© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken.

Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus.

Von

Dr. J. W. Spengel,
Privatdocenten der Zoologie in Göttingen.

Mit Tafel XVII—XIX und zwei Holzschnitten.

In der Literatur über die Anatomie der verschiedenen Molluskenclassen finden sich ziemlich zahlreiche Angaben über das Vorkommen von »Wimperorganen« unbekannter Function, ohne dass je ein Forscher den Versuch gemacht hätte, dem Wesen dieser Organe ernstlich nachzuspüren und den morphologischen Werth derselben zu ergründen. In Folge eines äußerlichen Anlasses kam ich dazu, mir diese Fragen selbst vorzulegen. Der einfachste Weg, über die Homologien der verschiedenen Wimperorgane ins Klare zu kommen, schien mir eine Vergleichung der Innervirungsweise derselben zu sein, und diesen konnte ich zunächst an der Hand der in der Literatur vorliegenden Beobachtungen einschlagen. Das Ergebnis dieser Studien war, dass mir einerseits die Homologie der von verschiedenen Autoren bei Heteropoden, Pteropoden und Pulmonaten beschriebenen Wimperorgane unzweifelhaft wurde und andererseits ein Organ der Prosobranchien, das bisher eine ganz andere Deutung erfahren hatte, als in den Kreis dieser Wimperorgane gehörig erschien. Da ich durch andere Arbeiten sehr in Anspruch genommen war, konnte ich nicht daran denken, eine abschließende Untersuchung über diesen Gegenstand vorzunehmen. Indessen schien mir das Problem aus mehrfachen Gründen dankbar, und so konnte ich der Versuchung nicht widerstehen, bei einem Aufenthalt in der Zoologischen Station in Neapel in diesem Frühjahr diese Organe bei einer Reihe von Mollusken zu untersuchen und namentlich meine oben angedeutete Vermuthung an einigen Prosobranchien zu prüfen. Ich gebe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

im Folgenden die Grundzüge der Ergebnisse meiner Beobachtungen und knüpfe daran einige Schlussfolgerungen, die es zugleich rechtfertigen mögen, dass ich mit so fragmentarischen Untersuchungen an die Öffentlichkeit trete. Eines der Resultate muss ich gleich hier vorweg erwähnen: es hat sich als unzweifelhaft herausgestellt, dass die in Rede stehenden Organe Sinnesorgane sind, und um ihnen einen Namen zu geben, will ich sie als Geruchsorgane bezeichnen. Über die Berechtigung dieser Benennung später noch einige Worte.

Im Interesse der Verständlichkeit und Übersichtlichkeit wähle ich für meine Darstellung einen andern Gang, als ihn meine Untersuchung genommen hatte. Ich beginne mit den **Prosobranchien** und zwar mit den von v. Ihering[1] als anisobranchie Chiastoneuren bezeichneten Formen, von denen ich einige Arten von *Trochus*, *Turbo* und *Vermetus* untersucht habe, und schicke einen Überblick über den Bau des Nervensystems voraus, der mir zugleich Gelegenheit bietet, einige Bemerkungen über die Benennung der einzelnen Theile desselben zu machen. Um den Schlund sind drei Ganglienpaare gruppirt, von denen für zwei zweckmäßige Namen vorhanden und fast allgemein anerkannt sind, nämlich ein Paar Cerebralganglien und ein Paar Pedalganglien, von denen das erstere u. A. die Nerven zu den Sinnesorganen des Kopfes, das letztere die Nerven zu den Muskeln des Fußes abgiebt; dagegen sind für das dritte Ganglienpaar die verschiedensten Namen in Vorschlag gebracht, ohne dass sich einer allgemeinen Beifalls zu erfreuen gehabt hätte. Leider sehe ich mich genöthigt, selbst noch eine neue Bezeichnung dafür vorzuschlagen, da der Huxley'sche Ausdruck »parietosplanchnische« weder treffend noch bequem, in den unvermeidlichen Zusammensetzungen aber geradezu unerträglich ist, während die Namen Branchial-, Visceral-, Viscerogenitalganglien etc. für andere Ganglien Verwendung finden. Mir scheint als eine möglichst kurze und indifferente Benennung der Name »Pleuralganglien« passend, den ich daher im Folgenden für die betreffenden Ganglien verwenden werde. Diese sechs Ganglien sind durch Nervenstränge unter einander verbunden, und unter diesen empfehle ich nach dem Vorgange von Lacaze-Duthiers[2] die Fäden, welche die drei Ganglien einer Seite verbinden als »Connective« zu bezeichnen, dagegen den Ausdruck »Commissuren« auf die Verbindungsstränge zwischen den gleichnamigen Ganglien der beiden Seiten zu beschränken. Dieselbe Bezeichnung ließe sich zweckmäßig, wie es schon

[1] H. v. Ihering, Das Nervensystem und die Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1878.

[2] H. de Lacaze-Duthiers, Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide. Ann. Sc. Nat. Zool. (4) t. XII. p. 253—254.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

von französischen Forschern geschehen ist, auch auf andere Thiere, namentlich Anneliden und Arthropoden, übertragen. Bei den chiastoneuren Gastropoden würde demnach das circumoesophageale Nervensystem bestehen aus zwei Cerebral-, zwei Pleural- und zwei Pedalganglien, zwei Cerebropleural-, zwei Cerebropedal- und zwei Pleuropedal-Connectiven und einer Cerebral- und einer Pedalcommissur. Die Connective bilden jederseits ein Dreieck, in dessen Winkeln die Ganglien liegen, und die beiden Dreiecke sind durch die beiden Commissuren verbunden. Die Pleuralganglien aber stehen durch einen sehr langen Nervenstrang in Zusammenhang, in den mehrere Ganglien eingeschaltet sind, welche Nerven zu verschiedenen Eingeweiden abgeben. Wir wollen diesen Strang daher mit v. Ihering als »Visceralcommissur« bezeichnen und die in dieser liegenden Ganglien unter dem Gesammtnamen »Visceralganglien« zusammenfassen. Die Visceralcommissur nun nimmt bei den Chiastoneuren einen höchst eigenthümlichen Verlauf, welchem der Ihering'sche Ordnungsname entlehnt ist: der vom linken Pleuralganglion entspringende Schenkel der Commissur zieht ventralwärts vom Darm nach rechts, wendet sich hier gegen die Rückenfläche, biegt dorsalwärts vom Darm wieder nach links und zieht in dieser Lage zum rechten Pleuralganglion. In den Verlauf dieser achterförmig gewundenen Commissur sind bald zwei, bald drei Visceralganglien eingeschaltet. Von diesen liegt eines etwa in der Mitte der Commissur, in der Nähe des Afters; es ist das »Abdominalganglion« v. Ihering's. Von den beiden anderen liegt das eine, das »Subintestinalganglion«, in der rechten Hälfte, das andere, das »Supraintestinalganglion« in der linken Hälfte der Commissur. Bei denjenigen Formen, die nur zwei Visceralganglien besitzen, wie *Vermetus*, fehlt das Subintestinalganglion; doch entspringt an der entsprechenden Stelle der Commissur ein Nerv, der die rechte Hälfte des Mantels versorgt. Aus dem Supraintestinalganglion geht ein starker Nerv hervor, der Äste an die Kiemen und an die linke Mantelhälfte abgiebt, zum großen Theile aber in ein Organ, das bisher fast von allen Autoren als »rudimentäre Kieme«, »Nebenkieme«, »Ergänzungskieme« oder dergl. bezeichnet worden ist, obwohl schon Williams[1] gezeigt hatte, dass dasselbe keine Kieme sei. Williams glaubte in der Achse einen nach außen mündenden Canal erkannt zu haben, und deutete das Organ als »colour gland«, indem er die Abscheidung des Purpursaftes dahin verlegte. Der Einzige, der dem wirklichen Verhalten auf der Spur gewesen zu sein scheint, ist Lacaze-

[1] T. Williams, On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. — Ann. and Mag. Nat. Hist. (2) vol. XVII. p. 255.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Duthiers, der sich schon in seiner Abhandlung über den Purpur[1] sehr vorsichtig über die Kiemenähnlichkeit dieses Organes ausspricht, in seiner »Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets«[2], aber ganz bestimmt erklärt, dass der bei *Vermetus* parallel links neben der Kieme hinziehende weißliche Strang keine zweite Kieme sein könne, sondern nervöser Natur sei, da zahlreiche Nervenfäden in ihn eintreten. Die späteren Beobachter haben keine nähere Untersuchung vorgenommen. Ich finde dasselbe seiner größten Masse nach aus Nervensubstanz, nämlich einem mächtigen durch die ganze Länge des Organes verlaufenden und von zahlreichen Ganglienzellen begleiteten Faserstrange gebildet, und über diesem liegt eine hohe Epithelschicht, in welche man deutlich Fasern aus dem Nerven eintreten sieht. Sehr ähnlich verhalten sich die Geruchsorgane von *Trochus* (Fig. 18) und *Turbo*; sie liegen hier als eine bräunliche oder olivenfarbige birnförmige Masse, die sich nach vorn in einen feinen Faden fortsetzt, an der Basis des Kiementrägers. Der dicke hintere Theil des Organs besteht fast gänzlich aus einem großen Ganglion, aus dem starke Fasern in das hohe Epithel treten. Die feineren Structurverhältnisse des Letzteren habe ich nicht eingehend untersucht. Das Geruchsorgan von *Cyclostoma elegans* (Fig. 3) wird von Lacaze-Duthiers[3] abgebildet; doch findet sich im Text kein Bezug darauf.

Ein complicirterer Bau des Geruchsorganes kommt bei den Chiastoneuren nicht vor; dagegen findet sich bei den Orthoneuren, von denen ich *Capulus*, *Calyptraea*, *Natica*, *Murex*, *Nassa*, *Buccinum*, *Dolium*, *Cassis* und *Cassidaria* untersucht habe, eine Form, die den Anlass zur Deutung des Organes als Kieme gegeben hat. Bei den acht letzten Gattungen besteht das Geruchsorgan wie bei vielen anderen von älteren Autoren (Cuvier, Quoy et Gaimard, Souleyet, delle Chiaje etc.) untersuchten und abgebildeten Formen (Fig. 15, *Buccinum*) aus einem durch die ganze Länge des Organes verlaufenden Mittelstrange und zwei Reihen von diesem entspringender seitlicher Fiedern. Bei *Capulus* (Fig. 17) finde ich nur an der rechten Seite diese Fiedern. Im feineren Baue scheinen mancherlei Verschiedenheiten zu bestehen, die ich nicht habe verfolgen können; doch stimmen die Geruchsorgane aller von mir untersuchten Orthoneuren darin überein, dass ihr Mittelstrang ganz von einem ungeheuer mächtigen Ganglion mit centralen Fasermassen und

[1] H. de Lacaze-Duthiers, Mémoire sur la Pourpre. — Annales des Sciences Naturelles, Zool. (4) t. XII. 1859.

[2] Ann. des Sc. Nat., Zool. (4) t. XIII. 1860. p. 259.

[3] H. de Lacaze-Duthiers, Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Gastéropodes). — Archives de Zoologie expér. et gén. t. I. pl. III, Fig. 8. cf. H. Fol, ibid. t. VIII. p. 167.

peripherischen Zellen eingenommen wird (Fig. 23), während die Fiedern aus mehr oder minder hohen senkrechten Blättern bestehen und aus einer von hohen Wimperepithelien überzogenen bindegewebigen Grundlage (mit Bluträumen?) gebildet sind. In die Blätter treten aus dem Ganglion starke Nervenfasern ein (Fig. 23), die bei einigen Formen eine weite Strecke innerhalb des Epithels verlaufen (*Nassa*, Fig. 24), bei anderen (*Murex*) in der Bindegewebsschicht liegen und erst mit ihren letzten Ausläufern ins Epithel eindringen.

An der Homologie dieses Geruchsorganes der Orthoneuren mit dem der Chiastoneuren kann kein Zweifel sein. Dies zeigt am schlagendsten die Innervirung, für deren Schilderung ich mich indessen etwas ausführlicher über den Bau des Nervensystem der Orthoneuren auslassen muss, da die Beziehungen desselben zu dem der Chiastoneuren durch die Untersuchungen von v. Ihering nicht klar genug gestellt sind. Bei allen Orthoneuren finden wir die gleichen drei Ganglienpaare des Centralnervensystems wie bei den Chiastoneuren, und auch die Verbindung der Ganglien jeder Seite durch drei Connective ist dieselbe wie dort; ferner besteht eine Cerebral- und eine Pedalcommissur. Dagegen soll sich das Visceralnervensystem nach v. Ihering ganz anders verhalten. Dasselbe ist nach den Angaben dieses Beobachters symmetrisch angeordnet, so dass »diejenigen Nerven, welche rechts entspringen, auch in die rechte Körperseite, und diejenigen, welche links entspringen, in die linke Seite des Körpers sich vertheilen. Das erleidet nur eine scheinbare Ausnahme in dem Verhalten des Kiemennerven«, welcher aus dem rechten Commissuralganglion (= Pleuralganglion mihi) entspringend quer über die Eingeweidemasse hin nach links an die dort gelegene Kieme tritt. Diese Kieme aber ist nach v. Ihering's Ansicht die auf die linke Körperseite translocirte rechte Kieme, die Asymmetrie des Nervensystems daher nur eine scheinbare[1]. Die visceralen Ganglien, deren Zahl und Anordnung wechselt, müssen wir an einem einzelnen Beispiele betrachten, für das ich das von v. Ihering auf Taf. VIII, Fig. 32, von mir nach eigenen Untersuchungen in Fig. 4 abgebildete Nervensystem von *Cassidaria echinophora* wähle, die als ein typischer Repräsentant dieser Gruppe dienen kann. Es sind hier vier Visceralganglien vorhanden, die v. Ihering als Abdominal-, Genital-, Renal- und Branchial-Ganglion bezeichnet. Das Abdominalganglion (*Sb*, Fig. 4) ist durch zwei Connective, die v. Ihering als Visceralcommissur deutet, mit den Pleuralganglien der rechten und linken Seite anscheinend symmetrisch verbunden. Aus demselben entspringt neben einem Nerven zum Spindelmuskel ein

[1] v. Ihering, a. a. O. p. 101.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Connectiv zum Genitalganglion und von diesem ein solches zum Renalganglion, das »Nerven an die Niere, das Pericardium und vielleicht auch noch einen Ast an die Kieme abgiebt« (a. a. O. p. 124). Thatsächlich aber geht dieser Ast nicht an die Kieme, sondern läuft unter dem äußersten linken Rande der Kiemenhöhle, in Bindegewebe ziemlich dicht eingepackt, bis an das »Branchialganglion« (*Sp*) nach vorn und tritt in dieses ein. Ganz eben so verhalten sich u. A. *Cassis*, *Dolium*, *Tritonium*, *Buccinum* und vermuthlich viele, wenn nicht sämmtliche Orthoneuren. Die Verbindung zwischen dem Branchial- (*Sp*) und dem Renalganglion (*Ab*) ist bei *Dolium* und *Tritonium* schon von Delle Chiaje richtig beobachtet, wie aus den von Keferstein in Bronn's Klassen und Ordnungen auf Taf. 86, Fig. 5 und Taf. 87, Fig. 2 reproducirten Abbildungen deutlich hervorgeht. Das Branchialganglion (*Sp*) aber verbindet sich nicht nur durch einen Strang mit dem rechten Pleuralganglion, wie es in v. Ihering's Figur dargestellt ist, sondern auch der daselbst mit 6 bezeichnete Nerv (Fig. 4, *s*), der aus dem linken Pleuralganglion hervorgeht, tritt an das Branchialganglion, nachdem er einen Ast an den Sipho abgegeben hat. Es ist mir indessen wahrscheinlich, dass diese Anordnung nur dadurch zu Stande kommt, dass der Nerv 6 sich mit einen aus dem Branchialganglion zum Sipho tretenden Nerven verbindet, während ein Übergang von Fasern aus dem Nerven 6 in das Branchialganglion nicht stattfindet, und ich halte danach diese Verbindung nicht für eine ursprüngliche. So sind also sämmtliche visceralen Ganglien in einen Bogen eingeschaltet, dessen beide Enden jedoch gegabelt und mit beiden Pleuralganglien verbunden sind. Die in diesen Bogen eingeschalteten Ganglien nun verhalten sich genau so wie die Ganglien der Visceralcommissur der Chiastoneuren: das Abdominalganglion (*Sb*) giebt wie das Subintestinalganglion einen starken Nerven in die rechte Mantelhälfte, Genital- und Renalganglion versorgen wie das Abdominalganglion der Chiastoneuren (*Ab*) die Eingeweide, und das Branchialganglion (*Sp*) entsendet Nerven an die Kieme und an das Geruchsorgan. Kann sonach wol kein Zweifel darüber bestehen, dass die Visceralganglien der Orthoneuren denen der Chiastoneuren homolog sind, so wird man auch nicht lange im Zweifel darüber bleiben können, dass die homologe Commissur besteht, wenn man sieht, wie der Strang, der das linke Pleuralganglion mit dem Subintestinalganglion verbindet, unter dem Darme hinzieht, während derjenige zwischen dem Supraintestinalganglion und dem rechten Pleuralganglion über dem Darme verläuft. Dass aber die Verbindungen zwischen dem Subintestinalganglion und dem rechten Pleuralganglion (*s'*) und zwischen dem Supraintestinalganglion und dem linken Pleuralganglion (*s*) als secundär zu betrachten sind, lehren uns schon

die Chiastoneuren wie *Vermetus* und *Cyclostoma* (Fig. 3), bei denen entsprechende noch sehr feine Nerven auf einer oder auf beiden Seiten vorhanden sind. Weitere Bestätigung wird diese Auffassung durch die Schilderung des Nervensystems der zeugobranchiaten Chiastoneuren (*Haliotis*, *Fissurella* etc.) erhalten.

Es besteht somit auch bei Orthoneuren — ob bei allen, werden ausgedehntere Untersuchungen ergeben — eine geschlossene, und zwar wie bei den Chiastoneuren achterförmig gewundene Visceralcommissur, und die Symmetrie des visceralen Nervensystems kommt nur durch secundäre Verbindungen von Ganglien desselben mit den Pleuralganglien zu Stande. Es ist möglich, dass bei manchen Formen die Continuität der Commissur unterbrochen ist und die secundären Verbindungen stärker als die primären geworden sind. Eine Eintheilung aber der Prosobranchien auf Grund des Vorhandenseins und Fehlens einer Torsion des Nervensystems ist nicht zulässig und um so weniger ausführbar, als wahrscheinlich reine Chiastoneuren im Sinne v. Ihering's überhaupt nicht existiren. v. Ihering zählt zu diesen u. A. *Cyclostoma*, *Turritella*, *Vermetus*. Nach meiner obigen Darstellung des Nervensystems der Orthoneuren unterscheidet sich dieses von dem der Chiastoneuren nur durch die Existenz zweier secundären Connective, von denen eines das Subintestinalganglion mit dem rechten Pleuralganglion, das andere das Supraintestinalganglion, beziehungsweise durch Vermittlung eines von diesem ausgehenden Nerven, mit dem linken Pleuralganglion verbindet. Nun aber habe ich bereits erwähnt, dass eine derartige Verbindung des Subintestinalganglions bei *Vermetus*, des Supraintestinalganglions bei *Cyclostoma* durch Lacaze-Duthiers beschrieben und abgebildet ist. Ferner aber beschreibt v. Ihering[1] selbst unter dem Namen »Intervisceralcommissur« das Connectiv zwischen Subintestinalganglion und rechtem Pleuralganglion bei *Turritella*. Die über andere angebliche Chiastoneuren vorliegenden Untersuchungen sind nicht so genau, dass man über diesen Punkt etwas Sicheres aus ihnen entnehmen könnte. Indessen genügt das Vorhandene im Zusammenhange mit dem nunmehr hinsichtlich der Orthoneuren Festgestellten, um darzuthun, dass die Classen der *Chiastoneura* und *Orthoneura* v. Ihering's unhaltbar sind.

An die anisobranchien Prosobranchien scheinen sich die **Heteropoden** aufs Innigste anzuschließen, und man könnte geneigt sein, die geringen Abweichungen in ihrer Organisation auf Rechnung der An-

[1] H. v. Ihering, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden. — Morphol. Jahrb. Bd. III. p. 166.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

passung an die pelagische Lebensweise zu setzen. Indessen bestehen nach den bisherigen Schilderungen Unterschiede eingreifender Art im Nervensystem der Heteropoden. Es werden drei Paare von Ganglien beschrieben, die den perioesophagealen Ganglien der Prosobranchien entsprechen sollen und bei Formen wie *Atlanta* und *Carinaria* auch auf den ersten Blick zu entsprechen scheinen. Sichergestellt ist indessen für *Atlanta* nur die Verbindung zwischen Cerebral- und Pedalganglien durch Cerebropedal-Connective (durch Gegenbaur[1]), während Huxley[2] auch ein von Gegenbaur nicht beobachtetes Connectiv zwischen den Cerebralganglien und einem »parietosplanchnischen« Ganglion beschreibt und abbildet. Verbindungen zwischen dem Pedalganglion aber und den parietosplanchnischen Ganglien erwähnt keiner der beiden Beobachter. Bei *Carinaria* sind von Milne-Edwards und später von v. Ihering sieben Ganglien beschrieben, nämlich zwei Cerebral-, zwei Pedal- und drei Visceralganglien, und zwischen diesen bestehen nach den genannten Autoren Cerebropedal-, Cerebrovisceral- und Visceropedal-Connective. Es scheint danach auf den ersten Blick kaum zweifelhaft sein zu können, dass die zwei Visceralganglien der *Atlanta* und zwei der Visceralganglien der *Carinaria* nicht als solche, sondern als Pleuralganglien gedeutet werden müssen: v. Ihering bezeichnet sie daher nach seiner Nomenclatur als »Commissuralganglien« und das dritte Ganglion der *Carinaria* als »Abdominalganglion«. So naheliegend diese Auffassung erscheint, muss ich sie doch für unrichtig halten, und zwar hauptsächlich wegen der Beziehungen zum Geruchsorgan, das bei allen Heteropoden vorhanden und von allen Untersuchern beobachtet, von R. Leuckart[3] sogar schon als Geruchsorgan gedeutet ist. Leuckart und Gegenbaur nennen es »Wimperorgan«, Huxley »ciliated band«. Bei *Pterotrachea* (*Firola*) beschreibt es Leuckart sehr treffend folgendermaßen: »Es liegt auf der Vorderfläche des Nucleus oberhalb der Niere und stellt eine kahnförmige Vertiefung von ziemlich ansehnlicher Größe dar, deren aufgewulstete Seitenränder mit langen und starken, rädernden Wimperhaaren besetzt sind. — — An die hintere Fläche tritt vom vorderen Eingeweideganglion ein ansehnlicher Nervenstamm und endigt hier mit einer ganglionären Anschwellung. Das Ganglion hat eine spindelförmige Gestalt und reicht vom vordern bis zum hintern Ende des Wimperorgans.« Ich selbst habe das Geruchsorgan von *Pterotrachea*

[1] C. Gegenbaur, Pteropoden und Heteropoden. 1855. p. 107.

[2] T. H. Huxley, On the morphology of the cephalous Mollusca. Phil. Trans. 1853. p. 38.

[3] R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. Heft 3. Heteropoden, Zwitterschnecken, Hectocotyliferen. 1854. p. 35—36.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mutica untersucht und in Fig. 25 einen Schnitt durch dasselbe abgebildet; man sieht das hohe Epithel des rinnenförmigen Organs und unter demselben den Durchschnitt des Ganglions, aus dem zu beiden Seiten Nerven in eine aus mehreren Lagen polygonaler Zellen zusammengesetzte Zone des Epithels eindringen. Nach außen von dieser Zone steht ein breiter Streifen von Wimperzellen, während den Grund der Rinne ein hohes Epithel einnimmt, in dem einzelne Zellen durch den Besitz einer ungemein langen, wie mir schien, nicht activ beweglichen Geißel ausgezeichnet sind.

Dies Geruchsorgan liegt bei den mit Kiemen ausgerüsteten Heteropodengattungen *Atlanta*, *Carinaria* und *Pterotrachea* an der Basis der Kieme, bei der kiemenlosen *Firoloides* an der entsprechenden Stelle. Wie aber steht sein Ganglion mit dem übrigen Nervensystem in Zusammenhang? Es verbindet sich nach den übereinstimmenden Angaben aller Beobachter, die ich für *Pterotrachea* und *Carinaria* bestätigen kann, mit einem der sog. Eingeweideganglien. Dann aber entsteht nothwendig die Frage: kann unter solchen Umständen dies Ganglion ein Pleuralganglion sein, wie v. Ihering will? Ich bemerke dazu, dass die Pleuralganglien bei allen Prosobranchien dadurch ausgezeichnet sind, dass sie keine peripherischen Nerven, sondern nur die Visceralcommissur und die secundären Wurzeln derselben abgeben. Dies ist dagegen bei den vermeintlichen Pleuralganglien der Heteropoden nicht der Fall, sondern das linke Eingeweideganglion von *Pterotrachea* verhält sich hinsichtlich der abgehenden Nerven wie das Abdominalganglion der Prosobranchien; ihm entspricht das mittlere Eingeweideganglion von *Carinaria*. Das linke von *Carinaria* versorgt wahrscheinlich die Haut des Nucleus und verhält sich wie das Subintestinalganglion, vom rechten aber geht ein Nerv zu den Kiemen und zum Geruchsorgan, also wie vom Supraintestinalganglion der Prosobranchien. Die Verbindung des Geruchsorgans mit dem rechten der hinteren Ganglien ist ferner für *Atlanta*, *Pterotrachea* und *Firoloides* festgestellt. Ich nehme daher an, dass die hinteren Ganglien der Heteropoden nicht Pleuralganglien, sondern Visceralganglien sind. Dem aber scheint einerseits das Verhalten der Connective zu widersprechen, während andererseits diese Auffassung eine andere Deutung der übrigen Ganglien als bisher erheischt. Die Entscheidung der hier vorliegenden Fragen wird am leichtesten durch eine genaue Untersuchung des Nervensystems von *Atlanta* zu gewinnen sein und abhängen von dem Ergebnis der Beobachtung hinsichtlich der Anordnung der von mir als Visceralcommissur gedeuteten Nerven. Es war mir bei den langgestreckten *Pterotracheen*, die mir allein zu Gebote standen, nicht möglich, zu ermitteln, ob der aus dem linken »Pedalgan-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

glion« kommende Nerv zum rechten Visceralganglion und umgekehrt der aus dem rechten Pedalganglion kommende zum linken Visceralganglion zieht, und ich muss gestehen, dass ich die Beantwortung dieser Frage für *Pterotrachea* fast für unmöglich halten möchte, wo sechs sehr lange und sehr feine Nerven nahezu parallel dicht neben einander verlaufen. Vielleicht beweist in dieser Beziehung indessen die Richtigkeit meiner Auffassung das in mehrfacher Hinsicht lehrreiche Nervensystem von *Firoloides Desmarestii* (Fig. 6). Hier entspringen aus dem »Pedalganglion« vier Nerven, die sich zu einem Stamme vereinigen, und dieser theilt sich dicht vor dem Nucleus in zwei Äste zu den beiden Visceralganglien. Diese Äste aber umgreifen nicht den Darm, wie sie es nothwendig thun müssten, wenn es die hinteren Enden der Pleuropedal-Connective wären, sondern sie lassen beide den Darm zur Linken, wie es der hintere Abschnitt der torquirten Visceralcommissur thun muss. Ich habe dieser Auffassung in der Färbung der Figur 6 Ausdruck gegeben. Ist diese richtig, dann muss aber die Verbindung der Cerebralganglien mit den Visceralganglien, die nach den übereinstimmenden Angaben von Milne-Edwards, Gegenbaur und v. Ihering für *Carinaria* wol nicht bezweifelt werden kann, und die nach Huxley auch bei *Atlanta* besteht, als secundär entstanden betrachtet werden. Doch auch mit dieser Annahme sind die Schwierigkeiten noch nicht beseitigt, denn es fehlen uns noch die Pleuralganglien und die von diesen ausgehenden Connective. Die Ersteren können nur in den bisher als Pedalganglien gedeuteten Ganglien mit enthalten sein, bei *Carinaria* und *Pterotrachea* wahrscheinlich in einem der mehreren Lappen derselben. Dafür spricht die Existenz von zwei Connectivpaaren zu den Cerebralganglien bei *Carinaria*, während allerdings bei *Pterotrachea* und *Firoloides* nur ein Paar vorhanden ist und dasselbe auch bei *Atlanta* nach Gegenbaur und Huxley der Fall ist. Doch zeigt uns *Firoloides*, dass es bei den Heteropoden zu weitgehenden Verschmelzungen von Nerven kommen kann, indem hier eine innige Verwachsung zwischen den Schwanznerven und der Visceralcommissur (resp., im Falle der Unrichtigkeit meiner Deutung, den Pleuropedal-Connectiven) besteht.

Nach meiner Auffassung besteht also das Nervensystem der Heteropoden (Fig. 5 und 6) aus zwei Cerebralganglien und zwei Pleuropedalganglien, zwischen denen die typischen Connective und Commissuren entweder deutlich erkennbar (*Carinaria*) oder durch Verschmelzung der Cerebropleural- und Cerebropedal-Connective verschleiert (*Pterotrachea*, *Firoloides*, *Atlanta*?) vorhanden sind, während die den Pleuralganglien entsprechenden Theile der Pleuropedalganglien durch eine achterförmige Visceralcommissur verbunden sind, in welche ein Abdominal- und ein

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Supraintestinalganglion (*Pterotrachea*, *Firoloides* und *Atlanta*) oder außerdem noch ein Subintestinalganglion eingeschaltet ist, und vom Supraintestinalganglion entspringt in allen Fällen ein Nerv zum Geruchsorgan. Damit würde das Nervensystem der Heteropoden vollständig auf das der Prosobranchien zurückgeführt sein und, da in der übrigen Organisation vollkommenste Übereinstimmung zwischen beiden Molluskengruppen herrscht, auch weiter kein Grund bestehen, die Heteropoden als Classe von den Prosobranchien zu trennen, sondern die Heteropoden sind durch Anpassung an die pelagische Lebensweise modificirte Prosobranchien.

Dagegen lässt sich eine kleine, wie es scheint, scharf begrenzte Gruppe aus der Masse der Prosobranchien herausschälen, nämlich die von v. Ihering unter dem Namen der *Zeugobranchien* seinen Chiastoneuren untergeordneten *Haliotiden* und *Fissurelliden*. Diese beiden Familien unterscheiden sich bekanntlich von den übrigen Prosobranchien durch den Besitz von zwei Kiemen, von denen die eine rechts, die andere links in der dorsalen Mantelhöhle liegt. Zwischen beiden Kiemen mündet mit einem längern oder kürzern Analrohre der Darm aus, nachdem er kurz vorher das mit zwei Vorhöfen versehene Herz durchbohrt hat. Bei den *Fissurelliden* erscheinen die genannten Organe völlig symmetrisch angeordnet, bei den *Haliotiden* (Fig. 14) durch den großen Schalenmuskel sämmtlich nach links verschoben. Die Betrachtung des Nervensystems lehrt indessen, dass diese Symmetrie nur eine scheinbare oder secundäre ist, und wir werden sehen, dass der Körper der Zeugobranchien durchaus die typische Torsion des Prosobranchienkörpers besitzt.

Der Bau des Nervensystems von *Haliotis* (Fig. 1) ist dank den trefflichen Untersuchungen von Lacaze-Duthiers so genau bekannt wie von wenigen anderen Mollusken. Ich habe daher der Beschreibung des französischen Beobachters nichts hinzuzufügen, kann indessen in der Deutung eines wichtigen Abschnittes mit ihm und mit v. Ihering, der sich der Auffassung von Lacaze-Duthiers angeschlossen hat, nicht übereinstimmen. Die gangliösen Theile des perioesophagealen Nervensystems sind bei *Haliotis* weniger von den Fasersträngen geschieden, und man kann daher keine scharf begrenzten Ganglien erkennen; aber es ist doch möglich, die den typischen Ganglien entsprechenden Abschnitte zu unterscheiden und zu benennen. Am leichtesten gelingt dies für die Cerebralganglien (*Ce*), die zu beiden Seiten des Munddarmes liegen, während die Pedal- und Pleuralganglien einen gemeinsamen queren Strang (*Pl.Pe*) unter dem Schlunde bilden, der durch ein Cerebropedal- (*ce.pe*) und ein Cerebropleural- (*ce.pl*) Connectivpaar mit den beiden Cerebralganglien verbunden ist. Von diesem Pleuropedalstrange laufen zwei starke, von Ganglienzellen begleitete

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nerven (*pe*) in der Fußmusculatur bis nahe an das hintere Fußende, die durch eine Anzahl von Commissuren zu einer Art Strickleiter verbunden sind. Von jedem dieser Stränge (Fig. 26) gehen lateralwärts zweierlei Nerven ab, von denen die ventralen den Fuß, die dorsalen die für *Haliotis* charakteristische krausenartige Umsäumung des dorsalen Theiles des Fußes versorgen. Lacaze-Duthiers betrachtet diese Krause als einen Theil des Mantels und nennt ihn daher »manteau inférieur«. Es würde danach von den großen Längsnervensträngen nicht nur der Fuß, sondern auch ein Theil des Mantels versorgt werden, und diese Thatsache veranlasst Lacaze-Duthiers, in den Längsnerven zwei Stränge zu unterscheiden, nämlich einen »grand nerf palléal inférieur« und einen »grand nerf pédieux postérieur«, die nur durch eine »trace transparente« getrennt seien (p. 272). v. Ihering acceptirt diese Deutung und bezeichnet den dorsalen Strang als »primären Pallialnerven«, den ventralen als »primären Pedalnerven«, obwohl er die Krause als eine Epipodialbildung ansieht (p. 71). Dass v. Ihering im Rechte ist, wenn er die Krause dem Fuße zuzählt, geht aus jedem beliebigen Querschnitte durch eine *Haliotis* (Fig. 26 *kr*) unzweifelhaft hervor, eben so aber auch, dass die Trennung der Längsnerven in zwei Stränge in Wirklichkeit nicht besteht, sondern nur durch eine seichte Längsfurche vorgetäuscht wird. Dann aber können diese Nerven nur die Pedalnerven sein, und als solche müssen wir sie bezeichnen. Aus den Seiten des Pleuropedalstranges entspringt endlich die Visceralcommissur, die sich im Wesentlichen ganz eben so verhält wie die der anisobranchiaten Prosobranchien, vor Allem in typischer Weise torquirt ist, hinsichtlich der von ihr ausgehenden Nerven aber unser größtes Interesse beansprucht. Es ist hier (Fig. 1) nur ein Ganglion (*Ab*) in die Commissur eingeschaltet, das Abdominalganglion; aus den dem Supra- und dem Subintestinalganglion entsprechenden Winkeln, an denen keine Ganglien liegen, geht je ein starker Nerv hervor, der alsbald in ein Ganglion (*O*) eintritt. Lacaze-Duthiers nennt diese Ganglien »ganglions branchiaux«, v. Ihering aber hält sie für die beiden seitlichen Visceralganglien (Supra- und Subintestinalganglion). In Wirklichkeit haben dieselben eine ganz andere Bedeutung: es sind die Ganglien des bei *Haliotis* paarigen Geruchsorganes. An der Basis jedes Kiementrägers sieht man (Fig. 14) ein im Leben durch braunes Pigment ausgezeichnetes ovales Knötchen, das sich nach vorn in ein längs des freien Randes des Kiementrägers hinziehendes, gleichfalls pigmentirtes Band fortsetzt, und durchaus dem Geruchsorgan der *Trochiden* gleicht. Auf Querschnitten erkennt man in der Mitte das Ganglion und aus diesem strahlt eine Anzahl von Nerven aus, die in das flimmernde hohe Sinnesepithel, den Träger des Pigments, eintreten. Aus

dem hinteren Theile des Ganglions zweigt sich ein Nerv ab, der die Kieme versorgt.

Das Nervensystem von *Fissurella* stimmt in jeder Beziehung mit dem von *Haliotis* überein. Auch hier sind die zwei Längsnerven des Fußes, die durch Commissuren strickleiterartig verbunden sind, nicht primäre Pedal- und primäre Pallialnerven, wie v. Ihering will[1], sondern ausschließlich die Pedalnerven. Und eben so wie bei *Haliotis* sind nicht nur zwei Kiemen, sondern auch zwei an der Basis der Kiemen gelegene Geruchsorgane von einfachstem Baue vorhanden.

An die *Haliotiden* und *Fissurelliden* schließen sich die *Patelliden* an, die eine besondere Besprechung verlangen, da sie einige bemerkenswerthe Abweichungen darbieten und vermuthlich Übergangsformen von den Zeugobranchien zu den Anisobranchien enthalten. Dall[2] zerlegt die *Patella*-ähnlichen Schnecken in zwei Familien, von denen die der *Acmaeidae* (mit den Gattungen *Acmaea*, *Lottia* und *Scurria*) durch den Besitz einer Kieme in der Mantelhöhle, die der *Patellidae* (mit den Gattungen *Patella*, *Patinella*, *Nacella*, *Helcion* und *Patina*) durch den Mangel einer solchen »Nackenkieme«, dagegen den Besitz von Kiemenfäden in der Mantelrinne charakterisirt ist. Da die Gattungen *Lottia* und *Scurria* gleichzeitig eine Nackenkieme und Kiemenfäden in der Mantelrinne besitzen, so ist die morphologische Heterogeneität dieser beiden Arten von Athmungsorganen unzweifelhaft. Geruchsorgane waren bisher nicht bekannt. Leider habe ich keinen Vertreter der *Acmaeiden* untersuchen können und muss mich auf eine Schilderung des Nervensystems von *Patelliden* beschränken, von denen ich *Patella vulgata* untersucht habe (Fig. 2). Die beste Abbildung verdanken wir Lacaze-Duthiers[3]; auch die von v. Ihering (Taf. VII, Fig. 31) ist im Wesentlichen richtig, giebt aber die Formverhältnisse ungenau wieder. Beide Beobachter stellen die achterförmig gewundene Visceralcommissur mit dem Abdominalganglion richtig dar und lassen von den dem Supra- und Subintestinalganglion entsprechenden Winkeln je einen Nerven zum Mantel treten. Verfolgt man indessen diesen bis zu seinem Ende, so findet man daselbst ein kleines Ganglion (*O*), und über diesem liegt, wie man an Schnitten leicht sieht, ein hohes Cylinderepithel. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir auch hier wieder zwei Geruchsorgane mit den

[1] H. v. Ihering, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden. Morph. Jahrb. Bd. III. p. 159.

[2] W. H. Dall, On the limpets. Amer. Journ. of Conchology, vol. VI. pt. 3. 1871. p. 228—282.

[3] H. de Lacaze-Duthiers, Otocystes ou capsules auditives des Mollusques. Arch. Zool. expérim. t. I. pl. IV, Fig. 16.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dazu gehörigen Ganglia olfactoria vor uns haben. Neben jedem ein kleines ovales Gebiet einnehmenden Geruchsorgane aber liegt eine gleichfalls ovale kleine Papille von orangegelblicher Färbung die (Fig. 28 *k*) von einem Netze relativ weiter Canäle durchzogen ist und in der ich ein Rudiment der Nackenkieme glaube erblicken zu dürfen. Diese Deutung bedarf natürlich der Prüfung durch Untersuchungen über die Beziehungen zum Gefäßsystem so wie über das Verhalten bei anderen Arten und Gattungen der Patelliden, in denen möglicherweise die Organe in weniger reducirtem Zustande sich vorfinden werden. Bei *Patina pellucida* scheinen sie mir noch weniger entwickelt als bei *Patella*; doch sind auch hier die beiden Geruchsorgane vorhanden.

Die von mir als rudimentäre Kiemen gedeuteten Organe der *Patella vulgata* sind in neuerer Zeit von zwei Beobachtern gesehen, indessen völlig verkannt worden. Ray Lankester [1] bezeichnet sie als »capito-pedal orifices« und sagt an einer Stelle, sie mündeten »in den die pharyngealen Eingeweide umgebenden Blutsinus«, an einer andern dagegen, sie »möchten als Genitalporen dienen«. v. Ihering aber, der die Organe zuerst abbildet und für sie den Namen »Nuchalöffnungen« vorschlägt, konnte eine innere Öffnung nicht finden, und es schien ihm »als ob durch diese Nuchalöffnungen die in der Körperwand enthaltenen Bluträume sich nach außen öffneten«[2]. Ich kann dagegen mit Bestimmtheit erklären, dass eine äußere Öffnung nicht existirt, die in Rede stehenden Organe daher weder Geschlechts- noch Gefäßöffnungen sein können, sehe aber in den Angaben der beiden genannten Beobachter über den Zusammenhang mit Theilen des Gefäßsystems eine Bestätigung meiner Deutung derselben als Kiemenrudimente, für welche mir in erster Linie das topographische Verhalten zum Geruchsorgan und Ganglion olfactorium zu sprechen scheint.

Schon bei *Haliotis* und *Patella* glaube ich die Anlagen der secundären Wurzeln der Visceralcommissur zu erkennen, und zwar in zwei Nerven, welche aus den Pleuralganglien entspringen. Bei *Haliotis* verbindet sich der linke (*s*) nach Lacaze-Duthiers bereits in der für die Orthoneuren v. Ihering's typischen Weise mit der Visceralcommissur, während der rechte (*s'*) in die rechte Seite des Mantels tritt. Bei *Patella* gehen beide in den Mantel und versorgen die hier gelegenen respiratorischen Blättchen.

Wollen wir auf Grund der auf den vorhergehenden Blättern darge-

[1] E. Ray Lankester, On some undescribed points in the anatomy of the limpet (*Patella vulgata*). Ann. and Mag. Nat. Hist. (3) vol. XX. p. 334.

[2] H. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. p. 605.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

stellten Thatsachen die Frage beantworten, wie wir uns die merkwürdige Torsion der Visceralcommissur entstanden denken sollen, so müssen wir zuvor erwägen, in welcher Gruppe der Prosobranchien wir die ursprünglichsten Formen zu erblicken haben. Nach der obigen Darstellung vom Verhältnis des Nervensystems der Chiastoneuren und des der Orthoneuren zu einander könnte es auf den ersten Blick am einfachsten und naturgemäßesten erscheinen, die Orthoneuren als die ursprünglicheren Formen anzusehen und aus dem Nervensystem derselben dasjenige der Chiastoneuren dadurch abzuleiten, dass man sich die oben als secundäre Wurzeln der Visceralcommissur bezeichneten Connective zwischen den Pleural- und Visceralganglien weggefallen denkt. Allein man überzeugt sich doch bei reiflicher Erwägung der Thatsachen, dass die Symmetrie des visceralen Nervensystems der Orthoneuren doch nur scheinbar ist. Wollte man das Subintestinalganglion in die Mittellinie, das Supraintestinalganglion sammt der Kieme gemäß der Auffassung v. Ihering's an die rechte Seite verlegen und so die vermeintliche ursprüngliche Lage wieder herstellen, so würde zwar das Subintestinalganglion mit den beiden Pleuralganglien symmetrisch verbunden sein, die Visceralcommissur aber, die Supra- und Subintestinalganglion verbindet, wäre gar keine Commissur mehr, sondern ein ausschließlich der rechten Seite angehöriger Nervenbogen, wie man sonst nichts der Art kennt, und die Existenz des Connectivs vom linken Pleuralganglion zu dem nach der Voraussetzung rechts gelegenen Supraintestinalganglion bliebe unerklärt. Dazu aber kommt, dass die Annahme der Translocirung der rechten Kieme an die linke Seite des Darmes durch nichts mehr gerechtfertigt ist, nachdem wir erkannt haben, dass das zur Linken der Kieme gelegene gefiederte Organ keine rudimentäre Kieme, sondern ein Sinnesorgan ist. Vollends unhaltbar aber wird diese Hypothese durch den Nachweis der Existenz von zwei solchen Sinnesorganen bei den mit zwei echten Kiemen ausgestatteten Zeugobranchien. Die Kieme der anisobranchiaten Prosobranchien gehört mithin der linken Seite des Körpers an. Dann aber ist die Ableitung der Zeugobranchien aus diesen ganz undenkbar; es bleibt vielmehr nichts übrig, als die Zeugobranchien als die ursprünglicheren Formen zu betrachten. Dafür spricht von vorn herein der Umstand, dass ihr Körper zwar nicht vollkommen symmetrisch ist, aber ein großer Theil der Organe doch wenigstens paarig ist. Dahin gehören in erster Linie die Kiemen und die Geruchsorgane, das Herz mit seinen zwei Vorhöfen und endlich nach den Beobachtungen v. Ihering's[1] die Nieren. Zu letzterem Punkte muss ich mir jedoch einige Bemerkungen erlauben. An der

[1] H. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. p. 537.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Existenz der beiden von v. Ihering beschriebenen Organe kann kein Zweifel sein, eben so wenig wie an derjenigen ihrer symmetrisch rechts und links vom After gelegenen Mündungen. Allein es bleibt die merkwürdige, von v. Ihering richtig angegebene Thatsache bestehen, dass die Wandung der beiden Organe eine ganz verschiedene Structur besitzt, und derselben kommt doch vielleicht eine größere Bedeutung zu, als ihr Entdecker geneigt ist zuzugeben. v. Ihering erwähnt nämlich nicht, dass man von einigen Anisobranchien (*Purpura*, *Murex*) zwei Drüsen zu den Seiten des Afters kennt, außer der Niere eine »Analdrüse«, die Lacaze Duthiers entdeckt und in seiner Abhandlung über den Purpur beschrieben hat[1]. Ich möchte daher die Frage aufwerfen, ob nicht diese »Analdrüse« einer der beiden Nieren der Zeugobranchien entspricht. Dadurch wäre es natürlich nicht ohne Weiteres ausgeschlossen, dass beide Organe der Zeugobranchien Nieren seien, denn es könnte ja recht wol eine der Nieren zur Analdrüse herabgesunken sein. Andererseits ist es aber auch möglich, dass nur das eine Organ eine Niere ist. Darüber wird vor Allem der Nachweis einer Communication mit dem Herzbeutel entscheiden: mir ist ein solcher nur für die linke Niere von *Haliotis* gelungen. Diese aber ist gerade die kleinere und wird von v. Ihering bei *Fissurella* sogar als rudimentär bezeichnet. Ohne darauf viel Gewicht legen zu wollen, muss ich es aber doch jedenfalls für unrichtig halten, wenn v. Ihering die linke Niere bei den Anisobranchien völlig schwinden lässt; denn bei allen hierher gehörigen Arten, die ich selbst untersucht und von denen ich Abbildungen (z. B. in Bronn-Keferstein, Taf. 78, 79) gesehen habe, liegt die Nierenöffnung zwischen Enddarm und Kieme, also links vom Darm, und auch Lacaze-Duthiers sagt von der Niere des *Vermetus*, sie finde sich in der »position habituelle qu'on lui connaît; on le trouve à gauche de l'intestin rectum«[2]. Die Morphologie der Prosobranchien-Niere bedarf also, wie man sieht, einer neuen Untersuchung, welche diesen Möglichkeiten Rechnung trägt[3]. Wie indessen die Antwort auch ausfallen mag, sie ändert an der Thatsache nicht viel, dass bei den Zeugobranchien Organe paarig sind, welche bei den Anisobranchien nur einseitig ausgebildet sind, und in dieser Beziehung stehen gewiss die Ersteren den Urmollusken näher als die

[1] H. de Lacaze-Duthiers, Mémoire sur la pourpre. Ann. Sc. Nat. Zool. (4) t. 12. p. 45.

[2] H. de Lacaze-Duthiers, Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. Ann. Sc. Nat. Zool. (4) t. 13. p. 236.

[3] Ich habe gelegentlich die Nieren einiger Prosobranchien (*Dolium*, *Cassis*, *Cassidaria*, *Buccinum*, *Murex*) untersucht und überall einen großen Renopericardialporus gefunden, der meines Wissens bis jetzt von Prosobranchien (abgesehen von den Heteropoden) nicht bekannt war.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Letzteren, und wir werden daher, wenn wir eine Erklärung für die Kreuzung der Visceralcommissur suchen, von den Zeugobranchien ausgehen müssen.

Wenn die Torsion im Laufe der Ontogenie zu Stande kommt, so dürfen wir erwarten, dass es möglich sein wird, dieselbe durch Rückdrehung wieder aufzuheben. Dieser Versuch muss natürlich mit der größten Umsicht ausgeführt werden, und namentlich darf man die Verbindungen, die zwischen dem Nervensystem und verschiedenen Organen des Körpers bestehen und natürlich den Bewegungen gewisse Schranken setzen, nicht außer Augen lassen. Die perioesophagealen Ganglienpaare müssen unverrückt um den Vorderdarm herum liegen bleiben: die Drehung beschränkt sich auf die Visceralcommissur. Diese steht durch zwei Nerven mit epithelialen Sinnesorganen in Verbindung, die in der Rückenhaut des Thieres liegen, innerhalb dieser aber verschiedene Lage einnehmen können. Nicht ohne Weiteres klar ist die Lage der Commissur zum After, in so fern bei allen Zeugobranchien ein längeres Analrohr in die Kiemenhöhle hineinragt, an dessen Basis ventralwärts das Abdominalganglion liegt. Trotzdem hat man die Commissur als dorsal vom Enddarm gelegen und nur durch die Ausbildung des dorsalwärts gekrümmten Afterrohres scheinbar ventral gerückt zu betrachten. Denn das terminale Ende des Körpers fällt bei den Zeugobranchien wie bei allen übrigen Prosobranchien nicht mit dem Hinterende zusammen, sondern ist auf den Rücken verschoben. Die weiteren Betrachtungen werden diese Auffassung erläutern und bestätigen. Durch dieselbe ist uns gleich ein Schritt vorgezeichnet, den wir bei unserm Versuche zur Rückdrehung des Nervensystems zu thun haben: wir müssen den After wieder ans Hinterende des Körpers bringen und lassen dabei die ihm benachbarten Theile, nämlich die Nierenöffnungen, die Kiemen sammt den Geruchsorganen und das Abdominalganglion, folgen. Wir können dies Ziel auf dreierlei Wegen erreichen, indem wir den After erstens längs der Mittellinie, zweitens im Bogen über die rechte Seite, drittens im Bogen über die linke Seite ans Hinterende schieben. Keine dieser Bewegungen allein führt zur Aufhebung der Torsion der Visceralcommissur. Durch eine Verschiebung im Bogen über die linke Seite würde die Torsion noch vermehrt werden, während eine Verschiebung über die rechte Seite zwar zur Folge haben würde, dass das Supraintestinalganglion in die rechte Körperhälfte fiele, allein das Subintestinalganglion bliebe nach wie vor gleichfalls in der rechten Hälfte liegen, da die Verbindung mit dem Geruchsorgane verhindert, es unter dem Darme fort auf die linke Seite zu ziehen. Eine Bewegung des Afters in der Mittellinie nach hinten aber bringt allein keine irgend wesentlichen Veränderungen hervor.

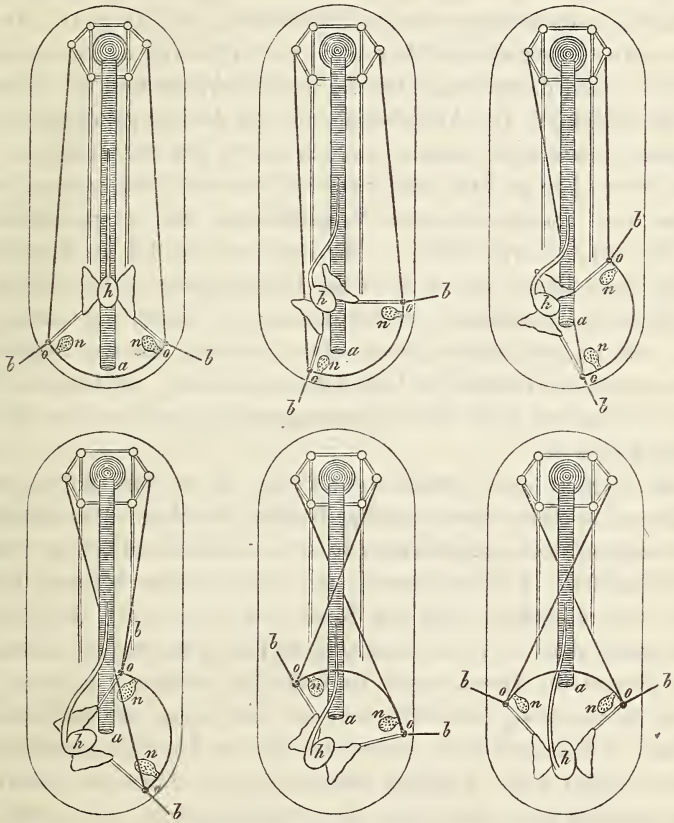
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es muss gleichzeitig eine Lagerungsänderung der umgebenden Organe, namentlich der Kiemen und Geruchsorgane stattfinden, und zwar in der Weise, dass dieselben sich um den After als Mittelpunkt eines Kreises so drehen, dass die linke Kieme mit dem zugehörigen Geruchsorgan im Bogen vor dem After herum auf die rechte, die rechte Kieme mit dem zugehörigen Geruchsorgane im Bogen hinter dem After herum auf die linke Körperseite gelangt, bis sie gerade die entgegengesetzte Lage einnehmen. Während dieser Bewegung zieht sich die subintestinale Hälfte der Visceralcommissur unter dem Darme auf die linke Seite hinüber, denn sie findet kein Hindernis mehr, da die Verbindung des Subintestinalganglions mit dem Geruchsorgane jetzt hinter dem After vorbeischlüpfen kann, während die supraintestinale Hälfte gleichfalls unbehindert auf die rechte Seite gleitet. Der zwischen beiden Ganglien gelegene mittlere Abschnitt der Commissur aber liegt nicht mehr vor, oder dorsal vom After, sondern hinter oder ventral von demselben. An dieser Drehung müssen natürlich alle benachbarten Organe theilnehmen, unter denen die Nieren und namentlich das Herz zu nennen sind. Die Vorhöfe des letzteren, in welche bei den Zeugobranchien wie bei allen übrigen Prosobranchien die Kiemenvenen von vorn her einmündeten, nehmen diese nach der Rückdrehung von hinten her auf, und die Aorta entspringt aus dem nunmehr nach vorn gewendeten Ende des Herzens. Das Thier ist also nicht mehr prosobranchiat, sondern opisthobranchiat. Es ist vollkommen symmetrisch und nur mit medianen oder paarigen Organen ausgestattet[1]. Um den Vorderdarm liegen die drei typischen Ganglienpaare mit den typischen Connectiven und Commissuren. Die Visceralcommissur ist sehr langgestreckt und liegt mit ihrem hintern Abschnitte hinter dem After, d. h. an der ventralen Seite des Darmes. Rechts und links vom After findet sich eine Nierenöffnung und eine Kieme, an deren Basis ein von der Visceralcommissur aus innervirtes Geruchsorgan mit großem Ganglion olfactorium liegt. In die zwei Vorhöfe des Herzens münden von hinten die zwei Kiemenvenen ein. Aus einem so organisirten Mollusk kann man sich durch eine der Bewegung des Uhrzeigers entgegengesetzt gerichtete Drehung des den Enddarm umgebenden Organcomplexes um den Enddarm als Achse die Lagerung der Organe im Körper der Zeugobranchien entstanden

[1] Ich nehme dabei einstweilen die Duplicität der Nieren an. Die Geschlechts- sind noch nicht genügend untersucht, dass man sich eine Vorstellung von Irzustande bilden könnte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

denken[1], und ich bin geneigt, anzunehmen, dass diese Lagerung wirklich im Laufe der Ontogenie auf ähnliche Weise zu Stande kommt. Die Beobachtungen über die späteren Phasen der Entwicklung der Proso-



Holzschnitt 1.

[1] Ich habe in obenstehendem Holzschnitte einige successive Phasen dieses Drehungsvorganges darzustellen versucht, bemerke jedoch, dass in der Wirklichkeit die unter gleichzeitiger Größenzunahme des ganzen Thieres stattfindenden Verschiebungen nicht so auffällig und ausgiebig zu denken sind. Am besten kann man sich die etwas complicirten Lageveränderungen, welche diese Drehung zur Folge hat, in allen ihren Phasen an einem einfachen Modelle klar machen, das ich mir zusammengestellt habe, und das der Präparator Grape am Zool.-zoot. Institut hierselbst auf Wunsch anzufertigen bereit ist. Es besteht aus einem mit einem Glasboden versehenen Blechkasten, in dem ein den Darm repräsentirender Eisenstab angebracht ist; um das hintere, den After darstellende Ende dreht sich eine Scheibe, welche einen kreisförmigen Ausschnitt der Decke des Kastens ausfüllt und außen die Kiemen nebst Geruchsorganen und die Manteldecke, innen das Herz, die Nie-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

branchien sind indessen noch zu dürftig, um eine Discussion aus diesem Gesichtspunkte zu gestatten.

Entspricht der im Obigen dargelegte Versuch zur Erklärung der bisher räthselhaften Kreuzung des visceralen Nervensystems der Prosobranchien in der Hauptsache der Wirklichkeit, so ist also die linke Kieme der Zeugobranchien eigentlich die rechte und umgekehrt, und dasselbe gilt für die Geruchsorgane und die Nieren.

Die Ableitung der Anisobranchien aus den Zeugobranchien ergiebt sich dann von selbst; nämlich einfach durch den Schwund der rechten Niere (siehe oben p. 348), der rechten Kieme und des rechten Geruchsorganes und compensatorische Vergrößerung der entsprechenden Organe der linken Körperhälfte. — So bin also auch ich zu dem Resultate gelangt, dass die zur linken Seite des Darmes gelegene Kieme der Anisobranchien eine translocirte rechte Kieme ist, allein auf ganz anderm Wege und in ganz anderm Sinne als v. Ihering; die sog. »rudimentäre Kieme« aber ist überhaupt kein Athmungsorgan, sondern ein Sinnesorgan und gehört nicht der entgegengesetzten, sondern derselben Seite wie die Kieme an.

Es entsteht jetzt natürlich die Frage, ob es etwa Mollusken giebt, die diesen hypothetischen zurückgedrehten Prosobranchien entsprechen, beziehungsweise Zwischenformen zwischen diesen und den gewöhnlichen Prosobranchien. Zwischenformen nun sind meines Wissens nicht bekannt, und es scheint mir der Natur der Sache nach durchaus nicht nothwendig, dass sie je als ausgebildete Thiere bestanden haben. Denn wenn einmal die Druck- und Zugkräfte zu wirken begonnen hatten, welche die Drehung herbeiführten, so werden sie wahrscheinlich erst zur Ruhe gekommen sein, nachdem eine annähernde secundäre Symmetrie erreicht war. Dagegen scheint mir ein Thier zu existiren, das der symmetrischen Stammform der Prosobranchien sehr nahe stehen dürfte, obwohl es in einem Punkte eine mir bis jetzt unerklärliche Abweichung zeigt. Es ist **Chiton**. Wir besitzen über das Nervensystem desselben außer einigen älteren Beschreibungen von Cuvier, Garner u. A. zwei ausführlichere Untersuchungen von E. Brandt[1] und von v. Ihering[2].

ren und zwei kleine Ösen trägt. Durch diese Ösen läuft eine Gummischnur, welche von den gleich den übrigen perioesophagealen Ganglien mit Ölfarbe auf den Glasboden gemalten Pleuralganglien ausgeht und die Visceralcommissur darstellt.

[1] E. Brandt, Über das Nervensystem von Chiton (Acanthochites) fascicularis. Bull. Acad. Pétersb. t. XIII. 1869. p. 462.

[2] H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. p. 43. Ferner: Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden. Morph. Jahrb. Bd. III. p. 156.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Da die Darstellungen dieser Beobachter in einigen Punkten von einander nicht unerheblich abweichen, so habe ich einen Versuch gemacht, mir selbst durch Präparation und Schnitte das Nervensystem von *Chiton* vor Augen zu führen, ohne dass ich indessen zu vollkommener Klarheit gelangt wäre. Beide Autoren beschreiben einen supraoesophagealen Bogen (Fig. 12 *Ce*) und von den Enden dieses ausgehend jederseits zwei starke Nervenstränge (*Pe* und *Vi*), von denen der laterale (*Vi*) an der Basis der Kiemen hinziehend diese versorgt und von Brandt als »Kiemennerv«, von v. Ihering als »primärer Pallialnerv« bezeichnet wird, während der mediale Strang, der Äste an den Fuß liefert, bei Brandt »Pedalnerv«, bei v. Ihering »primärer Pedalnerv« heißt. Der letztere Beobachter nun hat gefunden, dass die beiden primären Pedalnerven wie die entsprechenden Nerven von *Haliotis* und *Fissurella* durch eine Anzahl feiner Commissuren verbunden sind und dass »die beiden primären Pallialnerven am hintern Körperende bogenförmig in einander übergehen« (Morph. Jahrb. III. p. 156). Unter dem Schlunde verläuft eine Commissur, in welcher beide Autoren zwei laterale Ganglien unterscheiden (Subpharyngealganglien v. Ihering's, vordere untere Pharyngealganglien Brandt's); v. Ihering nennt die Commissur »Subpharyngeal-Commissur«. Ich kann in diesen Subpharyngealganglien nach meinen Präparaten nichts erkennen als die etwas stärkeren Wurzeln der Commissur, die ich für die Pedalcommissur halte; es existirt ja auch bei *Haliotis* und *Fissurella* außer den zahlreichen feinen Commissuren zwischen den Pedalnerven eine stärkere vorderste Commissur als besondere Pedalcommissur. Die »primären Pallialnerven« betrachtet v. Ihering als homolog den von ihm mit dem gleichen Namen belegten dorsalen Hälften der Längsnerven des Fußes der Zeugobranchien; nachdem wir aber erkannt haben, dass diese eben nur die dorsalen Hälften der Pedalnerven sind und daher auf den Namen Pallialnerven keinen Anspruch haben, können wir auch diese Homologisirung nicht annehmen. Ist aber dieser Vergleich ausgeschlossen, so bleibt nur die Visceralcommissur übrig, und in der That bilden ja die in Rede stehenden Nerven bei *Chiton*, wie v. Ihering nachgewiesen hat und durch Schnitte und Präparation leicht zu bestätigen ist, eine Commissur, d. h. sie gehen bogenförmig in einander über. Ich will aber sogleich darauf hinweisen, dass dieser hintere bogenförmige Abschnitt bei *Chiton* stets dorsal vom Darme liegt, während die Visceralcommissur vor der Drehung ventral liegt. Trotzdem glaube ich, an dieser Deutung, welche mir allein das Nervensystem der Polyplacophoren auf das der übrigen Mollusken zurückzuführen zu gestatten scheint, festzuhalten, zumal da von dieser Visceralcommissur wie bei den Prosobranchien die Nerven für die Kiemen abgehen. Die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kiemen aber sollen nach v. Ihering mit den Kiemen der Prosobranchien nichts zu thun haben, sondern wie diejenigen von *Patella* »Epipodialkiemen« sein. Dagegen ist zunächst zu bemerken, dass die Vergleichung der Kiemen von *Patella* und *Chiton* von allen Untersuchern von Williams[1] bis auf Dall[2] mit Recht nachdrücklichst zurückgewiesen ist; ferner aber, dass weder die Kiemen von *Patella* noch die von *Chiton* als Epipodialkiemen bezeichnet werden können, da beide dem Mantel angehören und dementsprechend innervirt sind, nämlich nach v. Ihering's eigener Darstellung und Bezeichnung vom »primären Pallialnerven«. Andererseits hat schon Williams auf Grund einer sorgfältigen Untersuchung der Chitonkiemen ausgesprochen, »wenn bei *Chiton* zu jeder Seite der Afteröffnung ein Kiemenkegel stände und ohne Veränderung seiner Gestalt einfach vergrößert würde, so würden dadurch die Kiemen von *Fissurella* simulirt«, und ferner, »in der anatomischen Anordnung seien beide (d. h. die Kiemenkegel von *Chiton* und die Kiemen von *Fissurella*) genau gleich«, und ihm hat sich Dall[3] angeschlossen. In der That ist die Übereinstimmung in den Grundzügen des Baues eine auffallende und weitgehende.

Die Kiemen von *Haliotis* (Fig. 14) oder *Fissurella* sind bekanntlich im Gegensatz zu den kammförmigen Kiemen von *Buccinum*, *Murex* und anderen »Pectinibranchien« federförmig, d. h. sie bestehen aus einem lang dreieckigen Mittelblatte, und auf jeder Seite dieses Blattes steht eine große Anzahl zarter dreieckiger Lamellen, die nach dem freien Ende der Kieme allmählich immer kleiner werden. Der feinere Bau dieser Lamellen bedarf weiterer sorgfältiger Untersuchung. Das Mittelblatt besitzt zwei Ränder, einen mit Ausnahme des hintersten Abschnittes vollkommen freien dorsalen oder medianen und einen zum größten Theile am Boden der Mantelhöhle angewachsenen ventralen oder lateralen. Der vordere freie Abschnitt der Kieme wird von einem dreieckigen, ausgeschweiften Fortsatze des Bodens der Mantelhöhle gestützt; dies ist der Kiementräger, an dessen medialer Seite das Geruchsorgan liegt. Den beiden Rändern des Mittelblattes entlang verlaufen zwei weite Gefäße: das ventrale führt das Blut zur Kieme und durch das

[1] T. Williams, On the mechanism of aquatic respiration etc. Ann. and Mag. Nat. Hist. (2) vol. XVI. p. 408.

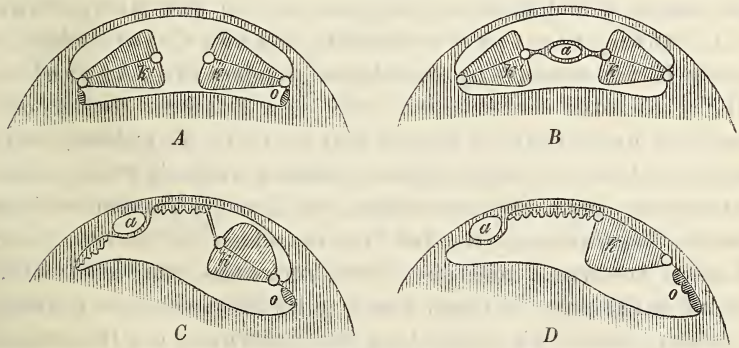
[2] W. H. Dall, On the limpets. Amer. Journ. Conchology. vol. VI. 1871. p. 240.

[3] W. H. Dall, a. a. O.; ferner: Report on the limpets and Chitons of the Alaskan and arctic regions. Scientific Results of the Exploration of Alaska. p. 67. »The gills are composed of a row of branchiae, each leaflet of which corresponds to a whole branchial plume, such as is found in *Acmaea*.«

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dorsale wird dasselbe, nachdem es zuvor die Lamellen durchströmt hat, in den Vorhof des Herzens abgeführt[1]. Ganz entsprechend gebaut ist jeder Kiemenkegel von *Chiton* (Fig. 16). Ein solcher besteht aus einem Mittelblatte mit zwei Reihen von Lamellen; durch den medialen, resp. ventralen Rand des Mittelblattes läuft das zuführende Gefäß, durch

[1] v. Ihering hat einen in manchen Puncten das Rechte treffenden Versuch gemacht, die Morphologie der Prosobranchienkiemen zu klären. Da indessen die Auffassung des Geruchsorganes als translocirte linke Kieme nothwendig einige Irrthümer nach sich ziehen musste, so will ich das Verhalten der Kiemen und der Geruchsorgane an der Hand der beistehenden schematischen Querschnitte durch die Mantelhöhle und ihre Organe kurz darstellen. *A* stellt einen Schnitt durch den mittleren Theil der Mantelhöhle einer Zygobranchie dar: die Kiemen (*k*) hängen von ihrem Träger, an dessen medialer Seite das Geruchsorgan (*o*) sichtbar ist, frei in die Höhle hinein. Etwas weiter nach hinten (*B*) verbindet eine Membran ihren dorsalen Rand mit dem Afterkegel (*a*). Ein weiter nach vorn geführter Schnitt würde beide Kiemen vollkommen frei in der Mantelhöhle zeigen. Bei den Trochiden ist nur eine Kieme vorhanden, diese aber wie bei den Zygobranchien gefiedert, d. h. beide Seiten des Mittelblattes sind mit Lamellen besetzt. An der Spitze verhält sich diese Kieme genau wie die der Zygobranchien; schon in der Mitte (*C*) aber verbindet eine Membran den dorsalen Rand mit der Manteldecke, welcher das Afterrohr eng anliegt. Durch diese Membran und den Kiementräger wird eine dorsale Höhle begrenzt, in welcher die lateralen Kiemenlamellen liegen. Am Kiementräger sitzt das Geruchsorgan (*o*). Bei der Mehrzahl der übrigen Azygobranchien (*D*) ist die



Holzschnitt 2.

Kieme (*k*) nicht mehr gefiedert, sondern nur kammförmig, indem die lateralen Lamellen geschwunden und die Verbindung mit der Decke der Mantelhöhle von hinten bis an das vordere Ende der Kieme vorgeschritten ist; die Höhle für die lateralen Lamellen existirt nicht mehr, und damit ist ein besonderer Kiementräger in Wegfall gekommen, so dass das Geruchsorgan (*o*) jetzt an der Decke der Mantelhöhle, links von der Kieme, liegt. Bei *Ampullaria*, deren sog. linke Kieme gleichfalls das Geruchsorgan ist, ist dieses sehr weit von der Kieme weg ganz in die Nähe des links gelegenen Athemloches gerückt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den lateralen oder dorsalen das abführende; die Verbindung zwischen beiden stellen Blutcanäle her, die in den Lamellen liegen. Sind nun auch bei *Chiton* Geruchsorgane vorhanden? Ich bin nicht im Stande, diese Frage mit Sicherheit zu beantworten. Über der Basis der Kiemen verläuft, wie wir sahen, ein Nervenstrang, den ich als Visceralcommissur zu deuten versucht habe. Von diesem gehen Nerven in die Kiemen und zwar in jede Kieme zwei, von denen einer längs des lateralen, der andere längs des medialen Randes des Mittelblattes parallel den Gefäßen verläuft, und über dem lateralen oder dorsalen Nerven ist das Epithel an der Basis der Kiemen in einiger Ausdehnung wenigstens bei den untersuchten *Chiton*-Arten braun pigmentirt. Ich habe beobachtet, dass ruhig an der Wand eines Glasgefäßes hinkriechende Chitonen diesen pigmentirten Theil so vorwölbten, dass der Strom des Athemwassers darüber kräftig hinstreichen musste. Indessen kann ich doch die Deutung dieses pigmentirten Epithels als rudimentäres Geruchsorgan nur mit Vorbehalt aussprechen: dasselbe würde alsdann bei *Chiton* an der Seite des abführenden Kiemengefäßes liegen, während es bei allen Prosobranchien die Seite des zuführenden Gefäßes einnimmt. Wenn dies pigmentirte Epithel wirklich das Geruchsorgan darstellte, so läge darin natürlich ein sehr gewichtiges Argument für die Homologie der Kiemenkegel von *Chiton* und der Kiemen der Zeugobranchien. Allein auch ohne dies scheint mir die Übereinstimmung im Bau der beiderlei Organe Beweis genug dafür zu sein, dass die in der Mantelrinne der Chitonen gelegenen respiratorischen Kegel nicht eine aus vielen Theilen zusammengesetzte Kieme, sondern eine Anzahl von hinter einander gelegenen und den Kiemen der Prosobranchien homologen Kiemen darstellen; die Chitonen wären demnach nicht nur als *Polyplacophora*, sondern auch als *Polybranchiata* zu bezeichnen. Dann aber entspringen aus dem als Visceralcommissur gedeuteten Nervenstrange wie bei Prosobranchien die Nerven, welche die Kiemen versorgen, und dies würde rückwärts schließend wieder ein Grund mehr sein, an dieser Deutung des Nervenstranges festzuhalten. Leider wissen wir nichts über die Innervirung des Herzens, der Niere und der Geschlechtsorgane; von Untersuchungen über diese Punkte ist der Beweis oder die Widerlegung dieser Auffassung zu erwarten.

Wir wären somit zu einer Auffassung des Nervensystems von *Chiton* gelangt, welche eine Zurückführung der wichtigsten Theile[1] auf die typischen Bestandtheile des Prosobranchien-Nervensystems gestattet und zugleich auf einige andere Punkte der Organisation von *Chiton* will-

[1] Über die Sublingualganglien vermag ich zunächst nichts auszusagen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kommenes Licht wirft. Wir hätten danach in *Chiton* ein Mollusk vor uns, das der bilateral symmetrischen und ungedrehten Stammform der Prosobranchien näher steht als irgend ein anderes Mollusk, von dieser aber sich vornehmlich unterscheidet durch die dorsale Lage der Visceralcommissur, die ihre Erkläruug wol nur in einer späteren Bildung des Afters finden dürfte. Ob die große Zahl der Kiemen eine von *Chiton* erworbene Eigenthümlichkeit ist, oder ob die Zweizahl einen Reductionszustand darstellt, lässt sich nicht entscheiden. Zu beachten ist die Existenz zweier Geschlechtsöffnungen. Genaue Untersuchung erheischt dringend das Verhalten der Niere, namentlich mit Rücksicht auf ihre äußere Mündung und ihre Beziehung zum Herzbeutel, resp. der Leibeshöhle.

An die Chitonen dürften sich, wie Leuckart und v. Ihering bereits ausgesprochen haben, die Gattungen *Neomenia* und *Chaetoderma* anschließen, deren Mollusken-Natur durch die neueren Untersuchungen immer unverkennbarer wird, während die Beziehungen zu den »Würmern« mehr und mehr schwinden. Ich muss es mir versagen, bei dieser Gelegenheit über eigene Untersuchungen, die ich an *Neomenia*, *Chaetoderma* und ein paar verwandten unbeschriebenen Formen angestellt habe, Mittheilungen zu machen, da dieselben noch nicht abgeschlossen sind, und will nur auf die Schilderung der Organisation von *Chaetoderma* durch Hansen[1] hinweisen, in welcher wir ein Herz mit einer vordern Aorta, zwei vielleicht als Nieren anzusprechende Organe kennen lernen und gleichzeitig den Nachweis erhalten, dass der Zahn in der Mundhöhle liegt und von zwei Knorpeln gestützt wird, so dass die Radula nicht zu verkennen ist. Und nach Koren und Danielssen[2] besitzt auch *Neomenia* ein Herz und einen complicirt gebauten zwittrigen Geschlechtsapparat mit Eiweißdrüse, Schleimdrüsen und Receptaculum seminis. Sehr groß aber ist die Übereinstimmung im Nervensystem nach den Untersuchungen von Graff[3]. Die von diesem Beobachter veröffentlichte schematische Abbildung des Nervensystems von *Neomenia* ist fast identisch mit unserer Abbildung des Nervensystems von *Chiton* (Fig. 12). Welche Bewandtnis es mit dem innern Schlundring hat, ob derselbe die Buccalcommissur oder eine Sublingualcommissur wie bei *Chiton* darstellt, ist nicht ersichtlich. Vor Allem aber ist die Existenz der langen

[1] A. Hansen, Beskrivelse af *Chaetoderma nitidulum* Lovén. Nyt. Mag. f. Naturv. XXII. 1877. Siehe Jahresber. über Anat. u. Phys. 1877. II. p. 89.

[2] J. Koren og D. C. Danielssen, Beskrivelse over nye arter henhoerende til slaegten *Solenopus*. Archiv for Mathematik og Naturvidensk. 1877. p. 1.

[3] L. Graff, Anatomie des *Chaetoderma nitidulum* Lovén. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. p. 166. — *Neomenia* und *Chaetoderma*. Ebenda. Bd. XXVIII. p. 557.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ungedrehten Visceralcommissur (*sn* in Graff's Figur) hervorzuheben, die am Hinterende zu einem dorsal vom After gelegenen Kiemenganglion anschwillt. Das Nervensystem von *Chaetoderma* ist wesentlich gleich gebaut, nur fehlen die Commissuren zwischen den Pedalnerven. Nicht unerwähnt lassen möchte ich mit Bezug auf eine oben berührte Frage, dass *Chaetoderma* und *Neomenia* ein Paar Kiemen besitzen. Wie weit die Ähnlichkeit im Bau der drei Gattungen *Chiton*, *Chaetoderma* und *Neomenia* geht, lässt sich heute noch nicht sagen; sicher ist dieselbe sehr groß und erstreckt sich schon jetzt auf eine Anzahl wichtiger Organe, namentlich aber auf das Nervensystem, und hier ist allen dreien der Besitz einer dorsalen ungedrehten Visceralcommissur, von welcher die Kiemennerven ausgehen, gemein, so dass die vorläufige Vereinigung derselben in einer mit dem v. Ihering'schen Namen **Amphineuren**[1] zu belegenden Molluskenclasse gerechtfertigt erscheint.

Nachdem uns bei der Betrachtung der Prosobranchien das Geruchsorgan einen so vortrefflichen Wegweiser geliefert hat, wird es unsere nächste Aufgabe sein, zu ermitteln, ob auch die **Opisthobranchien** solche besitzen. Die bisherigen Beschreibungen wissen nichts davon. Ich erfuhr indessen durch eine mündliche Mittheilung meines Freundes H. v. Ihering, dass bei *Aplysia* in der Nähe der Kieme ein bisher unbekanntes Sinnesorgan von ihm aufgefunden sei. Ich unternahm daher, sobald sich mir Gelegenheit bot, eine Untersuchung der betreffenden Region des *Aplysia*-Körpers und entdeckte auch leicht das gesuchte Organ in Gestalt eines von bräunlichem Pigment umgebenen Grübchens, dessen Grund eine weißliche, kaum merklich gewölbte Scheibe einnahm. Das Organ (Fig. 8 und 20) liegt dicht vor der Kieme, zwischen dem Vorderende derselben und der Mündung einer eigenthümlichen, von Cuvier als »corps en forme de grappe« beschriebenen Drüse, die einen ätzenden Saft absondern soll[2]. Es gelingt sehr leicht, die Innervirung dieses Organes festzustellen. Um den Schlund liegen die drei typischen Ganglienpaare, die genau in derselben Weise verbunden sind wie bei den Prosobranchien. Pleural- und Pedalganglien sind nahe an einander gerückt. Aus jedem Pleuralganglion entspringt ein langer Nerv, der unter den Eingeweiden hin zu einem in der rechten Körperhälfte, dicht vor dem Herzbeutel gelegenen Ganglion zieht, wie dies Alles von Cuvier (a. a. O. pl. III und IV) schon trefflich abgebildet ist. Aus jeder Hälfte dieses Ganglion entspringen Nerven, und zwar aus der linken u. A. ein mit einem Ganglion versehener Genitalnerv, und aus der rechten u. A. ein

[1] H. v. Ihering, Nervensystem der Mollusken. p. 31, 41.

[2] G. Cuvier, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Art. IX.: Sur le genre *Aplysia*. Paris 1817. p. 24. pl. IV, Fig. 1 und 2 *Σ*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nerv, der unter dem besagten Sinnesorgane ein Ganglion bildet und dann zur Kieme weiterzieht. Es ist wol nicht zu bezweifeln, dass die beiden Nervenstränge, die aus den Pleuralganglien entspringen und sich in dem rechts gelegenen Ganglion vereinigen, die Visceralcommissur darstellen; dafür spricht abgesehen von ihrem Ursprunge die charakteristische Verbindung mit einem Sinnesorgan, das dem die Kieme versorgenden Nerven ansitzt, gerade wie das Geruchsorgan der Prosobranchien. Der gröbere Bau des Geruchsorgans der *Aplysia* ist sehr einfach; ein senkrechter Schnitt durch dasselbe (Fig. 29) zeigt uns ein etwa halbkugliges Ganglion olfactorium mit den charakteristischen ungeheuren Ganglienzellen der Opisthobranchien und über diesem ein Cylinderepithel mit kurzen Wimpern. Dieser Epithelfleck ist fast kreisrund und gegen die sehr dunkel pigmentirten wimperlosen Zellen der umgebenden Haut ziemlich scharf abgesetzt. Wie sonst habe ich auch hier die feineren Structurverhältnisse des Epithels nicht in den Bereich der Untersuchung gezogen.

Das Ganglion olfactorium ist schon von v. Ihering als »ein nahe an dem Ursprung des Vorhofes des Herzens aus der Kieme liegendes kleines Ganglion« beschrieben und abgebildet (p. 211. Taf. IV, Fig. 14).

Gleiche Geruchsorgane von ebenfalls sehr geringer Größe habe ich bei *Doridium aplysiaeforme* und *Gastropteron Meckelii* (Fig. 21) gefunden. Von letztgenannter Form ist das zugehörige Ganglion olfactorium auch v. Ihering nicht entgangen. Es ist das von ihm beschriebene Ganglion des Kiemennerven »etwa in der Mitte zwischen dem vordern Ende der Kieme und dem hintern Ende der Stirnscheibe« (p. 213). Dagegen ist seine Darstellung der Innervirung zwar richtig, bedarf jedoch einiger näheren Erläuterung. v. Ihering lässt den Kiemennerven (Taf. III, Fig. 11, *g*) aus dem rechten »Visceralganglion« entspringen. Dieses entspricht nun nicht einfach dem Pleuralganglion (= Commissurganglion v. Ihering's), sondern besteht (Fig. 7) aus mindestens zwei (oder drei) Ganglien, von denen das vorderste das rechte Pleuralganglion darstellt, das hintere aber ein Ganglion der Visceralcommissur, also ein Visceralganglion in unserm Sinne ist. Aus diesem nun kommt der Nerv hervor, der das Geruchsorgan und die Kieme versorgt. Beide Organe gehören wie bei *Aplysia* der rechten Körperseite an. Zwei weitere Visceralganglien sind nahe an das linke Pleuralganglion herangerückt, doch mit diesem nicht so innig verbunden wie auf der rechten Seite. Der Genitalnerv entspringt aus dem hintern Bogenabschnitte der Visceralcommissur, deren beide Schenkel ventral vom Darme verlaufen.

Das Geruchsorgan von *Doridium aplysiaeforme* und den dazu gehörigen Nerv scheint v. Ihering übersehen zu haben, oder aber das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nervensystem dieser Art stimmt doch nicht so vollkommen mit dem von *Philine aperta* überein, wie dieser Beobachter angiebt (p. 215). Ich habe letztere Art nicht untersucht, kann mich daher über dieselbe nicht mit Bestimmtheit aussprechen; doch muss ich die Richtigkeit der Schilderung v. Ihering's jedenfalls in dem Punkte bezweifeln, dass der Kiemennerv aus in der Mitte der Visceralcommissur eingelagerten Ganglien entspringe. Bei *Doridium* sind an der rechten Seite vom Schlunde vier Ganglien vorhanden, von denen drei durch die typischen Connective verbundenen dem Cerebral-, Pedal- und Pleural-Ganglion entsprechen, das vierte aber, das den rechten vordern Winkel des Dreiecks bildet und von v. Ihering bei *Philine* zum Pleuralganglion gezogen ist, der Visceralcommissur angehört, wie daraus hervorgeht, dass aus ihm außer einem Nerven zum hintern Visceralganglion ein ziemlich starker Strang hervorgeht, der neben dem erstern herläuft und am vordern Ende der Kieme, zwischen dieser und der Geschlechtsöffnung, ein Ganglion bildet, das nichts anderes als das Ganglion olfactorium ist; über ihm lagert ein helles, von braunem Pigment umsäumtes Geruchsorgan. Der linke Schenkel der Visceralcommissur, der zum linken Pleuralganglion zurückführt, verläuft wie der rechte ventral vom Darm.

Bei anderen Opisthobranchien ist es mir nicht gelungen, Geruchsorgane aufzufinden, und es bleibt daher weiteren Forschungen vorbehalten, zu entscheiden, welche Verbreitung dieses Organ in der so formenreichen Ordnung hat. Die drei genannten Arten gehören sämmtlich einer Gruppe an, die ihren Namen einem Charakter verdankt, der für die Ausbildung des in Rede stehenden Sinnesorganes sicherlich nicht ohne Bedeutung ist, der Gruppe der *Tectibranchia* Cuvier's oder der *Steganobranchia* v. Ihering's. Die Kiemen liegen im Gegensatz zu den meisten übrigen Opisthobranchien, die wol als *Dermatobranchia* zusammengefasst werden, in einer nach außen mehr oder minder vollkommen verschließbaren Kiemenhöhle, können also, wenn durch das Geruchsorgan eine ungeeignete Beschaffenheit des Athemmediums angezeigt wird, diesem entzogen werden. Es wäre daher denkbar, dass das Geruchsorgan unter den Opisthobranchien wirklich auf die Tectibranchien beschränkt wäre.

Die Erhaltung des Geruchsorganes in der Gruppe der Tectibranchien aber ist für uns von größter Wichtigkeit, indem sie uns gestattet, Schlüsse hinsichtlich der Homologien im Nervensystem der Opisthobranchien und Prosobranchien zu ziehen, deren Tragweite ich recht hoch anschlagen möchte. Unter der Voraussetzung, dass die Geruchsorgane der Prosobranchien und der Opisthobranchien einander homolog seien — und dafür spricht die Lage in der Nähe der Kieme, die Ver-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bindung mit dem diese versorgenden Nerven und die Zusammensetzung aus einem peripherischen Ganglion und einem diesem aufgelagerten hohen wimpernden Epithel — werden wir nicht daran zweifeln dürfen, dass die Commissur, aus welcher der zum Ganglion olfactorium tretende Nerv sich bei den Tectibranchien abzweigt, die gleiche Commissur ist, welche bei den Prosobranchien die Geruchsnerven abgiebt. Dies ist aber bei den untersuchten Arten überall die Visceralcommissur; desshalb war Gewicht darauf zu legen, dass bei *Gastropteron* wie bei *Doridium* der Geruchsnerv nicht aus dem Pleuralganglion, sondern aus einem Visceralganglion entspringt, wie es oben geschehen ist. In diese Commissur sind wie bei den Prosobranchien Visceralganglien eingeschaltet, welche Nerven für den Mantel und verschiedene Eingeweide, namentlich Nieren, Geschlechtsorgane und Herz, liefern. Sie verläuft aber nicht mit ihrem linken Schenkel unter, mit ihrem rechten Schenkel über dem Darme hin, sondern liegt ganz ventral vom Darm; sie ist nicht gedreht, und das Geruchsorgan liegt nicht an der linken, sondern an der rechten Seite des Körpers. Ein Vergleich aber mit dem hypothetischen zurückgedrehten Nervensystem der Prosobranchien lehrt uns, dass vollste Übereinstimmung besteht, sobald wir uns die linke Kieme sammt dem zugehörigen Geruchsorgan geschwunden denken. Erinnern wir uns aber, dass auch bei den Prosobranchien die ursprüngliche linke Kieme und das ursprüngliche linke Geruchsorgan geschwunden, die jetzt bei den gewundenen Thieren links vom Darme gelegenen Kieme und Geruchsorgan ursprünglich der rechten Seite angehört hatten, so kommen wir zu dem Schlusse, dass 1) die Kieme und das Geruchsorgan der Tectibranchien den gleichnamigen Organen der Prosobranchien entsprechen, und 2) dass das Nervensystem der Tectibranchien im Wesentlichen identisch mit dem der Prosobranchien ist. Erwägen wir endlich, dass durch die hypothetische Rückdrehung der Prosobranchien die Lage der Kiemen und der Aorta zum Herzen umgekehrt worden, die Prosobranchien, mit anderen Worten, in Opisthobranchien verwandelt waren, so werden wir kein Bedenken mehr tragen, das Verhältnis der Prosobranchien zu den Opisthobranchien so auszudrücken, dass wir sagen: Prosobranchien und Opisthobranchien leiten sich von einer gemeinsamen Stammform ab, und sind aus dieser entstanden durch Drehung des perianalen Organcomplexes um 180° die Prosobranchien; bei den anisobranchiaten Prosobranchien wie bei den tectibranchiaten Opisthobranchien sind die Bestandtheile der linken Hälfte dieses Organcomplexes geschwunden. Auf den Hermaphroditis-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mus wird man, obwol er nach den bisherigen Beobachtungen allen Opisthobranchien eigen zu sein scheint, während weitaus die überwiegende Mehrzahl der Prosobranchien getrenntgeschlechtig ist, wol kein entscheidendes Gewicht legen dürfen; wenigstens scheint mir die einzige bekannte Ausnahme von dieser Regel, der complicirte Zwitterapparat von *Valvata piscinalis* zu beweisen, dass man auf diesen Grund hin keine scharfe Trennungslinie ziehen kann. Und was die Ausbildung von Anhangsdrüsen am Geschlechtsapparate betrifft, so wäre auf die Eiweißdrüse von *Neritina* und *Paludina* hinzuweisen (siehe die Abbildung bei Keferstein in Bronn's Klassen und Ordnungen nach Baudelot, Taf. 88, Fig. 5).

Mit diesem Mangel der Torsion der Visceralcommissur hängt eine Erscheinung zusammen, die uns bei den Opisthobranchien vielfach in auffälligster Weise entgegentritt. Da die ungedrehte Commissur ausschließlich ventral vom Darme liegt, so kann der hintere Bogenabschnitt aus der ursprünglichen Lage in der Nähe des Afters weit nach vorn, bis hart an den Schlund rücken. So kommt der kurze enge viscerale Schlundring mit äußerster Annäherung der Visceralganglien an die drei Ganglienpaare des perioesophagealen Nervensystems zu Stande, wie wir sie bei den Pleurobranchiden und namentlich bei allen Dermatobranchien finden, während bei den Prosobranchien wol die Visceralganglien auf der Commissur bis nahe an den Schlund gleiten können, wie z. B. bei *Buccinum*, die Commissur selbst aber nie sich zum engen Schlundringe zusammenziehen kann, da ihr mittlerer Abschnitt dorsal vom Darm liegt.

In der gesammten Anordnung des Nervensystems, namentlich auch hinsichtlich des letzterwähnten Verhältnisses, der Verkürzung der Visceralcommissur, schließen sich den Opisthobranchien aufs Engste die **Pulmonaten** an. Ich kann hier die Streitfrage, welche Beziehungen zwischen den beiden großen Gruppen der Lungenschnecken, den wasserbewohnenden Basommatophoren A. Schm. oder Branchiopneusten v. Ihering und den landbewohnenden Stylommatophoren A. Schm. der Nephropneusten v. Ihering bestehen, unerörtert lassen, da das, was ich vorzubringen habe, sich auf die Basommatophoren beschränkt. Für diese schließe ich mich v. Ihering's Meinung an, dass sie von Formen abzuleiten sind, die mit den Tectibranchien verwandt waren und wie diese eine Kiemenhöhle mit einer Kieme besaßen. Doch möchte ich mich nicht gerade für die Tectibranchien selbst entscheiden, sondern vielmehr für die noch mit zwei Kiemen etc. ausgerüsteten Stammformen. Alle Basommatophoren besitzen eine ungedrehte, kurze Visceralcommissur, in welche drei oder vier Visceralganglien eingeschaltet sind (*Limnaeus*, Fig. 11). Von diesen versorgen die zwei vordersten den Mantel,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die mittleren oder das mittlere die Eingeweide. Von den ersteren aber giebt eines, und zwar bei den rechtsgewundenen Gattungen *Limnaeus* und *Physa* das rechte, bei der linksgewundenen *Planorbis* das linke einen Nerven an das von Lacaze-Duthiers[1] entdeckte »nouvel organe d'innervation«, das entsprechend an der rechten, resp. linken Seite der Mantelhöhle gelegen ist. Die Schilderung, welche Lacaze-Duthiers selbst und nach ihm Simroth[2] vom Baue dieses Sinnesorganes giebt, lässt mir keinen Zweifel darüber, dass es dasselbe Geruchsorgan ist, das wir nunmehr schon von allen Prosobranchien und einer Reihe von Tectibranchien kennen. Lacaze-Duthiers charakterisirt das Organ als »eine Einstülpung eines Diverticulums der Haut und des äußern Cylinderepithels in die Mitte eines Ganglions«. Simroth fügt einige Detailangaben hinzu und bildet einen Schnitt durch das »Lacaze'sche Organ« ab (Taf. XIX, Fig. 13). Neuerdings erwähnt es Fol[3] in seiner Abhandlung über die Entwicklung der Mollusken. Er schildert nicht nur die begreiflicherweise sehr einfache Entwicklung, sondern er vergleicht auch das Organ, dem er auch die Function eines Geruchsorganes zuschreibt, dem sogleich zu besprechenden Wimperorgan der Pteropoden, dem Wimperorgan der Heteropoden (vergl. oben p. 341) und dem von Lacaze-Duthiers (a. a. O. pl. III, Fig. 8 *p*) abgebildeten, aber nicht beschriebenen Geruchsorgan von *Cyclostoma*. Dass wir auch in dem »Lacaze-schen Organ das Homologon des Geruchsorgans der Tectibranchien und Prosobranchien vor uns haben, bedarf nach dem über den Bau und die Innervirung Gesagten kaum der ausdrücklichen Constatirung. Dagegen begegnen wir hier zum ersten Male einer Eigenthümlichkeit, die mir von Bedeutung für die Beurtheilung der Topographie des Schneckenkörpers überhaupt zu sein scheint. Ich meine die Inconstanz der Lage. Auf den ersten Blick könnte es scheinen, als sei die Verlegung des Geruchsorganes auf die linke Seite bei *Planorbis* eine einfache und nothwendige Folge der entgegengesetzten Windung des Körpers und der Schale. Allein es zeigt sich hier sehr deutlich, dass die Torsion der Visceralcommissur streng zu unterscheiden ist von der Windung des Eingeweidesackes: es sind nicht nur bei den Prosobranchien, wo die Torsion besteht, die Schalen durchgehends eben so gewunden wie bei der Mehrzahl der Pul-

[1] H. de Lacaze-Duthiers, Du système nerveux des Mollusques Gastéropodes Pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. — Arch. de Zool. expér. t. I. p. 437.

[2] H. Simroth, Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. p. 308: »Lacaze'sches Organ«. Ferner Anhang. p. 338 ff.

[3] H. Fol, Sur le développement des Mollusques. Arch. de Zool. expérim. t. VIII. 1880. p. 166—167.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

monaten, deren Visceralcommissur nicht gedreht ist, sondern die Richtung der Windung des Eingeweidesackes bei den Pulmonaten braucht nicht der Lage des Geruchsorganes zu entsprechen. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegt dieser Fall bei *Auricularia* vor. Die Visceralcommissur dieser rechts gewundenen Schnecke, deren Nervensystem ich nur aus der Beschreibung und Abbildung v. Ihering's (a. a. O. p. 222. Taf. IV, Fig. 15) kenne, enthält wie gewöhnlich drei Ganglien, und von diesen giebt das linke vordere (»Parietalganglion« v. Ihering's) außer einem feinen den Spindelmuskel versorgenden Nerven »einen sehr dicken Nerven ab, welcher nach außen läuft und bevor er sich in die Körperwand verbreitet, ein Ganglion bildet, aus dem drei Nerven für die seitliche Körperwandung und den Mantel entspringen«. Es scheint mir offenbar, dass dies Ganglion das Ganglion olfactorium ist. Ist dies aber der Fall und sind im Übrigen die Beobachtungen v. Ihering's richtig, so besitzt die rechtsgewundene *Auricularia* ein linkes Geruchsorgan. Thatsachen dieser Art so wie allein schon die Erscheinung der Inconstanz der Lage des Geruchsorganes nöthigen, meines Erachtens, zu der bereits oben erwähnten Annahme, dass die Pulmonaten von Mollusken abstammen, welche noch beide Geruchsorgane, das rechte wie das linke, besaßen, nicht aber von Tectibranchien, denen nur das rechte Organ zukommt.

Bei den **Pteropoden** hat Gegenbaur[1] Wimperorgane in bestimmter, charakteristischer Lage und Beziehung zum Nervensystem genauer beschrieben und als Sinnesorgane gedeutet, die wir gleichfalls als Geruchsorgane in Anspruch zu nehmen haben. Bei *Hyalaea complanata* fand er in der rechten Seite der ventralen Mantelhöhle vier Flimmerlinien, von denen die drei vordersten einfache Reihen von Wimperzellen waren, während die vierte, innerste »als Grundlage eine homogen scheinende gelbliche Substanz zeigt. In diese Grundlage tritt ein starker Ast des Mantelnerven«. Die Vermuthung Gegenbaur's, diese Grundlage sei ein Ganglion, bin ich in der Lage, durch eigene Untersuchung bestätigen zu können. In etwas geringerer Ausbildung dürften nach Gegenbaur's Schilderung homologe Flimmerleisten bei *Cymbulia Peronii* (p. 50) und bei *Tiedemannia* (p. 62) vorhanden sein; doch fehlen hier Angaben über die Innervirung. Ein augenscheinlich hierher gehöriges Organ hat Gegenbaur bei einem jungen *Pneumodermon* beobachtet. Er beschreibt es folgendermaßen: »Es liegt auf der Bauchseite an der Basis des über dem Herzen entspringenden Hautanhanges und wird hauptsächlich von einem gelblichen, etwas erhabenen Kreiswulste, der

[1] C. Gegenbaur, Pteropoden und Heteropoden Leipzig 1853.

0,14—0,20‴ im Durchmesser besitzt, gebildet. Von dem äußern Rande dieses Wulstes entspringen lange, lebhaft schlagende Cilien; von der Hälfte des Innenrandes treten fünf bis sechs Fortsätze, wie die Speichen eines Rades zum Mittelpunkt, um dort in einen Strang zu verschmelzen«, nämlich einen Nerven, den Gegenbaur bis zum rechten unteren Schlundganglion verfolgen konnte. Die Geruchsorgane der thecosomen Pteropoden sind in neuerer Zeit dann wieder von Fol[1] erwähnt und an der bereits oben angezogenen Stelle dem »Lacaze'schen Organ« der Pulmonaten und dem Geruchsorgan der Heteropoden und der *Paludina* verglichen.

Betrachten wir nunmehr den Zusammenhang mit dem Nervensystem, über den leider in keinem einzigen Falle ganz präcise Beobachtungen vorliegen. Am übersichtlichsten sind die Verhältnisse bei den Gymnosomen nach den Schilderungen von Souleyet[2], dessen Werke die Abbildung Fig. 10 entlehnt ist. Man erkennt leicht die sich in der Mittellinie berührenden Cerebralganglien (*Ce*), von denen Nerven zu den Cephaloconen und anderen Kopfanhängen ausgehen, die in der Tiefe gelegenen Pedalganglien (*Pe*), deren Nerven nicht gezeichnet sind, und zu beiden Seiten die Pleuralganglien (*Pl*). Es bestehen die typischen Connective. Von den Pleuralganglien geht die ventral verlaufende Visceralcommissur mit zwei Visceralganglien aus (blau). Das rechte von diesen muss dem von Gegenbaur erwähnten unteren Schlundganglion entsprechen, zu dem dieser Beobachter den Nerven vom Geruchsorgan verfolgte. Nach Souleyet's Beschreibung geben die Visceralganglien wie bei allen anderen Mollusken Nerven zu den Eingeweiden und zum Mantel ab. Es dürfte also auch bei *Pneumodermon* das Geruchsorgan von einem rechten Ganglion der Visceralcommissur aus innervirt sein.

Das Nervensystem der Thecosomen unterscheidet sich von dem der Gymnosomen hauptsächlich in Charakteren, die mit der geringen Entwicklung des Kopfes einerseits und mit der mächtigen Ausbildung des weit nach vorn gerückten zweilappigen Schwimmfußes andererseits in Zusammenhang stehen. Die Pedalganglien von *Hyalaea* (Fig. 9) nehmen die vorderste Stelle ein und hinter ihnen liegen, gleichfalls ventral oder seitlich vom Darm, durch eine lange dorsale Commissur verbunden, zwei Ganglien, die den verschmolzenen Cerebral- und Pedalganglien entsprechen. Die Connective und Commissuren dieser perioesophagealen Ganglienpaare sind mit Ausnahme der Cerebralcommissur, als welche wir die erwähnte lange dorsale Commissur erkennen, aufs äußerste ver-

[1] H. Fol, Études sur le développement des Mollusques. I. mém. Sur le développement des Ptéropodes. p. 143, 167.

[2] Voyage de la Bonite. Mollusques par Souleyet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kürzt, und ebenso wird die Visceralcommissur vollständig von den zwei sich berührenden Visceralganglien eingenommen. Von diesen entspringen dann in genau derselben Weise wie bei *Pneumodermon* vier Nerven, von denen die zwei mittleren die Eingeweide und zwei äußeren den Mantel versorgen, und unter den letzteren tritt der rechte an das oben besprochene Geruchsorgan, wie ich mich durch eigene Untersuchung von *Hyalaea* und *Cleodora* überzeugt habe. Stuart[1] lässt irrthümlicherweise das Flimmerorgan von *Creseis acicula* an der linken Seite liegen, beschreibt aber im Übrigen die Innervirung richtig.

Die angeführten Gattungen, die theils den Gymnosomen, theils den mit einer ventralen Mantelhöhle ausgestatteten Thecosomen angehören, besitzen also sämmtlich ein Geruchsorgan an der rechten Seite, das mit einem rechten Visceralganglion in Verbindung steht. Leider fehlen uns dagegen über das Geruchsorgan der *Limaciniden*, deren Mantelhöhle dorsal liegt, jegliche Beobachtungen, was um so mehr zu bedauern ist, als die Existenz eines Deckels auf dem mittleren Fußabschnitte den Gedanken an nähere Beziehungen zu den Prosobranchien nahe legen könnte. Wir sind daher genöthigt, von den allgemeinen Schlussfolgerungen für die Pteropoden einstweilen die *Limaciniden* auszuschließen; dann aber berechtigen uns die oben mitgetheilten Thatsachen einerseits zu dem Schlusse, zu welchem Fol auch durch seine Untersuchungen über die Entwicklung gelangt ist, dass die Pteropoden asymmetrische Thiere sind, die äußerlich und auch nur zum Theil wieder zur Symmetrie zurückkehren; andererseits aber werden wir ihre Beziehungen zu anderen Mollusken dahin präcisiren können, dass sie sich durch Verlust der linken Bestandtheile des circumanalen Organcomplexes, und indem ohne Drehung eine Verlagerung dieses Complexes vom Hinterende an die ventrale Seite des Körpers[2] stattgefunden hat, von einer Stammform ableiten, die der durch Rückdrehung der zeugobranchiaten Prosobranchien gewonnenen Form im Wesentlichen gleicht.

---

[1] A. Stuart, Über das Nervensystem von *Creseis acicula*. Diese Zeitschr. Bd. XXI. p. 320.

[2] Es besteht noch eine andere Möglichkeit, diese Anordnung zu erklären: denkt man sich nämlich den Längsdurchmesser des Thieres sehr kurz, die Höhe dagegen sehr bedeutend, während der After mit seiner Umgebung die terminale Lage beibehält, so gehört die Athemhöhle offenbar der dorsalen Seite und zwar der hinteren Hälfte derselben an. Der Unterschied der *Limaciniden* von den übrigen Pteropoden mag sich dann darauf beschränken, dass der After mit seiner Umgebung nicht terminal, sondern an der rechten Seite, wie bei den Tectibranchien, liegt. Ich habe zunächst keinen Anhalt, mich für eine oder für die andere Auffassung zu entscheiden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nachdem wir nunmehr die Übersicht über die Gastropoden in dem weitesten Sinne des Wortes, in dem dasselbe z. B. in der 3. Auflage von Claus' »Grundzügen der Zoologie« angewandt ist, beendigt haben, wollen wir einen kurzen Rückblick halten, und daran einerseits eine kurze Besprechung einiger anderen Versuche zur Vergleichung der hier vereinigten Gruppen, andererseits einige Schlußfolgerungen für die Classification knüpfen.

Wir gelangten bei dem Versuche, die Drehung der Visceralcommissur der Zeugobranchien aufzuheben, zu einer hypothetischen Molluskenform, die der Kürze halber das Urmollusk heißen mag, welche dadurch ausgezeichnet war, dass sie — vielleicht mit Ausnahme des Geschlechtsapparates — lauter mediane und paarige Organe in symmetrischer Anlage besaß, nämlich einen vom Vorderende bis zum Hinterende gestreckt verlaufenden Darm, ein medianes Herz mit zwei Vorhöfen, welche die efferenten Gefäße zweier Kiemen aufnahmen, wahrscheinlich zwei Nieren, von denen die eine rechts, die andere links vom After ausmündeten und vor Allem ein durchaus symmetrisches Nervensystem, das aus drei Paar perioesophagealen Ganglien bestand, die durch je drei Connective und drei Commissuren verbunden waren; von diesen war die die beiden Pleuralganglien verbindende Visceralcommissur sehr lang und enthielt eingeschaltet mehrere Visceralganglien, von denen die mittleren Nerven an die Eingeweide, namentlich Herz, Nieren und Geschlechtsorgane, abgaben, während aus zwei seitlichen je ein Nerv entsprang, der in ein an der Basis jeder Kieme gelegenes Ganglion mit aufliegendem epithelialen Sinnesorgan (Geruchsorgan) eintrat.

Aus diesem Urmollusk haben wir durch Drehung des circumanalen Organcomplexes um 180° Mollusken abgeleitet, die in jeder Beziehung die Organisation von zeugobranchiaten Prosobranchien besaßen.

Aus diesen zeugobranchiaten Prosobranchien entstanden in ungezwungenster Weise durch Schwund der rechten, d. h. beim Urmollusk links gelegenen, Kieme, Geruchsorgan, Niere und Herzvorhof die anisobranchiaten Prosobranchien mit Einschluss der Heteropoden.

Dagegen haben wir aus dem Urmollusk ohne Drehung des circumanalen Organcomplexes die Opisthobranchien (zunächst die Tectibranchien), ferner die Pulmonaten und endlich die Pteropoden hervorgehen lassen.

Die Pteropoden unterscheiden sich von den beiden anderen ungedrehten Gruppen in erster Linie durch die ventrale Lage der Athemhöhle und der in dieser gelegenen Bestandtheile, beziehungsweise Mündungen, des circumanalen Organcomplexes.

Die Grundzüge des jetzt gebräuchlichsten Systems der Gastropoden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rühren von Milne-Edwards, der in seiner »Note sur la classification naturelle des Mollusques Gastéropodes«[1] die Unzulänglichkeit der Eintheilungsversuche von Lamarck, Cuvier und Blainville darthat und dann selbst eine Classification vorschlug, in welcher die Heteropoden als »Gastéropodes nageurs« den übrigen »Gastéropodes ordinaires« gegenüber gestellt und innerhalb der letzteren Unterclasse als zwei Sectionen die Gastéropodes pulmonés und die Gastéropodes branchifères angenommen wurden, und die letzteren wurden dann nach Maßgabe der Lage des Vorhofes zur Herzkammer in die Ordnungen der »Opistobranches« und der »Prosobranches« getheilt. Die Pteropoden sind von den Gastropoden ganz ausgeschlossen. Von den hier gebildeten Gruppen hat eine der beiden obersten, die der »Gastéropodes nageurs«, bald fallen müssen. Im Übrigen hat die Eintheilung in den Hauptzügen bis auf den heutigen Tag Geltung behalten, obwol sie von einigen Seiten einer berechtigten Kritik unterworfen worden ist. Fragen wir nach dem Grunde dieser Thatsache, so glaube ich dafür besonders die unzweifelhafte Natürlichkeit der einen Gruppe, nämlich der Prosobranchien, anführen zu müssen. Milne-Edwards hat aber nicht nur mit feinem Tacte die Zusammengehörigkeit der Pectinibranchien, Scutibranchien und Cyclobranchien Cuvier's erkannt, sondern er hat auch mit großem Scharfblicke einen Charakter von hoher Bedeutung und großer Constanz herausgefunden, nämlich den Eintritt des Kiemenblutes von vorn her in den Vorhof und das Herz. Dieser Prosobranchismus, wenn ich mich so ausdrücken darf, ist eines der besten und constantesten Merkmale der Prosobranchien, und es wird daran nichts dadurch geändert, dass es auch nicht zu den Prosobranchien gehörige Gastropoden giebt, für welche dies Merkmal gleichfalls zutrifft. Allein als oberstes Eintheilungsprincip muss die Lage des Vorhofs natürlich aus diesem Grunde aufgegeben werden, und in so fern haben die Gegner dieses Namens vollkommen Recht. Eben so wenig kann es bestritten werden, dass die Charakterisirung, die Milne-Edwards seiner Section der Gastéropodes pulmonés bei dem damaligen Stande der Kenntnisse allein hat geben können, nicht mehr ausreicht, und dass die Athmung durch Lungen oder durch Kiemen nicht mehr als oberstes Eintheilungsmerkmal angenommen werden kann, nachdem wir Lungenschnecken als echte Prosobranchien kennen gelernt haben. Immerhin ist zu bedenken, dass Milne-Edwards in die Charakterisirung dieser Section den Besitz von hermaphroditischen Geschlechtsorganen aufgenommen hatte. Nach Ausscheidung einer geringen Anzahl von getrenntgeschlechtlichen oder sonst abweichenden Lungenathmern wird man die Pulmo-

[1] Ann. Sc. Nat. (3) t. IX. p. 102.

naten zu Recht bestehen lassen können, und dann bleibt als Rest die große Menge der nicht-prosobranchiaten Kiemenschnecken nach, für die nun allerdings der Name Opisthobranchien recht wenig geeignet sein mag; aber auch gegen die Erhaltung desselben dürfte nicht viel einzuwenden sein, wenn man nur bedenkt, dass das im Namen ausgedrückte Verhältnis einen recht wesentlichen, obschon nicht constanten und durch manche Beziehungen beeinflussten Charakter darstellt.

Huxley geht in seiner Abhandlung »on the morphology of the cephalous Mollusca«[1] nicht von Zweifeln an der Richtigkeit der Milne-Edwards-schen Classification, sondern von der Absicht aus, ein umfassenderes, höheres Classificationsprincip aufzustellen, das nicht nur auf die Gastropoden Anwendung findet. Er stellt ein Urmollusk, einen »Archetypus«, auf mit bilateral symmetrischem Kopf und Körper, einem Bewegungsanhange oder Fuß an der neuralen (= ventralen) Seite und einem ungebogenen Darm mit endständiger Öffnung. Aus diesem »Archetypus« sollen hauptsächlich durch Veränderungen, welche den Darm und den Fuß betreffen, die verschiedenen Formen von kopftragenden Mollusken hervorgehen. Der Darm nämlich soll sich entweder neural- oder hämal- (= dorsal-) wärts krümmen, und danach wird der Eingeweidesack als »Abdomen«, resp. als »Postabdomen« bezeichnet. Nun soll den Cephalopoden, den Pteropoden und den Pulmonaten ein Abdomen, den Heteropoden, Pectinibranchien, Tectibranchien und Nudibranchien aber ein Postabdomen zukommen, und die einzelnen genannten Gruppen werden nach der Ausbildung der verschiedenen Theile des Fußes aus einander gehalten. Diese Eintheilung, die sich meines Wissens nie eines allgemeineren Beifalls zu erfreuen gehabt hat, trägt also der Übereinstimmung der Cephalopoden und Pteropoden hinsichtlich der ventralen Lage der Athemhöhle Rechnung, trennt dagegen die Pulmonaten von den ihnen nächstverwandten Opisthobranchien, und bringt ferner die natürliche Begrenzung der Prosobranchien nicht genügend zum Ausdrucke[2]. Es will mir scheinen, dass Huxley, indem er die offenbar vorhandene Ähnlichkeit zwischen Cephalopoden und Pteropoden hauptsächlich auf die Krümmung des Darmes zurückführte, nicht eben einen sehr glücklichen Griff gethan hat, ohne dass ich darum diesem Charakter alle Bedeutung absprechen wollte. Da aber die Entscheidung über die primäre Krümmung des Darmkanales wesentlich von der, bekanntlich sehr wechselnden, Lage des Afters abhängt, so muss sie mehr oder minder willkürlich ausfallen, sobald der After an einer Seite des Körpers liegt. Und warum

[1] Phil. Trans. vol. 143. 1853. p. 29. pl. 2—5.

[2] Ich will nicht unterlassen hervorzuheben, dass Huxley die Vereinigung der Heteropoden mit den Pectinibranchien befürwortet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

soll z. B. *Doris* mit ihrem dorsalen After ein Postabdomen, *Janella*[1] mit ihrem gleichfalls dorsalen After aber ein Abdomen besitzen? Überdies wird durch diese verschiedene Krümmung des Darmes keine Erklärung für andere Organisationsunterschiede geliefert, wie Huxley (p. 57) selbst zugesteht, dass dieselbe keinen Einfluss auf die Lage des Herzens habe.

Der neueste classificatorische Versuch stellt sich auf den Standpunkt der Phylogenie und glaubt von diesem aus nicht nur keines der bisher geltenden Systeme bestehen lassen zu können und die von früheren Autoren aufgestellten Gruppen in anderer Weise an einander reihen zu müssen, sondern es scheint ihm sogar nothwendig, die bisher als Mollusken zusammengefassten Formen nach gänzlichem Ausschluss der *Chitoniden* in vier Phylen zu zerlegen. Davon fallen auf die hier zunächst allein zu betrachtenden Gastropoden zwei Phylen, nämlich das der »Arthrocochliden« und das der »Platycochliden«. Gegen die erstere Gruppe ist nicht viel einzuwenden, in so fern sie nämlich alle die Formen unter einem neuen Namen zusammenfasst, die man nach Milne-Edwards als Prosobranchien zu bezeichnen gewohnt war, und zwar mit Einschluss der Heteropoden. Die Platycochliden enthalten dann die »Ichnopoden«, welche mit den bisherigen Opisthobranchien identisch sind, und außerdem die Pteropoden und Cephalopoden. Lassen wir zunächst die letztgenannte Classe außer Betracht, da wir deren Beziehungen zu den übrigen Mollusken erst später erörtern können, so bleiben als Platycochliden diejenigen Gastropoden vereinigt, die nach unserer obigen Darstellung eine ungedrehte Visceralcommissur und asymmetrische Entwicklung der circumanalen Organe besitzen. So weit diese Classification sich der bisher geltenden anschließt, ist sie mithin unbedenklich, zumal da sich den neuen Namen manches Gute nachsagen ließe. Allein aufs Entschiedenste zu bekämpfen scheint mir einerseits der scharfe Gegensatz, der zwischen den beiden obersten Gruppen aufgestellt ist, indem v. Ihering sie nicht nur zum Werthe von Phylen erhoben hat, sondern selbst keine nähere Verwandtschaft zwischen denselben anerkennt, und andererseits die Zerlegung der Arthrocochliden in kleinere Gruppen oder Classen. Den letzteren Punkt habe ich schon oben eingehender erörtert und brauche daher hier nur noch zu wiederholen, dass eine Trennung zwischen Chiastoneuren und Orthoneuren durchaus unausführbar ist und den Thatsachen nicht entspricht, indem dadurch z. B. gute natürliche Gruppen, wie die Rhipidoglossen und Taenioglossen, aus einander gerissen werden. Dagegen hätte wol der Gegensatz zwischen Zeugobranchien und Anisobranchien, den v. Ihering übrigens das Verdienst hat zum ersten

[1] Siehe Keferstein, Klassen und Ordnungen. Taf. 102.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Male klar hervorgehoben zu haben, im System einen schärfern Ausdruck erhalten können, obwohl es, wie oben erwähnt, nicht an vermittelnden Übergängen zwischen diesen beiden Gruppen fehlt.

Und was dann die Verwandtschaft zwischen Prosobranchien (Arthrocochliden) und Opisthobranchien (Platycochliden, excl. Cephalopoden) betrifft, so kann meines Erachtens kein Zweifel darüber herrschen, dass dieselbe nicht nur in der That besteht, sondern sogar eine recht nahe ist, so dass die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen fast ausschließlich die Anordnung und die Gestalt der einzelnen Organe betreffen. Der Bau des Nervensystems der Gastropoden ist gewiss so eigenartig, dass man nicht annehmen kann, dass von zwei getrennten Ausgangspunkten aus eine so weitgehende Ähnlichkeit hätte zu Stande kommen können, die sich nicht nur auf die Zahl der Ganglienpaare, sondern auf die Beziehungen aller einzelnen Ganglien zu bestimmten Innervationsgebieten erstreckt, und in dieser Hinsicht möchte ich das Verhältnis zu einem so typischen Sinnesorgan, wie es das Geruchsorgan ist, nicht an letzter Stelle nennen. Und wie groß ist die Übereinstimmung im Bau der Excretionsorgane! Bei Prosobranchien und Opisthobranchien haben wir dieselbe auffallende Verbindung der Niere mit dem Herzbeutel, jenem eben so charakteristischen wie bei anderen Thieren völlig unbekannten Reste der Leibeshöhle. v. Ihering's Versuch [1], einen wesentlichen Unterschied zwischen den Nieren der Arthrocochliden und denen der Platycochliden nachzuweisen, erscheint mir schon aus dem Grunde verfehlt, weil er auf diesen Zusammenhang keine Rücksicht nimmt, ganz abgesehen davon, dass die baumförmige Verästelung des Nierensackes allein doch noch keinen Anhalt bieten kann, denselben mit den Wassergefäßen der Plattwürmer zu vergleichen. Den Versuch im Einzelnen zu prüfen, ist hier nicht der Ort.

Das Ergebnis meiner eigenen, oben mitgetheilten Untersuchungen über das Nervensystem und das Geruchsorgan der Gastropoden führt, wie wir sehen, nicht zur Aufstellung eines neuen Systems, sondern es dient nur zur Klärung der zwischen den bekannten Gruppen bestehenden verwandtschaftlichen Beziehungen, und es entsteht nun die Frage, ob es rathsam und nothwendig ist, dieser Erkenntnis in der Classification Ausdruck zu verleihen. Wie mir scheint ist die Entscheidung darüber nicht nur davon abhängig, ob man meine Combinationen billigt, sondern auch davon, ob man die Mängel, die den alten Namen anhaften, für bedenklich hält oder nicht. Hält man sie für unzulässig — und es ist ja

[1] H. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sog. »Mollusken«. Diese Zeitschrift. Bd. XXIX.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wol nicht zu bestreiten, dass es namentlich für den Lernenden verwirrend ist, dass es prosobranchiate Opisthobranchien geben soll —, und giebt man mir zu, dass der Prosobranchismus nicht einen primären Charakter bildet, sondern nur als eine der Folgen einer anderen Ursache anzusehen ist, so wird man vielleicht einige neue Namen den alten vorziehen, und ich erlaube mir, hierzu einige unmaßgebliche Vorschläge zu machen. Nachdem durch meine Darstellung des Baues der Prosobranchien der Nachweis geführt ist, dass alle hierher gehörigen Formen eine oben näher geschilderte Drehung des Körpers erfahren haben, welche bei allen eine sehr charakteristische Kreuzung der Visceralcommissur zur Folge hat, während bei den übrigen Gastropoden, bei denen die erwähnte Drehung des Körpers nicht eingetreten ist, auch diese Commissur ungedreht geblieben ist, so könnte man wol die bisher sogenannten Prosobranchien als **Streptoneuren**, die übrigen Gastropoden als **Euthyneuren** bezeichnen. Innerhalb der Streptoneuren kann man dann *Zeugobranchia* oder *Zygobranchia* und *Anisobranchia* oder wol besser, da die hierher gehörigen Formen nicht zwei ungleiche, sondern nur eine Kieme besitzen, *Azygobranchia* unterscheiden. Die Euthyneuren zerfallen dann in die *Opisthobranchia*, für welche der allerdings nicht sehr bezeichnende, aber eben desswegen auch nicht verfängliche Name *Ichnopoda* v. Ihering eintreten könnte, die *Pteropoda* und die *Pulmonata*. Man ist jetzt gewohnt, die Pteropoden völlig von den Gastropoden zu trennen, aber gewiss nicht mit Recht, und man darf meines Erachtens an dieser Trennung, so scharf begrenzt die Gruppe durch die eigenthümliche Ausbildung des Fußes erscheint, nicht festhalten, zumal nachdem man durch die schöne Abhandlung von Fol die weitgehende Übereinstimmung kennen gelernt hat, die zwischen den Pteropoden und Gastropoden hinsichtlich der Ontogenie besteht. Eine andere Frage ist es, ob man die Classe der Pulmonaten aufrecht erhalten soll, oder ob die von v. Ihering vorgeschlagene Zerlegung der Pulmonaten, von denen natürlich unter allen Umständen die lungenathmenden Streptoneuren auszuscheiden sind, in *Branchiopneusta* und *Nephropneusta* anzunehmen ist. Ich gestehe, dass ich mich der ersteren Ansicht zuneige, aber zu einer bestimmten Beantwortung der Frage nicht im Stande bin. So weit ich sehe, wird die Lunge der *Heliciden*, welche nach der Meinung v. Ihering's nicht aus einer kiementragenden Mantelhöhle, sondern aus dem Endabschnitte der Niere hervorgegangen sein soll, nicht von Nierennerven, sondern von demselben Nerven versorgt, der bei den *Limnaeiden* die Lunge versorgt, nämlich vom ersten Nerven der rechten Seite der Visceralcommissur. Wir würden dann also folgende Anordnung der Hauptgruppen erhalten:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Classe: Gastropoda.

1. Ordnung: *Streptoneura.*
   1. Unterordnung: *Zygobranchia.*
   2. » *Azygobranchia.*
2. Ordnung: *Euthyneura.*
   1. Tribus: *Ichnopoda.*
   2. » *Pulmonata.*
   3. » *Pteropoda.*

Über die Stellung der Chitonen habe ich mich schon oben geäußert, und brauche hier nur zu wiederholen, dass sie meiner Meinung nach von den Gastropoden auszuschließen sind und vorläufig mit *Chaetoderma* und *Neomenia* — den »Solenogastres« Gegenbaur's — eine besondere Classe der **Amphineura** v. Ihering's bilden müssen.

Die Sinnesorgane der **Lamellibranchien** bestehen, so weit man bisher wusste, in den wol allen zukommenden Otocysten, ferner in Papillen und Haaren, denen man mit mehr oder weniger Recht die Funktion von Tastorganen zuschreibt, und endlich in den auf wenige Arten beschränkten Augen des Mantelrandes. Diesen kann ich ein, wie es scheint, allen Muscheln eigenes epitheliales Sinnesorgan anreihen, das ich für das Homologon des Geruchsorgans der Gastropoden zu halten Grund zu haben glaube. Die Lage, in welcher man ein solches zu suchen haben würde, war mir durch meine Beobachtungen an Gastropoden klar genug angedeutet: es musste sich in der Nähe eines der Ganglien der Visceralcommissur finden. Wo aber sollte diese selbst sein? Einem glücklichen Zufalle habe ich es zu danken, dass ich nicht lange im Dunkeln zu tappen gebraucht habe: die erste Muschel, die ich öffnete, um nach einem etwaigen Geruchsorgane zu sehen, war eine *Arca Noae*, die mir zunächst für ganz andere Zwecke zu dienen bestimmt gewesen war. Auf den ersten Blick fiel mir eine zwischen dem Hinterende des Fußes und dem After gelegene quere Schlangenlinie grünbraunen Pigments (Fig. 22) auf, in der ich sofort das gesuchte Sinnesorgan zu erkennen glaubte. Doch sprachen verschiedene Thatsachen gegen diese Deutung: vor Allem ergab die Durchmusterung einer Anzahl von anderen Muschelarten wie *Solen*, *Cytherea*, *Venus*, *Pholas*, *Solecurtus*, dass der bei *Arca* so auffällige Pigmentstreifen hier fehlte. Dann aber schien das Verhalten zum Nervensystem durchaus nicht zur Natur dieses Organes als Geruchsorgan zu stimmen; denn nach der landläufigen Anschauung, gegen welche meines Wissens niemals Bedenken geäußert worden waren, besteht das Nervensystem der Muscheln aus drei Ganglienpaaren, die den perioesophagealen Ganglienenpaaren der Gastropoden homolog sein sollten und demnach, der von mir vorgeschlagenen Nomenclatur gemäß,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als Cerebral-, Pedal- und Pleuralganglien zu bezeichnen wären. Von diesen Ganglien liegt das erste Paar mit seiner Cerebralcommissur vor dem Munde und ist durch je ein Connectivpaar mit den im Fuße gelegenen Pedalganglien einerseits, und mit den an der ventralen Seite des bei Dimyariern hinteren, bei Monomyariern einzigen Schalenschließmuskels angebrachten Pleuralganglien andererseits verbunden, wohingegen eine Commissur zwischen den Pedal- und den Pleuralganglien fehlt, eine Eigenthümlichkeit, durch welche das centrale Nervensystem der Lamellibranchien sich von dem aller übrigen Mollusken mit Ausnahme der Solenoconchen unterscheidet. Auf diesen Pleuralganglien nun liegt bei *Arca Noae* das oben erwähnte pigmentirte Sinnesorgan (Fig. 13 *O*). Unter der Voraussetzung, dass dieses wirklich dem Geruchsorgan der Gastropoden entspreche, würde es also entweder in einer anderen Weise als bei diesen innervirt werden, nämlich aus den Pleuralganglien, statt aus Ganglien der Visceralcommissur, oder aber die Ganglien, von denen es bei *Arca* versorgt wird, könnten nicht die Pleuralganglien sein.

Betrachten wir zunächst den Bau des Sinnesorganes von *Arca Noae*, oder, richtiger gesagt, der Sinnesorgane, denn das pigmentirte Band besteht aus zwei in der Mitte durch einen schmalen Zwischenraum getrennten Hälften, von denen jede am medialen Ende mit einer etwas unregelmäßig begrenzten Platte beginnt und nach den Seiten hin in eine allmählich schmäler werdende Linie ausläuft, die sich am Rande der als Kiementräger fungirenden Duplicatur hinzieht. Jedes Organ (Fig. 27) setzt sich wie das Geruchsorgan der Gastropoden aus zwei Bestandtheilen zusammen, nämlich einem hohen Cylinderepithel, dessen Begrenzung durch die dunkle Pigmentirung sehr deutlich bezeichnet ist, und aus einem unter diesem gelegenen Ganglion, das etwa die gleiche Ausdehnung wie das Cylinderepithel hat, also sehr langgestreckt ist. Daraus erklärt es sich, dass dies Ganglion von den früheren Beobachtern, welche sich damit begnügt haben, diese Theile herauszupräpariren, ohne auf den mikroskopischen Bau zu achten, für einen starken Nerven erklärt ist. Es ist der in Duvernoy's Abbildungen[1] mit dem Buchstaben ε bezeichnete Kiemennerv. In Wirklichkeit unterscheidet derselbe sich von allen von den hinteren angeblichen Pleuralganglien ausgehenden Nerven dadurch, dass er wie alle echten Ganglien der Muscheln eine dicke Rinde von Ganglienzellen hat, während diese den Connectiven und peripherischen Nerven fehlt. Die Achse nimmt ein dicker Strang von Fasersubstanz ein. Auf Querschnitten erhält man daher genau das-

[1] Siehe Keferstein, Classen und Ordnungen. Taf. XXXIV.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

selbe Bild wie von einem Geruchsganglion eines Chiastoneuren. Die Ähnlichkeit beschränkt sich aber nicht auf das Ganglion, sondern aus diesem treten gerade so wie beim Geruchsorgan von *Haliotis* oder *Trochus* zahlreiche Nerven aus, die sich bald in das pigmentirte Cylinderepithel einsenken und sich in diesem verbreiten (Fig. 27), so dass wir dasselbe eigenthümliche Bild einer von starken Nervenfasersträngen durchbrochenen Epithelschicht vor uns haben wie dort. Gestattet diese Übereinstimmung im Bau wol schon keinen Zweifel mehr an der Gleichartigkeit der in Rede stehenden Sinnesorgane von Gastropoden und *Arca*, so findet diese Ansicht ihre Bestätigung in der entsprechenden Lage an der Basis der Kiemen, welche in beiden Fällen auf gewisse Beziehungen zum Athmungsvorgange, vermuthlich in einer Prüfung des Athemmediums bestehend, schließen lässt, und es würde damit zugleich die Frage nach der Homologie von Lamellibranchien- und Gastropodenkiemen aufgeworfen sein, für welche die Innervirung durch Nerven, welche aus dem Ganglion olfactorium hervorgehen, sicher von Bedeutung sein dürfte.

Es sei nun hinzugefügt, dass das Geruchsorgan nicht nur bei *Arca* existirt, sondern auch bei zahlreichen andern, wenn nicht allen Muscheln, nur fehlt dort in den meisten Fällen, so bei *Anodonta*, *Unio*, *Venus*, *Cytherea*, *Pholas*, *Solen* etc., das Pigment, und man findet nur ein höheres Cylinderepithel und unter diesem das Ganglion olfactorium, von dem zahlreiche Nerven zum Epithel gehen, die z. B. bei *Anodonta* ein dichtes Netz unter demselben bilden. In allen Fällen zieht sich das Sinnesepithel als ein Streifen vom angeblichen Pleuralganglion am Rande des Kiementrägers hin, und aus dem Ganglion olfactorium gehen nach außen die Kiemennerven hervor.

Wenn nun aber wirklich das Sinnesorgan dem Geruchsorgan der Gastropoden homolog ist, dann kann das hintere Ganglienpaar unmöglich den Pleuralganglien entsprechen, sondern es muss ein Visceralganglienpaar sein, und die Nervenstränge, welche diese Ganglien mit den Cerebralganglien verbinden, können nicht Cerebropleuralconnective sein, sondern bilden die Visceralcommissur. Mit dieser Deutung aber stimmt Alles, was wir über die Beziehung dieser Ganglien zu anderen Organen des Körpers wissen, aufs Vollkommenste überein. Zunächst wird der Mangel einer Verbindung dieser Ganglien mit den Pedalganglien, also, nach der landläufigen Auffassung, einer Pleuropedalcommissur verständlich. Dann aber brauchen wir nicht mehr anzunehmen, dass bei den Lamellibranchien aus den Pleuralganglien Nerven zu einer Reihe von Organen, nämlich dem Mantel, den Genitalien und Nieren und zum Schließmuskel ausgehen, die bei allen übrigen Mollusken

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Ganglien der Visceralcommissur geliefert werden, dessen ganz zu geschweigen, dass die sonst unerhörte Einschaltung des Fußes mit seinen sämmtlichen Retractoren in den Schlundring durch diese Auffassung beseitigt wird. Es würden dann allerdings Pleuralganglien überhaupt nicht vorhanden oder mit den Cerebralganglien verschmolzen sein; doch kann ich darin kein Hindernis für meine Deutung sehen, und stehe daher nicht an, die bisherige Ansicht, nach welcher das Nervensystem der Lamellibranchien nur aus den Bestandtheilen des perioesophagealen Nervensystems der Gastropoden zusammengesetzt sein soll, für unzutreffend zu erklären; vielmehr besteht meines Erachtens das Nervensystem der Lamellibranchien aus zwei Cerebral- (oder vielleicht Cerebropleural-) und zwei Pedalganglien mit Cerebral- und Pedalcommissur und zwei Cerebropedalconnectiven und ferner einer Visceralcommissur, in welche zwei Visceralganglien eingeschaltet sind, deren jedes mit einem Ganglion olfactorium nebst epithelialem Geruchsorgan verbunden ist.

Diese Visceralcommissur liegt ventral vom Darm, also gerade so wie bei unserm hypothetischen Urmollusk, und somit würde auch die Organisation der Lamellibranchien, abgesehen von dem Mangel der Pleuralganglien, in allen wesentlichen Zügen derjenigen des Urmollusk entsprechen. Die Muscheln würden diesem Urmollusk näher stehen als alle Gastropoden, da sie ausschließlich paarige und mediane Organe in symmetrischer Anordnung (Darm, Fuß, Herz mit zwei Vorhöfen, zwei Nieren in charakteristischer Verbindung mit dem Herzbeutel, zwei Geschlechtsdrüsen, zwei Kiemen mit zwei Geruchsorganen, Centralnervensystem mit ungedrehter Visceralcommissur) besitzen.

Über die den Lamellibranchien in so mancher Hinsicht sehr nahe stehenden **Solenoconchen** habe ich nach eigenen Untersuchungen nichts zu berichten und nach den Beobachtungen von Lacaze-Duthiers nur einige Andeutungen zu machen, die kaum mehr als Vermuthungen zu sein beanspruchen. Die von den meisten Autoren (Gegenbaur, Huxley, Claus, v. Ihering) den Pleuralganglien der Gastropoden gleichgesetzten »ganglions voisins de l'anus« oder »ganglions respiratoires, branchiaux, abdominaux« von Lacaze-Duthiers[1] kann ich eben so wenig als solche anerkennen wie die angeblichen Pleuralganglien der Muscheln, mit denen sie den Mangel einer Verbindung mit den Pedalganglien gemein haben, denen sie indessen schwerlich entsprechen dürften, da

[1] H. de Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. Sc. Nat. Zool. (4) t. VI. p. 369. pl. 13.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die von ihnen abgehenden Nerven sich anders verhalten; jedes giebt bei *Dentalium* nur einen Nerven an das Postabdomen ab, ob auch zu der dort gelegenen Geschlechtsdrüse, wird von Lacaze-Duthiers nicht angegeben. Dagegen entspringen die Nerven, welche den Mantel versorgen, von den Ganglien, welche Lacaze-Duthiers als »secundäre hintere Anschwellungen der Cerebralganglien« bezeichnet. Ich bin geneigt, in diesen die vordersten Visceralganglien, in den »ganglions respiratoires« hintere Visceralganglien zu sehen und die angeblichen Cerebropleuralconnective zusammen mit der Commissur zwischen den respiratorischen Ganglien als die Visceralcommissur zu betrachten. Die Annahme, es möchten die Nerven zu dem bekannten eigenthümlichen Tentakelapparat nicht von den Cerebral-, sondern von den vorderen Visceralganglien entspringen und dann dieser Apparat vielleicht das Geruchsorgan repräsentiren, ist wol durch die Zuverlässigkeit der Lacaze-Duthiers'schen Beobachtungen ausgeschlossen. Andererseits wäre es möglich, dass die durch besonders starke Flimmerung ausgezeichnete Region an der ventralen Seite des Mantels gegenüber dem After, welche der französische Beobachter als eine rudimentäre Kieme ansieht, das Geruchsorgan darstellte. Die Entscheidung werden weitere Untersuchungen zu liefern haben.

Es bleiben als letzte Molluskenclasse die **Cephalopoden** übrig. Leider vermag ich für diese noch weniger positive Angaben zu machen als für die Dentalien; doch werden meine Vermuthungen vielleicht als Richtschnur für weitere Untersuchungen nicht ohne Werth sein.

Durch Kölliker [1] ist bekanntlich ein Paar von Sinnesorganen in der Nähe der Augen einer Reihe von Cephalopoden entdeckt, die von ihm als Geruchsorgane gedeutet wurden. Dieselben bestehen aus zwei mehr oder weniger tiefen Grübchen dicht hinter den Augen, bei den Decapoden etwas nach der Bauchseite hin, bei den Octopoden in dem Winkel, in dem sich der Mantel an den Kopf setzt. Die Wand dieser Grübchen besteht nach den Untersuchungen von Zernoff [2] aus dreierlei Elementen, nämlich Wimperzellen, Sinneszellen und mit einem eigenthümlichen Nebenkörper versehenen Ganglienzellen. Sind diese Geruchsorgane der Cephalopoden den im Obigen behandelten Sinnesorganen der übrigen Mollusken homolog oder nicht? Ich möchte zunächst constatiren, dass für die Identität der Function die Lage am Eingange der Mantelhöhle zu sprechen scheint. Ich kann ferner mit Bestimmtheit erklären, dass in der ganzen Mantelhöhle kein weiteres epitheliales Sinnesorgan existirt; denn ich habe nicht nur dieselbe mit aller Sorgfalt bei erwachsenen und

[1] A. Kölliker, »Entwicklungsgesch. der Cephalopoden«. Zürich 1844. p. 107.
[2] Zernoff, Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1869.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jungen Thieren von der Oberfläche her durchmustert, sondern Schnittserien durch junge Sepien und Octopus hergestellt. Es findet sich weder auf den Ganglia stellata noch an den Kiemen eine circumscripte Epithelverdickung, die man als ein Sinnesorgan in Anspruch nehmen könnte. Die sog. Milz, die allen Cephalopoden eigen zu sein scheint[1] und an die man allenfalls hätte denken können, da es ein noch wenig bekanntes und functionell dunkles Organ ist, hat sicher nichts damit zu thun. Wenn also die Cephalopoden überhaupt im Besitze von Organen sind, die den Geruchsorganen der übrigen Mollusken entsprechen, so können es füglich nur die von Kölliker entdeckten Organe sein. Dagegen aber scheint der nervöse Apparat zu sprechen. Nach den übereinstimmenden Angaben von Kölliker, Chéron[2], Zernoff, v. Ihering und Klemensiewicz[3] entspringt der Geruchsnerv in der Nähe des N. opticus aus dem Centralnervensystem. Welchen morphologischen Werth dieser Punkt des Centralnervensystems aber hat, darüber lässt sich, scheint mir, bisher keine bestimmte Meinung äußern. Alle bisherigen Versuche, die den Schlund umgebende Ganglienmasse der Cephalopoden auf die Ganglien der Gastropoden zurückzuführen, scheinen von der Annahme auszugehen, dieselben müssten den centralen drei Ganglienpaaren entsprechen. Wäre dies der Fall, so würden hier die Geruchsorgane vom Centralnervensystem aus innervirt werden, während sie bei den Gastropoden zur Visceralcommissur gehören. So weit ich die Thatsachen übersehe, scheint mir indessen Nichts dagegen, sondern vielmehr Alles dafür zu sprechen, dass die Ganglienmasse des Cephalopodenkopfes außer den centralen Cerebral-, Pedal- und Pleuralganglien incl. Buccalganglien auch die gesammte Visceralcommissur mit wenigstens zwei mächtigen Visceralganglien enthält. Als solche glaube ich jedenfalls die »portion blanche postérieur« der »masse inférieure« von Chéron, das »hintere untere Schlundganglion« von Owsjannikow und Kowalevsky[4] in Anspruch nehmen zu müssen, da aus demselben die Nerven zu den großen Mantelganglien oder Ganglia stellata und die Visceralnerven zu den Geschlechts- und Excretionsorganen entspringen, also Nerven, welche bei allen übrigen Mollusken ihren Ursprung aus Visceralganglien nehmen.

[1] Ich fand eine wenn auch schwächer entwickelte Milz auch bei Decapoden, nämlich *Sepia* und *Loligo*.

[2] J. Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. Sc. Nat. Zool. (5) t. V. 1866.

[3] R. Klemensiewicz, Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechsels der Cephalopoden. Wiener Akad. Sitzungsber. 1878.

[4] Ph. Owsjannikow und A. Kowalevsky, Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg. (7) t. XI. 1867.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dann würden wir in der Kopfganglienmasse der Cephalopoden also nicht drei, sondern vier Ganglienpaare zu suchen haben und dem entsprechen auch die von allen Beobachtern unterschiedenen vier Abschnitte, von denen einer dorsal, die drei andern ventral liegen. Leider bin ich zur Zeit nicht in der Lage, eine eingehende Untersuchung über das Verhalten der Commissuren und Connective in dieser Ganglienmasse anzustellen, von der Aufschluss über die hier noch vorliegenden Räthsel zu erwarten ist. Man könnte von vorn herein einen Einwand gegen diese Deutung erheben, nämlich, dass ja eine Visceralcommissur außerhalb des Kopfes vorhanden sei (siehe v. Ihering, p. 255, Taf. V, Fig. 21). Allein ich vermag in dieser nichts als eine secundäre Verbindung zweier peripherischen Nerven zu erkennen, zumal da solche accessorische Commissuren bekanntlich auch zwischen den Ganglia stellata[1] vorkommen (siehe v. Ihering, p. 257—258) und vollends nicht, nachdem Brock[2] gezeigt hat, dass diese scheinbare Commissur nur durch eine Kreuzung der Nervenfasern zu Stande kommt. Im Übrigen halte ich zunächst eine eingehendere Discussion des Nervensystems der Cephalopoden für ziemlich aussichtslos, und begnüge mich mit dem Hinweise auf die oben angedeutete Möglichkeit der Zurückführung desselben auf das Nervensystem der Gastropoden oder richtiger des Urmollusks. Gelingt diese, dann wird auch der Vergleichung der übrigen Organisationsverhältnisse kein unüberwindliches Hindernis mehr im Wege stehen; denn es sind bekanntlich bei den Cephalopoden sämmtliche typischen Organe der Mollusken vorhanden und zwar in medianer, beziehungsweise symmetrischer Anordnung. Die Entscheidung über die specielleren verwandtschaftlichen Beziehungen werden allerdings weniger durch die Ergebnisse in Betreff der Geruchsorgane und der Visceralcommissur beeinflusst werden als durch die Beantwortung der Frage nach dem Homologon des Fußes bei den Cephalopoden, nach dem morphologischen Werthe der Arme und des Trichters. Eine Ableitung der Cephalopoden vom Urmollusk scheint in allen Fällen möglich. Entspricht der Trichter dem Fuße, so können wir uns den gesammten circumanalen Organcomplex an die Bauchseite gewandert denken, ohne dass dabei die gegenseitige Lage der Organe erheblich verändert würde; entsprechen die Arme dem Fuße, so werden wir den Cephalopodenkörper etwa so orientiren, wie es Huxley gethan hat und wie wir es oben (p. 366 Anmerkung) als einen möglichen Fall für die Pteropoden angegeben haben, nämlich so, dass die innere Armfläche der Bauch-

[1] J. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb. Bd. VI. p. 227—228.

[2] J. Brock, a. a. O. p. 229—230. Taf. XII, Fig. 9.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seite, die sog. Rückenseite der vorderen und die sog. Bauchseite der hinteren Hälfte der Rückenseite eines kurzen, aber sehr hohen Thieres entspräche. In ersterem Falle würde die Mantelhöhle ventral, in letzterem dorsal liegen. Die ungedrehte Visceralcommissur ist in beiden Fällen aufs äußerste verkürzt und als ein zweiter Schlundring in den Kopf hineingezogen. Wie weit diese rein hypothetische Zurückführung der Cephalopodenorganisation auf die typische Molluskenorganisation, die nichts als ein Versuch zu sein beansprucht, der einige Gesichtspunkte für weitere Untersuchungen zu präcisiren beabsichtigt, zutrifft, muss die Zukunft lehren.

Lamellibranchiaten und Solenoconchen einerseits und Cephalopoden andererseits würden sonach mit den euthyneuren Gastropoden den Besitz einer ungedrehten Visceralcommissur gemein haben und daher wol auch als euthyneur bezeichnet werden können. Allein es hieße doch offenbar den Werth dieses Charakters für die Classification aufheben, wollte man, indem man auch diese drei Molluskenclassen den Euthyneuren anschlösse, die bisher als Prosobranchien bezeichneten Streptoneuren in Gegensatz zu allen übrigen Mollusken bringen und diese unter dem gemeinsamen Charakter der Euthyneurie zu einem Ganzen vereinigt denken. Die Euthyneurie ist eben ein Charakter des Urmollusks, der sich bei allen Mollusken mit Ausnahme der Streptoneuren erhalten hat; aber trotzdem ist einerseits die Verwandtschaft der Streptoneuren mit einzelnen der euthyneuren Classen eine viel innigere als mit anderen, während andererseits die Euthyneurie bei Formen erhalten ist, die sich in anderen Merkmalen so weit von einander entfernen, wie es überhaupt innerhalb des Typus der Mollusken möglich ist. Man darf daher, wenn man den Charakter der Euthyneurie in der Classification verwenden will, ihn nicht als oberstes Eintheilungsprincip aufstellen, sondern nur als ein Merkmal innerhalb einer auf gemeinsame Charaktere anderer Art begründeten Gruppe benutzen. Nun aber stellen sich die Lamellibranchien und Solenoconchen sowol wie die Cephalopoden durch die fast vollkommene Symmetrie ihrer gesammten Organisation in bestimmtesten Gegensatz zu den Gastropoden, bei denen die Bestandtheile der ursprünglichen linken Seite des circumanalen Organcomplexes geschwunden sind und dadurch eine ganz bestimmte Art der Asymmetrie hervorgebracht ist, mit alleiniger Ausnahme der Zygobranchien, welche uns eine Übergangsform zu den noch symmetrischen Stammformen der Gastropoden darstellen. Innerhalb der durch diese Asymmetrie vereinigten Gastropoden nun erlangt die Euthyneurie den Werth eines classificatorischen Charakters, und diesem Verhalten habe ich in der oben (p. 373) aufgestellten Anordnung einen Ausdruck zu geben gesucht. Dagegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

müssen die bilateral symmetrischen Mollusken nach anderen Merkmalen gruppirt werden, und in dieser Beziehung entspricht das übliche System allen Anforderungen an eine natürliche Eintheilung. Die Lamellibranchien sind durch ihre zweiklappige Schale, die Bildung ihrer Kiemen und den Mangel einer Zunge vor allen übrigen Mollusken ausgezeichnet, die Solenoconchen durch ihre röhrenförmige Schale, den Mangel der Kiemen und den Besitz einer Zunge von den Lamellibranchien unterschieden, denen sie sich in anderer Beziehung, namentlich im Bau des Nervensystems, entschieden anschließen, während die Cephalopoden mit ihren Armen, ihrem Trichter und der eigenthümlichen Differenzirung des Kopfes eine abgesonderte, in mancher Hinsicht noch unverstandene Stellung einnehmen[1]. Dass sie alle aber, Gastropoden, Cephalopoden, Lamellibranchien und Solenoconchen, sich von einer gemeinsamen Stammform ableiten, welche bereits sämmtliche typischen Organe aller jetzt existirenden Mollusken besaß, lässt sich so überzeugend darthun, wie es nur überhaupt innerhalb irgend eines Typus des ganzen Thierreiches möglich ist, und ich hoffe, dass es mir an der Hand eines unscheinbaren, aber durch sein regelmäßiges Auftreten und seine constanten Beziehungen zum visceralen Nervensystem bedeutsamen Sinnesorganes[2] gelungen sein wird, einen Schritt in der Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus vorwärts zu thun.

Göttingen, im September 1880.

---

[1] Bei der Übereinstimmung in dem Besitze einer ventralen Mantelhöhle, beziehungsweise eines hohen kurzen Körpers mit dorsaler, sich nach hinten öffnender Mantelhöhle zwischen Cephalopoden und Pteropoden liegt gewiss der Gedanke an eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Classen, den namentlich v. Ihering ausgesprochen hat, sehr nahe, und ich verkenne nicht, dass auch die Ähnlichkeit der Cephaloconen und ihres Innervirungsapparates mit den Cephalopoden-Armen für diese Ansicht zu sprechen scheint; allein die durchgreifende Symmetrie des Cephalopodenkörpers, für welche noch durch die neuesten Untersuchungen von Brock (»Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden«) die ursprüngliche bilaterale Symmetrie des Geschlechtsapparates wahrscheinlich gemacht ist, im Gegensatz zu der speciell gastropodenartigen Asymmetrie der Pteropoden scheint doch einen so directen Zusammenhang auszuschließen, ganz abgesehen von anderen Schwierigkeiten der Zurückführung, und man wird, unter Voraussetzung der in Rede stehenden Homologie, wol annehmen müssen, dass die Cephaloconen der gymnosomen Pteropoden schon einer noch symmetrischen Stammform eigen waren, von denen sich beide Classen abgeleitet haben.

[2] Ich habe dieses Sinnesorgan stets als Geruchsorgan bezeichnet und glaube, dass diese Benennung dem entspricht, was man aus der Lage des Organs über seine Function erschließen kann. Es liegt überall in der Nähe der Kiemen und zwar in unverkennbarer Weise gerade so, dass das Athemwasser über diese Organe hin-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

In allen Figuren ist die Visceralcommissur mit ihren Ganglien blau, das Geruchsorgan braun angelegt. Die Buccalganglien sind nicht mit dargestellt.

Ab, Abdominalganglion;
Ce, Cerebralganglien;
ce, Cerebralcommissur;
ce.pe, Cerebropedalconnectiv;
ce.pl, Cerebropleuralconnectiv;
Pe, Pedalganglien;
pe, Pedalnerven von *Haliotis* und *Patella*;
O, Ganglion olfactorium;
Sb, Subintestinalganglion;
Sp, Supraintestinalganglion;
s und *s'*, linke und rechte secundäre Wurzel der Visceralcommissur, bei *Haliotis* und *Patella* Mantelnerven.

Fig. 1. Nervensystem, Geruchsorgane und Kiemen von *Haliotis* nach Lacaze-Duthiers.

Fig. 2. Nervensystem, Geruchsorgane und Kiemenrudimente von *Patella*.

Fig. 3. Nervensystem und Geruchsorgan von *Cyclostoma* nach Lacaze-Duthiers.

Fig. 4. Desgl. von *Cassidaria echinophora*.

Fig. 5. Desgl. von *Pterotrachea mutica*.

Fig. 6. Desgl. von *Firoloides Desmaresti*.

Fig. 7. Desgl. von *Gastropteron Meckelii*.

Fig. 8. Desgl. und Kieme von *Aplysia leporina*.

Fig. 9. Desgl. von *Hyalaea* nach Souleyet, Geruchsorgan nach eigenen Beobachtungen.

Fig. 10. Desgl. von *Pneumodermon* nach Souleyet, Geruchsorgan nach Gegenbaur.

Fig. 11. Desgl. von *Limnaeus* nach Lacaze-Duthiers.

Fig. 12. Nervensystem, Geruchsorgane und Kiemen von *Chiton*.
Vi, Visceralcommissur;
Sl, Sublingualganglien.

Fig. 13. Nervensystem und Geruchsorgane von *Arca* nach Duvernoy.

Tafel XVIII.

Das Geruchsorgan ist braun angelegt.

Fig. 14. Organe der Mantelhöhle von *Haliotis tuberculata* (4/1).
a, Afterkegel; *dr*, Schleimdrüse der Manteldecke.

streichen muss, ehe es zu den Kiemen gelangt. Man sieht dies sehr hübsch z. B. bei den Streptoneuren wie *Buccinum* (Fig. 15), wo das Geruchsorgan gerade hinter dem Sipho liegt und mit seiner Spitze noch in denselben hineinragt; ferner ist dies in sehr evidenter Weise bei den Cephalopoden der Fall. Man kann daraus schließen, dass das Organ die Aufgabe hat, die chemischen, resp. physikalischen Eigenschaften des Athemwassers zu prüfen, und es scheint mir, dass die Prüfung der Beschaffenheit des Athemmediums die primäre Function eines Geruchsorganes ist, ohne damit bestreiten zu wollen, dass auch die Prüfung der Nahrungsstoffe auf gewisse Eigenschaften Aufgabe der Geruchsorgane sein kann und offenbar in vielen Fällen ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 15. Kieme (links) und Geruchsorgan (rechts) von *Buccinum undatum*, letzteres mit der Spitze in den Sipho, *s*, hineinragend (4/1).

Fig. 16. Eine Kieme von *Chiton sp.* [von Helgoland] (ca. 20/1).

Fig. 17. Geruchsorgan von *Capulus hungaricus* (10/1).

Fig. 18. Geruchsorgan von *Trochus cinereus* (5/1).

Fig. 19. *Pyrula tuba*, zur Darstellung der Lage des Geruchsorganes an der Manteldecke nach Souleyet (1/2).

Fig. 20. Kieme und Geruchsorgan von *Aplysia leporina*.

tr, traubenförmige Drüse.

Fig. 21. *Gastropteron Meckelii* mit ventralwärts geschlagenen Flossen (2/1).

Fig. 22. Ventrale Ansicht des hinteren Schließmuskels und der anliegenden Organe (Fuß, Kieme, Afterrohr) von *Arca Noae* (2/1).

Tafel XIX.

Das Nervensystem ist gelb angelegt.

Fig. 23. Querschnitt durch das Geruchsorgan von *Murex trunculus* (10/1).

Fig. 24. Senkrechter Schnitt durch zwei Blätter des Geruchsorganes von *Nassa sp.*, zur Darstellung der Nerven im Epithel (140/1).

Fig. 25. Senkrechter Schnitt durch das Geruchsorgan von *Pterotrachea mutica* (230/1).

m, Muskel.

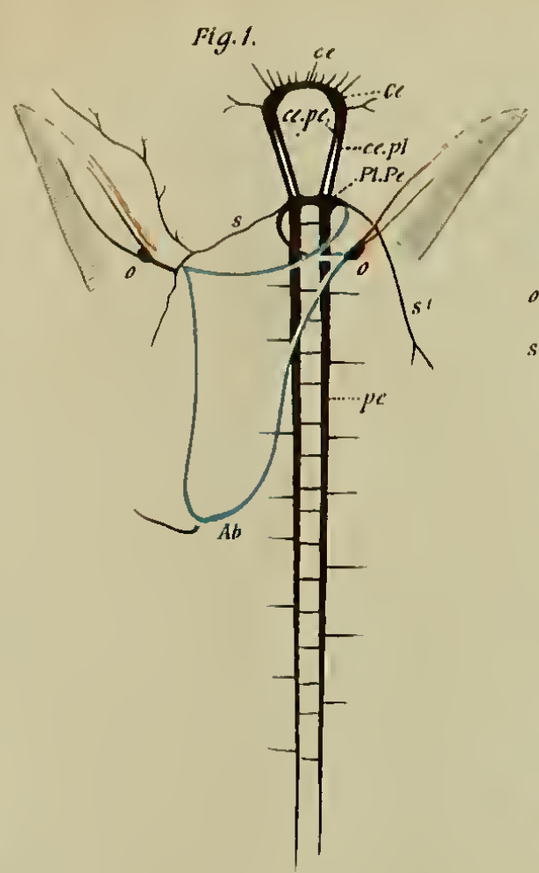
Fig. 26. Querschnitt durch eine junge *Haliotis tuberculata* mit den Pedalnervenstämmen, von dem Äste zur Fußsohle und zur Krause, *kr*, abgehen; *m*, Mantelrand.

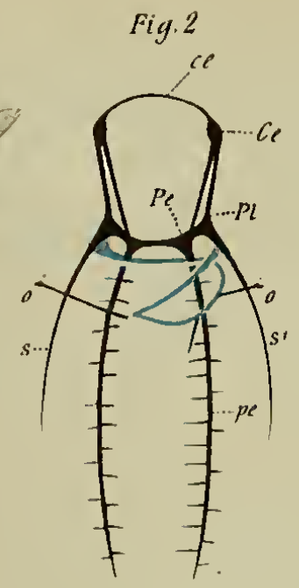
Fig. 27. Senkrechter Schnitt durch das Geruchsorgan von *Arca Noae*, parallel der Medianebene des Körpers (65/1).

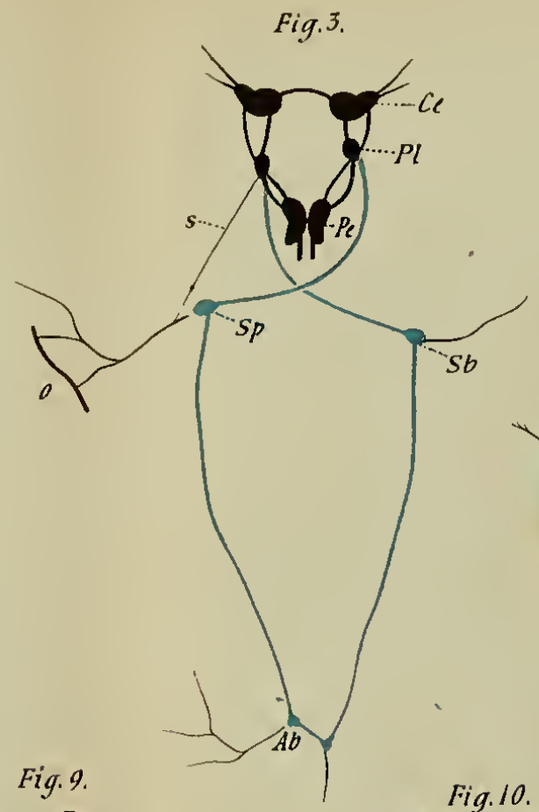
Fig. 28. Senkrechter Schnitt durch das Kiemenrudiment, *k*, das Geruchsorgan, *g*, und das Ganglion olfactorium von *Patella vulgata* (140/1).

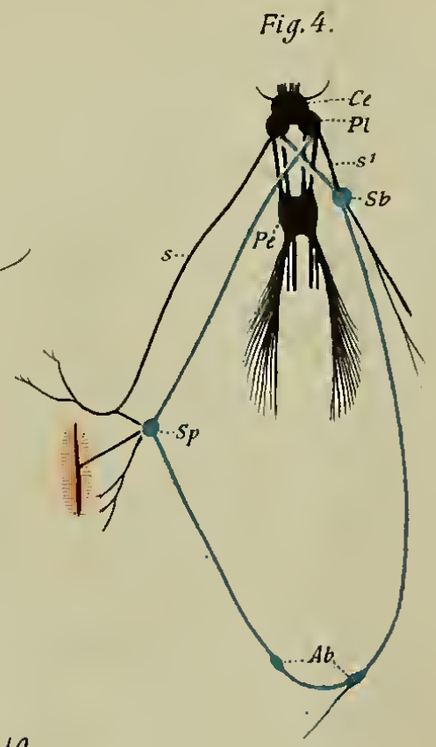
Fig. 29. Senkrechter Schnitt durch das Ganglion olfactorium und das Geruchsorgan von *Aplysia leporina* (140/1).

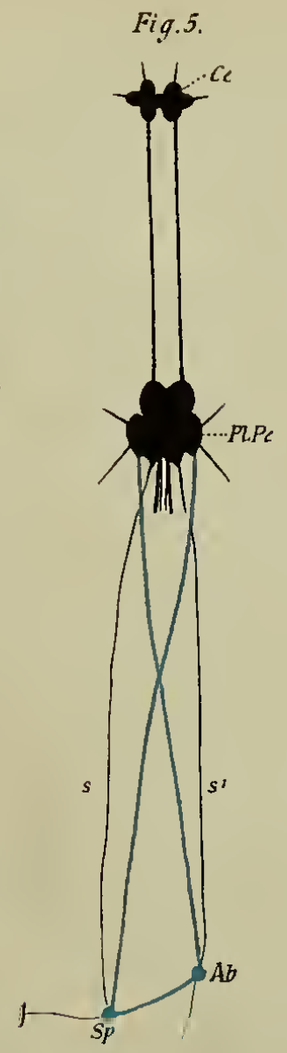
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

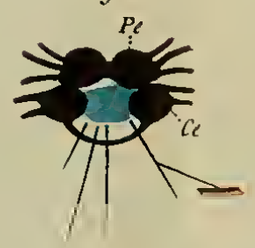


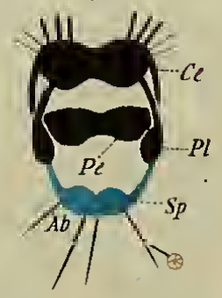


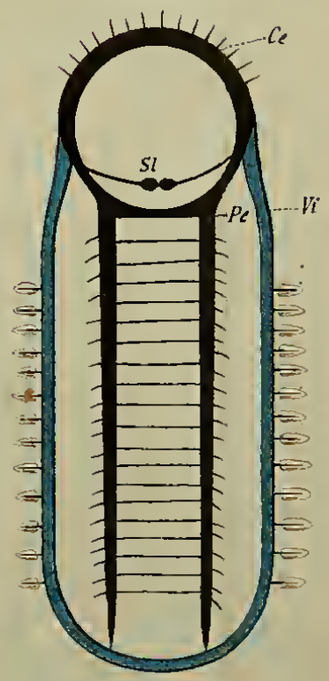


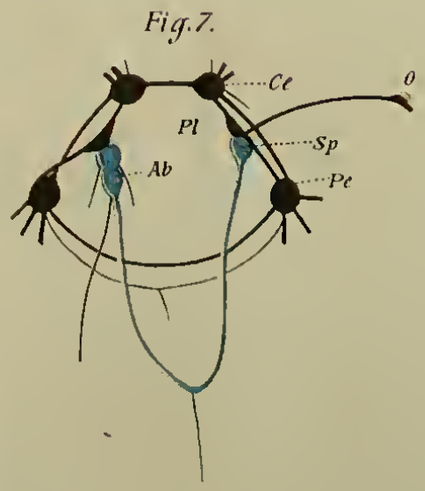


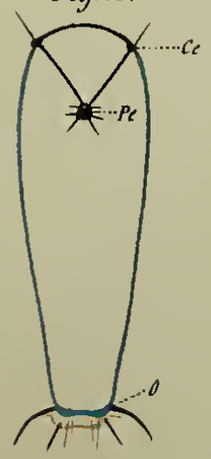












Schmidt del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 24.

Fig. 23.

Fig. 25.

Fig. 26.

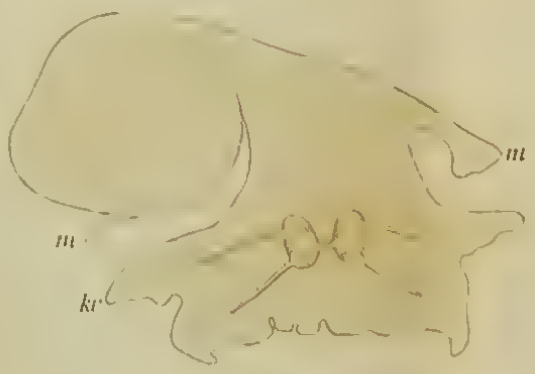


Fig. 27.

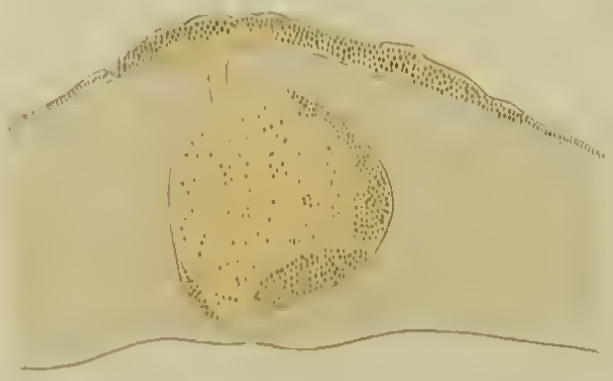


Fig. 28.

Fig. 29.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1880-1881

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Spengel Johann Wilhelm

Artikel/Article: Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken, Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus. 333-383