.“ zu einer selbständigen Thierklasse und erklärt, dass sie mit den Mollusken wenig mehr als das äussere Gehäuse gemein haben und dass selbst dieses noch ganz verschiedenartig gebaut ist. Dagegen lässt sich die Abstammung der Brachiopoden von gegliederten Würmern seiner Meinung nach beweisen, nur sei ihre Organisation so gänzlich umgeändert, dass bei den ausgewachsenen Thieren nur noch Spuren der einstigen Aehnlichkeit mit Anneliden aufzudecken seien. Dieses weite Ablenken der Brachiopoden von allen anderen Thierklassen stimmt seines Erachtens mit der Thatsache, dass sie eine der ältesten darunter sind, eine Klasse, deren Blüthezeit schon längst vorüber, während die jetzigen Mitglieder nur die letzten Ueberlebenden einer Unzahl Arten aus früheren geologischen Perioden sind.

Durch die Gliederung in drei oder vier Segmente nimmt der Embryo nach Gegenbaur den Typus eines Annulaten an. Auch die Entwicklung eines Kopfschirmes und langer, beweglicher Bürstenhaare am Mantelrande nennt er Kennzeichen von Annelidenlarven. Die Lage der Schalen beweist ihm, dass sie mit Molluskenschalen durchaus keine Verwandtschaft haben. Die Ausbildung dieser Schalen sei der Grund, dass die Segmentation nicht weiter geht, sowie dass die Arme sich so stark entwickeln. Dagegen erklärt er die Entstehung der Schalen als eine Folge der Anpassung an eine sessile Lebensweise.

Gegen die Meinung, dass die Entstehung neuer Metamere in Folge der Schalenausbildung unterblieben sei, lässt sich behaupten, dass es auch freilebende Würmer giebt, deren Körper aus nur drei Segmenten besteht, z. B. die Chaetognathen, welche gerade in so vielen anderen Hinsichten mit den Brachiopoden übereinstimmen. Die Entstehung der Schalen durch Anpassung an die sessile Lebensweise wird zweifelhaft, wenn man in Betracht zieht, dass Lin-

gula frei lebt und wahrscheinlich auch nicht von angewachsenen Formen stammt.

Die bedeutende Entwicklung der Arme und der Mantelduplicaturen, in welchen letzteren bei den Testicardines selbst die Geschlechtsdrüsen ihren Platz finden, hat nach Gegenbaur die Grössenabnahme der übrigen Körpertheile zur Folge.

Die Vergleichung der Brachiopodenarme mit dem Tentakeltragenden Lophophor der Bryozoën, wie sie schon von so vielen gemacht war und welche Gegenbaur selbst 1859 Veranlassung giebt, diese Theile als Homologa zu betrachten; hält er 1878 für ebenso wenig durchführbar wie diejenige mit den Kiemenbüscheln der Tubicolen Anneliden, welche nach Morse diesen Armen gleichwerthig sein sollen. Grund dazu findet Gegenbaur in der Innervation der Arme durch das Untere Schlundganglion, während die Tentakeln der Bryozoën und der Chaetopoden vom Cerebralganglion mit Nerven versehen werden. Um also diese Kopfanhänge homologisiren zu können, würde man eine Wanderung von Ganglienmassen am Schlundringe entlang annehmen müssen.

Ob das ventrale Nervencentrum einem rückgebildeten Bauchnervenstrang gleich zu achten sei, hält Gegenbaur für noch unentschieden. Die geringe Entwicklung des Nervensystems betrachtet er als eine Folge der festsitzenden Lebensweise, ebenso das Fehlen der Sinneswerkzeuge bei den ausgewachsenen Formen. Diese letztere Behauptung findet eine grosse Stütze in dem Auftreten von Augen- und Gehörbläschen beim frei schwimmenden Larvenstadium.

Die Haare am Mantelrande entstehen auch nach Gegenbaur's Meinung in derselben Weise wie die Haare der Chaetopoden. Aus der Thatsache, dass einzelne Muskeln mit dem Integumente verbunden sind, schliesst er auf das Bestehen eines Hautmuskelsackes, aus welchem auch alle übrigen Muskeln hervorgegangen, aber in Folge der Schalenentwicklung selbständig geworden seien.

Die Gastro- und Ileoparietalbänder betrachtet er als Disseppimente zwischen den Metameren, besonders weil die Trichtermündungen der Genitalgänge sich darin befinden.

Vorausgesetzt, dass die Untersuchungen Hancock's über das Herz und das Gefässsystem richtig seien, stimmen diese Organe in Bezug auf ihre Lage dorsal vom Darne mit den gleichnamigen der Anneliden überein. Den in der Mittellinie befindlichen Theil betrachtet er als den wichtigsten in morphologischem Sinne, weil

die Mantelarterien mit ihren accessorischen Herzen secundäre, in Folge der Mantelausbildung entstandene Bildungen seien.

Die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte nennt Gegenbaur die Homologa der Segmentalorgane der Anneliden. Wo, wie bei *Rhynchonella*, zwei Paar vorhanden sind, entsprächen diese zweien sich folgenden Segmenten. In der Lage der Geschlechtsdrüsen sei auch Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei Anneliden und Gephyreën.

Der Aehnlichkeit zwischen Brachiopoden und Bryozoën scheint Gegenbaur wenig Bedeutung beizumessen, wenigstens in der letzten Auflage seines „Grundrisses“ vergleicht er die beiden Gruppen niemals unter einander, mit Ausnahme der oben erwähnten Behauptung in Bezug auf die Arme, welche eine Verwandtschaft verneint. Und er thut dies, obwohl er die Bryozoën zu der Abtheilung der Würmer stellt, mit welchen er die Brachiopoden verwandt rechnet.

1878 untersuchte Brooks (51) die älteren Larvenstadien von *Lingula* und beobachtete u. a., dass der Stiel erst spät auswächst. Vom Herzen und Gefässsystem sah er nichts, dagegen entdeckte er, dass die ganze Epithelbekleidung der Leibeshöhle flimmert und in der Leibeshöhle zwei Arten zelliger Elemente vorhanden sind.

Brooks nennt die Beziehungen der Brachiopoden zu den Anneliden unbestimmt und unverständlich, diejenigen zu den Bryozoën dagegen scharf umschrieben und bedeutungsvoll. So findet er die grösste Uebereinstimmung zwischen den Larven *Lingula*'s und *Loxosoma*'s. Er bekämpft also die Ansichten Morse's, und betreffs der von diesem gegebenen Zusammenstellung der den Brachiopoden und Anneliden gemeinsamen Merkmalen sagt er, dass ein Theil jener Merkmale bedeutungslos ist, ein anderer sowohl den Echinodermen wie den Anneliden zukommt. Dieser Vorwurf scheint mir sehr unberechtigt.

Weil Brooks die Bryozoën als die nächsten Verwandten der Brachiopoden betrachtet, sucht er auch von den Ersteren die weiteren Beziehungen aufzufinden. Zwischen Rotatorien und Bryozoën erkennt er nur eine allgemeine Aehnlichkeit an, der gegenüber grosse Verschiedenheiten stehen, z. B. die Lage des Ganglions an der Rückenseite des Darmkanales bei Rotatorien, an der Bauchseite bei Bryozoën. Grosse Uebereinstimmung dagegen zeigen die Bryozoën seiner Meinung nach mit der Veliger-Larve der Mollusken. Velum und Lophophor seien homolog und auch analog, denn

beide dienen zum Herbeistrudeln der Nahrung und zur Athmung. Beiden Thieren geht ein Herz ab, während die Leibesflüssigkeit durch Muskelcontractionen bewegt wird.

Der Darmkanal hat bei Beiden dieselbe Lage und Form. Im Epistom mit seinem Ganglion sieht er das Homologon des Fusses mit dem Pedalknoten, wiewohl er selbst zugeben muss, dass es innerhalb des Tentakelkranzes liegt, während der Fuss sich ausserhalb des diesem Kranze homologen Velums befindet. Hierzu wäre noch hinzuzufügen, dass entsprechend diesen Betrachtungen auch der Mund der Bryozoën im Tentakelkranze liegt, die Mundöffnung des Veligers dagegen ausserhalb des Velums.

Die Bryozoën-Zelle mit dem bei Cheilostomata vorkommenden Deckel findet er in der Schale und dem Operculum der Molluskenlarven wieder.

Brooks glaubt also, dass Rotatorien, Bryozoën und Veliger-Larven divergirende Arten eines und desselben Stammes seien, der in den Würmern seinen Ursprung hat. Wie nun die Mollusken die höchst entwickelte Stufe des Veligertypus, so seien es die Brachiopoden vom Zweige der Bryozoën aus¹⁾.

Dieselbe Vergleichung der Bryozoën- und Molluskenlarven mit den nämlichen Beweisen, wie die oben von Brooks verzeichneten, findet man auch schon in Ray Lankester's Abhandlung: „Remarks on the affinities of Rhabdopleura“²⁾.

In seiner „Comparative Embryology“ (Theil I, 1880) sagt Bal-four, dass die Morse'sche Behauptung, als seien die Brachiopoden degenerirte Tubicole Anneliden noch von keiner einzigen embryologischen Thatsache gestützt wird. Zwar zeigt die Larve Argiope's seiner und anderer Meinung nach unzweifelhaft grosse Verwandtschaft mit Chaetopoden, denn sie sieht einer mesotrochalen Chaetopodenlarve mit provisorischen Setae ähnlich, aber dennoch hält er es für wahrscheinlich, dass sie als ungegliederte Larve zu betrachten sei, weil die Segmentation sich nicht auf die Mesodermsäcke erstreckt, sondern nur äusserlich sei, und weil Lacaze-Duthiers beobachtet habe, dass die Einschnürungen nicht wie bei gegliederten Würmern von vorne nach hinten auftreten, sondern jede neue Gliederung dicht hinter der vordersten entstehe. Weiter sei bei Brachiopodenlarven der Tentakelkreis, der wahrscheinlich an Stelle des Flimmerrandes an dem Kopfschirme entsteht, nicht prae- sondern postoral, gleichwie bei der Larve der Phoronis (der

¹⁾ Man vergleiche auch: W. K. Brooks, The affinity of the Mollusca and Molluscoidea, Proc. Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XVIII, 1877.

²⁾ Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. XIV, 1874.

bekanntem tubicolen Gephyreë). Hieraus könnte man die Folgerung machen, dass dieser Flimmerkreis dem Velum der trochospheren Larven nicht gleich zu setzen sei. Deshalb vergleicht Balfour die Larven nur mit mesotrochalen Chaetopodenlarven, aber aus demselben Grunde bezweifelt er die Homologie zwischen dem Tentakelkreis der Brachiopodenlarven und dem Lophophor der Bryozoën, denn den letzteren nennt er praeoral, auf Grund der Entwicklungsgeschichte, aus welcher die Entstehung der Ectoprocta aus Entoprocta einleuchten würde.

Ausserdem sei die concave Seite des Lophophors nach der Rückenseite, die der hufeisenförmigen Tentakelreihe der Brachiopodenlarven nach der Bauchseite gekehrt. Auf diesen Unterschied hat schon Hancock aufmerksam gemacht.

Während Gegenbaur die Brachiopoden sowohl von den Mollusken, wie von den Bryozoën entfernte, hat Claus in der letzten Auflage seiner „Grundzüge der Zoologie“ 1881 sie wieder mit den letztgenannten zu einer selbständigen Thierklasse vereinigt, und dieser den alten Namen Molluscoïdea gegeben. Er hat also seine früheren Ansichten geändert, denn in der vorletzten Auflage findet man die Bryozoën unter den Würmern, die Brachiopoden hingegen als Anhang zu den Mollusken. Von seinen Molluscoïden giebt er die nachfolgende Diagnose:

—, Festsitzende Bilateralthiere ohne Metamerenbildung, mit bewimpertem Tentakelapparate, von einem cystenförmigen oder zweilappigen Gehäuse umschlossen, mit schlingenförmig gebogenem Darmkanal und suboesophagealem Ganglion.“ —

Die frei herumschwimmende oder schon angewachsene Brachiopodenlarve, bei der sich die zwei Schalenhälften entwickelt haben, vergleicht er einem Bryozoön, umschlossen von einer zweiklappigen Ectocyste, wie sie wirklich bei Cyphonautes gefunden wird. Nichtsdestoweniger hält er die Fragen, ob die Tentakeln und das untere Schlundganglion der Bryozoën denen der Brachiopodenlarven homolog seien, für unentschieden.

Das Vorkommen eines Nervenschlundringes bei Brachiopoden, im Gegensatz zu den Bryozoën, denen eine solche Commissur abgeht, achtet er von untergeordneter Bedeutung, weil er die oberen Schlundganglien der Ersteren als secundäre Bildungen betrachtet.

In ihrem anatomischen Bau und in ihrer Entwicklungsgeschichte zeigen beide Gruppen seiner Meinung nach Spuren einer Verwandtschaft mit Anneliden. So z. B. deutet er die als Wassergefässsystem beschriebenen Organe einiger Bryozoën als Reste

von Segmentalorganen, den Genitaltrichtern der Brachiopoden vergleichbar. Beide Organe seien dann wieder den Kopfnieren der Wurmlarven zu vergleichen. Aus der Beobachtung Barrois', dass die Larven der Ectoprocten Bryozoën sich mit ihrem oralen Körpertheile festheften, zieht er den Schluss, dass dieser Theil dem Mantel der Brachiopoden zu vergleichen sei, der ja bei einigen Arten (*Thecidium*) auch zur Anheftung dient. Auch macht er aufmerksam auf einen äquatorialen faltenförmigen Wulst am Körper der Cyclostomenlarven, der über die aborale Hälfte hinüberwächst und lange Cilien trägt. Schliesslich umhüllt er diesen Theil des Körpers wie ein Mantel in derselben Weise, wie es bei Brachiopodenlarven der Fall ist. Seiner Meinung, die Brachiopoden seien ungegliederte Thiere, entsprechend, legt er den Gastro- und Ileo- parietalbändern keine Bedeutung bei.

Ohne sich darüber zu verbreitern, sagt Claus, dass die Brachiopoden in verschiedenen Hinsichten mit Mollusken übereinstimmen.

Während also Claus in mehreren Punkten zu den Anschauungen Hancock's zurückgekehrt ist, haben die Brüder Hertwig im nämlichen Jahre einen neuen Versuch gemacht, die Brachiopoden nicht nur von den Mollusken, sondern auch von den Bryozoën gänzlich zu trennen. In ihrer Abhandlung „die Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes“¹⁾ stellen sie die Brachiopoden zu den Thieren mit einem typischen Enterocöl, also mit einer durch Abschnürung zweier symmetrischer Darmausstülpungen gebildeten Leibeshöhle. Die Mollusken und Bryozoën hingegen betrachten sie als Thiere mit einem Pseudocöl, d. h. mit einer Leibeshöhle, welche durch Zusammenfliessen von Spalten in einem mesenchymatischen Mesoderm entstanden ist.

Balfour hat im zweiten Theile seiner „Comparative Embryology“ diese Anschauung, was die Mollusken anbetrifft, zu schwächen versucht durch die Bemerkung: die eigenthümliche Ausbildung des mesodermalen Gewebes und der Leibeshöhle bei dieser Klasse sei vielleicht eine Folge der Umkleidung mit einem Kalkgehäuse. Aber gerade der gänzlich verschiedene Bau des Mesoderms bei den gleichfalls von einer Kalkschale umschlossenen Brachiopoden beweist, dass dieser Einfluss nicht von grosser Bedeutung gewesen sein kann.

Jedenfalls entsprechen die Brachiopoden sowohl in ihrer Entwicklungsgeschichte als in ihrer Anatomie völlig den von den Hertwig's für ihre Gruppe der Enterocölier aufgestellten Merk-

¹⁾ Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft, 1881.

malen. Die innere Wand der abgetrennten Darmausstülpungen wird Darm-, die äussere Hautfaserblatt, während die sich in der Mittellinie berührenden Wandabschnitte unter einander zu den dorsalen und ventralen Mesenterien verwachsen. In Widerspruch mit Balfour's Behauptung glauben sie, dass die Einschnürungen, durch welche die Larve in drei Segmente zerfällt, sich auch auf das Mesoderm erstrecken¹⁾. Mit Morse deuten sie die Gastro- und Ileoparietalbänder als Rudimente dieser Quersepta. Weiterhin heben sie hervor, dass das hintere Segment keinen Abschnitt des Darmes enthält, dass die Wände der geräumigen Leibeshöhle flimmern und dass die Geschlechtsdrüsen sich wahrscheinlich aus der Epithelauskleidung dieser Wände entwickeln. Dieses letztere sei noch nicht entschieden, aber jedenfalls ragen die entwickelten Geschlechtsdrüsen frei in der Leibeshöhle hervor und schütten ihre Produkte in sie aus, welche dann durch selbständige Excretionsorgane nach aussen entleert werden. Diese Organe sind bekanntlich Kanäle, welche die Leibeshöhle durchbrechen und mit offenen Trichtermündungen in der Leibeshöhle anfangen. Alle die hier genannten Einzelheiten sind Merkmale der Enterocölier.

Der histologische Bau der Muskeln, dem Hertwig's bei der Entscheidung, ob ein Thier zu den Entero- oder zu den Pseudocöliern gehört, grosses Gewicht beilegen, sei, wie sie sagen, bei den Brachiopoden noch nicht untersucht worden.

Wie gesagt, zählen Hertwig's die Bryozoën zu den Pseudocöliern, auf Grund der Entwicklungsweise ihres Mesodermes. Dennoch müssen sie zugestehen, dass besonders die Ectoprocta in anatomischer Hinsicht dem Typus jener Abtheilung wenig entsprechen. Die so oft betonte Verwandtschaft zwischen Brachiopoden und Bryozoën lassen sie gänzlich unerwähnt. Dagegen machen sie zu wiederholten Malen auf die Uebereinstimmung der erstgenannten Thiere mit Chaetognathen aufmerksam und sagen schliesslich, dass sie dadurch fast zu der Annahme einer näheren Verwandtschaftsbeziehung zwischen diesen beiden, der äusseren Form nach so grundverschiedenen Gruppen verführt werden möchten.

Bütschli²⁾, sich stützend auf die gleichartige Entwicklungsgeschichte, hat diesen Schritt schon gemacht, ohne aber seine Behauptung näher zu erläutern.

¹⁾ Das deutsche Referat der russisch verfassten Abhandlung Kowalewsky's giebt über diesen Punkt keinen Aufschluss.

²⁾ Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXVI, 1878.

Soweit fand ich die Untersuchung des anatomischen Baues der Brachiopoden und die Ansichten über ihr systematisches Verhalten in der Thierwelt vorgeschritten, als ich die nachfolgenden Untersuchungen anfang. Es war dabei in erster Linie meine Absicht, zu versuchen, die durch die Cölomtheorie angelegten Fragen zu lösen. Weiterhin beabsichtigte ich die bis jetzt vernachlässigte histologische Beschaffenheit dieser Thiere zu studiren und zu beschreiben. Die bei diesen Untersuchungen erhaltenen Resultate findet man im letzten Abschnitte zusammengestellt. An dieses Resumé reiht sich eine auch in histologischen Einzelheiten durchgeführte Vergleichung der Brachiopoden mit den Chaetognathen.

Die Schalenstructur.

Nach allen bisherigen Beschreibungen bestehen die Schalen hauptsächlich aus einer Schicht langer, platter Kalksäulchen, die in Bezug auf Aussen- und Innenfläche eine sehr schräge Lage haben, und in dünnen, durchsichtigen Blättern zusammenhängen, von denen sich einzelne ablösen lassen. Die inneren Enden dieser Kalksäulchen erzeugen an der Innenfläche der Schalen eine netzförmige Zeichnung.

An der Aussenseite wird diese Schicht von einem sehr dünnen, structurlosen Häutchen bekleidet, das von allen Forschern dem Periostracum der Molluskengehäuse gleichgestellt wird. Zwischen diesen beiden Schichten entdeckte King (36) eine dritte structurlose Kalklage, bedeutend dünner als die prismatische.

In den Schalen vieler Brachiopodenfamilien fanden sich Querkänälen¹⁾, welche einen organischen Inhalt führten, der mit dem den Schalen innen anliegenden Mantel organisch zusammenhing. Diese Mantelausläufer zeigten einen von vielen Kernenähnlichen Körperchen erfüllten Centralkanal. Die Querkänälen endeten in der von King entdeckten Schicht mit trichterartig erweitertem Gipfel, worin die genannten Körperchen dicht angehäuft und dunkelfarbig waren. Von der abgestutzten Oberfläche der Mantelpapillen geht ein Kranz feiner Linien nach der Unterseite des Periostracums ab. Diese Linien färben sich mit organischen

¹⁾ Der Entdecker dieser Querkänälen bei fossilen Brachiopodenschalen ist Morris, Mineral Conchology, Nr. 108. Bei recenten Schalen wurden sie und ihr organischer Inhalt von Carpenter gefunden.

Farbstoffen, besitzen also eine organische Grundlage. Das Periostracum läuft nach den Beobachtungen King's unverändert über den Gipfeln der Querkanälchen hin, während Quekett (11) und Carpenter (4, 5, 8, 12) scheibenartige Verdickungen an diesen Stellen beschreiben.

Ob die Höhlungen der Mantelpapillen mit denjenigen des Mantels selbst in offener Verbindung stehen, darüber gehen die Ansichten auseinander. Carpenter (14) nimmt eine solche Communication an, während Hancock (23) sie anzweifelt.

In der ganzen Abtheilung der Rhynchonelliden fehlen die Schalenkanälchen gänzlich. Bei Crania dagegen sind sie nach der Aussenseite hin stark verästelt. Dergleichen Verästelungen fand King auch bei *Terebratulina caput-serpentis*, nur dass hier die Aeste überall den gleichen Durchmesser behalten.

Die Structur der Lingulaschalen ward von Gratiolet (26) von jener der Angeltragenden Brachiopoden durchaus verschieden gefunden. Diese Schalen bestehen nämlich aus einer Anzahl horizontaler, abwechselnd kalk- und hornartiger Schichten. Die ersteren zeichnen sich durch eine Menge sehr feiner Querkanälchen aus, in denen aber kein organischer Inhalt vorgefunden ist.

An in Essigsäure entkalkten Schalenstücken fand ich auf Querschnitten die drei von King beschriebenen Schichten. Die mittlere zeichnete sich durch gänzlichen Mangel an organischer Substanz aus, weshalb denn auch das Periostracum, das sonst von der Aussenfläche der Schalen sogar mit Gewalt nicht zu lösen ist, sich nach der Entkalkung sehr leicht von der unteren Schicht ablöst.

Die Mantelpapillen bekam ich an diesen Präparaten auf Längsschnitten zu sehen. Ihre Wand zeigte sich als eine sehr dünne, organische Membran, welcher die obengenannten runden Körperchen anlagen. Noch besser zeigte sich dies auf Querschnitten. Mit Pikro- und Boraxkarmin färbten sich die Körperchen sehr intensiv, ich glaube also nicht zu irren, wenn ich sie für Kerne von einem Plattenepithel halte, das die Wand der Querkanälchen auskleidet. Am Aussenende der Kanälchen sind die Kerne dann viel grösser und dicht auf einander gedrängt.

Welches die Bedeutung der feinen Linien am Gipfel sei, ist mir ebenso wenig wie früheren Beobachtern klar geworden. Ganz gewiss läuft das Periostracum unverändert über ihnen hin, ohne, wie Quekett und Carpenter meinten, deckelartige Scheiben zu bilden. Flimmern können also die erwähnten Gebilde nicht sein.

Sehr merkwürdig ist es, dass Morse (41), der die allerersten Mantelausläufer sich entwickeln sah, an ihrem Gipfel radiäre Streifen beobachtete, welche er als Haare deutet, weil sie bei zarter Berührung mit einem Pinsel ihre Lage und Form änderten. Wenn diese Beobachtung richtig ist, so können jene feinen Haare nicht mit den feinen Radien an den Papillen von älteren Schalen identisch sein, denn diese liegen innerhalb des Periostracums, welches sich natürlich eher als die Kalkprismenschicht bilden muss. Vielleicht hat aber Morse sich geirrt und ist die Lageveränderung der Linien nur scheinbar gewesen und auf Verschiebung seines Präparates unter dem Mikroskope zurück zu führen. Denn er beschreibt das Auftreten eines structurlosen Häutchens an der Ausenfläche der Mantellamellen, welches der Bildung der ersten Kalkstreifen und Mantelausläufer vorangeht. Diese letzteren müssten also das äussere Häutchen durchbrechen, um freie Haare an ihrem Gipfel hervortreten zu lassen.

Am freien Rande der Schalen sind die Basalfächen der Kalkprismen viel kleiner und gleichseitiger als nach dem Schlossrande zu, wie Gratiolet (21) kurz erwähnt. In dieser Richtung werden sie zuerst gestreckter, sodass sie das Bild eines Ziegeldaches oder eines Schuppenpanzers hervorrufen. Bei *Terebratulina caput-serpentis* und *Waldheimia cranium* bleibt dieses Bild dann nach hinten zu ziemlich unverändert und entspricht der Beschreibung Carpenter's. Bei *Rhynchonella psittacea* dagegen, und vorzüglich bei *Terebratula vitrea* ändert sich die Zeichnung bald. Die Contouren werden unregelmässiger, bis sie zuletzt in ein Gewirre gebrochener Linien sich auflösen.

Die äussersten Kalkprismen werden noch überragt von einem schmalen Saum der structurlosen Kalkschicht und des Periostracums. Diesen Rand hat wahrscheinlich schon Hancock gesehen, aber die Schicht, welcher derselbe angehört, hat er als das Homologon der äusseren oder prismatischen Schalenschicht der Lamellibranchier gedeutet. Es unterscheidet sich aber jene Schicht durch gänzlichen Mangel an Structur und viel geringere Dicke.

Die verschiedene Form der Prismenbasen scheint mir darauf hin zu deuten, dass die Ablagerung von Kalk an der Unterseite der Schalen nicht überall in gleicher Weise sich vollzieht. Am wachsenden Schalenrande werden neue Prismen angelegt als kleine gleichseitige Kalkscheiben. An ihrer Unterseite werden fortwährend neue Kalktheilchen aus dem Mantel angesetzt, aber am meisten nach vorn zu, wodurch die schiefe Lage der Kalksäulchen

verursacht wird. Bei *Waldheimia cranium* und *Terebratulina caput-serpentis* geschieht diese Ablagerung nun ferner fortwährend in derselben Weise, bei *Rhynchonella psittacea* und *Terebratula vitrea* ändert sie sich, bis sie ganz unregelmässig geworden ist.

Hancock sah an der Aussenseite des Mantelrandes regelmässige vieleckige Figuren, die er als die Bildungsstätten der Prismen deutet. Meiner Meinung nach sind es die Abdrücke der Prismenbasen und werden die neuen Kalktheilchen nur an ihrer Aussenseite ausgeschieden. Hancock meint, dass der Kalk in Räumen des Mantels selbst abgelagert wird und die vieleckigen Figuren die Grenzen dieser Stellen angeben. Er sagt aber nicht, ob er diese Figuren als Zellen betrachtet. Ich beobachtete keine Spur von Kernen in den genannten Vielecken. Ihre Form stimmte genau mit derjenigen der Prismenbasen überein (Taf. IX, Fig. 7 u. 9, *r. z.*).

Je nach der verschiedenen Weise, wie das spätere Wachstum stattfindet, ist denn auch das Bild der äusseren Mantelfläche verschieden. Bei *Terebratulina* zeigt es überall die regelmässigen vieleckigen Figuren, nur dass diese am Rande kleiner und gleichseitiger sind als nach innen zu. Bei *Terebratula vitrea* hingegen verlieren sie sich vom Rande ab sehr bald.

Die Schalenperforationen sind in sehr regelmässiger Weise über die Innenfläche der Schale zerstreut. Sie stehen nämlich auf radiären Reihen in gleichen Entfernungen von einander (Taf. IX, Fig. 13, *sch. p.*). Diese Entfernungen ändern sich nicht mit dem Alter. Um dies zu beweisen, zählte ich die Querkanälchen im Felde meines Mikroskops für verschiedene Stellen an sehr jungen und sehr alten Schalen. Die Zahlen stimmten sehr genügend mit einander überein.

Weil nun kein Grund anzunehmen ist, dass neue Kanälchen sich zwischen die Kalkprismen einbohren, so muss angenommen werden, dass die Schalen der Brachiopoden gar nicht durch Intussusception wachsen¹⁾. Das Wachstum geht also nur am Rande vor sich.

Auch die concentrischen Wachstumslinien, welche an der Aussenseite vorkommen, lassen sich hiermit erklären. An der Innenfläche sind sie nämlich gar nicht zu finden. Es sind nur Abstufungen der Aussenfläche. Der Verlauf der Querkanälchen

¹⁾ Auf S. 107 meiner Inauguraldissertation: „Over den Bouw der Schelpen van Brachiopoden en Chitonen“, steht in der 4^{ten} These durch einen Schreibfehler: „alleen door Intussusceptie“, statt „in't geheel niet door intussusceptie“.

wird von ihnen gar nicht beeinträchtigt. Sie scheinen mir also darauf hinzudeuten, dass die Ablagerung neuer Kalksäulchen auf einige Zeit unterbrochen ward, während das Dickenwachsthum fortfuhr. Wenn dann jene Ablagerung von neuem anfang, kamen die erstgebildeten Kalkscheiben eine Strecke nach innen von den älteren zu liegen, an der Aussenfläche entstand also eine dem Rande parallele Abstufung.

Schwieriger gestaltet sich die Sache, wenn man das Wachsthum des kalkigen Armgerüstes verstehen will. Es ist aus den nämlichen Kalkprismen wie die Schale aufgebaut, enthält aber niemals Querkanälchen. Seine oft eigenthümlich gebogene Form macht es nothwendig anzunehmen, entweder dass es durch Intussusception wüchse, was mit Rücksicht auf die oben beschriebene Wachsthumweise der Schale nicht wahrscheinlich ist, oder dass mit einer Apposition einerseits eine Resorption andererseits stattfindet. Die letztere Annahme wird beinahe zur Gewissheit erhoben durch die Entdeckungen Friele's über die Formveränderungen des Armgerüstes bei *Waldheimia cranium* (47), wo eine Resorption einzelner Theile des Kalkscelettes thatsächlich beobachtet ist.

Zu einer Erklärung der Function oder wenigstens der Bedeutung der oben beschriebenen Schalenpapillen bin ich durch meine Untersuchungen ebensowenig gekommen als frühere Beobachter. Hancock hat schon bemerkt, dass man ihnen keine grosse Bedeutung beimessen darf, weil sie bei *Rhynchonella* und auch bei *Lingula* gänzlich fehlen.

Sehr bemerkenswerth ist die Beobachtung d'Orbigny's (9), dass bei allen denjenigen Brachiopoden, welche ein verkalktes Armgerüst oder mit dem Rückenmantel verwachsene Arme besitzen, also ihre Arme nicht ausserhalb der Schale ausstrecken können, Schalenpapillen vorkommen, dass diese dagegen den *Rhynchonelliden*, denen ein solches Gerüst abgeht und welche auch nach den Beobachtungen Morse's (42) ihre Arme hervorstrecken können, fehlen. Diese Thatsache wäre eine grosse Stütze für die Deutung der Papillen als Athmungsorgane, wäre es nicht, dass eine Ausnahme vorlag in *Spirifer*, bei welchem, trotz des hochentwickelten Kalkgerüstes die Mantelausläufer ebenso wie bei *Rhynchonella* fehlen.

Auch King erwähnt eine Thatsache, welche die Bedeutung dieser Gebilde für den Gaswechsel zweifelhaft erscheinen lässt, die Thatsache nämlich, dass bei *Crania* die Ausläufer sowohl in der Bauch- wie in der Rückenschale gefunden werden, obwohl doch die Aussen-

fläche der ersteren Schale auf fremden Gegenständen festgewachsen ist, also bei dem Gasaustausche keine Rolle spielen könne.

Die oft gemachte Vergleichung der Schalenpapillen mit den Gefäßausläufern im Cellulose-Mantel der Tunicaten verliert viel von ihrer Bedeutung, sobald man der Ansicht ist, dass die Hohlräume der Ersteren nicht mit Gefäßen im Mantel communiziren.

Für die Deutung der Brachiopodenschalen als eine Cuticularbildung, derjenigen bei Anneliden und Arthropoden vergleichbar, (wie Morse (42) zuerst klar hervorgehoben hat) bleiben die Mantelpapillen immerhin eine Stütze. Dass die Schalen von Molluskengehäusen gründlich verschieden sind, ersieht sich wohl sofort. Schon Carpenter hat darauf hingewiesen und die meisten Forscher sind ihm darin gefolgt. Den letzten und schlagendsten Beweisgrund für diese Verschiedenheit lieferte Morse, indem er nachwies, dass die Schalen sich nicht aus einer Schalendrüse, wie die der Mollusken, sondern gleich als Platten an der Aussenfläche des Mantels entwickeln.

Die Leibeswand.

Bei der Betrachtung des Integumentes müssen wir unterscheiden zwischen der eigentlichen Leibeswand und dem Mantel. Den letzteren müssen wir aber dennoch hier hinzurechnen, da er eine Duplicatur oder Anhang der Leibeswand ist, nämlich eine sehr dünne Lamelle, die der Innenfläche der Schale innig anliegt, ja bei vielen Arten organisch mit ihr verbunden ist. Diese Lamelle besteht aus zwei Schichten, die freie Oberfläche ist nämlich bekleidet mit dem ectodermalen Epithel, der Schale zugekehrt liegt eine Bindegewebsschicht.

In diese Letztere hinein ragen verästelte Fortsätze der Leibeshöhle. Diese bergen bei den Testicardines die Geschlechtsdrüsen. Die ganze Leibeshöhle und also auch diese Fortsätze sind von einem einschichtigen peritonealen Plattenepithel ausgekleidet.

An den Stellen, wo diese Ausstülpungen sich vorfinden, besteht der Mantel nothwendiger Weise aus zwei Lamellen. Die freie, innere geht continuirlich in die vordere Leibeswand über, die der Schale anliegende äussere in die Rücken- und Bauchwand.

Was zuerst das Ectoderm anbelangt, so ist dies überall ein einschichtiges Epithel. Nur an einer Stelle hart unter dem Munde, wo das Centralnervensystem unmittelbar unter dem Ectoderm liegt, fand ich dieses mehrschichtig, die Zellen sehr hoch cylindrisch

(Taf. VII, Fig. 1 *e. e.*). Diese letztere Form behaltén sie noch eine Strecke nach der Bauchseite hin bei (Taf. VII, Fig. 2, *e. e.*).

Die Ectodermzellen haben grosse Kerne, sind aber selbst relativ klein (*e. e.*, in vielen Figuren). Ob sie mit Wimperhaaren versehen sind, kann ich nicht mit Sicherheit verneinen, weil kein frisches Material zur Untersuchung vorlag. An meinen Spiritus-exemplaren war keine Spur von Cilien zu beobachten.

Auf dem Mantel wird das Epithel nach dem Mantelrande zu niedriger, am Rande selbst dagegen ist es hoch cylindrisch, vorzüglich auf der freien Falte, welche der Mantel hier bildet. In dieser Falte liegen die Randhaare eingesenkt und zwar in Follikeln des Epithels. Die Wände dieser Follikel bestehen aus einer einzigen Schicht kurzer, cylindrischer Zellen (Taf. IX, Fig. 9 u. 11).

Auch auf den Armen kommt sehr hohes Epithel vor in der von Hancock sogenannten Brachialgrube und auf den zwei diese Grube begrenzenden Wülsten. Am höchsten ist es in den Zwischenräumen der Cirrenbasen. Auf den Cirren selbst dagegen wird es wieder kubischer (Taf. VIII, Fig. 3, 5 u. 6, *e. e.*). Ob zwischen diesen hohen Cylinderzellen auch spezifische Sinneszellen vorkommen, konnte ich nicht beobachten, achte es aber sehr wahrscheinlich, weil unter dem Epithel ein hoch entwickelter Nervenplexus gefunden wird (Siehe Seite 125).

Am Stiele sind die Ectodermzellen langgestreckt und schmal; nach aussen haben sie eine gewaltig dicke Cuticula abgeschlossen (Tafel VIII, Fig. 8 u. 9).

Was zweitens die Bindegewebsschicht anbetrifft, so besteht diese aus einer echten Stützsubstanz zwischen den Epithelien des Ectoderms und des parietalen Mesoderms. Je nachdem es zur Stütze verschiedener Organe nöthig war, ist diese Schicht an der einen Stelle dick, an der anderen dünn, überall aber zeigt sie im Grossen und Ganzen den nämlichen Bau: eine homogene structurlose Substanz mit aufgelagerten oder eingestreuten Bindegewebszellen.

Am Mantel zum Beispiel ist diese Schicht sehr dünn und durchsichtig. Von der Oberfläche betrachtet sieht man in ihr ein Netz von sternförmigen Zellen (Taf. IX, Fig. 2, *b. z.*). Die Ausläufer dieser Zellen sind dick und scharf contourirt, sie gehen ohne Grenze in einander über. Doch scheinen sie auch noch sehr feine Aestchen zu treiben, die unter einander ein noch kleineres Maschenwerk bilden. Sehr schön sieht man diese Zellen an der Oberfläche der sogenannten Sehnen (Taf. IX, Fig. 1).

Die scharfe Umgrenzung der Zellen und ihrer mit einander verschmelzenden Ausläufer, die wenig granulirte Beschaffenheit ihres Protoplasma's und die Kürze und Dicke der Verbindungsstrahlen selbst scheinen mir zu beweisen, dass wir es hier mit Bindegewebs- und nicht mit Ganglienzellen zu thun haben. Gegen diese letztere Auffassung spricht auch, dass ein Zusammenhang mit Nerven nicht nachzuweisen war. Den besten Beweis gegen die nervöse Natur dieser Zellen findet man aber in der Vergleichung mit einem echten gangliösen Plexus, der sich in den Armen vorfindet und ganz anders beschaffen ist (Tafel VII, Fig. 9, Tafel VIII, Fig. 1, 2 u. 3).

An einzelnen Stellen findet man in der homogenen Grundsubstanz des Bindegewebes Stützfasern, so im Mantel an den Rändern der Leibeshöhlenausstülpungen. Die freien, inneren Wände dieser baumförmig verästelten Sinusse werden gestützt durch Fasern, welche vom Rande aus eine Strecke weit quer in sie hineinragen (Taf. IX, Fig. 10 u. 13). Am Rande selbst hängen diese Fasern mit einander zusammen durch seitliche Verbindungsstücke, und stützen sich wahrscheinlich an der Schale. Hancock hat diese Stützfasern als querverlaufende Muskelfasern gedeutet. Durch ihre Contraction würden sie die Leibeshöhlensinüsse in die eigentliche Leibeshöhle treiben. Schon das Vorkommen von pflasterförmigen, verästelten Kalkkörperchen in der freien Wand der Mantelsinüsse beweist, dass diese nicht contractil sein kann. Denn bei jeder Contraction würden die Körperchen zerbrochen werden. Ausserdem aber beweist die Untersuchung der genannten Fasern selbst genügend, dass sie nicht zum Muskelgewebe gehören.

Weiter kommen Stützfasern auch im Mantelrande vor. Hier laufen sie zuerst radiär dem Rande zu, biegen sich dann links oder rechts um und kreuzen sich oder verschmelzen mit einander. Dadurch bilden sie ein System von Bogen, welche den freien Rand mit seinen Haaren stützen (Taf. IX, Fig. 9). Die Fäden sind wahrscheinlich die von Hancock beschriebenen Muskeln im Mantelrande.

Bei verschiedenen Gattungen von Testicardines, so Terebratula, Terebratulina und Rhynchonella bilden die Geschlechtsdrüsen Netze an der freien Wand der Mantelsinüsse. In diesem Falle kommt in der Mitte jeder Masche ein Verbindungsband zwischen Aussen- und Innenwand der Sinüsse vor. Dieses Band besteht aus einer cylindrischen Masse des homogenen Stoffes und ist an der Aussenseite mit Stützfasern belegt, welche sich mit ihrem einen

Ende an die Schale anstemmen, mit ihrem anderen aber eine Strecke weit in der freien Wand ausbreiten (Taf. IX, Fig. 8). Auch diese Faserbündel hat Hancock als Muskeln gedeutet.

Alle diese Fasern sind wahrscheinlich nichts als Differenzirungen der homogenen Stützsubstanz. Sie unterscheiden sich nur von dieser durch etwas stärkere Brechung des Lichtes und grössere Imbibition mit Karmin.

Betrachtet man den Mantel (respective die Rücken- oder Bauchwand) von der Schalenseite, so sieht man die Insertionen der Schalenpapillen (ausgenommen natürlich bei *Rhynchonella*) als kreisrunde, scharf umschriebene Stellen (Taf. IX, Fig. 13, *sch. p.*), Oeffnungen sind es meiner Meinung nach nicht. Es ist ja auch nicht zu verstehen, wohin die Lumina der Papillen, wenn solche beständen, münden würden, ausgenommen in die Mantelsinusse, was nach Querschnitten zu urtheilen, gewiss nicht der Fall ist.

Zwischen diesen scharf umschriebenen Stellen sieht man eine feine, reticuläre Zeichnung, die schon bei der Beschreibung der Schale erwähnt, und als Abdruck der Kalkprismen gedeutet wurde. Ich kann also diese Bildung hier übergehen. Einer anderen an der Schalenfläche des Mantels muss aber hier noch gedacht werden. Es sind dies Gruppen von runden, scharf contourirten Körperchen, die sich mit Karmin stark und gleichmässig färben, daher wenig den Eindruck von Zellen machen. Die Gruppen liegen oft grade unter der Basis von Mantelpapillen, sind aber zahlreicher als diese. Nach dem Mantelrande hin wird ihre Zahl grösser, ihre Form rundlicher. Ueberaus häufig sind sie bei *Terebratula*, wo die einzelnen Körnchen nicht so scharf hervortreten und also das Ganze mehr den Eindruck einer grossen Zelle macht (Taf. 9, 10 u. 13, *k. m.*). Schon Carpenter sah diese Körnchenanhäufungen und sagt, dass sie ihn an Drüsensecretionen erinnerten.

Bei vielen Arten sind die Innenfläche des Mantels, die vordere Leibeswand und die Wände der Arme mit platten Kalkkörperchen wie gepflastert. Der Umriss dieser Körperchen ist sehr gezackt, die Zacken berühren sich mit ihren Spitzen, so dass ein Maschenwerk entsteht. Die Körperchen liegen unter dem ectodermalen Epithel, sie sind von Hancock beschrieben und abgebildet, und sowohl Eudes als Eugène Deslongchamps haben sie näher untersucht (28 u. 34). Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, die Abhandlung von Eudes Deslongchamps zu Gesicht zu bekommen.

Nachdem man den Kalk in Essigsäure gelöst hat, bleibt der Umriss der Kalkkörperchen als eine scharfe Linie sichtbar, was

also zeigt, dass um jedes Körperchen eine Membran besteht. Dieser Membran liegen die Bildungszellen des Körperchens an, welche nach der Entkalkung deutlich sichtbar sind (Taf. IX, Fig. 5).

Betrachten wir jetzt die Stellen, wo die Stützsubstanz eine grössere Entwicklung erreicht. Sie befinden sich in der Umgebung des unteren Schlundganglions, in den Armen, am Stiele und in den Sehnen des grossen Schliessmuskels. An der erstgenannten Stelle schiebt sich nämlich eine Bindegewebsschicht wie ein Keil zwischen das Ganglion und das Ectoderm, so dass beide nur am oberen Rande mit einander in Berührung bleiben (Taf. VII, Fig. 1 u. 2; *a. s. s.*). Dieses Bindegewebspolster unterscheidet sich von dem meisten übrigen Mesenchym durch die faserige Beschaffenheit seiner Grundsubstanz, und durch Reichthum an spindelförmigen Bindegewebszellen.

Auch zwischen Peritonealepithel und Nervensubstanz liegt eine ziemlich dicke Schicht Mesenchym, aber mit der gewöhnlichen homogenen Grundsubstanz, welche viele Hohlräume enthält (Taf. VII, Fig. 1 u. 2, *i. s. s.*).

Besonders entwickelt ist die Stützsubstanz an den Insertionsstellen der Muskeln. So heften sich die grossen Schliessmuskeln auf der Bauchseite nicht unmittelbar an die Schale an, sondern an eine Art von Sehnen, die nichts anderes sind, als zwei Streifen von Stützsubstanz, welche sich von der übrigen Mesenchymmasse bis auf eine Stelle hin losgelöst haben. Sehr klar wird dies, wenn man die hier erwähnten Theile bei *Waldheimia* in Betracht zieht. Bei dieser Art nämlich sind die Sehnen noch beinahe über ihre ganze Länge mit der übrigen Stützmasse verbunden und zwar gehen sie ohne Grenze in sie über (Taf. VII, Fig. 8, *sch.*). Bei anderen Arten, z. B. *Terebratula vitrea*, haben sie sich fast gänzlich von ihr isolirt, in derselben Weise wahrscheinlich wie die mit ihnen verbundenen Muskeln sich von der Leibeswand aus deren Cölomepithel sie sich allem Anscheine nach entwickelt haben, losgetrennt haben.

An der Stelle, wo die Sehnen mit der Leibeswand zusammenhängen, treten zwei Nerven aus dieser in sie hinüber (Taf. VII, Fig. 8, *n.* u. Taf. VIII, Fig. 4, *s. m. n.*) Der Zweck dieser Sehnen ist wahrscheinlich das Nervensystem und die Segmentalorgane, welche unmittelbar vor ihnen in der Bauchwand liegen, vor Druck bei Zusammenziehung der Schliessmuskeln zu schützen.

Auch der Stiel der Testicardines besteht, im Gegensatz zu dem gleichnamigen Organe bei *Lingula*, nur aus Stützsubstanz.

Er enthält dann auch nicht wie bei jenem Thiere einen centralen Kanal von einer Muskelfaserschicht umgeben.

Die den Stiel bildende Stützsubstanz ist sehr reich an sternförmigen Bindegewebszellen (Taf. VIII, Fig. 8, *b. z.*), deren Ausläufer sich, ohne zu verschmelzen, gegenseitig berühren (Fig. 8, *α*) und also ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen die homogene Grundsubstanz abgelagert ist.

Nach Aussen wird der Stiel umgeben von einer ausserordentlich dicken, homogenen Cuticula, worin keine Querkanälchen, sondern nur eine concentrische Schichtung zu bemerken ist. Zwischen dieser und der mesenchymatischen Grundsubstanz liegt ein einschichtiges Epithel: die Epidermis. Die Zellen sind lang gestreckt und schmal, ihre Kerne selbst mit verschiedenen Farbstoffen nur sehr schwierig nachzuweisen (Taf. VIII, Fig. 8 u. 9, *e. e.*).

Dagegen färben sich die Kerne der sternförmigen Bindegewebszellen sehr intensiv. Ausser diesen Zellen fanden sich aber in der Grundsubstanz noch andere Gebilde vor, deren wahre Natur mir noch nicht klar ist. Es sind dies grosse, runde, ovale, oder lang gestreckte Körper, die in beträchtlicher Zahl in der Stützsubstanz zerstreut liegen, am meisten im äusseren Ende des Stieles dicht unterhalb des Epithels. Bei *Terebratula vitrea* ist der Inhalt dieser Körper feinkörnig oder schwammig, erinnert daher an Protoplasma. Er färbt sich auch nur wenig mit verschiedenen Reagentien. Oft sah ich ein stärker gefärbtes, kernartiges Körperchen in diesem Inhalte. Nach diesen Ergebnissen würde ich denn auch nicht Anstand nehmen, die Körper als besonders grosse, blasenförmige Zellen zu deuten (Taf. VIII, Fig. 8, *schw. k.*). Aber bei *Waldeheimia* sind diese Körper völlig erfüllt mit stark lichtbrechenden, sich intensiv färbenden Körnern und erinnern sehr an die eben beschriebenen Körper im Mantel (Taf. VIII, Fig. 9, *k. m.*). Welche Bedeutung dieser Inhalt hat, darüber kann ich bis jetzt keine Vermuthung aussprechen.

In der Mitte enthält die Stützsubstanz des Stieles eine Menge längsverlaufender, paralleler Fasern (Taf. VIII, Fig. 9, *s. fa.*).

Das Dickenwachsthum des Stieles geht wahrscheinlich durch Apposition von Stützsubstanz unterhalb des Epithels vor sich. Von dem Epithel werden in dieser Substanz Zellen abgeschieden, wenigstens liessen Querschnittsbilder auf ein solches Wachsthum schliessen, denn hart unter dem Epithel liegen viel kleinere Zellen, deren kurze Ausläufer sich alle berühren (Taf. VIII, Fig. 8, *j. z.*).

Am äusseren Ende des Stieles findet man einen Kranz pa-

pillöser Fortsätze, mittelst welcher das Thier an der Unterlage befestigt sitzt. Diese Fortsätze bestehen aus denselben Schichten als der Körper des Stieles, nur ist die Cuticula gelb und glänzend, was wahrscheinlich auf eine im Leben klebrige Beschaffenheit schliessen lässt (Taf. VIII, Fig. 9, *pap.*).

Die Stützsubstanz in den Armwänden wird in dem Abschnitte über das Nervensystem beschrieben werden.

Wie aus der oben gegebenen Beschreibung der Körperwand hervorgeht, sind meine Untersuchungen von denen Hancock's sehr verschieden. Der grösste Unterschied ist, dass ich weder in der äusseren, noch in der inneren Lamelle der Körperwand, der Mantelplatten, der Mesenterien und der Sehnen das von ihm beschriebene Lacunensystem getroffen habe. Um die An- oder Abwesenheit dieses Systems zu untersuchen habe ich sowohl Flächenpräparate als Querschnitte angefertigt. Die Ersteren bekam ich durch sehr vorsichtige Ablösung des Mantels von der Schale nach Entkalkung des Letzteren durch Essigsäure. Ich färbte dann das Präparat mit Borax- oder Pikrokarmen, breitete es auf dem Objectträger aus und betrachtete es sowohl in Glycerin als in Nelkenöl. Um Querschnitte zu bekommen, wurden die gefärbten Mantelstücke nach der bekannten Methode in Paraffin eingeschlossen.

In beiden Fällen bekam ich sehr klare Präparate, woran alle Verhältnisse von Zellen und Kernen wahrzunehmen waren. Aber von Lacunen mit Blutkörperchen in ihrem Lumen sah ich keine Spur.

Bei der grossen Genauigkeit, durch welche sonst die Untersuchungen Hancock's sich auszeichnen, war es mir unerklärlich, wie er zu der Annahme eines solchen complicirten Lacunensystems gekommen war, bis ich endlich in seiner Beschreibung des nämlichen Systems in den Armwandungen die Erklärung fand. Diese, und noch mehr die dazu gehörigen Bilder (vergleiche seine Taf. LVIII, Fig. 1, 2 u. 3, und LIX, Fig. 2) stimmen nämlich vollkommen mit den von mir in der Armwand gefundenen nervösen und bindegewebigen Gebilden überein. Bei der Besprechung des Nervensystems werde ich dies ausführlicher nachweisen.

Nachdem ich dies gefunden, ward es mir klar, dass Hancock auch bei der Untersuchung des Mantels und der Sehnscheiden die Bindegewebelemente als Lacunen gedeutet hatte. Wirklich sieht das Netz der sternförmigen Bindegewebszellen einem Gefässplexus einigermaassen ähnlich. Die von ihm erwähnten Blutkörperchen sind dann wahrscheinlich die Kerne jener Zellen.

Ein Beweis für die Richtigkeit dieser Behauptung wird noch geliefert durch die Thatsache, dass Hancock die typischen Bindegewebelemente mit keinem Worte erwähnt, während seine Beschreibungen sonst durch Genauigkeit hervorragen. So beschreibt er am Mantel das kubische Epithel der freien Oberfläche, das Plattenepithel der Mantelsinusse und die Körnerhaufen und die reticuläre Zeichnung an der der Schale zugekehrten Seite, alles genau so wie es an meinen Präparaten zu sehen war. An der Stelle aber, wo ich die Bindegewebszellen beobachtete, liegt nach ihm das Lacunensystem.

Das Nervensystem.

Von Hancock ist zuerst eine ausführliche Beschreibung des Nervensystems gegeben, und diese ist mit den dazu gehörigen Bildern in alle späteren zoologischen Lehrbücher übergegangen. Auf ihn stützen sich alle Betrachtungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Brachiopoden, so z. B. die Behauptung Gegenbaur's, dass die Arme nicht die Homologa der Wurmteakeln sein können, weil sie vom unteren Schlundganglion aus innervirt werden.

Bei der grossen Genauigkeit, welche die Untersuchungen Hancock's kennzeichnet, wunderte es mich sehr, zu finden, dass er das Bestehen eines oberen Schlundganglions und daraus hervorgehender Armnerven gänzlich übersehen hat. Zwei Ursachen machen dies aber erklärlich, erstens dass er das Nervensystem an einer *Waldheimia* untersucht hat, wo es weit schwieriger aufzufinden ist, als an der mir zu Gebote stehenden *Terebratula vitrea*; zweitens dass er durch die Ueberzeugung von dem Bestehen eines lacunären Blutgefässsystems in den Armen beherrscht wurde, und daher allerlei Gebilde als Verzweigungen dieses Systems deutete.

Bei dieser Sachlage wird es nothwendig, noch einmal den anatomischen Bau des ganzen Nervensystems zu beschreiben, wobei ich jedoch hervorhebe, dass die Theile unterhalb des Schlundes von Hancock sehr richtig beschrieben und abgebildet sind.

Das ganze Nervensystem liegt in der vorderen Leibeswand und zwar eingebettet in der homogenen Stützsubstanz. Am besten sieht man es daher, wenn man die Arme und den Darmkanal weg-schneidet und die Leibeswand auf dem Objectträger mit der Innenseite nach oben ausbreitet (Taf. VIII, Fig. 4).

Zu beiden Seiten des Schlundes bildet die Wand zwei nach

innen vorspringende Falten, welche den Schlundring tragen. Daher kann dieser leicht der Beobachtung entgehen, denn bei der Entfernung des Darmkanals ist man sehr geneigt, zu tief zu schneiden, weil das Präparat an der Stelle der Mundöffnung immerhin dick und dadurch ziemlich undurchsichtig ist.

Bei durchfallendem Lichte sieht man unterhalb des Schlundes das Bauchganglion als eine undurchsichtige Masse liegen. Hancock beschreibt es als einen Complex von drei Ganglien: einem oberen medianen und zwei hinteren seitlichen. Diese letzteren seien an ihrem vorderen Ende mit dem medianen verbunden und ausserdem gerade hinter diesem durch eine eigene Quercommissur mit einander. An dem Flächenpräparate scheinen diese Verhältnisse auch wirklich vorzuliegen, die Betrachtung einer Serie von Querschnitten lehrt aber, dass wir es hier mit zwei continuirlichen seitlichen Anhäufungen von Ganglienzellen zu thun haben, die sowohl in dem sogenannten medianen, wie zwischen den seitlichen Knoten durch Nervenfasern mit einander verbunden sind. An der erstgenannten Stelle ist nur diese Fasermasse etwas dicker und enthält auch wirklich noch vereinzelt Ganglienzellen. Ausserdem ist das Epithel an dieser Stelle höher und das Stützgewebe dicker als weiter nach der Bauchseite. Daher rührt das obenbeschriebene Gesamtbild.

Vorne geht von dem unteren Schlundknoten beiderseits ein dicker Nerv ab, der sich unmittelbar gabelt in einen dickeren und einen dünneren Ast. Der erste ist der Nerv für die dorsale Mantelhälfte (*d. m. n.*), der andere ist die Schlundringcommissur (*comm.*). Diese letztere biegt sich um den Schlund nach oben und giebt dabei einen Ast ab, welcher, nach vorn verlaufend, sich nach der vorderen Armwand begiebt (*v. a. n.*). An ihrem vorderen Ende stand die Commissur nochmals mit diesem Seitenast in Verbindung.

An derselben Stelle wie die Schlundcommissur entspringt noch ein feiner Nervenast, welcher sich nach der anliegenden Armwand begiebt und an der Basis der Cirri verläuft (*i. a. n.*). Dieser Ast ist von Hancock erwähnt und bis jetzt als der einzige Armnerv betrachtet.

Die hinten und seitlich von den Bauchganglien entspringenden Nerven sind von Hancock genau beschrieben. Der erste grosse Ast tritt in die Sehnensubstanz der Schliessmuskeln an der Stelle, wo jene mit der Leibeswand verbunden ist. Auf Taf. VII, Fig. 8 und Taf. VIII, Fig. 4 sieht man diesen Nerven (*s. m. n.*).

In dieser Substanz läuft das Nervenpaar bis an die Bauchschale und wendet sich hier von der Vorderwand nach hinten, um den Stiel zu innerviren (nach Hancock).

Die übrigen Aeste verlaufen alle in der vorderen Leibeswand und innerviren die Bauchhälfte des Mantels. Wie auch Hancock abbildet, entspringen die seitlichen Aeste mit mehreren Wurzeln aus dem Nervenknoten. Es gehen aber nicht nur nach aussen, sondern auch nach innen Seitenäste ab, diese letzteren verzweigen sich im ventralen Mesenterium und bilden darin einen Plexus (Taf. VIII, Fig. 4, *mes. n.*).

Weiter habe ich zu Hancock's Beschreibung nur hinzuzufügen, dass die Nerven sowohl der ventralen wie der dorsalen Mantelhälfte öfters durch Seitenzweige unter sich in Verbindung treten, also eine Art Plexus bilden, welcher dem Nervenplexus der Chaetognathen sehr ähnlich sieht. Hancock beschreibt eine solche Verzweigung nur an einer Stelle der dorsalen Mantelplatte, er nennt dieses Gebilde eine Nervenschlinge (*nervous loop*).

Die Mantelnerven strahlen unter fortwährender Gabelung nach dem Rande aus und enden da mit solchen feinen Aestchen, dass sie zwischen dem hohen Epithel nicht zu verfolgen waren. Wahrscheinlich stehen sie hier mit der Basis der Hornhaarfollikel in Verbindung, vielleicht auch dass zwischen dem cylindrischen Epithel Sinneszellen vorkommen. Mangel an frischem Material machte es mir unmöglich, dies zu erforschen. Von einem Randnerven, wie Owen beschreibt, fand ich eben so wenig wie Hancock eine Spur.

Bis hierher stimmen meine Beobachtungen mit denen Hancock's überein. In Bezug auf die oberen Schlundknoten muss ich aber seine Beschreibung bekämpfen. Diese sind nicht, wie er sagt, zwei winzige Anschwellungen des sonst überall gleich dünnen Schlundringes. Die Seitencommisuren (*comm.*) biegen sich vor dem Schlunde nach der Leibeswand zu und gehen hier in einen Nervenstrang über, der in der Armwand verläuft und über der Mundöffnung zu einem Nervenknoten anschwillt (*s. g.*). Es bestehen also auch supra-oesophageale Armnerven und diese sind selbst weit ansehnlicher als die infra-oesophagealen. Sie verlaufen unterhalb der Epithelfalte, welche, wie bekannt, den cirrustragenden Armwulst überall begleitet, aber in der Mittellinie des Körpers nicht wie dieser an der Bauch-, sondern an der Rückenseite des Mundes herumgeht (*e. w.*).

Was den feineren Bau des Nervensystemes anbelangt, so kann man in den Ganglienknoten Nervenzellen und Fasern unterscheiden. Die ersteren sind, wie überhaupt die meisten Zellen der Brachiopoden, sehr klein und daher schwierig zu untersuchen. Es ist mir nicht gelungen, Ausläufer an ihnen wahrzunehmen. Ihre Form ist rundlich, ihre Kerne sind ziemlich gross (Taf. VII, Fig. 1, 2 und 3, *g. z.*). Sie liegen zu beiden Seiten der Mittellinie in Gruppen, welche durch eine Commissur verbunden werden. Merkwürdig ist, dass in dieser gar keine querverlaufenden Nervenfasern nachzuweisen waren. Auf allen Schnitten zeigten sich die Fasern in der charakteristischen Form der Punktsubstanz. Ueber der ganzen Breite der Commissur findet man ausserdem Ganglienzellen.

Die Commissur nimmt bald an Querdurchmesser ab, aber bleibt noch auf vielen Schnitten als dünner Strang zwischen den seitlichen Ganglienmassen nachzuweisen. Es besteht also zwischen diesen eine ziemlich umfangreiche Platte, aus Fasern und Zellen gebildet, wie schon oben erwähnt wurde. Bei der Beschreibung des Bindegewebes in der Gegend des Nervensystems wurde bereits hervorgehoben, dass die nervösen Gewebelemente nur am oberen Rande des Nervenknötens direct unter dem ectodermalen Epithel lagen, weiter nach der Bauchseite hin aber durch eine allmählich dicker werdende Bindegewebsschicht (*a. s. s.*) davon getrennt werden.

Den Bau der sich von dieser Centralmasse abzweigenden Nervenstämme studirt man am besten an Oberflächenpräparaten des Mantels. Man sieht hier die Nerven als breite, aber sehr platte Stränge unter dem Epithel verlaufen (Taf. VII, Fig. 7). Sie sind aus einer grossen Menge von feinen Fasern zusammengesetzt, welche mehr oder weniger geschlängelt in der Längsrichtung der Nerven verlaufen. An den Fäden ist weiter nichts wahrzunehmen, auf Querschnitten zeigen sich die Nerven als fein punktirte Stellen (Taf. V, Fig. 2, *n.*). Zwischen den Fasern sieht man jedoch eigenthümliche längliche plasmatische Stellen, welche von feinkörniger Beschaffenheit sich mit Karmin leidlich färben und also vielleicht Reste von Zellen mit darin enthaltenen Kernen sind. Wahrscheinlich sind es Bindegewebszellen, ob aber auch keine Ganglienzellen darunter vorkommen, wage ich nicht zu entscheiden.

Die Stränge gabeln sich, wie gesagt, nach der Peripherie des Mantels hin wiederholt, niemals aber sah ich einzelne Fasern sich abzweigen und zum Epithel verlaufen. Wie also die Nervenendigungen beschaffen sind, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Die nervösen Elemente in den Armen bedürfen einer besonderen Beschreibung. Hierbei müssen wir zwischen den supra- und den infraoesophagealen Armnervenstämmen unterscheiden.

Die ersteren weichen in ihrem feineren Bau nicht wesentlich von den Mantelnerven ab, nur ist der Verlauf der sie zusammensetzenden Fasern etwas mehr geschlängelt und weniger regelmässig.

Aber in ihrem Umkreise liegt eine bedeutende Anzahl grosser Zellen, welche durch dickere und dünnere Ausläufer sowohl unter einander als mit den Nervenstämmen zusammenhängen (Taf. VII, Fig. 9; Taf. VIII, Fig. 1, 2 u. 3, *g. z.*). Es sind also grosse Ganglienzellen; sie haben einen deutlichen Kern, ihr Protoplasma ist feinkörnig und geht in mehrere dicke Ausläufer über. Die Verbindungsstränge mit dem Nervenstamme verlaufen gewöhnlich direct und senkrecht zu ihm (Taf. VIII, Fig. 1). Im Gegensatz zu anderen plexusbildenden Ganglienzellen sind auch die Verbindungsstränge zwischen den Zellen unter einander dick und kurz.

Nach der Seite des cirrentragenden Wulstes gehen von den supraoesophagealen Nervenstämmen viele senkrechte Aeste aus, die durch Seitenzweige unter sich in Verbindung stehen und also unter dem Epithel der Armgrube (brachial groove Hancock's) einen Plexus bilden (Taf. VIII, Fig. 2, *a. g. p.*). An den Wulst angelangt, verzweigen sie sich in seiner Substanz.

Im Verlaufe dieser Nerven und ihrer Seitenästchen sieht man viele Kerne, von Zeit zu Zeit auch multipolare Ganglienzellen, wie im Umkreise des Hauptstammes selbst.

Nach der anderen Seite des supraoesophagealen Nerven hin breiten sich die Ausläufer der Ganglienzellen und die Seitenästchen des Nerven selbst in der Armwand zu einem Plexus von kernhaltigen, feingranulirten Fasern aus (Taf. VII, Fig. 9, *a. w. p.*). Diesen Plexus findet man über der ganzen Armwand verbreitet, hart unter dem ectodermalen Epithel. Die Maschen werden aber immer grösser, je weiter sie von der Armfalte entfernt liegen.

Die Fasern dieses Plexus sind feinkörnig und enthalten ebenso wie diejenigen in der Armgrube viele Kerne. Dadurch erlangt das ganze eine gewisse Aehnlichkeit mit sternförmigen Bindegewebszellen. Nur ist die Substanz der Fasern körniger und ihr Durchmesser schwächtiger; die Kerne liegen auch nicht so regelmässig in den Mittelpunkten der Sterne, wie dies beim Bindegewebe der Fall ist.

Oefters sieht man feine Aestchen dieses Plexus sich abzweigen und verschwinden; wahrscheinlich stehen sie mit Zellen des überliegenden Epithels in Zusammenhang. Dieses ist ja in der

Armgrube und auf den sie begrenzenden Wülsten sehr hoch, ebenso wie am Mantelrande. Vielleicht enthält es Sinneszellen, Haare fand ich an meinem Spiritusmaterial nicht darauf.

Der infraoesophageale Armnerv zeigt einen von dem obenbeschriebenen des supraoesophagealen etwas verschiedenen Bau. Er ist nicht überall gleich breit, sondern bildet mehr einen in der Länge gestreckten Plexus von Nervenfasern (Taf. VIII, Fig. 2 u. 3, *i. a. n.*). Im Verlaufe dieser Fasern sieht man zahlreiche Kerne und überall gehen feine Seitenzweige ab nach der Basis der Cirri. Auch in die Stützsubstanz des Cirruswulstes dringen diese Nervenfasern durch und kommen bis in die Nähe der Ausläufer des supraoesophagealen Nerven. Wahrscheinlich stehen sie mit diesem in Verbindung, obwohl der Zusammenhang, wegen der Dicke des Präparates an dieser Stelle, nie mit Gewissheit aufgefunden wurde. Auch der infraoesophageale Armnerv steht mit vielen grossen Ganglienzellen in Zusammenhang (Taf. VIII, Fig. 3), welche in derselben Weise wie um den supraoesophagealen Nerven angeordnet sind. Bemerkenswerth ist, dass die Zahl dieser Zellen für verschiedene Stellen der Arme und auch bei verschiedenen Individuen verschieden zu sein scheint, wie aus einer Vergleichung der Fig. 2 mit Fig. 3 auf Taf. VIII erhellt.

Die eigenthümlichen Verhältnisse dieser beiden Nerven und des damit zusammenhängenden Plexus werden von Hancock gar nicht erwähnt. Betrachtet man aber das Bild, welches er von seinem „great brachial lacunary plexus“ auf seiner Tafel LVIII in Fig. 1 giebt und besonders die Ansicht der ganzen Armwand von der Innenseite, welche er auf seiner Tafel LIX abbildet, so sieht man, dass an der Stelle, wo ich den supraoesophagealen Nerven zeichne, er nur einen Kanal (von ihm „afferent brachial vessel“ genannt) mit vielen senkrecht davon abgehenden Cirrenarterien gesehen hat. Bei Waldheimia nun gelang es auch mir nicht, den betreffenden Nerven deutlich wahrzunehmen, bei Terebratula aber desto besser. Wahrscheinlich hat also Hancock die Verzweigungen des Nervenplexus und auch bindegewebige Elemente der Armwand als Theile seines lacunären Blutgefässsystemes gedeutet, weil er ihren Zusammenhang mit einem Längsnerven nicht gefunden hat.

Nachdem ich diese eigenthümlichen Nerven-elemente in den Armen aufgefunden hatte, ward wieder in mir die Hoffnung wach, auch im Mantel nervösen Gebilden auf die Spur zu kommen. Mit grosser Sorgfalt durchmusterte ich die Flächenpräparate vom Man-

tel der Terebratula, Terebratulina, Waldheimia und Rhynchonella. Besonders waren es die grossen zellenähnlichen Gebilde unter dem Epithel, die mich interessirten (Taf. IX, Fig. 9, 10 u. 13). Sie werden zahlreicher nach dem Mantelrande zu und zwischen den Haarfollikeln sind sie gruppenweise angehäuft. In derselben Weise angeordnet findet man sie zwischen den Wurzeln der Cirri, besonders bei Waldheimia, wo sie ihres körnigen Inhaltes wegen, die nervösen Elemente so sehr verdecken, dass diese nur schwierig aufzufinden sind.

Ich fand bei Terebratula (Taf. IX, Fig. 10, *schw. k.*) kein einziges Merkmal wegen dessen ich die betreffenden Gewebelemente als Ganglienzellen deuten könnte. Obwohl sie alle möglichen Formen haben, öfters auch die Sternform, weisen sie weder mit einander noch mit den zwischen sie hindurch verlaufenden Nerven Verbindungen auf. Ja ich glaube, dass wir es hier nicht einmal mit Zellen zu thun haben, erstens weil keine Kerne darin zu entdecken sind, aber hauptsächlich weil bei Waldheimia und Terebratulina diese Gebilde sich als Haufen frei zusammenliegender scharf contourirter Körnchen zeigen (Taf. IX, Fig. 9, *k. m.*). Bei Terebratula ist diese körnige Natur allerdings weniger ausgesprochen, aber dennoch mit Entschiedenheit nachzuweisen. Auch sind hier die Gruppen schärfer umschrieben, als wären sie von einer Membran umhüllt.

Die grösste Uebereinstimmung zeigen diese Gebilde mit den oben beschriebenen körnigen Körpern im Stiele. Diese haben ja auch bei Waldheimia mehr den Character von einfachen Körneranhäufungen (Taf. VIII, Fig. 9, *k. m.*), bei Terebratula von schwammigen Plasmamassen (Fig. 8, *schw. k.*). Ebensowenig wie im Stiele ist mir die Bedeutung dieser Elemente im Mantel klar.

Hervorgehoben verdient noch zu werden, dass die Nerven im Mantel ein von denen in den Armen verschiedenes Aussehen haben, weil ihre Fasern ganz glatt und gerade verlaufen, ohne irgendwelche Abzweigungen oder Verbindungen mit naheliegenden Elementen einzugehen. Die oben beschriebenen körnigen Gebilde sind überall gleich zahlreich, nicht um die Nerven besonders angehäuft.

Die Geschlechtsorgane.

Von der Lagerung und dem gröberen Bau der Geschlechtsorgane hat Hancock eine genügende Beschreibung und sehr schöne Abbildungen gegeben. Auch bei anderen Autoren, besonders bei

Gratiolet (21 und 26) und Lacaze-Duthiers (31) findet man darüber viele Angaben, ich brauche hier also über diese Verhältnisse nur einige kurze Notizen vorzuschicken.

Die Geschlechtsorgane zerfallen in zwei völlig getrennte Abschnitte: die Geschlechtsdrüsen und die Ausführungsgänge. Die Letzteren sind nach dem Typus der Segmentalorgane bei Anneliden gebaut, es sind Durchbrechungen der Leibeshöhle, welche in der Leibeshöhle mit einem weiten Trichter anfangen, sich darauf zu einem Kanal verengern und mit einer feinen Oeffnung nach Aussen münden. Das Ganze hat also die Form einer Trompete (Taf. VIII, Fig. 4, *g. t.*). Bei allen Brachiopoden findet man ein Paar dieser Trichter, ausgenommen bei Rhynchonella, wo zwei Paare vorkommen. Die inneren trichterförmigen Mündungen werden gestützt von den Ileoparietalbändern, respective bei Rhynchonella von den Gastro- und Ileoparietalbändern.

Die Geschlechtsdrüsen sind einfach gebaute Körper, welche durch eine Falte mit der Leibeshöhle verbunden, frei in die Leibeshöhle hinabhängen. Bei den Ecardines liegen sie beiderseits neben und zwischen den Darmschlingen, getragen von den Ileoparietalbändern, bei den Testicardines dagegen grösstentheils in den Mantelsinussen, an einer Falte der freien oder inneren Wand derselben.

Ihre Zahl beträgt vier; bei den letztgenannten Formen findet man also in der dorsalen und ventralen Mantellamelle je ein Paar. Die Drüsen in der ventralen Platte sind bei Waldheimia doppelt, d. h. hufeisenförmig gebogen.

Bei vielen Geschlechtern, so bei Terebratula, Terebratulina und Rhynchonella bildet jede Drüse eine netzförmige Figur. In der Mitte jeder Masche kommt ein Verbindungsstrang zwischen den beiden Wänden des Mantelsinusses vor (Taf. IX, Fig. 8, *v.*). Dieser Strang enthält ein Bündel Stützfasern (s. o.).

Wie gesagt, sind die Geschlechtsdrüsen nicht unmittelbar mit ihren Ausführungsgängen verbunden. Dagegen liegt das Vorderende der Drüsen dicht in der Nähe der Trichtermündungen.

Die Geschlechtsprodukte werden in die Leibeshöhle entleert und durch die Ausführungsgänge nach aussen geschafft (Taf. VIII, Fig. 4, *ei.*).

Die Gebrüder Hertwig haben in ihrer Cöломtheorie, wie oben erwähnt, darauf hingewiesen, dass die Brachiopoden in dem Bau und der Lagerung der Geschlechtsorgane sich als echte Enteroecölier kundgeben und die grössten Aehnlichkeiten mit den

nämlichen Organen der Chaetognathen aufweisen, während sie von denen der Mollusken grundverschieden seien. Sie sagen weiter, dass die Geschlechtsdrüsen höchst wahrscheinlich aus dem Epithel der Leibeshöhle ihre Entstehung nehmen, dass ihr Ursprung aber noch nicht erforscht ist. Es war also bei der Untersuchung der Brachiopoden vor allem mein Bestreben über diesen wichtigen Punkt zu einiger Klarheit zu gelangen, soweit dies an ausgewachsenen Thieren möglich sein würde. Ich machte dazu Quer- und Längsschnitte durch Geschlechtsdrüsen und betrachtete ausserdem Flächenpräparate der Mantelsinusse.

Allererst ergab die Untersuchung, dass die Geschlechter der Brachiopoden getrennt sind, eine Thatsache, die bis jetzt nur von Morse (42) mit Bestimmtheit ausgesprochen war, während dagegen Hancock das entgegengesetzte vermuthet. Klare Präparate hat aber Hancock nicht gehabt, wenigstens nicht beschrieben oder abgebildet. Wahrscheinlich hat er zu schwache Vergrösserungen gebraucht, sonst würde er die Spermatozoïden gesehen haben, denn seine Umrissbilder Fig. 4 auf Taf. LVI und Fig. 7 auf Taf. LVIII sind unzweifelhaft nach Querschnitten durch Testes genommen.

In ihrer äusseren Form und Farbe sehen Ovarien und Testes sich durchaus ähnlich, nur haben die Letzteren eine etwas glattere Oberfläche.

Auch Gratiolet (21 und 26) hält die Brachiopoden für eingeschlechtlich und bildet die Eier und Spermatozoïden richtig ab, glaubt aber nicht, dass die Geschlechtsprodukte in die Leibeshöhle entleert werden, sondern dass sie durch präformirte Poren der inneren Mantellamellen nach aussen gelangen.

Da die Testicardinen Brachiopoden festsitzende Thiere sind, so erhebt sich die Frage wie die Befruchtung zu Stande kommt. Dass die Spermatozoïden durch die Trichterkanäle in die Leibeshöhle der Weibchen dringen, ist unwahrscheinlich, weil die äusseren Oeffnungen der Trichter sehr fein sind und hart unter dem Mundrande gelegen, so dass die Spermatozoïden fortwährend durch den Strudel der auf diesem Rande eingepflanzten Armcirren fortgerissen und der Mundöffnung zugeführt werden würden.

Viel wahrscheinlicher ist es, dass sowohl Eier als Spermatozoïden durch die Trichter nach aussen entleert werden und die Befruchtung im Meereswasser stattfindet. Da die Brachiopoden in Kolonien dicht beisammen leben, ist für zu grossen Verlust an unbefruchteten Eiern wenig Gefahr, während die dennoch statt-

findenden Verluste vielleicht gegenüber den Vortheilen der durch die Eingeschlechtigkeit nothwendigen Kreuzung verschwinden.

Die Textur des reifen Ovariums geht aus dem Querschnitt auf Taf. VI, Fig. 1 hervor. Man sieht wie die Membran, an welcher die Drüse befestigt ist, nichts anderes ist als ein Auswuchs des Bindegewebes der inneren Mantelsinuswand. Das Epithel, welches diesen Sinus inwendig auskleidet, geht continuirlich in dasjenige dieser Membran über (*g. f.*). Die Zellen werden aber grösser, cubischer und dichter gedrängt, und nehmen bald die Form von Eizellen an.

Es besteht also keine scharfe Grenze zwischen dem Epithel der Leibeshöhle und den Eizellen. Man darf deshalb sagen, dass die Eier der Brachiopoden umgewandelte Cölomepithelzellen seien.

Am klarsten sieht man diess bei der Betrachtung der äusseren Enden der Eierstöcke (Taf. VI, Fig. 4). Hier hat sich noch keine selbständige Drüse entwickelt, sondern das Bindegewebe der Sinuswand hat nur angefangen sich zu einer Leiste zu erheben und das Epithel dieser Leiste beginnt sich zu entwickeln. Die Zellen sind grösser und höher geworden und viele haben schon eine runde Form und ein vergrössertes Keimbläschen, wodurch sie sich als junge Eizellen kundgeben. Nach der Peripherie des Mantelsinusses zu nimmt die Leiste an Höhe und Breite ab, und unterscheiden sich die Zellen weniger von dem umliegenden Epithel.

Das Ovarium selbst besteht nun aus einer Anzahl Ausstülpungen der Bindegewebslamelle, deren Oberfläche mit Eiern dicht bedeckt ist. Diese Ausbuchtungen, welche sich auf dem Querschnitte als Falten zeigen, entstehen dadurch, dass in der Mitte des Bindegewebes Spalten, respective Hohlräume entstehen, welche nach verschiedenen Seiten blinde Ausläufer treiben, deren Wände durch Bindegewebsstränge zusammengehalten werden (Taf. VI, Fig. 1, *b. z.*).

Hancock beschreibt in der Mitte der Geschlechtsdrüsen ein Blutgefäss, von ihm „genital artery“ genannt. Wie man aus der Fig. 1 auf Taf. VI sieht, ist im Ovarium von einem wirklichen Gefässe mit eigenen Wandungen nicht die Rede. Ein Hohlraum ist allerdings da, aber von unregelmässiger Form. Ebenso ist es der Fall in den Testes (Taf. V, Fig. 1 u. 2, *c. k.*). Ob diese centralen Kanäle mit Centralorganen des Kreislaufes zusammenhängen, hoffe ich später nachzuforschen.

Die Eizellen kennzeichnen sich durch ihre riesigen Keimbläs-

chen, welche meist nur an der Peripherie durch das Boraxkarmin gefärbt sind.

Sie haben meist zwei Kernkörperchen, die enganliegen und stark lichtbrechend sind. Ausser diesen nimmt man oft noch mehrere weniger lichtbrechende Kügelchen in dem gefärbten Inhalte der Eikerne wahr. Vom Boraxkarmin werden sowohl diese Körperchen als die Nucleoli stark gefärbt.

Das Protoplasma der Eizellen ist feingranulirt und zeigt keine Spur von Dotterkörnchen, die Eier sind dementsprechend auch holoblastisch, die Theilung ist sogar ganz regelmässig.

Auf den Querschnitten findet man um die meisten Eier herum einen Follikel aus einer Schicht sehr platter Zellen gebildet, deren Kerne oft als scharfgefärbte elliptische Körperchen wahrzunehmen sind (Taf. VI, Fig. 1, *f. z.*). Besonders an Stellen wo die Eier losgerissen sind, findet man oft sehr deutliche Follikelzellen. Diese entwickeln sich wahrscheinlich aus dem nämlichen Epithel wie die Eizellen. Denn zwischen den jungen Eizellen sieht man oft kleinere Zellen liegen, welche den unveränderten Epithelzellen noch ähnlich sehen, aber sich schon den benachbarten Eizellen anschmiegen (*w. f. z.*). Die Follikelzellen können überhaupt nur zweierlei Ursprung haben, entweder sie gehen aus dem Keimepithel hervor oder sie wuchern aus dem unterliegenden Bindegewebe zwischen die Eizellen hinein. Die Bindegewebslamelle der Ovarialfalten ist aber, wie die Figur zeigt, so dünn, dass darin für die Entwicklung und Theilung von Follikelzellen überhaupt kein Raum ist.

Zwischen den hier beschriebenen Eizellen in ihren Follikeln nimmt man andere Körper wahr, die ihnen mehr oder weniger ähnlich sehen, aber sich von ihnen unterscheiden durch grobkörnigeren Inhalt, kleineres oder ganz fehlendes Keimbläschen und die Abwesenheit eines Follikels. Diese Körper sind in verschiedenen Grössen vorhanden, von denjenigen der grossen Eizellen an bis zu kleinsten kugelrunden Gebilden. Ebenso findet man alle Abstufungen in der Grösse des Keimbläschens (Taf. VII, Fig. 1, *r. e.*).

Ich meine in diesen Gebilden Rückbildungsstadien von Eizellen sehen zu müssen. Sicherlich entwickeln sich ja nicht alle Keimzellen zu reifen Eiern, sondern viele erreichen nur einen gewissen Ausbildungsgrad und werden dann resorbirt. Diese Resorption wird wahrscheinlich eingeleitet durch das Zugrundegehen des Follikels und des Keimbläschens, während das Protoplasma eine grobkörnige Beschaffenheit annimmt.

Darauf nimmt auch dieses an Umfang ab, bis zuletzt nur noch ein braunes, stark glänzendes Körperchen zurückbleibt. Gruppen solcher Kügelchen findet man überall an der Peripherie der Ovarien. Wahrscheinlich sind sie es, welche Hancock als braunrothe Flecke an der Oberfläche der Geschlechtsdrüsen beschreibt (man sehe seine Taf. LIII, Fig. 8, *c.*) und für die Bildungsstätten des Samens hält. Der glänzende Nucleolus bleibt bis zuletzt sichtbar.

Während also der Bau und die Entstehungsweise der Eierstöcke aus einfachen Querschnitten sofort hervorgeht, sind die männlichen Geschlechtsdrüsen nicht so leicht zu verstehen.

An einem Querschnitte durch den Hoden eines älteren Individuums sieht man bei schwacher Vergrößerung sofort dieselbe Bindegewebsfalte, welche bei den Eierstöcken die Verbindung mit der Mantellamelle darstellt. Dieses Band läuft aber frei bis in die Mitte der Drüse (Taf. V, Fig. 1 u. 2, *g. f.*). Hier bildet es einen Centralkanal (*c. k.*), von dessen Umkreise an verschiedenen Stellen Falten oder Ausstülpungen ausgehen. Um diesen herum liegt eine dicke Masse, woran eine grobkörnige innere (*sp. m. z.*) und eine sehr feinkörnige und -streifige äussere Schicht (*sp.*) zu unterscheiden sind. Die Grenze zwischen beiden ist sehr scharf.

Bei starker Vergrößerung (Taf. V, Fig. 2) sieht man, dass die Bindegewebslamelle gerade in der nämlichen Weise gebaut ist, wie bei den Eierstöcken. Sie ist nichts als ein Auswuchs des Mesenchyms, auf dem sich das Leibeshöhlenepithel ununterbrochen fortsetzt.

Dieses Epithel bleibt aber unverändert bis an den Centralkanal. Dieser ist auch hier wieder nichts als eine Lücke im Bindegewebe, welche aber grösser und regelmässiger erscheint als im Ovarium. Auch hier faltet sich die Wand der Lücke zu zahlreichen Ausbuchtungen, deren Wände durch Bindegewebsfäden zusammengehalten werden. Die Wände des Kanals und der genannten Falten sind an der Aussenseite mit einem dichten kubischen Epithel bekleidet (Taf. V, Fig. 2, *k. e.*). Die ganze umliegende Masse nun, welche in die obengenannten zwei Schichten zerfällt, betrachte ich als aus diesem Epithel hervorgegangen. Verfolgt man nämlich eine der Falten, so sieht man, wie sie zahlreiche Seitenfalten treibt. In Fig. 3 ist das Ende einer solchen primären Doppellamelle mit ihren Seitenfalten in Querschnitt abgebildet, während man in Fig. 2 bei *p. d. l.* den Anfang derselben Lamelle findet. Man sieht die Zellen immer dichter gedrängt stehen, bis zuletzt nur grosse Massen von stark gefärbten, vier-

eckigen Kernen zu unterscheiden sind. An dünnen Stellen der Querschnitte sieht man oft selbst in diesen Massen noch die ursprüngliche Lagerung in Doppelreihen (*s. d. l.*).

Die Gruppen sind also wahrscheinlich die Andeutung zahlreicher secundärer Ausstülpungen, welche von der primären (*p. d. l.*) ausgehen. Alle diese Ausbuchtungen zeigen auf dem Querschnitte das Bild von Doppellamellen. Ihr Epithel proliferirt unter beträchtlicher, relativer Vergrößerung der Kerne, so dass vom Protoplasma und von der bindegewebigen Basalmembran der Falten an reiferen Hoden nichts mehr zu sehen ist. An weniger entwickelten Drüsen tritt das bindegewebige Gerüst der Ausstülpungen noch klar zu Tage (Taf. IX, Fig. 14, *b. g.*).

Die Figuren auf Taf. V sind nach sehr reifen Hoden genommen.

Die Zellen, worin die grossen, sich stark tingirenden Kerne gelegen sind, betrachte ich als die Mutterzellen der Spermatozoïden (*sp. m. z.*).

Die äussere Schicht der Hoden besteht nämlich aus Spermatozoïden und einzelnen Zellen, deren Kerne die Grösse ihrer Köpfchen haben. Da sowohl diese Köpfchen als die Kerne sich stark färben, bekommt die ganze Schicht ein körniges Ansehen. Zwischen den Körnermassen liegen Bündel Spermatozoïdenschwänzen (*sp.*). Ich glaube zu der Annahme berechtigt zu sein, dass die Zellen der inneren Schicht sich theilen und jede der Tochterzellen sich in ein Spermatozoön umwandelt. Die Theilung muss ganz regelmässig in einer bestimmten Schicht stattfinden, sonst würde die scharfe Scheidung in eine mittlere und äussere Schicht sich nicht vorfinden.

Die Schwänze der Spermatozoïden ragen frei in die Leibeshöhle hinein; eine Membrana propria ist nicht da, ebensowenig wie beim Ovarium.

Die Entstehungsweise der Hoden ist sehr schön an ihrem peripherischen Ende, wo also das Längenwachsthum stattfindet, zu beobachten. Hier findet man in der Leibeshöhle einen einfachen Strang von durchaus neutralen Bildungszellen, ohne zwischenliegendes Bindegewebe (Taf. VI, Fig. 2, *k. z.*). Dieser Strang liegt der freien Wand des Mantelsinusses fest an, dennoch kann man in seinem Inneren eine Andeutung eines Centralkanales sehen, und eine Doppelreihe von Zellen scheint von diesem Lumen zur Sinuswand zu verlaufen. Noch mehr nach dem jungen Ende der Hoden hin ist die Masse der Bildungszellen

sehr klein, und daher der Bau der entstehenden Drüse besser zu verstehen (Taf. VI Fig. 3). Man sieht eine dünne Lamelle der Stützsubstanz der freien Sinuswand mit einer Schicht von cubischem Epithel bedeckt. Dieses Epithel wird mehrschichtig nach oben hin im Umkreise eines einfachen, centralen Hohlraumes. An der Stelle, wo die Genitalfalte an die Leibeswand anschliesst, geht das kubische Epithel in das Pleuroperitonealepithel über.

Das Bindegewebe wuchert also später zwischen diese Bildungszellen hinein und bildet die mit Keimesepithel bekleideten primären und secundären Ausstülpungen. Ein Bild dieser Entwicklungsweise bekommt man, wenn man Längsschnitte des wachsenden Endes der Hoden anfertigt (Taf. VI, Fig. 5). Man sieht hier den Centralkanal über einer gewissen Länge getroffen und viele Ausstülpungen in verschiedenen Richtungen durchschnitten. Die Zellen dieser Ausstülpungen sind noch alle gleichartig beschaffen, es sind noch neutrale Bildungszellen.

Die Spermatozoïden entstehen also wie die Eier aus einem Keimesepithel, das unmittelbar in das Epithel der Leibeshöhle übergeht.

Ich glaube nach dem Obenstehenden berechtigt zu sein, aus dem anatomischen Bau der Geschlechtsdrüsen den Schluss zu ziehen, dass die Eier und Spermatozoïden umgewandelte Zellen des Cölomepithels sind. Ohne Hülfe der Entwicklungsgeschichte konnte hier die Entstehungsweise der Geschlechtsdrüsen erforscht werden.

Das Muskelsystem.

Die Anordnung der Muskeln und der Mechanismus zum Oeffnen der Klappen sind schon öfters beschrieben, ich werde deshalb nicht näher auf diese Sachen eingehen. Auch über den mikroskopischen Bau haben wir sehr wichtige Notizen durch Hancock's Untersuchungen bekommen. Er beschreibt die Zusammensetzung der Muskeln aus langen parallelen Fasern, die nur sehr wenig unter sich zusammenhalten, und sich nach den Anheftungsstellen zu fächerförmig ausbreiten. Die Sehnen sind seiner Meinung nach ein integrierender Theil der Muskeln: er beschreibt sie als glänzend weisse, dichte, starre Gebilde, welche von Blutgefässen durchzogen werden, in denen viele Blutkörperchen enthalten

sind. Bei *Waldheimia cranium* fand ich von diesen Kanälen keine Spur.

Jede dickere Faser fand Hancock zusammengesetzt aus mehreren dünneren, woran, wie er sagt, die zellige Structur schön zu sehen sei. Was er damit meint, ist mir nicht klar, denn in seinen Figuren ist von Zellkern oder Plasma nichts angegeben.

Wie man aus meinen Figuren 3, 4 und 5 auf Taf. IX ersieht, fand ich an den Fasern seitlich angelagerte Muskelkerne, von einer sehr geringen Plasmamasse umgeben. Ob ein oder mehrere Kerne an jeder Faser vorkommen, konnte ich nicht entscheiden, weil die vollständige Isolirung mir nicht gelang, wohl aber sah ich, dass die Fasern die ganze Länge des Muskels erreichen. Daraus und aus dem ganzen übrigen Habitus der Fasern geht meines Erachtens hervor, dass wir es hier mit rein epithelialen Muskeln in dem Sinne der Gebrüder Hertwig zu thun haben. Die Muskeln sind wahrscheinlich aus dem Cölomepithel entstanden und haben sich nachträglich davon isolirt, bis auf ihre beiden Enden. Das eine inserirt sich an eine der Schalen, das andere an einen Auswuchs der mesenchymatischen Stützsubstanz, der sich wie der Muskel mehr oder weniger von der Leibeswand abgetrennt und also den Character einer Sehne angenommen hat.

Die Sehnen der grossen Schliessmuskeln hängen aber noch immer in einer gewissen Länge mit der Stützsubstanz der Leibeswand unmittelbar zusammen, am meisten bei *Waldheimia cranium*, wo sie bis an ihre Anheftungsstelle an der Bauchschale damit verbunden sind (Taf. VII, Fig. 8, *seh.*).

Sehr richtig erwähnt Hancock, dass alle Muskelfasern glatt sind, ausgenommen die der „occlusores posteriores“, welche sehr deutliche Querstreifung aufweisen (Taf. IX, Fig. 3). Diese Thatsache verdient meines Erachtens nochmals besonders betont zu werden, denn mit den hinteren Schliessmuskeln parallel und an derselben Sehnenmasse angeheftet findet man noch ein Paar Muskeln: die *occlusores anteriores*, welche nicht quergestreift sind. Die Zusammenziehung dieser Letzteren muss nothwendig dieselbe Wirkung wie die der Ersteren haben. Für die Schliessung der Schalen, eine für das Thier zweifelsohne hochwichtige Function, sind also zwei Paar Muskeln vorhanden, welche sich in allen Hinsichten, auch in der histologischen Beschaffenheit ihrer Fasern gleich verhalten, nur dass die des einen glatt, die des anderen quergestreift sind. Hieraus kann man wahrscheinlich den Schluss

ziehen, dass die Schale sowohl willkürlich als unwillkürlich zugeklappt werden kann.

Weiter giebt der Bau dieser Muskeln einen neuen Beweis für die von den Gebrüdern Hertwig aufgestellte Meinung, dass die Querstreifung nur eine physiologische, keine morphologische Bedeutung hat, dass also kein Grund gegen die Homologie zweier Muskeln darin gesehen werden dürfte, dass der eine quergestreift ist, der andere nicht. Denn die vorderen und hinteren Schliessmuskeln sind in allen Hinsichten gleichartig gebaut, sie zeigen beide den epithelialen Typus gleich klar und sind ohne Zweifel in derselben Weise entstanden. Sie gehören also in anatomischer Hinsicht in eine Abtheilung des Muskelgewebes, nicht in verschiedene wie die glatten und quergestreiften Muskeln der Vertebraten.

Es sollte hier eine Beschreibung der von Hancock als Kreislauforgane gedeuteten Bläschen und Kanäle folgen. Meine darauf sich beziehenden Präparate sind mir aber noch nicht verständlich genug, weshalb ich es vorziehe, diesen Theil meiner Untersuchungen auf eine spätere Arbeit zu verschieben.

Schlussbetrachtungen.

Wenn wir die Ergebnisse der vorhergehenden Untersuchungen über Testicardine Brachiopoden jetzt kurz zusammenfassen, so sind es folgende:

1. Die Haut ist überall mit einem einfachen einschichtigen ectodermalen Epithel bekleidet (*e. e.* in vielen Figuren).

2. Unter dem ectodermalen Epithel liegt überall eine Schicht homogener Stützsubstanz mit eingestreuten sternförmigen Bindegewebelementen, also ein Mesenchym (*s. s.* in vielen Figuren).

3. An den Ansatzstellen der Muskeln erreicht die Stützsubstanz eine grosse Volumentwicklung und giebt zu sehnenartigen Gebilden Veranlassung (Taf. VII, Fig. 8, *seh.*).

4. Der ganze Stiel besteht aus dem mesenchymatischen Stützgewebe (Taf. VIII, Fig. 8 und 9).

5. In der Mesenchymschicht liegt das Nervensystem eingebettet, nur am oberen Rande des Ganglion infraoesophageum ist es mit dem Ectoderm in Berührung (Taf. VII, Fig. 1 u. 2).

6. Das centrale Nervensystem besteht aus einem Schlundringe, woran nicht nur ein infraoesophageales Ganglienpaar, sondern auch ein ziemlich bedeutendes supraoesophageales Centrum aufzuweisen ist. Von beiden Knoten entspringen Nerven nach den Armen, die vom oberen Schlundknoten sind selbst ansehnlicher als die vom unteren (Taf. VIII, Fig. 1, 2, 3 und 4).

7. Die Nervencentra sind aus sehr kleinen Ganglienzellen und Nervenfasern aufgebaut (Taf. VII, Fig. 1, 2 u. 3), die peripherischen Nerven bestehen aus parallelen Fasern, zwischen denen Kerne von Bindegewebs- und vielleicht von Nervenzellen zu sehen sind (Taf. VII, Fig. 7).

8. Die Armnerven stehen in Verbindung mit einem gangliösen Plexus, welcher sich in der Stützsubstanz der Armwände hart unter dem ectodermalen Epithel ausbreitet und aus zwei verschiedenartigen Elementen: grossen multipolaren Ganglienzellen und dünnen, verzweigten, kernhaltigen Fäden besteht (Taf. VII, Fig. 9; Taf. VIII, Fig. 1, 2 und 3). Verband mit dem direct überliegenden Epithel war nicht mit Sicherheit nachzuweisen, aber sehr wahrscheinlich.

9. Die Leibeshöhle ist mit einem einschichtigen Plattenepithel ausgekleidet (in vielen Figuren *p. è.*).

10. Die Geschlechtsdrüsen werden getragen von Falten der Stützsubstanz, in welchen sich Hohlräume entwickeln (Taf. V, Fig. 1 und 2; Taf. VI, Fig. 1).

11. Die Geschlechtszellen sind umgebildete Zellen des peritonealen Epithels (Taf. VI, Fig. 3 und 4).

12. Die Testicardinen Brachiopoden sind getrennten Geschlechtes.

13. Die Muskeln bestehen aus parallelen, einfachen Fasern contractiler Substanz, welche beinahe nicht zusammenkittet sind und wahrscheinlich die Länge des ganzen Muskels erreichen. Ihrer Aussenseite sitzen Muskelkerne an, von einem sehr geringen körnigen Plasma umgeben. Die quergestreiften Muskeln haben in allen übrigen Hinsichten denselben Bau wie die glatten.

14. Flächen- und Dickenwachsthum der Schale geschieht nur durch Apposition, nicht durch Intussusception.

15. Das von Hancock beschriebene Lacunensystem in der Mesenchymschicht besteht nicht. Wahrscheinlich ist es das reticuläre Bindegewebe, welches diëser Forscher als ein Maschenwerk von Bluträumen gedeutet hat.

Diese Befunde geben zu einigen Schlüssen in Bezug auf die systematische Stellung und die Verwandtschaftsbeziehungen der Brachiopoden Veranlassung. Zuerst geht aus ihnen hervor, dass diese Thiere im histologischen Bau ihrer Leibeswand, ihrer Muskeln und ihrer Geschlechtsorgane völlig den Merkmalen, welche die Gebrüder Hertwig für die Enterocölier aufgestellt haben, entsprechen.

Während die Muskeln von denen der Mollusken völlig verschieden gebaut sind, steht ihrer Deutung als durchaus epithelialer Gebilde kein Umstand entgegen. Sie sind ja zusammengesetzt aus höchst einfachen, parallelen, mit seitlich angelagerten Muskelkernen versehenen Fasern, die sich über die ganze Länge des Muskels erstrecken. Die Muskeln liegen frei in der Leibeshöhle, mit ihren beiden Enden heften sie sich an die Stützsubstanz der Leibeswand an.

Trägt also das Muskelsystem alle Merkmale eines epithelialen Gebildes, so kommt dem Bindegewebe nur die Bedeutung einer Stützsubstanz zu. Es liegt, wie gesagt, zwischen ectodermalem und parietalem Epithel als eine an verschiedenen Stellen verschiedenen dicken Mesenchymschicht. In ihr liegt das ganze Nervensystem eingebettet, dessen Entstehung aus dem Ectoderm darum desto wahrscheinlicher ist, weil es an der Stelle, wo die grössten Nervencentren sich befinden, noch mit dem Hautepithel in Berührung ist. Auch der gangliöse Plexus in den Armen liegt unmittelbar unter dem Ectoderm.

Im Allgemeinen ist die Entwicklung der Mesenchymschicht eine sehr geringe, die meisten Körpertheile sind daher dünn und häutig.

Selbst in den Geschlechtsdrüsen tritt das bindegewebige Stroma höchst dürftig auf und dient nur zur Bildung einer Basalmembran für die Epithelfalten, deren Zellen sich in Geschlechtsprodukte umwandeln.

Die Bedeutung der Geschlechtsdrüsen als germinative Stellen des Leibeshöhlenepithels (auch ein Hauptmerkmal der Enterocölier) tritt bei den Brachiopoden mit aller gewünschten Klarheit hervor. Man kann sich kaum einen einfacheren Bau des Ovariums denken, als bei ihnen gefunden wird.

Es ist wohl überflüssig zu betonen, wie grundverschieden die Brachiopoden auch in ihrem histologischen Bau von den Mollus-

ken sind. An die Verwandtschaft dieser zwei Gruppen glauben augenblicklich auch nur noch die wenigsten Zoologen.

Von Wichtigkeit dagegen scheint es mir, hervorzuheben, wie sehr die Brachiopoden sowohl mit Hinsicht auf ihre histologischen wie auf ihre anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Merkmale den Chaetognathen ähnlich sehen. Diese Bemerkung schliesst sich also den Folgerungen Bütschli's und der Gebrüder Hertwig an, mit deren Erwähnung die geschichtliche Einleitung dieser Abhandlung endet.

Meiner Ansicht nach lässt sich beweisen, dass alle zwischen Brachiopoden und Chaetognathen bestehenden Uebereinstimmungspunkte insgesamt Hauptmerkmale der Organisation betreffen, also von überwiegender Bedeutung bei der Classification sind, während die Unterschiede sich grösstentheils aus der gänzlich verschiedenen Lebensweise erklären lassen.

Fangen wir mit dem feineren Bau an, da dieser in den vorhergehenden Seiten hauptsächlich in Betracht gezogen ist.

Wie das Ectoderm, der Darmkanal und die Leibeshöhle mit ihrer epithelialen Auskleidung bei Brachiopoden und Chaetognathen in ganz gleicher Weise entstehen, so ist auch der spätere Bau dieser Theile gleichartig. In beiden Gruppen fällt zunächst die höchst geringe Entwicklung des Bindegewebes in die Augen. Bei Chaetognathen bildet es sehr dünne Stützlammellen unter den Epithelien und nur in den sogenannten Flossen, der Kopfkappe und unter den Mundgreifhaken erreicht es eine etwas grössere Entwicklung in den darin vorkommenden Massen homogener Stützsubstanz. Zellen werden überhaupt in diesen Mesenchymschichten nicht gefunden.

Bei Brachiopoden sind an vielen Orten bedeutende Anhäufungen homogener Stützsubstanz, welcher Umstand sich aus der Umkleidung ihres Leibes mit einer Schale und allen den dadurch hervorgerufenen Eigenthümlichkeiten ihrer Organisation erklären lässt. Dennoch sind Ecto- und Entoderm an den meisten Stellen nur durch eine sehr dünne Mesenchymschicht von dem peritonealen Epithel getrennt.

In den Sehnen der Schliessmuskeln ist diese Stützsubstanz ganz zellenfrei (Taf. VII, Fig. 8, *sch.*), an anderen Stellen dagegen wie im Stiele und in der Umgegend des centralen Nervensystemes enthält sie ziemlich viele Bindegewebszellen (Taf. VIII, Fig. 8, Taf. VII, Fig. 1 u. 2). Diese Zellen sind wahrscheinlich vom Ecto-

derm oder vom Cölomepithel her eingewandert, vielleicht von beiden. Zu der letzteren Voraussetzung giebt die verschiedene Beschaffenheit der Mesenchymschicht an beiden Seiten der centralen Nervenmasse einige Veranlassung (Taf. VII, Fig. 1 u. 2).

Die einzige Differenzirung, welche diese homogene Mesenchymschicht sowohl bei Chaetognathen wie bei Brachiopoden aufweist, ist die Bildung von Stützfasern, wahrscheinlich durch Erhärtung der structurlosen Substanz entstanden. Solche Fäden findet man bei Chaetognathen in den Flossen in einer Schicht zwischen dem ectodermalen Epithel und der übrigen Stützsubstanz. Sie sehen denen der Brachiopoden so sehr ähnlich, dass man z. B. Fig. 22 auf Taf. VIII in O. Hertwig's Chaetognathen-Untersuchungen ebensowohl als ein Bild der kammförmig verästelten Stützfasern in den Seitenwänden der Mantelsinuse von Brachiopoden gebrauchen könnte (Taf. IX, Fig. 10 u. 13, s. f. dieser Abhandlung).

Neben dieser dürftigen Entwicklung des Bindegewebes steht die höchst einfache Beschaffenheit der Epithelien. Das Ectoderm ist beinahe überall ein einschichtiges Cylinder-, die Peritonealbekleidung ein einfaches Plattenepithel. In den Geschlechtsdrüsen entwickelt sich dieses letztere auf directem Wege zu Eizellen oder Spermatozoïden. Auch das Darmdrüsenblatt ist überall nur aus einförmigem Cylinderepithel gebildet.

Die Muskeln der Brachiopoden sind, wie gesagt, gleich denen der Chaetognathen nach dem epithelialen Typus gebaut, obwohl die Bildung von Muskelblättern durch Fältelung bei ihnen nicht auftritt. Der parallele Verlauf und die oben beschriebene histologische Beschaffenheit der einzelnen Fibrillen sind aber Beweis genug für ihre epitheliale Herkunft. Mit den contractilen Muskelzellen der Mollusken haben sie nicht die geringste Aehnlichkeit.

Auch im feineren Bau des Nervensystemes findet man Uebereinstimmung. Die Ganglienknotten sind in beiden Gruppen aus einfachen kleinen Nervenzellen und aus Nervenfasern zusammengesetzt. Die Letzteren bilden für sich allein die peripheren Bahnen, welche als einfache platte Bänder dicht unter dem Ectoderm verlaufen, wie es besonders im Mantel der Brachiopoden sehr schön zu sehen ist. Hier bilden die verschiedenen Nervenstränge auch eine Art Plexus, indem sie besonders in der Nähe ihrer Ursprungsstellen sich gabeln und wieder mit einander verschmelzen. Dieses Nervennetz gleicht dem der Chaetognathen an einigen Stellen so genau, dass man die Figuren wieder mit einander wechseln könnte.

Wie oben beschrieben kommt auch in den Armen der Brachiopoden ein nervöser Plexus unter dem ectodermalen Epithel vor, der aber aus verästelten und unter sich zusammenhängenden Nervenzellen besteht. Ein solcher Plexus ist in der letzten Zeit bei vielen niederen Thieren mit einfacher, gallertartiger Zwischensubstanz entdeckt. Auch bei Chaetognathen findet man unter der Epidermis sternförmige Ganglienzellen in Zusammenhang mit den benachbarten Nervenstämmen.

Was die Lagerung des Nervensystemes betrifft, so liegt es bei den Chaetognathen unmittelbar unter dem Ectoderm, bei den Brachiopoden ist das untere Schlundganglion nur an einer Stelle damit in Berührung¹⁾. An den anderen liegt eine eigenthümlich beschaffene Bindegewebsschicht zwischen beiden (Taf. VII, Fig. 2, *a. s. s.*). Man müsste also annehmen, dass nach der Entstehung des Nervensystemes aus dem Ectoderm eine neue Gallertschicht sich auch daraus gebildet hat, vielleicht zum Schutze des unteren Schlundganglions.

Zuletzt könnte noch hervorgehoben werden, dass die Bildung von starren Hornhaaren in echten Follikeln des Ectodermes, wie sie am Mantelrande der Brachiopoden stattfindet, auch bei Chaetognathen nicht fehlt.

Diese histologischen Thatsachen, wie sie meines Wissens bis jetzt noch nicht eingehend betont waren, reihen sich den mannigfachen anatomischen und embryologischen Anknüpfungspunkten zwischen Brachiopoden und Chaetognathen an. In erster Linie kommt hier die Bildung der Leibeshöhle und ihrer Epithelbekleidung in Betracht. Dann kann auch die bei beiden reguläre Furchung und die Bildung einer Morula und einer echten embolischen Gastrula hervorgehoben werden. Hieran schliesst sich dann die Segmentation des Embryos in drei Metamere, sowie das Auftreten von Augenflecken und Gehörbläschen bei den freischwimmenden Brachiopodenlarven, wodurch diese den ausgewachsenen Chaetognathen ähnlich werden. Alle diese Momente sind in der „Cöломtheorie“ der Gebrüder Hertwig ausführlich hervorgehoben. Mit der Festheftung der Brachiopodenlarven fängt nun ein Unterschied zwischen beiden Thierformen an sich auszubilden. Dennoch bestehen auch noch zwischen den ausgebildeten Thieren erhebliche

¹⁾ Den oberen Schlundknoten konnte ich noch nicht auf Schnitten untersuchen. Flächenpräparate zeigten mir, dass er dem ectodermalen Epithel, welches an dieser Stelle besonders hoch ist, wenigstens sehr dicht aufliegt.

anatomische Uebereinstimmungen. Beide besitzen einen höchst symmetrischen Bau und eine geräumige Leibeshöhle. Die Segmentation in drei Metamere bleibt bei Brachiopoden auch noch im erwachsenen Zustande erhalten in der Form der Gastro- und Ileoparietalbänder, welche als Dissepimente, seien sie auch nicht ganz vollständig, zu betrachten sind. Für ihre Natur als intersegmentale Querwände spricht besonders der Umstand, dass die Trichtermündungen der Ausführwege für die Fortpflanzungszellen in ihnen gelagert sind, und zwar bei *Rhynchonella* in beiden Paaren, bei den übrigen Brachiopoden nur in den Ileoparietalbändern.

Das zweite und dritte Metamer stehen also sowohl bei Brachiopoden wie bei Chaetognathen in Beziehung zu den Fortpflanzungsorganen. Vielleicht darf auch die Vierzahl der Geschlechtsdrüsen bei Testicardinen Brachiopoden als Beleggrund für ihre Verwandtschaft mit Chaetognathen benutzt werden. Ein Paar der Drüsen liegt in den dorsalen, das andere in den ventralen Mantelsinussen. Von diesen Hohlräumen darf man vielleicht die des Rückenmantels als Ausstülpungen des zweiten Leibeshöhlenabschnittes, die des Bauchmantels als solche des Cöloms des dritten Metameres betrachten, wodurch dann die Uebereinstimmung mit Chaetognathen noch grösser werden würde. Wahrscheinlich ist diese Deutung allerdings, aber genau nachzuweisen ist sie nicht wegen der eigenthümlichen gedrungenen Beschaffenheit des Brachiopodenkörpers und der unvollständigen Trennung der Segmente.

Jedenfalls sind die beiden Paare Geschlechtsdrüsen der Brachiopoden, soweit mir bekannt, gleicher Natur, während bei den Chaetognathen die vorderen Ovarien die hinteren Hoden sind.

Die Oviducten der Chaetognathen zeigen den Character der Segmentalorgane nicht vollständig, weil an der Innenseite keine offene Mündung zu finden ist. O. Hertwig meint aber, dass sie nur durch reifende Eier dichtgedrückt, also nicht nur ursprünglich, sondern immer anwesend sei, weil sonst nicht zu verstehen ist, wie die Eier nach aussen gelangen.

Die Vasa deferentia dagegen zeigen den genannten Typus ebenso klar wie die Ausführtrichter der Brachiopoden. Sie sind von den Testes räumlich ganz getrennt und fangen mit offenen Mündungen in der Leibeshöhle des Schwanzsegmentes an. Nur in einer Hinsicht sind sowohl Vasa deferentia als Oviducten von den Geschlechtswegen der Brachiopoden verschieden, darin, dass

ihre inneren Enden nicht an den Septen zwischen den Metameren, sondern an der Leibeswand selbst liegen. Vielleicht ist dies aus der gestreckten Leibesform der Chaetognathen, in Folge dessen die Dissepimente nur sehr geringen Umfang erreichen, zu erklären.

Die Gastro- und Heoparietalbänder stützen nicht nur die Segmentaltrichter, sondern auch den Darmkanal, und in dieser Hinsicht sind sie den Quersepten der Chaetognathen vollkommen gleich. Bei den letztgenannten Thieren hört der Darmkanal am Ende des zweiten Segmentes schon auf, auch bei Brachiopoden erreicht er das Ende der Leibeshöhle nicht, sondern endet blind oder biegt sich nach vorne um und mündet an der rechten Seite aus (Lingula). Die Verlegung des Afters nach einer Seite ist so leicht durch den Einfluss der Schale zu erklären, dass darin kein Grund gegen die Stammesverwandtschaft mit den Chaetognathen gesehen werden kann. Die Formen mit rechtsständigem Anus bilden dann den Uebergang zu denen, wo die Darmausmündung gänzlich atrophirt ist.

Bei den Chaetognathen sowohl wie bei den Brachiopoden wird der Darmkanal auch noch von Längsmembranen: dorsalen und ventralen Mesenterien, gestützt. Sie sind entstanden durch die Verwachsung der beiden Cölomsäcke, da wo deren Wände sich in der Mittellinie dorsal und ventral berühren. Bei den Chaetognathen erstrecken sich diese Membranen auch noch in das dritte oder Schwanzsegment als ein Längsseptum, das die Leibeshöhle auch darin in zwei symmetrische Hälften theilt. Bei Brachiopoden fehlt dieser Fortsatz in Uebereinstimmung mit der allgemeinen Thatsache, dass die Abschnitte der Leibeshöhle mit einander in offenster Communication stehen.

Einer der wichtigsten Gründe für die Verwandtschaft zwischen Brachiopoden und Chaetognathen ist der gleichartige Bau des Nervensystemes. Bei beiden besteht das Centralorgan aus einem Schlundringe mit einem oberen und einem unteren Ganglienpaare. Vom letzteren entspringen zwei grosse Nervenstämme, welche nach hinten verlaufen und sich mannigfach verzweigen, aber von einem leiterförmigen Bauchstrange ist keine Spur da. Das Nervensystem hat also bei beiden einen höchst einfachen unsegmentirten Typus.

Das obere Schlundganglion innervirt bei den Chaetognathen die kurzen Tentakeln, bei den Brachiopoden, wie oben verzeichnet, die Arme, vielleicht sind also diese Gebilde homolog, wie verschieden auch ihr Volum und ihre functionelle Bedeutung sein mag. Jedenfalls hat die obere Schlundganglienmasse nicht, wie

Hancock behauptet, die Gestalt zweier winzigen Anschwellungen, sondern eines medianen, gut entwickelten Knotens.

Bei den Chaetognathen werden aber ausser den Tentakeln noch ein Paar Augen und ein Paar Gehörbläschen vom Cerebralganglion innervirt. Das Fehlen dieser Sinnesorgane bei Brachiopoden kann um so weniger als eine bedeutende Verschiedenheit zwischen beiden Thiergruppen angemerkt werden, als bei den freischwimmenden Larven der Brachiopoden beide Organe wirklich vorhanden sind, und erst nach dem Anfange der Schalenentwicklung sich rückbilden.

Mit der Erwähnung der Sinnesorgane sind wir von den an beiden Gruppen gemeinsamen Merkmalen zu den Verschiedenheiten gekommen, welche sich meiner Ansicht nach meistentheils in gleicher Weise wie der eben genannte Unterschied als Folgen der Schalenbildung und der dadurch bedingten gänzlich abweichenden Lebensweise deuten lassen.

Der erste und bedeutendste Unterschied ist überhaupt die Anwesenheit einer Schale bei Brachiopoden selbst. Die Ausbildung einer verkalkten oder verhornten Cuticula auf Duplicaturen der Leibeswand kann aber schwerlich als maassgebender Grund gegen die Stammesverwandtschaft mit nacktblaubenden Thieren angesehen werden; hält man ja auch die Bryozoën für Verwandte der Würmer, die Tunicaten für solche von Amphioxus. Hier wie in manchen anderen Hinsichten kommt uns auch die Verschiedenheit zwischen E- und Testicardines zu Hülfe. Die Schale der Lingula ist in ihrem Baue so grundverschieden von der der übrigen Brachiopoden, dass man, da beide doch wohl als homologe Organe zu betrachten sind, eine höchst einfach gebaute Cuticula als die gemeinsame Grundform beider Schalen anzunehmen sich veranlasst sieht.

Ein zweiter Unterschied ist das Auftreten eines Stieles bei Brachiopoden. Wie sehr dieses Organ von secundärer Bedeutung ist, ersieht sich wieder schon aus der verschiedenen Ausbildung des Stieles bei Testi- und Ecardines. Der Stiel der letzteren enthält ja gar keine Stützsubstanz, sondern ist ein rein muscloses Bewegungsorgan mit einem centralen Hohlraume versehen; bei den ersteren dagegen ist er ein solider Bindegewebskörper, der nur zur Anheftung an fremde Gegenstände und als Ursprungsstelle für Muskeln dient.

Die Ausbildung der Schale steht in engem Causalverbande mit der Anheftung des Hinterendes an fremde Gegenstände.

Welche dieser beiden Erscheinungen die ältere ist, also die andere bedingt hat, wage ich nicht zu entscheiden, und zwar aus dem Grunde, dass bei der Larve von *Lingula* der Stiel sich ausbildet, während das Thier frei herumschwimmt, aber bereits mit einer Schale umkleidet ist, bei den Larven der *Testicardines* dagegen die Schale sich erst zu bilden anfängt, nachdem das Thier sich mit seinem Hinterende angeheftet hat. Man könnte annehmen, dass *Lingula* aus angewachsenen Formen hervorgegangen sei, also phylogenetisch ein festsitzendes Stadium gehabt habe, das durch abgekürzte Vererbung in der Ontogenie ausgefallen sei; aber auch könnte man sich vorstellen, dass sowohl die *Testicardines* wie *Lingula* aus frei herumschwimmenden Formen entstanden seien, an deren Körper sich durch unbekanntes Bedingungen die dorsalen und ventralen, mit dicker Cuticula versehenen Hautduplicaturen entwickelt hatten. Die *Testicardines* entstanden dann durch die Anpassung an die angewachsene, die *Ecardines* durch die an die halb freie, halb festsitzende Lebensweise.

Das Fehlen des Stieles bei den frei herumschwimmenden *Chaetognathen* scheint mir ebensowenig wie das der Schale ein Grund gegen ihre Stammesverwandtschaft mit *Brachiopoden* zu sein.

Auch die Entwicklung der Arme halte ich für eine Folge der Lebensweise in einer Schale. Diese erfordert ja Apparate zum Herbeistrudeln der Nahrung. Die in der Umgegend des Mantels sich vorfindenden Tentakeln eigneten sich am meisten dazu. Die oben beschriebene Innervation der Arme durch Nerven des oberen Schlundknotens berechtigt zu ihrer Vergleichung mit Wurmtentakeln. Sie als secundäre Bildungen infolge der besonderen Lebensweise zu betrachten, dazu giebt ihre in den einzelnen Familien gänzlich verschiedene Ausbildung, noch mehr aber ihre gründliche Metamorphose während der Entwicklung Veranlassung (cf. Morse, 38, 40, 41).

Drittens ist die Ausbildung des Muskelsystemes bei *Brachiopoden* wahrscheinlich entstanden durch Anpassung des Hautmuskelschlauches an die dorsale und ventrale Schale. Auch bei der Betrachtung dieser Organe kommt uns ihre gänzlich verschiedene Ausbildung bei *E-* und *Testicardines* zu Hülfe. Die Muskeln *Lingula*'s sind mit denen der *Testicardines* nicht zu homologisiren; bei ihrer gemeinsamen Grundform stand also das Muskelsystem wahrscheinlich auf einer viel niederen Stufe der Entwicklung, und zwar, wie Gegenbaur behauptet, auf der eines Hautmuskelschlauches. Aus diesem entstanden die Schalenmuskeln in beiden

Ordnungen durch Abtrennung einzelner Fibrillenbündel. Diesem ursprünglichen Zustande steht wahrscheinlich das einfache Muskelsystem der Chaetognathen viel näher.

Für die Einschlechtigkeit der Brachiopoden gegenüber dem Hermaphroditismus der Chaetognathen wurde eine Erklärung schon bei der Besprechung der Geschlechtsorgane versucht. Als ein Unterschied zwischen beiden Klassen ist noch das Vorkommen eigenthümlicher Anhangsdrüsen am Darmkanale der Brachiopoden zu erwähnen. Sie werden Leber genannt, sind aber nur paarige, baumförmig verästelte Ausstülpungen der Darmwand, welche mit einfachem Cylinderepithel ausgekleidet sind. Ihre Ausbildung kann vielleicht durch den Einfluss einer in Folge der Schalenbildung geänderten Nahrung erklärt werden.

Alles in Allem zeigen Brachiopoden und Chaetognathen eine so tiefgreifende Uebereinstimmung, dass ich sie als Aeste eines und desselben Thierstammes zu betrachten für nothwendig halte.

Es bliebe nach dem Vorhergehenden noch übrig, die Brachiopoden mit den Bryozoën eingehend zu vergleichen. Unsere Kenntnisse dieser letzteren Thiere sind aber bis jetzt noch nicht genügend, um von diesem Verfahren viele Resultate erwarten zu dürfen. Mir fehlte bis jetzt die Gelegenheit und das nothwendige Material zu Untersuchungen in dieser Richtung. Das Auffinden junger Larvenstadien an der Aussenseite der Schalen meiner Waldheimien in den Tagen, da ich diese Zeilen schrieb, giebt mir Hoffnung, meine Untersuchungen auch auf entwicklungsgeschichtliches Gebiet ausdehnen und besonders die von Morse gemachte Vergleichung mit Bryozoönlarven wiederholen zu können. Auch hoffe ich, Lingula in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen, und überhaupt wünsche ich, dass man die vorliegende Abhandlung nur als einen anfänglichen Versuch zur Aufdeckung des feineren Baues der Brachiopoden betrachte.

Leiden, 1. October 1882.

Uebersicht der Literatur bezüglich des anatomischen Baues der Brachiopoden.

1. 1797. G. Cuvier, Mémoire sur l'anatomie de la Lingule. *Bullet. de la Soc. philomat.* I, 1797; *Ann. du Muséum.* Vol. 1, 1802; *Mém. pour servir à l'hist. des Mollusques.* No. 21, 1817.

2. 1834. R. Owen, On the anatomy of the Brachiopoda. *Transact. of the Zool. Soc. of London.* Vol. I, 1835; *Ann. des Sc. Nat. Zool.* III, 1835.

3. 1835. A. Quenstedt, Ueber das Oeffnen und Schliessen der Brachiopoden. *Wiegmann's Arch.* 1. Jahrg. Bd. II, 1835; *Ann. a. Mag. of nat. Hist. Ser. II, Vol. XVI, 1855, pag. 429.*

4. 1843. W. Carpenter, Report on the microscopic structure of shells. *Brit. Assoc. Report, 1843.*

5. 1844. W. Carpenter, *Brit. Ass. Rep. 1844; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. I, Vol. XVI, 1845.*

6. 1845. R. Owen, Lettre sur l'appareil de la circulation chez les Mollusques de la classe des Brachiopodes. *Ann. d. Sc. Nat. 3^{me} Sér. Zool. Tome III, 1845; l'Institut, Tome XIII, 1845.*

7. 1845. C. Vogt, Anatomie der Lingula anatina. *Neue Denkschr. der allgem. Schweiz. Ges. für die gesammten Naturwiss. Bd. VII, 1845.*

8. 1847. W. Carpenter, Report on the microsc. struct. of shells. *British Ass. Rep. 1847.*

9. 1847. A. d'Orbigny, Considérations zoöl. et géol. sur les Brach. *Ann. des Sc. Nat. 3^{me} Sér. Zool. T. VIII.*

10. 1847. J. Steenstrup, On Anomias stilling til Muslingerne og Terebratulerne. *Skandin. Naturf. Förhandl. V, 1847; Proceed. of the Roy. Danish Acad. 1847.*

11. 1850. Quekett, *Histol. Catal. of the Museum of the Roy. Coll. of Surgeons. Vol. I, Taf. XVI, Fig. 7^a; Lectures on Histol. Vol. VII, p. 290.*

12. 1853. T. Davidson, W. Carpenter und R. Owen,

Introd. to the classific. of Brachiopoda. Ausgabe des „British Palaeontol. Soc.“, 1853.

13. 1853. P. Gratiolet, Recherches sur l'anatomie de la Térébratule australe. Comptes Rendus, pag. 45, 1853. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. II. Ser. Vol. XIII, 1854.

14. 1854. W. Carpenter, On a peculiar arrangement of the sanguiferous system in Terebratulæ and other Brachiopoda. Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. VII, 1854; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XIV, 1854; Neues Jahrb. für Mineral. 1855.

15. 1854. T. H. Huxley. Contributions to the anatomy of the Brachiopoda. Proc. of the Roy. Soc. of London. Vol. VII, 1854; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XIV; London-Edinburgh Philos. Journ. 1854.

16. 1854. O. Schmidt, Die neuesten Untersuchungen über die Brachiopoden. Zeitschr. gesamt. Naturwiss. Bd. III; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XVI, 1855, pag. 429.

17. 1855. T. H. Huxley, Note to a paper entitled: Contributions to the anatomy of the Brachiopoda. Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. VII; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XV, pag. 456, 1855; London-Edinburgh Philos. Journ. IX, pag. 395, 1855.

18. 1855. M^c Andrew und Barret, Notes on the Brachiopoda observed in a dredging tour on the coast of Norway. Brit. Assoc. Rep. 1855; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XVI, pag. 257.

19. 1855. T. Davidson, A few remarks on the Brachiopoda. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XVI, pag. 429.

20. 1856. T. Davidson, Classification der Brachiopoda. Deutsche Uebersetzung des N^o 12 von F. A. Marshall und E. Suess.

21. 1857. P. Gratiolet, Recherches pour servir à l'histoire des Brachiopodes. 1^{re} Monographie: Etudes anat. sur la Térébratule australe. Journ. de Conchyl. T. VI (2^{de} Sér. T. II).

22. 1857. A. Hancock, On the organisation of the Brachiopoda. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XX, pag. 141.

23. 1858. A. Hancock, On the organisation of the Brachiopoda. Phil. Transact. Vol. CXLVIII, Part II.

24. 1859. C. Semper, Reiseberichte. Zeitschr. f. wiss. Zool. Th. XI.

25. 1860. J. M^c Crady, Letter to M^r W. Stimpson on the *Lingula pyramidata*. Amer. Journ. of Sc. and Arts. 2^d Ser. Vol. XXX, N^o 88.

26. 1860. P. Gratiolet, Recherches pour servir à l'histoire

des Brachiopodes. 2^de Monogr. Etudes anat. sur la Lingule anatine. Journ. de Conchyl. T. VIII (2^de Sér. T. IV); Biblioth. Univ. 1860.

27. 1860. C. Moore, Modifications in the loop of the fossil Terebratula Buckmanni. The Geologist, Vol. III, 1860.

28. 1860. E. Deslongchamps, Sur la fonction des spicules calcaires renfermés dans le manteau de certaines Brachiopodes. l'Institut XXVIII, p. 421.

29. 1860. F. Müller, Beschreibung einer Brachiopodenlarve. Reichert und du Bois-Reymond's Arch.; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. III, Vol. VI.

30. 1861. F. Müller, Die Brachiopodenlarve von Santa-Catharina. 2^{ter} Beitrag. Wiegmann's Arch. XXVII, Jahrg. 1861; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. III, Vol. VIII.

31. 1861. H. Lacaze-Duthiers, Histoire de la Thécidie. Ann. des Sc. Nat. 4^{me} Sér. Zool. T. XV.

32. 1862. J. Macdonald, On the physiology of the pallial sinuses of the Brachiopoda. Transact. of the Linn. Soc. Vol. XXIII.

33. 1864. C. Sempér, Reisebericht. Zeitschr. für wiss. Zool. Th. XIV.

34. 1865. Eudes Deslongchamps, Recherches sur l'organisation du manteau chez les Brachiopodes articulés. Mém. de la Soc. Linn. de Normandie. XIV, No. 2.

35. 1865. E. S. Morse, Classification of the Mollusca based upon the principle of Cephalization. Proc. of the Essex Inst. Salem, Massachusetts, Vol. IV; Amer. Journ. of Sc. and Arts, Vol. XLII, 1866.

36. 1867. W. King, On the histology of the test of the class Palliobranchiata. Transact. of the Roy. Irish Acad. Vol. XXIV.

37. 1868. C. J. A. Meyer, On the development of the loop and septum in Terebratella. Geol. Mag. Vol. V.

38. 1869. E. S. Morse, On the early stages of Terebratulina septentrionalis. Amer. Naturalist., Sept. 1869; Amer. Journ. of Sc. and Arts, Ser. II, Vol. XLIX, 1870.

39. 1870. E. S. Morse, The Brachiopoda a division of Annelida. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. 1870; Amer. Journ. of Sc. and Arts. Ser. II, Vol. L.

40. 1871. E. S. Morse, On the early stages of Terebratulina septentrionalis. Memor. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. II, 1871; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. IV, Vol. VII, 1871.

41. 1873. E. S. Morse, On the embryology of Terebratulina septentrionalis. Memor. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. II, 1873.

42. 1873. E. S. Morse, On the systematic position of the Brachiopoda. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XV.
43. 1873. W. King, On some characters of *Lingula anatina* illustrating the study of fossil Palliobranchs. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. IV, Vol. XII.
44. 1873. Th. Gill, On the primary divisions of the Brachiopods. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. IV, Vol. XII.
45. 1873. E. Ray Lankester, Summary of zoological observations made at Naples. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. IV, Vol. XI.
46. 1873. A. Kowalewsky, Entwicklungsgeschichte der Brachiopoda (Russisch). Protokolle der Versammlung Russischer Naturforscher zu Kasan, 1873; Deutsches Referat in Schwalbe's Jahresbericht, Bd. II, 1875.
47. 1875. H. Friele, Bidrag til Vestlandets Mollusk fauna. Christiania videnskab's Selskabets Förhandlingar, 1875.
48. 1877. H. Friele, The development of the skeleton in the genus *Waldheimia*. Archiv. for Mathem. og Naturvidenskab. Christiania 1877.
49. 1877. Hérouard, Sur les courants de nutrition des Brachiopodes. Journal de Conchyl. 1877.
50. 1877. T. Davidson, What is a Brachiopod? Geol. Mag. 1877; Annales Malacol. Belges, X; Journ. de conchyl. XXV.
51. 1877. E. S. Morse (Ueber Gehörbläschen bei *Lingula*), Americ. Journ. of Sc. and Arts, Ser. III, Vol. XV, pag. 156.
52. 1877. E. S. Morse (Ueber *Rhynchonella*), Americ. Journ. of Sc. and Arts, Ser. III, Vol. XVII, pag. 257; Journal of Microsc. Sc. II, pag. 302.
53. 1878. W. K. Brooks, On the development of *Lingula*. Chesapeake Zoöl. Labor. scientific results of the session 1878; Arch. de Zoöl. expér. et génér. T. VIII, 1879—1880.
54. 1880. T. Davidson, Report on the Brachiopoda dredged by H. M. S. Challenger, during the years 1873—1876. In „the Voyage of H. M. S. Challenger“.
55. 1882. J. F. van Bemmelen, Over den Bouw der Schelpen van Brachiopoden en Chitonen. Inaug. Dissert. Leiden.
-

Tafelerklärung.

Die stark vergrösserten Figuren sind alle mit Objectiv *E* von Zeiss, die mässig vergrösserten mit Objectiv $\frac{1}{4}$ Inch von Beck oder *D* von Zeiss gezeichnet, die Details aber meist bei starker Vergrösserung eingetragen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

- a. g. p.* nervöser Plexus in der Armgrube.
- a. m. l.* äussere (an der Schale anliegende) Lamelle des Mantels.
- a. s. s.* äussere Stützsubstanzschicht in der vorderen Leibeswand.
- a. w.* Armwand.
- a. w. p.* nervöser Plexus der Armwand.
- b. g.* Bindegewebe.
- bl.* Bläschen an der Genitalfalte (accessorisches Herz Hancock's).
- b. z.* Bindegewebszelle.
- ci.* Cirri.
- ci. k.* Kanal in der Achse der Cirri.
- c. k.* Centralkanal der Geschlechtsdrüsen.
- co. e.* Cölomepithel.
- co. e. k.* Kerne des Cölomepithels.
- comm.* Schlundcommissur.
- c. p.* nervöser Plexus zwischen den Basen der Cirri.
- cu.* Cuticula.
- c. w.* cirrentragender Wulst.
- d. l. w.* dorsale Leibeswand.
- d. mes.* dorsales Mesenterium.
- d. m n.* dorsaler Mantelnerv.
- dr. t. e.* drüsiges Trichterepithel.
- e. e.* ectodermales Epithel.
- e. f.* Epithelfalte.
- ei.* Eizellen.
- e. w.* Epithelwülste.
- fr. tr.* freie Trichterlamellen.

- f. z.* Follikelzellen.
g. f. Genitalfalte.
g. i. Ganglion infraoesophageum.
g. s. Ganglion supraoesophageum.
g. t. Genitaltrichter.
g. z. Ganglienzellen.
ha. Haare im Mantelrande.
i. a. n. vom Infraoesophagealganglion entspringender Armnerv.
il. p. b. Pleoparietalband.
i. m. l. Innere (oder freie) Mantellamelle.
i. s. s. Innere Stützsubstanzschicht der vorderen Leibeswand.
j. z. junge Zellen.
k. e. Keimesepithel.
k. k. Kalkkörperchen.
k. m. Körnermassen.
m. Muskelfasern.
m. s. Mantelsinus.
n. Nerven.
n. f. Nervenfasern.
oes. Oesophagus.
ov. Ovarium.
pap. Papillen am Stielende.
pr. d. l. primäre Doppellamellen der Keimzellen.
r. e. in Rückbildung begriffene Eizellen.
r. z. reticuläre Zeichnung an der Schalenfläche des Mantels.
s. a. n. vom supraoesophagealen Ganglion entspringende Armnerven.
sch. p. Schalenpapillen.
schl. m. Schliessmuskeln.
schw. k. schwämmige Körper in der Stützsubstanz bei *Terebratula vitrea*.
s. d. l. sekundäre Doppellamelle der Keimzellen.
seh. Sehnen.
s. fa. Stützfasern.
s. m. n. Schliessmuskelnerv.
sp. Spermatozoïden.
sp. m. z. Spermatozoïdenmutterzellen.
s. s. Stützsubstanz.
te. Testes.
v. Verbindungen zwischen äusserer und innerer Mantellamelle.
v. a. n. vordere Armnerven.
v. a. w. vordere Armwand.

- v. l. w.* vordere Leibeswand.
v. m. ventrales Mesenterium.
v. m. n. ventrale Mantelnerven.
w. f. z. werdende Follikelzellen.
z. g. zuführendes Gefäss (?) im Inneren der Cirri.

Tafel V.

Fig. 1. Querschnitt durch einen sehr reifen Hoden und die ihn tragende freie Wand des Mantelsinusses von *Waldheimia cranium*, schwach vergrössert. Die äussere Schicht (der Spermatozoiden) erscheint zart gestreift, die innere (der Spermatozoidmutterzellen) feinkörnig; die scharfe Grenze zwischen beiden ist sehr klar, auch die Vertheilung der inneren Schicht in Gruppen, von welchen jede um einer seitlichen Ausbuchtung der Genitalfalte gelagert ist.

Fig. 2. Ein Theil des in Fig. 1 dargestellten Querschnittes, stark vergrössert. Von den Spermatozoidmutterzellen sind meist nur die stark gefärbten Kerne zu sehen, an einzelnen Stellen aber (α) auch noch etwas Protoplasma. Das bindegewebige Stroma der Genitalfalte ist auf ein Minimum reducirt (vergleiche Fig. 14 auf Taf. IX), dennoch ist die ursprüngliche Gruppierung der Keimzellen in primären und secundären Doppellamellen (*p. d. l.* und *s. d. l.*) hier und da noch deutlich zu sehen.

Fig. 3. Das peripherische Ende einer primären Doppellamelle von Keimzellen des Hodengewebes mit den daraus hervorgehenden seitlichen Ausstülpungen und umlagert von der Spermatozoidenschicht; sich anschliessend an die mit * bezeichnete Stelle der Fig. 2.

(Für den Bau des Hodens vergleiche man auch die Figuren 13 und 14 auf Taf. IX.)

Tafel VI.

Fig. 1. Querschnitt durch ein reifes Ovarium von *Waldheimia cranium*, mässig vergrössert. Von dem ventralen Mantelsinus, worin das Ovarium gelagert ist, sind die innere und die äussere Wand theilweise in der Figur dargestellt, ebenso die diese Wände verbindende Bindegewebtsfalte, welche den Mantelsinus in zwei Hälften trennt, deren jede einen Ast des hufeisenförmigen Ovariums enthält. In der Figur ist nur eine Hälfte abgebildet.

Das Bindegewebtsgerüst der Genitalfalte tritt hier und da sehr deutlich zu Tage. An einzelnen Stellen ist die Follikelmembran zerissen, so dass die Follikelzellen frei herabhängen (α). An den freien

Enden der eitragenden Falten sind verschiedene Rückbildungsstadien der Eizellen angehäuft (*r. e.*), solche, worin das Keimbläschen noch sichtbar, und andere, wo nur das Kernkörperchen übrig geblieben ist.

An der linken Seite sieht man den freien Gipfel einer Ausstülpung, deren Zusammenhang mit der Genitalfalte auf weiter in der Serie gelegenen Schnitten aufzufinden war.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Mantelsinus auf der Höhe des vorderen, fortwachsenden Endes eines Hodens von *Waldheimia cranium* in der Nähe des schon ausgebildeten Theiles (stark vergrössert). Die Keimzellen bilden schon ein mehrere Lagen dickes Polster um den Centralkanal, so dass dieser beinahe dichtgedrückt ist, sind aber noch durchaus gleichartig. Auch die Genitalfalte ist so sehr gegen die Wand des Mantelsinusses angedrückt, dass sie nur sehr schwierig aufzufinden ist. (Boraxkarmin-Präparat.)

Fig. 3. Querschnitt durch das äusserste Ende desselben Hodens, dem auch die vorige Figur entnommen ist. Die Keimzellen sind nur erst sehr wenig entwickelt, daher sind Centralkanal und Genitalfalte deutlich zu sehen und die Grenze zwischen dem Epithel der Leibeshöhle und den Keimzellen ist nicht scharf.

Fig. 4. Flächenansicht des vorderen fortwachsenden Endes eines Ovariums von *Waldheimia cranium*, mässig vergrössert (Boraxkarminpräparat). An der oberen Seite der Figur sind die sich entwickelnden Eizellen sichtbar, an der unteren ist das Epithel der Genitalfalte noch durchaus indifferent. Zu beiden Seiten sind die Kerne des Cöloepithels eingezeichnet.

Fig. 5. Längsschnitt durch das vordere fortwachsende Ende eines Hodens von *Waldheimia cranium*, stark vergrössert (Boraxkarminpräparat). Der Genitalkanal ist über einer gewissen Länge aufgeschnitten, an anderen Stellen sind schon Ausstülpungen mit mehrschichtiger Zellauskleidung getroffen. Alle Zellen sind aber einander noch durchaus ähnlich und indifferent.

Tafel VII.

Fig. 1. Querschnitt durch den oberen Theil der Bauchwand mit dem darin liegenden unteren Schlundganglion von *Waldheimia cranium*, zur Hälfte abgebildet, stark vergrössert (Boraxkarminpräparat). Die seitlichen Ganglienknoten und die sie verbindende Commissur liegen unmittelbar unter dem hier mehrschichtigen Hautepithel. Der Commissur entlang finden sich mehrere Ganglienzellen.

Fig. 2. Querschnitt aus derselben Serie wie Fig. 1, mehr dem unteren Ende des Nervencentrums zu. Zwischen dem hohen aber

einschichtigen Ectoderm-Epithel und der Commissur liegt eine streifige Bindegewebsmasse.

Die seitlichen Ganglienknotten sind kleiner als in der vorigen Figur, die Commissur ist dünner und die Zahl der ihr anliegenden, zerstreuten Ganglienzellen geringer.

Fig. 3. Eine sehr dünne Stelle eines Querschnittes durch einen der infraoesophagealen Ganglienknotten, aus derselben Serie wie Fig. 1 und 2. (Immersion No. 9 von Leitz.)

Fig. 4. Querschnitt durch den Mantel und einen darin verlaufenden grossen Mantelnerven von *Waldheimia cranium* nahe an seinem Ursprunge, starke Vergrösserung.

Fig. 5. Querschnitt aus derselben Serie wie Fig. 4, weiter der Peripherie des Mantels zu. Der Nerv hat sich eben gegabelt.

Fig. 6. Flächenansicht eines Mantelnerven von *Waldheimia cranium* (starke Vergrösserung).

Fig. 7. Flächenansicht eines Mantelnerven von *Terebratula vitrea*, in der Nähe seines Ursprunges (starke Vergrösserung, Obj. *F* von Zeiss, Boraxkarminpräparat). Man sieht wie in Fig. 6 viele Kerne und feinkörnige Stellen, von denen aber nicht zu entscheiden ist, ob es nervöse oder bindegewebige Elemente sind.

Fig. 8. Querschnitt durch die Bauchwand mit der unteren Schlundnervenmasse von *Waldheimia cranium*, aus derselben Serie wie Fig. 1, 2 und 3, aber sehr weit nach der Bauchseite hin (mittlere Vergrösserung). Von der Commissur sind nur noch Spuren zu sehen, so dass äussere und innere Bindegewebschicht sich stellenweise berühren. Die seitlichen Nervenstränge, welche noch viele Ganglienzellen enthalten, liegen in einem Hohlraume der Stützsubstanz eingebettet, worin sie bis an die Bauchschale verlaufen. Zur linken Seite geht ein Nerv nach der vorderen Bauchwand und weiter zur ventralen Mantellamelle ab. Die Sehnen der Schliessmuskeln gehen an dieser Stelle ohne Grenze in die Mesenchymschicht der Bauchwand über.

Fig. 9. Ein Stück der entkalkten Armwand von *Terebratula vitrea* von innen gesehen (Essigsäure-Boraxkarminpräparat, stark vergrössert). Links liegt der vom Ganglion infraoesophageum entspringende Armnerv, der unterhalb der Epithelfalte des Armwulstes verläuft. Rechts liegt der mit diesem Nerven zusammenhängende Plexus, der sich in der ganzen Armwand dicht unter dem Ectoderm-Epithel ausbreitet. Nach links entspringen vom Nerven viele Zweige, die sich unterhalb der Armgrube verästeln.

Tafel VIII.

Fig. 1. Derselbe Armnerv wie in Fig. 9 auf Taf. VII noch stärker vergrössert. Man sieht die grossen Ganglienzellen, welche mit ihm zusammenhängen und sowohl seitwärts wie über und unter ihm liegen. (Um sie in der Figur darzustellen, müsste bei verschiedener Einstellung gezeichnet werden).

Fig. 2. Der die sogenannte Armgrube tragende Theil der entkalkten Armwand von *Terebratula vitrea*, von der Aussenseite gesehen, nachdem der cirrentragende Wulst und die Epithelfalte so tief wie möglich abgeschnitten sind. Die Stellen, wo sie mit der Armwand zusammenhängen, sind mit verschiedenen Schattirungen angegeben, welche zugleich die grössere Dicke des Präparates an diesen Stellen andeuten. (Bei starker Vergrösserung auf dem halben Maassstabe gezeichnet, Essigsäure-Boraxkarminpräparat). Ob Verband zwischen den Seitenästen des supra- und infraoesophagealen Nerven besteht, war wegen der Dicke des Präparates nicht zu entscheiden. Die Cirruswurzeln stehen in zwei Reihen, zwischen ihnen verzweigen sich die Ausläufer des infraoesophagealen Nerven.

Fig. 3. Der cirrentragende Armwulst von *Terebratula vitrea* entkalkt, flach ausgebreitet und von der Aussenseite gesehen. Man sieht die Wurzeln der äusseren Cirrenreihe und den quer darüber verlaufenden infraoesophagealen Nerven. Von der inneren Cirrenreihe, welche also tiefer liegt, ist der Umriss eines Cirrus mit feinen Linien eingezeichnet, von drei anderen nur die frei hervorragenden Theile. Dagegen ist zwischen den Basen zweier Cirri der äusseren Reihe der betreffende Theil des brachialen Nervenplexus eingezeichnet. Dieser enthält bei dem vorliegenden Exemplare viel mehr Zellen als bei dem, welchem Fig. 2 entnommen ist. Die Uebergänge der Nervenweige in die Muskeln der Cirren waren nicht zu erforschen. Das Ectoderm-Epithel ist zwischen den Basen der Cirren besonders hoch und mit grossen Kernen versehen.

Fig. 4. Die vordere Leibeswand einer weiblichen *Terebratula vitrea* entkalkt und nach Entfernung des Armapparates, des Darmkanales und der anhängenden Schliessmuskeln auf dem Objectträger flach ausgebreitet, und von der Innenseite bei schwacher Vergrösserung betrachtet. Man sieht das centrale Nervensystem mit der Schlundcommissur (*comm.*) und dem oberen und unteren Schlundknotenpaare (*g. s.* und *g. i.*); die von diesen Centra entspringenden oberen, unteren und vorderen Armnerven (*s. a. n.*, *i. a. n.*, *v. a. n.*) und die Mantelnerven (*d. m. n.*, *v. m. n.*). Unter der Mundöffnung hindurch verläuft der cirrentragende Wulst (*c. w.*)

über ihr die damit parallele Epithelfalte (*e. f.*); beide sind so nahe wie möglich an der Armwand abgeschnitten, um das Präparat durchsichtiger zu machen. Oberhalb des Ganglion supraoesophageum sieht man beiderseits die Communicationsöffnung der grossen Armkanäle mit der Leibeshöhle.

Von dem durchschnittenen Schlunde aus verlaufen in der Medianlinie die ebenfalls abgeschnittenen dorsalen und ventralen Mesenterien nach oben und unten, in der Figur ist also nur ihre Einpflanzungslinie zu sehen. Zu dieser wenden sich einige feine Nervenfasern, welche sich in die Mesenterialmembran verzweigen. Auch in dem Raume zwischen dem Vorderrande des unteren Schlundknotens und dem Hinterrande des Oesophagus, wo sich sehr regelmässige bogenförmige Linien von erhöhten Epithelzellen finden, verzweigen sich einige feine Nervenästchen. Seitlich vom unteren Schlundnervencentrum sieht man den von reifen Eiern gefüllten Geschlechtstrichter, dessen innere Mündung vom Ileoparietalbande, das vom Darne losgeschnitten ist, gestützt wird. Dieses Band setzt sich fort in der Genitalfalte, welche Eizellen in verschiedenen Stadien der Entwicklung trägt und an ihrem Anfange das dickwandige Bläschen zeigt, das von Hancock als accessorisches Herz gedeutet wird.

Fig. 5. Die eine Hälfte eines längsdurchschnittenen Cirrus von *Terebratula vitrea*, von der Innenseite gesehen (nach Essigsäure-Boraxkarmin- oder Methylgrün-Präparaten, starke Vergrösserung). Die homogene Stützsubstanz umschliesst einen Kanal, worin einerseits ein Bündel Muskelfasern verläuft und dessen Lumen von der Länge nach gestreckten Epithelzellen ausgekleidet ist. Ausserdem findet man innerhalb dieses Kanales einen unregelmässigen Strang, der durch feine Fasern mit der Wand in Verbindung steht und in einer gewissen Entfernung des freien Cirrusendes aufhört. Wahrscheinlich ist er das zuführende Gefäss Hancock's.

Fig. 6. Querschnitt eines Cirrus von *Rhynchonella psittacea*, sehr nahe an der Einpflanzungsstelle genommen (Boraxkarmin, starke Vergrösserung).

Innerhalb des Cylinders von homogener Stützsubstanz sieht man ringsum die querdurchschnittenen Muskelfasern, welche also hier noch nicht wie weiter nach dem freien Ende zu (Fig. 5), nur an einer Seite des Cirruskanales liegen. Von der Wand des sogenannten zuführenden Gefässes sind Spuren sichtbar. Das ectodermale Epithel ist an der einen Seite viel höher als an der anderen.

Fig. 7. Die Wand des grossen Armkanales von *Terebratula vitrea*, von der Innenseite gesehen (Essigsäure, Boraxkarmin; starke

Vergrößerung), um die streifige Beschaffenheit der Stützsubstanz zu zeigen. Die Streifen verlaufen der Länge des Kanales nach und machen den Eindruck von parallelen Bindegewebsfasern. An ihrer inneren Oberfläche sieht man das mesodermale Epithel, welches den Armkanal auskleidet. Die Umrisse der zahlreichen in der Stützsubstanz befindlichen Kalkkörperchen, welche auch nach der Entkalkung deutlich sichtbar bleiben, sind nicht eingezeichnet.

Fig. 8. Ein Theil eines Querschnittes durch den Stiel von *Terebratula vitrea* (Boraxkarmin, starke Vergrößerung). Dem Mittelpunkte des Querschnittes zu mehrt sich die Zahl der grossen plasmatischen Körper, dagegen wird die der sternförmigen Bindegewebszellen geringer, statt ihrer sieht man die Querschnitte zahlreicher Längsfasern. Hart unter dem Ectoderm-Epithel sind die Bindegewebszellen kleiner und einfacher, wahrscheinlich sind sie erst kürzlich aus diesem Epithel entstanden, wie auch die plasmatischen Körper welche oft in dem Epithel eingesenkt liegen.

Die sternförmigen Mesenchymzellen gehen nicht wie an anderen Orten (vergleiche Fig. 1 und 2 auf Taf. IX) unmittelbar in einander über, sondern sind scharf gegen einander abgegrenzt (α).

Fig. 9. Längsschnitt durch das distale Ende des Stieles von *Waldheimia cranium* (Boraxkarmin, schwache Vergrößerung). Die Cuticula ist an der Stelle, wo der Stiel an fremden Gegenständen angewachsen war, besonders dicht, und mit glänzenden, papillenförmigen Anhängen (*pap.*), deren Substanz eine oberflächliche parallele Streifung und eine körnige Axe aufweist, besetzt.

In der Stützsubstanz des Stieles selbst sind die bei dieser Art stark körnigen, fraglichen Körper und die Längsfasern sehr häufig, die sternförmigen Bindegewebszellen dagegen sehr spärlich vertreten. Der schwachen Vergrößerung wegen sind die letzteren nicht eingezeichnet.

Die Cuticula zeigt eine Längsstreifung, welche an einzelnen Stellen zu einer Faserung sich steigert.

Tafel IX.

Fig. 1. Oberflächenansicht einer Schliessmuskelsehne von *Terebratula vitrea* (ungefärbtes Glycerinpräparat, starke Vergr.). Unterhalb des Cölomepithels, dessen Kerne als kleine Kreise eingezeichnet sind, und oberhalb der längsgestreiften Sehnenmasse zeigt sich ein Maschenwerk von sternförmigen Bindegewebszellen, deren Kerne nur hier und da wahrzunehmen waren und deren Ausläufer ohne Grenze in einander übergehen. An der linken Seite der Figur sieht man,

wie diese Zellen sich um den daselbst dargestellten freien Rand der Sehne herumlegen.

Fig. 2. Sternförmige Bindegewebszellen in der Wand eines Mantelsinusses von *Waldheimia cranium* (Essigsäure, Boraxkarmin; starke Vergr.) Die Wand ist mit ihrer inneren Fläche dem Beobachter zugekehrt, die Kerne des Cölomepithels sind eingetragen.

Fig. 3. Kerntragender Theil quergestreifter Muskelfasern aus den hinteren Schliessmuskeln von *Terebratula vitrea* (Boraxkarmin; starke Vergr.).

Fig. 4. Einpflanzungsstelle einiger Fasern eines vorderen Schliessmuskels von *Terebratula vitrea* auf der diesem zugehörigen Sehne (ungefärbtes Glycerinpräparat; starke Vergr.).

Fig. 5. Kerntragender Theil glatter Muskelfasern von *Waldheimia cranium* (starke Vergr.). Die Fasern haben verschiedenen Durchmesser, dennoch zeigten die dickeren keinen Aufbau aus dünneren.

Fig. 6. Umrisse eines entkalkten Kalkkörperchens aus der Armwand von *Terebratula vitrea* (Essigsäure, Boraxkarmin; starke Vergr.), die doppelt contourirte Membran und die darauf befindlichen Bildungszellen zeigend.

Fig. 7. Die den Basen der Schalenprismen entsprechenden Figuren auf der äusseren Oberfläche des Mantelrandes bei *Terebratula vitrea* (Boraxkarmin; starke Vergr.). Der Inhalt dieser Figuren ist feingranulirt, wie weiter man sich von dem Rande entfernt, desto undeutlicher wird er und desto unregelmässiger wird der Mosaik.

Fig. 8. Ein Stück aus der Mitte eines einen Eierstock enthaltenden Mantelsinusses von *Terebratula vitrea* von der äusseren (der Schale anliegenden) Seite bei schwacher Vergrößerung dargestellt, um die Stützfasern in den Verbindungssträngen zwischen den beiden Sinuswänden und die Verzweigung der Genitalfalte zu zeigen.

Fig. 9. Ein Stück des Mantelrandes von *Waldheimia cranium*, von der äusseren Fläche gesehen (Boraxkarmin; starke Vergr.). Die Follikel der Randhaare und die zahlreich angehäuften körnigen Körper sind in der Stützsubstanz sichtbar. Die hellen und dunklen Nuancen der Figur deuten die grössere oder geringere Durchsichtigkeit des Präparates an, welche hauptsächlich von der verschiedenen Höhe und Breite der die innere Mantelfläche auskleidenden Ectodermzellen bedingt wird. Von diesen Zellen sind nur diejenigen am oberen freien Rande eingezeichnet, welche sich durch ihre Höhe und papillöse Anordnung auszeichnen. Auf der über diesen Rand hinausragenden Stützsubstanz sind einige Schalenpapillen bewahrt geblieben,

von anderen sieht man nur die Einpflanzungsstellen. Diese und der von den Basen der Schalenprismen bedingte Mosaik sind der Klarheit wegen nur an diesem oberen Rande der Figur eingetragen, sie kommen aber über der ganzen äusseren Mantelfläche vor. Auch die sternförmigen Zellen der Mesenchymschicht, welche gerade im Mantelrande sehr stark vertreten sind, wurden aus demselben Grunde nicht dargestellt.

Die Stützfasern verdicken sich nach dem Rande hin und biegen sich mit ihrem oberen Ende der äusseren Oberfläche zu, um sich an die Schale zu stützen.

Fig. 10. Ein Theil des Mantels von *Terebratula vitrea* von der Schalenfläche gesehen, um die Stützfasern in der freien Wand der Mantelsinusse und die eigenthümlichen zellenähnlichen Körper in der Mesenchymschicht zu zeigen. Die Letzteren liegen sowohl in der inneren als in der äusseren Wand des Mantelsinusses. Nur die rechte Hälfte des Sinuskanales ist in die Figur aufgenommen (Essigsäure, Boraxkarmin; mittlere Vergr.).

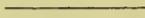
Fig. 11. Querschnitt durch den Mantelrand von *Rhynchonella psittacea*, an einer Stelle, wo ein Haar darin eingesenkt ist. Auch ein Zweig eines Mantelsinusses mit dem jungen Ende einer Genitalfalte sind quer durchschnitten (Pikrokarmin; mittl. Vergr.).

Fig. 12. Horizontalschnitt durch einen Geschlechtstrichter von *Waldheimia cranium* (Boraxkarmin; mittl. Vergr.). Der Trichterkanal ist in seiner ganzen Länge getroffen, die Oeffnung nach aussen jedoch nicht. Das Ileoparietalband ist nahe an seinem Uebergange in die freie Lamelle des Trichters abgeschnitten. Auf der freien Oberfläche des Epithels im sogenannten drüsigen Theile des Genitaltrichters fand sich im Präparate eine Schicht vor, welche wahrscheinlich die Reste einer Flimmerbekleidung enthielt, in der Figur aber der Unsicherheit wegen ausgelassen ist.

Fig. 13. Der mediane Theil der rechten Hälfte des Rückenmantels und der vorderen Leibeswand von *Waldheimia cranium*, von der Rückenseite bei schwacher Vergrößerung betrachtet, besonders um die Lagerung des Hodens im Mantelsinus darzulegen. Von den Formbestandtheilen des Mantels sind nur die zellenähnlichen Körnchengruppen und die sehr regelmässig angeordneten Insertionsstellen der Schalenpapillen eingetragen ¹⁾.

¹⁾ Die durch feine Punkte angedeuteten Insertionsstellen der Schalenpapillen stehen auf Reihen, nicht unregelmässig zerstreut, wie es in der Figur fälschlich vorgestellt wird, und finden sich natürlich nur auf der äusseren Mantellamelle, nicht auf der vorderen Leibeswand (v. l. w.).

Fig. 14. Ein Theil eines Querschnittes durch einen Hoden von *Waldheimia cranium* (Boraxkarmin; mittl. Vergr.). Diese Drüse unterscheidet sich von der auf Taf. V vorgestellten vornehmlich durch grössere Entwicklung des Bindegewebes in den primären und secundären Doppellamellen (querdurchschnittene Ausstülpungen) der Genitalfalte. An einigen Stellen (α) zeigen sich Theile dieser Falte von der Oberfläche gesehen. Wahrscheinlich ist dieser Hoden weniger reif als der auf Taf. V dargestellte.



Fig

m.s. *sp* *sp.m.z.*

s.d.L.

sp

*

b.z.

sp. m. z.

Fig. 1.

x

sp. m. z.

sp.

b.g.

sp. m. z.

pr d l.



Fig. 3.



Fig. 1.



Fig. 2.

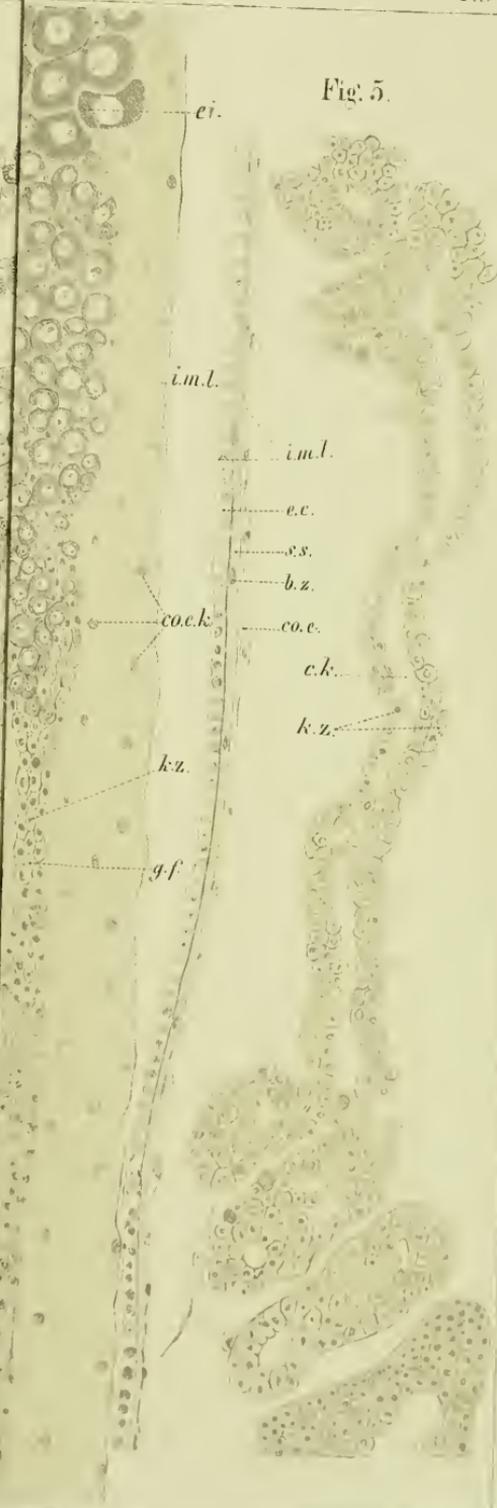


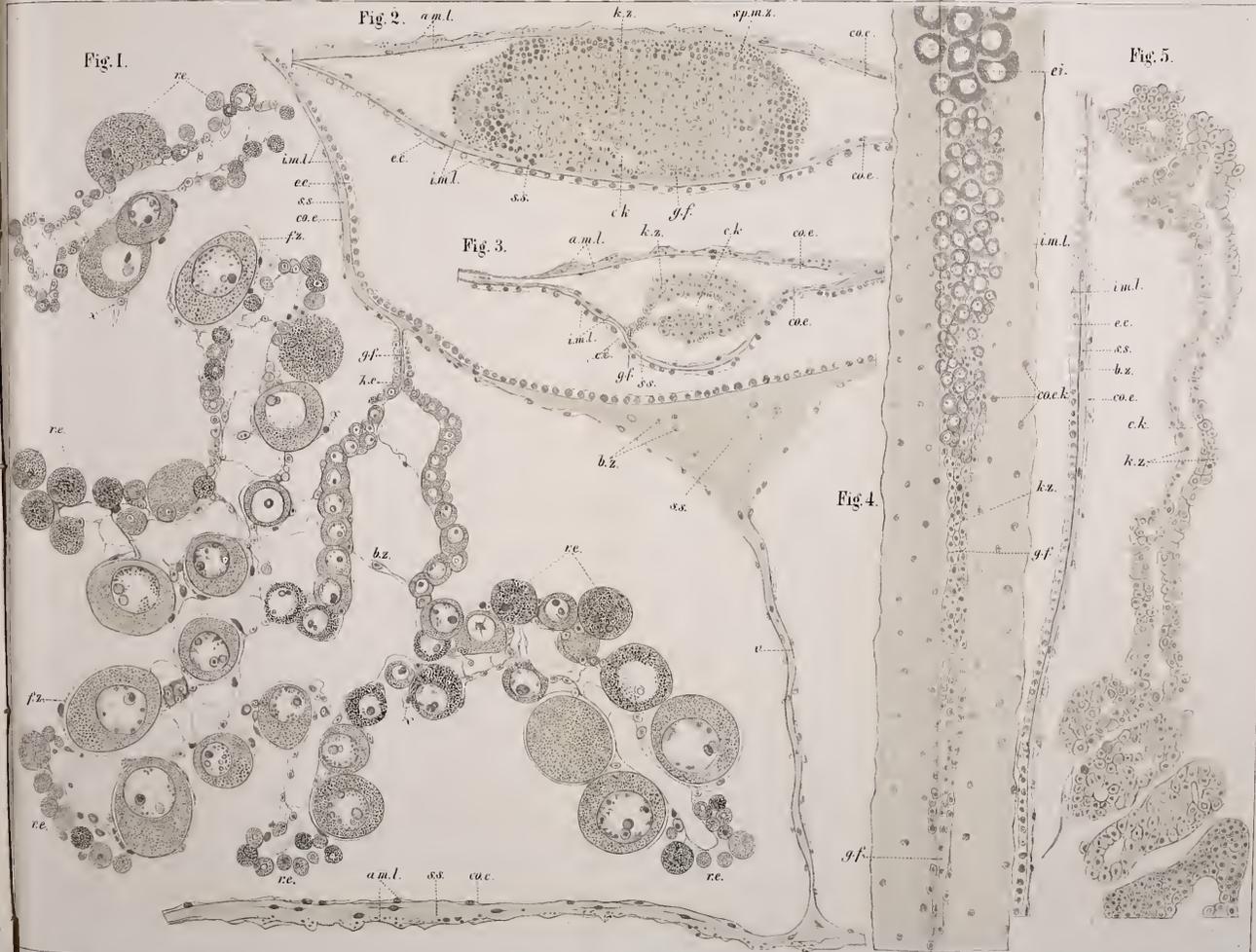


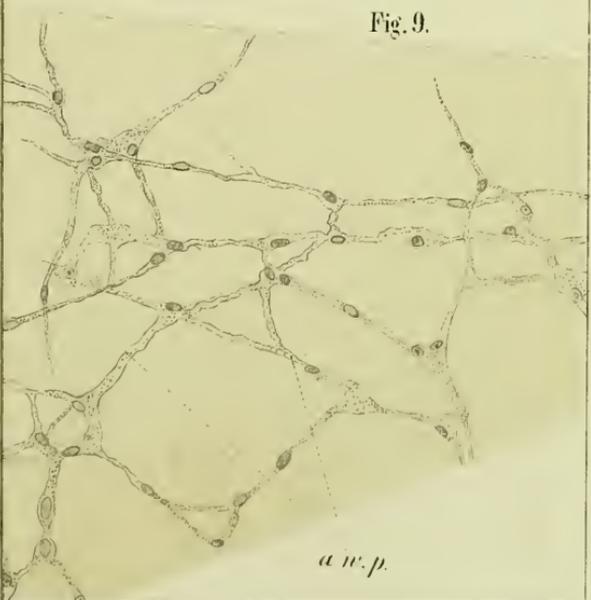
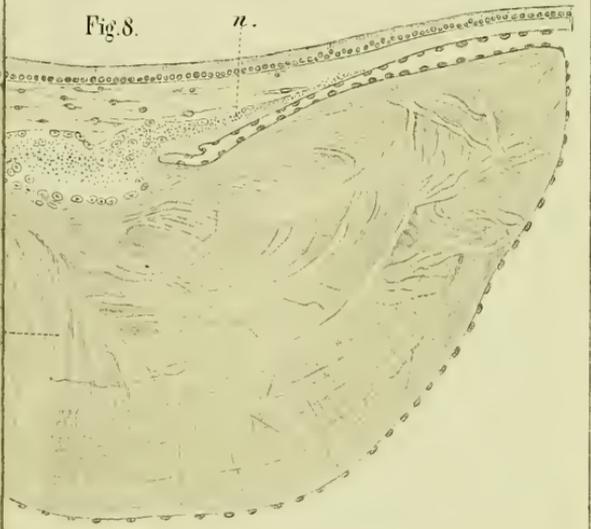
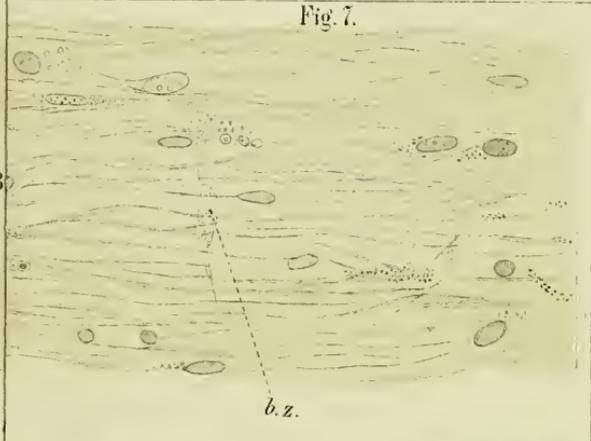
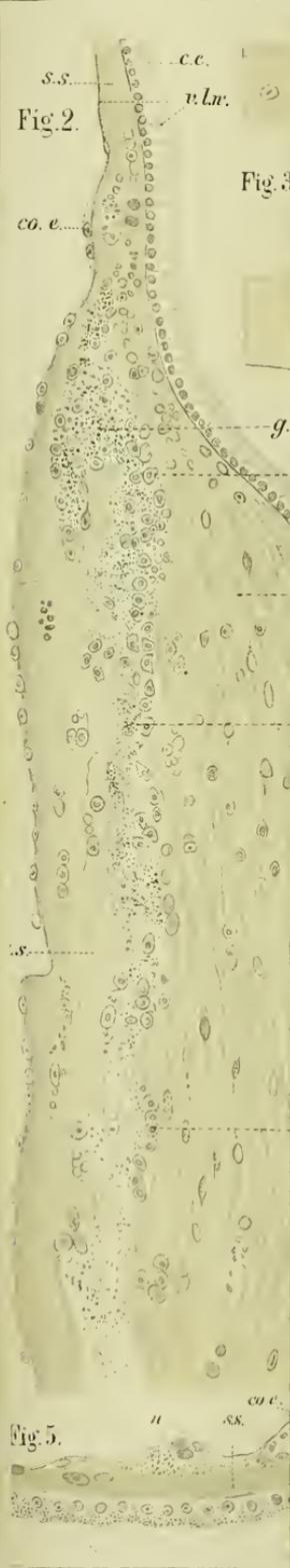
Fig. 1.

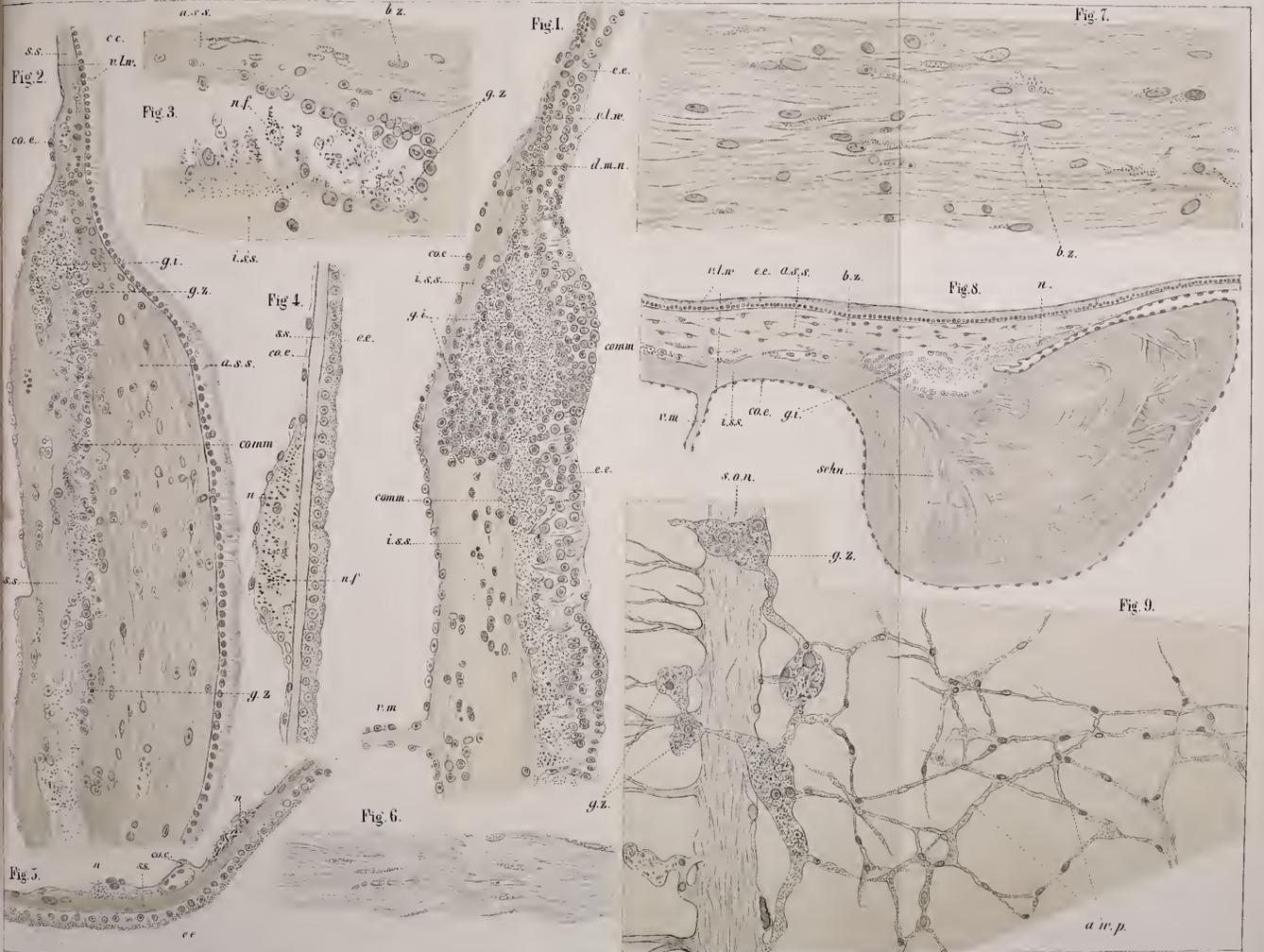


Fig. 5.









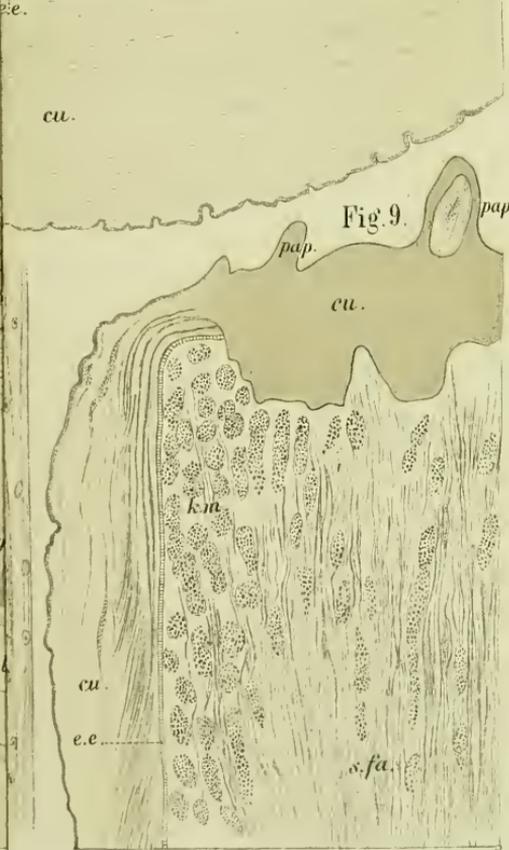
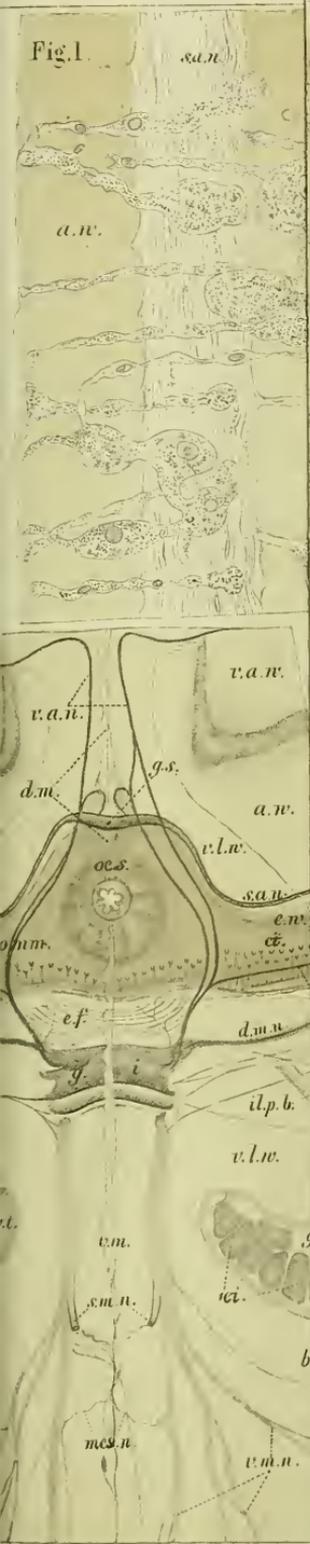


Fig. 1.



Fig. 9.

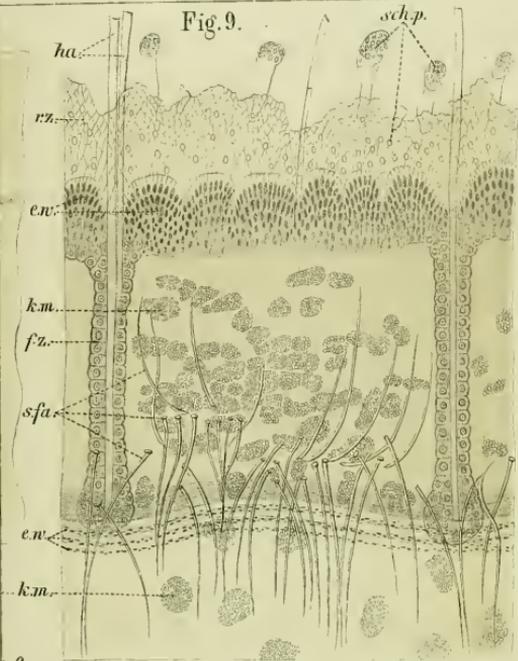


Fig. 10.

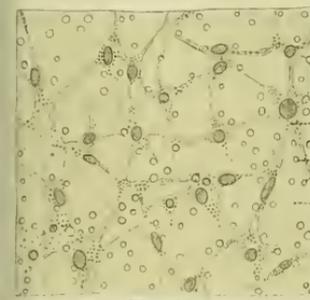
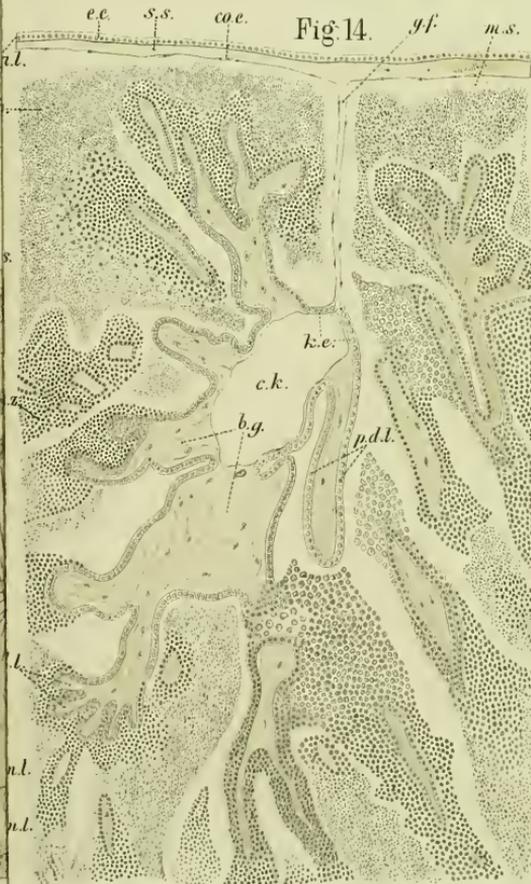


Fig. 14.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [NF_9](#)

Autor(en)/Author(s): van Bemmelen J. F.

Artikel/Article: [Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardinia. 88-161](#)