

# Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken.

Von

Dr. Johannes Thiele.

Mit Tafel XVI und XVII.

Durch die große Ähnlichkeit, welche das Epithel der abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchier mit dem der Seitenorgane von Capitelliden zeigt, wurde mir die Frage nahe gelegt, ob diese Sinnesorgane in beiden Thiergruppen homolog und von gemeinsamen Voreltern ererbt, oder ob sie zweimal gesondert entstanden sind. Die vergleichende Anatomie hat mir indessen keinen sicheren Anhaltspunkt dafür geboten, so dass ich auf eine bestimmte Beantwortung dieser Frage verzichten muss. Ich wurde aber bei dem Streben, dieses Problem zu lösen, zu der weiteren Frage geführt: sind überhaupt bei Lamellibranchiern und bei anderen Mollusken Homologa der Anneliden-Seitenorgane vorhanden? — und hiermit war nothwendig die Frage nach der Homologie der Bestandtheile des centralen Nervensystems verbunden. Da meine Resultate von den bisherigen Anschauungen in manchen Punkten abweichen, so sollen dieselben hier mitgetheilt werden.

Unter den Forschern, welche in den letzten Jahrzehnten das Nervensystem der Mollusken bearbeitet haben, hat sich einer bereits auf den Boden gestellt, welchen auch ich für den einzig richtigen halte, um Verwandtschaftsbeziehungen zu erörtern, nämlich auf den der Phylogenie. Wenn dieser Forscher, HERMANN VON IHERING<sup>1</sup>, dabei zu falschen Resultaten gekommen ist — dazu rechne ich vor Allem die Theorie eines diphyletischen Ursprunges der Mollusken —, so kann das selbstverständlich nicht dem Princip zur Last gelegt werden, und SPENGLER<sup>2</sup>,

<sup>1</sup> Vergl. Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

<sup>2</sup> Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXXV.

welcher später aus der Homologie eines Sinnesorgans Schlüsse auf die Homologien des Nervensystems gezogen, dabei aber eine beliebige Gruppe, von der er selbst nicht überzeugt war, dass sie primitivere Verhältnisse darstellt als die anderen, zum Ausgang gewählt hat, ist gerade dadurch zu manchen Ergebnissen gekommen, die ich nicht als richtig anerkennen kann.

Alle Forscher stimmen darin überein, dass die Verhältnisse des Nervensystems der Amphineuren die primitivsten sind, die wir bei Mollusken kennen, darum glaube ich wird es unsere Aufgabe sein müssen, von dem Nervensystem dieser Thiere das der übrigen Mollusken abzuleiten, und das soll nunmehr versucht werden.

Mit BÉLA HALLER<sup>1</sup> nehme ich an, dass von einer gemeinsamen Stammform aus sich *Proneomenia* und *Chiton* nach verschiedenen Richtungen entwickelt haben, daher wird man beide vergleichen müssen, um die primitiven Verhältnisse zu rekonstruieren. Im Nervensystem ist nach BÉLA HALLER die »gleichmäßige Vertheilung« der Ganglienzellen ohne Knotenbildung bei *Chiton* als ursprünglicher Zustand anzusehen, andererseits die Verbindung von Bauch- und Seitensträngen durch ein starkes Nervengeflecht, welches *Proneomenia* besitzt.

Das Nervensystem verschiedener *Chiton*en ist von H. VON IHERING und BÉLA HALLER untersucht worden; da ich indessen einen kleinen *Chiton rubicundus* in Querschnitte zerlegt und beim Studium derselben einige interessante Abweichungen gefunden habe, so habe ich mehrere der Schnitte durch den Schlundring abgebildet (Fig. 4) und will hier meine Befunde mittheilen.

Der obere Schlundring zeigt in der Mitte ein Paar deutliche Anschwellungen (Fig. 4 a), welche gleich den Cerebralganglien von *Proneomenia* unmittelbar an einander und an der Medianebene des Thieres gelegen sind; von ihnen gehen reichliche Nerven nach vorn zum Mantel und nach unten zum Kopflappen und zur Mundöffnung. Ich trage kein Bedenken, diese Knoten, von denen BÉLA HALLER nichts sagt, und welche daher bei dem erwachsenen *Chiton siculus* nicht zu erkennen sein mögen, als die Cerebralganglien des *Chiton rubicundus* in Anspruch zu nehmen. Seitlich von ihnen liegt über dem Schlundring, mit diesem in unmittelbarem Zusammenhange, ein Paar Ganglienknoten. Diese geben einen Nerv von ihrer Medianseite und einen von der Oberseite ab, welche beide den oberen Theil der Mundhöhle versorgen (BÉLA HALLER'S »oberer Ösophagusnerv« und »Nerv des Munddaches«); dadurch geben diese Ganglien sich als vordere Eingeweideganglien, oder vielmehr als

<sup>1</sup> Die Organisation der *Chiton*en der Adria. I. Wiener Arbeiten. IV.

ein Theil derselben zu erkennen. Sie entsenden nach hinten jederseits zwei weitere Nerven, von denen der obere bald in ein kleines Ganglion eintritt, welches dem Ösophagus seitlich unmittelbar anliegt und diesen versorgt, und dann eine Kommissur zu dem der anderen Seite abgiebt. Diese verläuft zwischen Ösophagus und Radulascheide, und in der Mitte derselben liegt wieder ein gangliöser Abschnitt, der die Radulascheide innervirt. Es besteht hier also das sonst einheitliche hufeisenförmige vordere Eingeweideganglion aus fünf getrennten Abschnitten, zwei paarigen und einem unpaaren, welche durch Connective unter einander zusammenhängen; bei *Chiton siculus* sind diese Theile als Anschwellungen kenntlich. Das erscheint mir darum interessant, weil es doch wohl darauf hinweist, dass dieses Ganglion sich aus verschiedenen ursprünglich getrennten Theilen aufbaut, von denen der vorderste von dem oberen Schlundring herzustammen scheint, und daraus erklärt sich auch die Innervation verschiedener Organe von diesem Centrum. Der untere Nerv, welcher von dem vorderen Abschnitte nach hinten geht, zieht unter dem Epithel des Mundes vorbei und verbindet sich mit der seitlichen Anschwellung des unteren Schlundringes.

Der obere Schlundring giebt noch mehrere Nerven von seinem oberen Theil zum Mantel, vom unteren zum Rüssel ab und theilt sich neben dem Munde, ohne vorher eine wesentliche Anschwellung zu zeigen, in die dorsal und lateral gelegenen Seitenstränge und eine untere Hälfte. Diese theilt sich bald wiederum in die Pedalstränge und die unteren Schlundganglien, welche durch eine gangliöse Kommissur unter einander zusammenhängen. Von ihnen gehen die Connective zu den Ganglien des »Subradularorgans«, wie es *BÉLA HALLER* nennt, welche etwas hinter dem unteren Schlundringe über dem Epithel vom ventralen Blindsacke des Mundes gelegen sind, der dieses Sinnesorgan enthält.

Der ventrale Theil des oberen Schlundringes innervirt also den Kopflappen und Rüssel, letzteren auch der untere Schlundring, der dorsale Theil des oberen, welcher sich in die Lateralstränge fortsetzt, den Mantel.

Bald nach der Trennung der Bauch- und Seitenstränge gehen von jenen Nerven nach oben und seitwärts, von diesen nach unten und der Mitte, die sich also entgegenziehen. Dasselbe wiederholt sich in der Folge oftmals — ich habe 28mal gezählt — gewöhnlich den Pedalkommissuren entsprechend. Ich habe diese Nerven namentlich am Hinterende des Thieres, wo dieselben sehr stark sind, mit Sicherheit von den Bauch- zu den Seitensträngen verfolgen können; es hängen also hier die Bauch- und Seitenstränge durch zahlreiche

Connective oder vielleicht durch ein Nervengeflecht unter einander zusammen.

Die entsprechenden Nerven hat BÉLA HALLER nicht beschrieben, daher dürften sie den von ihm untersuchten Chitonen fehlen, denn sowohl die Nerven, die nach ihm von den Pedalsträngen zur lateralen Muskulatur gehen, als auch die von den Seitensträngen zu den Eingeweiden sind lange nicht so zahlreich, als die von mir bei *Chiton rubicundus* gefundenen Connective. Nur von einem dieser Nervenpaare giebt BÉLA HALLER an, dass dadurch Bauch- und Seitenstränge zusammenhängen.

Die Pedalstränge sind nach der Trennung vom Schlundringe schwach, verstärken sich aber ansehnlich in der Gegend der ersten Kommissuren (Fig. 1 h). Weiterhin bleiben sie im Ganzen bis zu ihrer Endigung vor dem After gleich stark, wo sie nicht nur durch mehrere ziemlich dicht bei einander gelegene Kommissuren unter einander zusammenhängen, sondern auch die letzten Connective zu den Seitensträngen entsenden. Die Nerven im Fuße enthalten bald mehr bald weniger Ganglienzellen, welche stellenweise sogar kleine Anschwellungen verursachen können.

Die hier beschriebenen Differenzen mit dem Nervensystem anderer Chitonen scheinen mir darum von hohem Interesse, weil in ihnen sich eine bedeutend größere Übereinstimmung mit dem Nervensystem von *Proneomenia* zu erkennen giebt, hauptsächlich durch das Vorhandensein ähnlicher Cerebralganglien und durch die Verbindung zwischen Bauch- und Seitensträngen. Zum Theil mögen diese Verhältnisse darin ihre Erklärung finden, dass das untersuchte Thier ein junges gewesen ist — es war 7 mm lang —, ob indessen nicht auch der erwachsene *Chiton rubicundus* Abweichungen von den anderen untersuchten Chitonen zeigt, müsste noch festgestellt werden. Ich glaube jedoch, dass die allgemeine Bedeutung in beiden Fällen ziemlich dieselbe ist; im ersteren würden wir es mit ontogenetischen Vorgängen zu thun haben und die Eigenthümlichkeiten wären ererbte, die später verloren gehen, im anderen Falle würde das Nervensystem von *Chiton rubicundus* als das primitivere im Vergleich mit dem anderer Chitonen anzusehen sein.

Stellen wir nun die gemeinsamen Theile des Nervensystems von *Chiton* und *Proneomenia* neben einander. Beide besitzen (Taf. XVII, Fig. 2—4): 1) ein Paar Cerebralganglien, 2) ein Paar Bauchstränge (HUBRECHT'S Pedalnerven), unter einander durch zahlreiche Kommissuren verbunden — bei *Proneomenia* am vorderen und hinteren Ende ein Paar Anschwellungen, 3) vorn von den Cerebralganglien — bei

Chiton und Neomenia von den seitlichen Theilen des Schlundringes — ausgehend ein Paar Seitenstränge (HUBRECHT'S Lateralnerven), bei Chiton und anderen Amphineuren hinten über dem Darm zusammenhängend; endlich 4) ein Paar untere Schlundganglien.

Über die Homologie dieser letzteren dürfte eine Bemerkung am Platze sein. Die sogenannten Sublingualganglien von *Proneomenia* liegen ihrem Namen nach unter der Radula und hängen mit den Cerebralganglien durch ein Paar Connective zusammen, so dass sie einem eigenen Schlundringe angehören; in dieser Beziehung scheinen sie mir eine viel größere Übereinstimmung mit den unteren Schlundganglien als mit den vorderen Eingeweideganglien von Chiton zu besitzen, denen sie *BÉLA HALLER* homologisirt, denn diese liegen bei allen Mollusken, die hier in Betracht kommen, über der Radula. Sicherlich entspricht der größere Schlundring von *Proneomenia*, von welchem die Bauchstränge abgehen, in den Innervirungsverhältnissen nicht dem von Chiton, daher scheint mir gegen die Homologie des letzteren mit dem kleineren Ringe von *Proneomenia* nicht viel einzuwenden zu sein, während die vorderen Eingeweideganglien den *Solenogastres* fehlen würden.

Für die aufgezählten Theile will ich versuchen, bei den anderen Mollusken, welche sich von der Urform direkt ableiten lassen, Homologa aufzufinden, vorher aber noch Einiges über Sinnesorgane der Amphineuren mittheilen.

Bekanntlich sind von *MOSELEY*<sup>1</sup> Augen und eigenthümliche Sinnesorgane, die als Tastwerkzeuge »organs of touch which may to some extent take the place of the tentacles which are absent in the Chitonidae« — in Anspruch genommen werden, in der Schale gewisser Chitonen beschrieben worden. Dass diese Organe, die sogenannten *Megalaesthetes* und *Micraesthetes*, Tentakel ersetzen, halte ich für nicht wahrscheinlich, da sie doch unbeweglich in der Schale stecken, sie könnten eher als Hautsinnesorgane fungiren an Stelle der in der Dorsalfläche fehlenden Pinselzellen. Ich habe bei mehreren Arten die »*Aesthetes*« gesehen, kann aber *MOSELEY*'S Beschreibung nichts Wesentliches hinzufügen. Ich habe mich vergebens bemüht, Nerven zu finden, welche von den Sinnesorganen abgehen; zwischen den Muskelfasern kann man von ihnen nichts entdecken, doch ist es wahrscheinlich, dass diese Sinnesorgane mit den Seitensträngen zusammenhängen, weil diese dem Schalenrande zunächst liegen, an welchem die *Aesthetes* mit dem Weichkörper in Verbindung stehen.

<sup>1</sup> On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae. Quart. Journal. 4885.

Der einzige Grund, welcher meiner Ansicht nach überhaupt dafür spricht, dass diese merkwürdigen Gebilde Sinnesorgane sind, ist ihre Verbindung mit Augen bei manchen Arten. MOSELEY hat aus der Angabe von COSTA (Fauna di Napoli), dass *Chiton rubicundus* in der Schale dunkle Punkte habe, richtig geschlossen, dass diese Art mit dorsalen Augen ausgestattet ist — so weit mir bekannt ist die einzige der europäischen Fauna. MOSELEY hat aber COSTA'S Beschreibung von der Verbreitung der Augen missverstanden, denn diese finden sich nicht nur »on one of the intermediate shells«, sondern auf allen acht Schalenstücken, und zwar auf den seitlichen Dreiecken der mittleren und auf den ganzen Endstücken (Fig. 4); COSTA sagt: »gli spazi intercetti dalle solcature sono finamente punteggiati; e così pure sono le medesime elevazioni granulose di tutta la superficie.«

Die Augen dieser Art haben einen von dem Verhalten, wie es MOSELEY beschrieben hat, sehr abweichenden Bau, wie ein Vergleich meiner Fig. 8 mit MOSELEY'S Fig. 6 (Taf. VI) ergibt. Der Pigmentbecher der früher beschriebenen Thiere ist groß und umhüllt die Linse, Retina und einen Theil des Verbindungsstranges. Bei *Chiton rubicundus* dagegen sind die Pigmentbecher klein, und ich habe in ihrem Inneren Nichts von percipirenden Elementen wahrnehmen können. Sie werden nach unten hin umgeben von einer zelligen Masse (*g*), welche vermuthlich Ganglion und Retina darstellt, mit kleinen ovalen stark gefärbten Kernen; durch die untere Spitze des Pigmentbeckers dürfte ein lichtempfindliches Element hindurchtreten, da ich hier gelegentlich eine Unterbrechung des Pigmentes wahrgenommen habe. Auch der lichtbrechende Apparat von *Chiton rubicundus* ist ganz anders als bei den von MOSELEY beschriebenen Chitonon und es schließt sich viel näher als bei diesen an die gewöhnlichen »Aesthetes« an. Diese endigen mit einem eigenthümlichen knopfförmigen Körper (Fig. 7) von, wie es scheint, chitiner Beschaffenheit, dessen Innenraum von einer hellen Masse erfüllt wird. Ein eben solches Gebilde sitzt auch über dem Pigmentbecher; der einzige Unterschied besteht darin, dass der Endknopf sonst nach innen konkav, hier konvex ist und daher eine bikonvexe Linse bildet. Von dem Augenganglion geht ein plasmatischer Strang (*n*) mit rundlichen Kernen, welche größer und nicht so stark gefärbt sind wie die im Ganglion, durch das Tegmentum hindurch bis zu der Hypodermis; er muss also den Nerv ersetzen, wenn das Endorgan ein Auge darstellt. Die Form des Ganzen wird durch einen Blick auf Fig. 8 am besten erläutert.

Wir haben hier also ein überaus einfaches Auge vor uns, das sich in seinem Bau sehr eng an die »Aesthetes« anschließt und mit großer Wahr-

scheinlichkeit aus diesen entstanden zu denken ist, wie es auch MOSELEY von den Augen der anderen Chitonen annimmt.

Ich will hier auch einer anderen Bildung bei *Chiton rubicundus* Erwähnung thun, welche vielleicht die Taster anderer Mollusken bis zu einem gewissen Grade ersetzen mag, nämlich langer beweglicher Borsten, welche auf der Oberseite des Körperrandes stehen, meist in der Drei- oder Vierzahl neben einander in einer Radiallinie (Fig. 4). Sie sind etwas gekrümmt. Auf den Querschnitten des entkalkten Thieres sind sie eben so wie die Spicula des Randes aufgelöst, man nimmt aber eigenthümliche Gebilde wahr, welche ohne Zweifel als die Träger dieser Borsten in Anspruch zu nehmen sind (Fig. 11). Diese liegen zwar manchmal in etwas größerer Anzahl (fünf bis sechs) bei einander, da indessen die Borsten sehr vergänglich sind, so sehe ich darin keinen Grund gegen eine solche Deutung; aus dieser Ursache werden sie auch wohl häufig, namentlich bei älteren Thieren, ganz fehlen. In der Cuticularschicht, welche die Spicula einschließt, liegen becherförmige Chitinkörper eingebettet, und deren äußerer Theil bildet eine Gelenkpfanne für den Knopf eines anderen Chitinkörpers, der mit seinem weinglasförmigen Ende wahrscheinlich die Wurzel der kalkigen Borste umgab. Das Material, aus welchem diese Gebilde bestehen, unterscheidet sich durch seine gelbliche Farbe und seinen starken Glanz sehr wesentlich von der Cuticularsubstanz, daher bezeichne ich es als Chitin — es hat darin Ähnlichkeit mit der Epicuticula der Molluskenschalen.

Der Fuß des inneren Bechers ist hohl und enthält einen faserigen Strang, der nach innen bis zur Hypodermis zu verfolgen ist, deren Zellen sich hier zu einer Art Papille gruppirt haben, während er außen sich an die Gelenkpfanne ansetzt, wo er vermuthlich eine Drehung des äußeren Bechers mit der Borste zu bewirken vermag. Der ganze Apparat wird in Blindsäcken gebildet, welche unter der Hypodermis sich an die Gruppen dieser Borsten anschließen und weit ins Innere des Mantelrandes erstrecken; die auskleidenden Zellen entstammen der Hypodermis. Manchmal liegen Chitinbälge im Grunde dieser Blindsäcke, woraus die Funktion der letzteren sich unzweideutig ergibt. Später müssen die Borsten vorgeschoben werden, bis die Bälge in die Cuticula zu liegen kommen.

In Betreff der Homologien der »Aesthetes« mit anderen Gebilden meint MOSELEY, dass sie »not homologous with the spine-bearing funicles at all which are of more ancient origin, occurring in *Proneomenia*« sind, auch nicht »homologous with the spines of the girdle or rather with the funicles by which these spines are supported«. Es wäre aber doch nicht unmöglich, dass die von HUBRECHT beschriebenen Fortsätze der

Hypodermis von *Proneomenia* Tastborsten tragen, also auch als Sinnesorgane anzusehen wären. Ich bin wenigstens zu dieser Ansicht gekommen durch einen Vergleich mit den Verhältnissen, die ich bei einem anderen *Proneomenia*-ähnlichen Thiere gefunden habe. Hier sind ganz ähnliche Hypodermisfortsätze vorhanden, welche, senkrecht zur Oberfläche gerichtet, die sehr starke mit vielen Spicula erfüllte Cuticularschicht durchziehen, aber, so viel ich gesehen habe, nie eine Borste tragen, sondern mit einer Anschwellung dicht unter der Oberfläche enden. Man sieht hier in der Cuticularschicht einen Hohlraum, aber nicht eine Durchbohrung nach außen. Der untere schmale Theil der keulenförmigen Fortsätze ist faserig, der obere verdickte enthält Hohlräume, wie ich sie ähnlich auch bei Chitonen in den »*Aesthetes*« sehe. Von der Wurzel dieser Organe habe ich manchmal eine Faser abtreten gesehen, welche schräg die Ringmuskulatur durchsetzte, und welche vielleicht einen Nerv darstellte.

Ich möchte diese Bildungen als Tastkörper ansehen, welche ähnlich denen in der Haut höherer Thiere nicht mit der Oberfläche direkt in Verbindung stehen, wie die Pinselzellen, sondern von einer elastischen Schicht bedeckt sind, welche einen Druck, der auf sie ausgeübt wird, den in ihr steckenden Sinnesorganen mittheilt. Diese haben hier keine eigenen Endorgane, wie sie bei *Proneomenia Sluiteri* die Borsten darstellen mögen, und ich nehme an, dass die »*Aesthetes*« der Chitonen aus solchen Hypodermisfortsätzen entstanden sind, indem sich die beschriebenen Endkörper aus der Cuticularsubstanz des Tegmentum differenzirt haben.

All' diese Sinnesorgane sind zwar keine eigentlichen Seitenorgane, ich habe sie aber hier erwähnt, da sie zum großen Theil von den Seitensträngen aus innervirt werden. Später werden eigentliche Seitenorgane von Chiton zu erwähnen sein, welche allerdings keine Sinnesorgane mehr sind.

Die Ansicht, welche von H. von IHERING, SPENGLER und BÜTSCHLI<sup>1</sup> ausgesprochen ist, dass die symmetrischen Lamellibranchier dem Urmollusk nahe stehen, ist wohl unzweifelhaft richtig. Unter ihnen werden wir als die primitivsten Formen bezeichnen die *Genera Arca* und *Meleagrina*. Schon H. von IHERING hat diese unter den ältesten Muschelgeschlechtern aufgeführt, und NEUMAYR<sup>2</sup> hat dann auf Grund der verglei-

<sup>1</sup> Bemerkungen über die wahrscheinl. Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphol. Jahrbuch. XII.

<sup>2</sup> Zur Morphologie des Bivalvenschlosses. Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wissenschaften. 1883. Bd. LXXXVIII.

chenden Betrachtung des Schlosses vor allen anderen Arca als die ursprünglichste der lebenden Bivalven bezeichnet. Ich selbst bin nach meinen Untersuchungen an diesem Genus in der Lage, NEUMAYR'S Anschauung bestätigen zu können.

Das Nervensystem von Arca Noae (Taf. XVII, Fig. 5) besteht aus 1) einem Paar Cerebralganglien neben dem Schlunde, durch eine lange obere Schlundkommissur verbunden; von ihren Homologien soll später gesprochen werden; 2) zwei Paaren von ventralen Ganglien, die mit den Cerebralganglien durch zwei Paar Connective in Verbindung stehen; 3) einer Reihe am Mantelrande gelegener und unter einander zusammenhängender kleiner Ganglien mit einem System von Sinnesorganen. Die letzteren will ich hier nicht beschreiben, da sie in letzter Zeit mehrfach genau untersucht und beschrieben worden sind. Dieser Mantelring steht durch mehrere Nerven mit den Cerebral- und den hinteren ventralen Ganglien in Verbindung und ist hinten entsprechend der Vereinigung beider Mantellappen über dem Darne gelegen.

Von DUVERNOY<sup>1</sup> ist bei Monomyariern und bei Pinna ein gangliöser Mantelrandnerv beschrieben; das Verhalten bei Arca ist ganz ähnlich, da der Mantelrand durchweg mit Sinnesorganen besetzt ist, die unter einander durch ein Nervengeflecht zusammenhängen. Bei Siphoniaten ist der Ringnerv rückgebildet und aus ihm dürften die Siphonalganglien hervorgegangen sein.

Zuerst will ich die Frage erörtern, ob dieser Mantelring in die vergleichende Betrachtung hineinzuziehen ist. Wenn schon die wohlausgebildeten Sinnesorgane bei Arca darauf hinweisen, dass wir es nicht mit sekundär erworbenen Gebilden zu thun haben, so wird es vielleicht noch mehr zur Klärung dienen, wenn ich einige Worte über die phylogenetische Entstehung des »Mantels« der Acephalen beifüge. Nach meiner Ansicht, welche ich hier nicht in extenso erörtern kann, stammen die Mollusken von flachgedrückten breiten Thieren ab, nämlich von den cotyleen Polycladen. Auf eine verwandtschaftliche Beziehung beider Thiergruppen ist bereits von verschiedenen Forschern hingewiesen worden, so betont HUBRECHT die Ähnlichkeit im Bau der Nerven von Plathelminthen und Proneomenia und betrachtet die zahlreichen Kommissuren dieses Thieres als einen Rest des Nervengeflechtes der Polycladen, worin ich ihm durchaus beistimme.

Die Seitentheile des Körpers, deren Ränder nach ARN. LANG<sup>2</sup> mit zwei Systemen von Sinnesorganen besetzt waren, mit augenartigen Gebilden und mit Tastwerkzeugen, sind die Anfänge gewesen für die

<sup>1</sup> Mémoires sur le système nerveux des Mollusques acéphales. 1853.

<sup>2</sup> Monographie der Polycladen.

Bildung des Mantels der Acephalen. Auch hier finden wir bei den ältesten Geschlechtern Augen und Tastwerkzeuge. Bei *Anonymus virilis* ist ein Ringnerv vorhanden, welcher genau wie bei Acephalen die Sinnesorgane unter einander verbindet.

Erst später — desshalb später, weil bei Polycladen noch nicht vorhanden — hat sich eine dorsale Schale ausgebildet. Das konnte nun entweder dadurch geschehen, dass die dorsale Fläche jener seitlichen Körperteile die Schalenbildung übernahm, so bei Lamellibranchiern, oder auch dadurch, dass sich eine besondere Hautfalte darüber ausbreitete, welche die Schale erzeugte. Daraus folgt dann, dass ein Zusammenhang dieser sekretorischen Mantelfalte mit jener sensoriiellen Falte, welche dem Körperende der Polycladen entspricht, ein zufälliges oder vielmehr, wie ich glaube, durch die so bedeutende Ausdehnung der Schale bei Lamellibranchiern bedingtes Verhalten ist, welches bei anderen Mollusken sich nicht wiederzufinden braucht und sich in der That nicht findet. Bei *Arca* tragen nach PATTEN<sup>1</sup> die Mantelränder eine dorsale »shell fold«, eine mittlere »ophthalmic fold« und eine ventrale »velar fold« (vgl. PATTEN'S Fig. 56); von ihnen mag die erstere eine Andeutung der sekretorischen, die zweite eine solche der sensoriiellen Falte sein, während die letzte vermuthlich Neubildung ist. Selbstverständlich will ich nicht behaupten, dass die Schalen der Lamellibranchier und Gastropoden überhaupt nicht homolog sind, sondern vielmehr, dass die in der Mitte des Rückens befindliche erste Anlage erst bei ihrer Vergrößerung das eine Mal auf die schon vorhandenen Seitentheile, das andere Mal auf eine neugebildete Falte überging, oder dass bei den Muscheln die beiden Falten von einer gemeinsamen Hautduplikatur getragen werden, bei Gastropoden dem Körper unmittelbar ansitzen.

Bringen wir den Ringnerv und die dazugehörenden Sinnesorgane von *Anonymus* in Zusammenhang mit dem Mantelrandnerv der Acephalen, so müssen wir letzteren ohne Zweifel mit in die vergleichende Betrachtung hineinziehen, was von SPENGLER nicht geschehen ist; BÜTSCHLI hat ihn berücksichtigt, aber doch die Verhältnisse noch nicht klargelegt. Dieser Forscher sagt: »Bei den Lamellibranchiern mag die Sondernung des ursprünglichen Kiemeneingeweidestranges in einen dem Mantelrand folgenden Mantelnerv und eine Visceralkommissur noch nicht ganz völlig zu Stande gekommen sein, so dass beide Nervenstränge am Hinterende noch im Zusammenhange blieben. Auf diese Weise würde es sich erklären, dass bei den Muscheln der Mantelnerv hinten mit dem Visceralganglion in Verbindung steht, respektive wie dies ge-

<sup>1</sup> Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. VI.

wöhnlich geschildert wird, die hintere Hälfte des Mantelringnerven aus dem Visceralganglion entspringt.« Der Ringnerv entspringt aber nicht aus dem »Visceralganglion«, sondern nur die Nerven, welche ihn mit diesem in Verbindung setzen.

Nach der Lage ist es nicht zweifelhaft, dass diesem Ringnerv die Seitenstränge der Amphineuren entsprechen; namentlich bei Chiton umsäumen sie den flachen Körper mit Ausschluss der seitlichen Verbreiterung, welche als sekundäre Bildung anzusehen ist — ganz ähnlich wie bei Arca, wenn man sich die Mantellappen seitlich ausgebreitet denkt.

Es stimmt vor Allem bei beiden die dorsale hintere Vereinigung beider Hälften überein.

Wenn wir ferner eine Thatsache berücksichtigen, welche KOWALEWSKI<sup>1</sup> in der Entwicklungsgeschichte von Chiton anführt, dass die Larve mit einem Paar Augen versehen ist, welche den Seitensträngen anliegen: »ces yeux sont placés sous la peau et sur le nerf branchial« (Fig. 9), so wird die Übereinstimmung zwischen den Seitensträngen und dem Mantelrandnerv immer größer, wenn wir damit die andere Thatsache zusammenhalten, dass bei einer jungen Arca Noae von mir zwei große Pigmentbecher vorn am Mantelrande beobachtet sind<sup>2</sup> (Fig. 10).

Die Augen der Chitonlarven bilden sich, wie es scheint, beim erwachsenen Thiere zurück. Unter den Seitensträngen zeigt bei dem untersuchten Chiton rubicundus das Epithel vor den Kiemen eine größere Höhe als das der Umgebung und scheint ein Sinnesepithel zu sein.

Sprechen also die angeführten Gründe: Verbindung mit Augen und anderen Sinnesorganen sowie die Lage zum Darm entschieden für eine Homologie der Chiton-Seitenstränge und des Mantelrandnerven der Arca, so setzt auch die Art der Verbindung mit dem übrigen Nervensystem der Homologisirung kein Hindernis entgegen. Für diese Verhältnisse ist ein Vergleich mit Proneomenia oder Chiton rubicundus geboten, weil hier die ursprüngliche Verbindungsweise am besten erhalten ist, wie oben gezeigt wurde. Die Seitenstränge stehen mit den Bauchsträngen durch zahlreiche Connective in Zusammenhang. Stellen wir uns nun vor, dass die gangliösen Bestandtheile der Bauchstränge sich aus den mittleren Theilen nach beiden Enden hinziehen, was bei Proneomenia bereits durch die vorderen und hinteren Verdickungen angedeutet ist, so werden

<sup>1</sup> Embrogénie du Chiton Polii. Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille. Tome I.

<sup>2</sup> Nach A. LANG sind auch bei Polycladen zuerst zwei Augen vorhanden, durch deren Theilung dann die übrigen entstehen sollen.

auch die Connective und Kommissuren nach den Enden hin verschoben werden müssen, so weit sie sich nicht rückbildeten. Dadurch verstärkt sich nicht nur die Kommissur zwischen den hinteren Bauchganglien, sondern es wird auch die Verbindung zwischen Bauch- und Seitensträngen nach dem Vorder- und Hinterende der ersteren verlegt werden: nach den Cerebralganglien, respektive den Seitentheilen des Schlundringes, und den hinteren Bauchganglien. Genau so liegen die Verhältnisse bei *Arca*. Die Nerven zum Mantelrande entspringen aus den Cerebral- und den »Visceralganglien« SPENGL'S. Die peripherische Verzweigung dieser Nerven ist dann ein Rest des Geflechtes zwischen Bauch- und Seitensträngen. Wenn bei *Proneomenia* die Bauchstränge von den unteren Anschwellungen des Schlundringes ausgehen, bei *Arca* dagegen von den Cerebralganglien, so erklärt sich der Unterschied dadurch, dass die Connective zwischen Cerebral- und hinteren Bauchganglien sich bei der fortschreitenden Lokalisierung der Ganglienzellen von den vorderen Bauchganglien getrennt haben.

Nunmehr ist also die weitere Homologie gegeben: die Bauchstränge der Amphineuren entsprechen der »Visceralkommissur« mit dem hinteren Ganglienpaar der Muscheln in ihrer Lage und in ihren Beziehungen zu den Seitensträngen.

Auf eine Würdigung der Beweisführung SPENGL'S wird später eingegangen werden. Hier sei nur bemerkt, dass die Visceralkommissur der Prosobranchier nicht dem entspricht, was SPENGL bei Lamellibranchiern als Visceralkommissur bezeichnet hat, daher möchte ich für jene Ganglien, welche bei diesen Thieren unter dem hinteren Schalen-schließer liegen, die bereits gebrauchte möglichst indifferente Bezeichnung »hintere Bauchganglien« vorschlagen.

Wenn also der Mantelrandnerv und die hinteren Bauchganglien der Muscheln ihre Homologa gefunden haben in den Seiten- und Bauchsträngen der Amphineuren, so bleibt noch die Frage nach einem Äquivalent der »Pedalganglien« zu beantworten. An der entsprechenden Stelle liegt bei *Proneomenia* ein gangliöser Schlundring. Wenn auch ein Unterschied darin begründet ist, dass mit dieser unteren Schlundkommissur die Bauchstränge zusammenhängen, während die Pedalganglien der Muscheln nur mit den Cerebralganglien in Verbindung stehen, so glaube ich doch hierin keinen Grund gegen eine Homologie beider Gebilde sehen zu dürfen, wie oben ausgeführt wurde.

Die Bauchstränge von *Proneomenia* bilden mit dem unteren Schlundringe ein zusammengehöriges Ganze, die vorderen ventralen Ganglien gehören zu beiden, und so gehören auch die beiden Ringe um den Verdauungstract bei *Arca* zusammen, und ihre Summe ist den

Pedalganglien anderer Mollusken homolog, da auch diese aus den Bauchsträngen der Amphineuren hervorgegangen sind.

Es ist zuerst die Verbindung mit den Seitensträngen, die für eine Homologie der hinteren Bauchganglien von *Arca* mit dem hinteren Theile der Bauchstränge spricht, und wenn dieser Grund meiner Ansicht nach das größte Gewicht besitzt, so werden wir bei Berücksichtigung der Innervierungsverhältnisse nur desto mehr die Richtigkeit einer solchen Auffassung erkennen. Die Bauchstränge von *Proneomenia* und von *Chiton* versorgen die Muskeln der ventralen Körperseite und des Fußes; dieselben sind bei den Amphineuren in der Länge des Thieres ziemlich gleichmäßig vom Vorder- bis zum Hinterende vertheilt, und dem entsprechend bilden ihre Innervierungscentren gangliöse Stränge ohne wesentliche Knotenbildung. Bei *Arca* sind diese Verhältnisse bedeutend verändert. Die Muskulatur des ventralen Hautmuskelschlauches, welche zur Lokomotion dient, ist nur im vorderen Theile stark entwickelt, in der hinteren Hälfte rückgebildet. Das System der Quermuskeln zerfällt in mehrere Abschnitte, welche durch ziemlich bedeutende Zwischenräume getrennt sind; der hinterste Theil ist am mächtigsten entwickelt, er besteht aus den dorsoventralen *Retractoires pedis posteriores* und dem horizontalen *Adductor posterior*; beide sind bei anderen Mollusken schwach entwickelt, meist wahrscheinlich ganz verschwunden. Diese Muskeln werden innervirt von den hinteren Bauchganglien; die vorderen *Retractoires pedis*, sowie die lokomotorische Muskulatur von den vorderen Bauchganglien, während der dorsale *Adductor anterior* sein Innervierungscentrum in den Cerebralganglien hat.

Für die vorderen Eingeweideganglien und den kleinen Schlundring habe ich bei *Arca* kein Homologon gefunden, doch scheint bei *Meleagrina* ein Rest erhalten zu sein in dem von MAYAUX<sup>1</sup> beschriebenen »Buccalganglion«. Auch für den Schlundring von *Chiton* scheint ein Homologon hier vorhanden zu sein. Ich will MAYAUX' Beschreibung hier beifügen. »Chez l'huitre perlière j'ai observé très-distinctement un filet nerveux naissant du cerveau entre les commissures cérébroïde et cérébro-pédi-euse et qui ne tarde pas à se bifurquer en deux rameaux, l'un antérieur aboutissant bientôt à une masse ganglionnaire allongée, mal limitée, mais assez volumineuse, d'où partent des nerfs nombreux qui se distribuent aux parois de l'oesophage et à la masse musculaire du pharynx. — Ce ganglion mérite tout-à-fait le nom de ganglion buccal. — Le second

<sup>1</sup> Sur l'existence d'un rudiment céphalique, d'un système nerveux stomato-gastrique et quelques autres particularités morphologiques de la Pintadine (*Meleagrina margaritifera*). Bull. de la Soc. Philomat. de Paris. Tome X.

rameau de la bifurcation se dirige transversalement et un peu en arrière, jusqu'à ce qu'il rencontre la branche similaire du côté opposé, à laquelle il s'unit. Il se forme alors une sorte de commissure jugulaire analogue à celle que M. LACAZE-DUTHIERS a décrit chez l'Haliotide.«

Die bisher angestellten Betrachtungen ergaben folgende Resultate: der Hauptschlundring der Amphineuren mit einem Theil der Bauchstränge entspricht dem der Lamellibranchier mit den Pedalganglien, die ich lieber vordere Bauchganglien nennen möchte, die Bauchstränge den hinteren Bauchganglien mit ihren Connectiven, die Seitenstränge dem Mantelrandnerv.

Wenn es weiter gilt, das Nervensystem der Prosobranchier auf das der Amphineuren zu beziehen, so muss zuerst wiederum entschieden werden, welche Formen die phylogenetisch ältesten sind, weil man sonst zu falschen Resultaten gelangen könnte. Es erscheint mir unzweifelhaft, dass die Rhipidoglossen in jeder Hinsicht den Amphineuren am nächsten stehen, und unter ihnen stellt Haliotis im Ganzen den niedersten Zustand dar. Dafür spricht eine ganze Reihe von Gründen. Haliotis zeigt nach WEGMANN<sup>1</sup> mehrfache Beziehungen zu Lamellibranchiern, unter Anderen die Zweizahl mehrerer Organe, die bei höheren Prosobranchiern unpaarig sind (Kiemen, Vorhöfe, BOJANUS'sche Organe), ein vom Enddarm durchbohrtes Herz, ein Coecum zwischen Magen und Darm, ferner ist die Entwicklung von Fissurella, welche man wegen ihrer scheinbaren Symmetrie für primitiver gehalten hat, ein Grund für meine Ansicht, da dieses Thier in gewissen Jugendstadien nach BOUTAN<sup>2</sup> wegen der gewundenen Schale und des Mantelschlitzes eher für eine kleine Haliotis gehalten werden könnte; endlich sind bei Haliotis im Nervensystem die Ganglienknotten noch sehr wenig abgesetzt, weniger als bei anderen Prosobranchiern — doch sicherlich ein primitives Verhalten. Darum halte ich mich für berechtigt, das Nervensystem der Haliotis zur Vergleichung mit dem der Amphineuren zu wählen (Taf. XVII, Fig. 6).

Ich habe das Nervensystem einer kleinen Haliotis tuberculata (von etwa 45 mm Länge) untersucht, nachdem ich das Thier in Querschnitte zerlegt hatte. Eine Anzahl der Durchschnitte durch das Nervensystem habe ich in Fig. 2 und 3 dargestellt, da ich glaube, dass nach der Be-

<sup>1</sup> Histoire naturelle des Haliotides. Arch. de zool. exp. et gén. II. série. tome II. 1884.

<sup>2</sup> Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. de zool. exp. et gén. II. série. tome III bis Suppl.

schreibung von LACAZE-DUTHIERS<sup>1</sup> und den Angaben BÉLA HALLER's noch Manches nicht genügend klar geworden ist.

Es fällt schon in den ersten Schnitten, welche den Schlundring getroffen haben, auf, dass dieser aus einer unteren Hälfte, welche stark mit Ganglienzellen besetzt ist, und einer oberen nicht gangliösen besteht; von jener gehen nicht weit von der Medianlinie entfernt zwei starke Nerven nach unten zu dem sensiblen Epithel an der Mundöffnung (Fig. 2 a) und geben ein Paar feine Zweige zum Vorderende der Kieferscheide ab. Die weiteren Schnitte zeigen, dass die obere Hälfte, welche durch eine Einsenkung von der unteren abgesetzt ist, einen kleineren Bogen beschreibt als die letztere, und dass diese ein zweites Nervenpaar zur Mundöffnung entsendet (Fig. 2 b und c). Nunmehr wird auch der obere Theil gangliös und vergrößert sich mehr und mehr; dabei tritt auch an ihm eine Längsfurche an der Innenseite auf, wodurch der Ring eine Sonderung in drei Abschnitte erkennen lässt, von denen der oberste zunächst die geringste Zahl von Ganglienzellen aufweist (Fig. 2 d). Allmählich nähert sich der starke gangliöse Tentakelnerv dem untersten Theile, welcher wieder einen starken Nerv zum Munde abgibt, ohne indessen den Tentakelnerv aufzunehmen; dieser ist zwar dem bezeichneten Theile dicht angelagert, zieht aber, ohne sich mit ihm zu verbinden, schräg an ihm vorbei und geht schließlich in den mittleren Theil des Ringes über (Fig. 2 e—g), an dem er eine starke Anschwellung verursacht. Der Sehnerv, welcher viel schwächer ist, hat sich dem Tentakelnerv genähert und, nachdem dieser mit dem Schlundring verschmolzen ist, zieht er noch eine Strecke weit an diesem nach hinten und geht in den oberen Theil des mittleren Abschnittes über; nach seiner Verschmelzung indessen ist die Grenze des oberen Abschnittes unter der Anschwellung des Augennerven gelegen, so dass es schwer zu entscheiden ist, von welchem der beiden Abschnitte der Nerv abgeht. Inzwischen hat sich ein Nerv, welcher von der sog. Krause kommt, dem Schlundringe genähert; auch er verschmilzt mit dem mittleren Abschnitte desselben (Fig. 2 k, l). Der oberste Theil ist jetzt der mächtigste geworden, und an dieser Stelle sind die »Cerebralganglien« gelegen; von ihm habe ich nur einen ziemlich schwachen Nerv jederseits abtreten gesehen, welcher nach oben zur Kopfhaut geht (Nerf cervical du cou nach LACAZE-DUTHIERS). Der unterste Theil hat noch zwei weitere Nerven auf jeder Seite zur Mundöffnung abgegeben.

Die drei beschriebenen Abschnitte des Schlundringes sind bisher

<sup>1</sup> Ann. des sciences nat. Zoologie. IV. sér. t. XII. 4859.

nur durch mehr oder weniger tiefe Furchen von einander abgegrenzt gewesen; jetzt trennt sich der unterste vollkommen von dem oberen Theile (Fig. 2 *m*) und nicht weit dahinter theilt sich auch dieser in eine kleine untere und eine größere obere Partie, von denen letztere zunächst noch gangliös bleibt (Fig. 2 *n*). Hier verbindet sich der unterste Abschnitt mit dem Connectiv des vorderen Eingeweideganglions, welches schon auf den vorhergehenden Figuren dargestellt wurde, und dann mit demselben Abschnitt der anderen Seite durch eine gangliöse Kommissur unter dem Schlunde, welche erst ein wenig nach hinten, dann nach vorn gerichtet ist, so dass die Querschnitte zuerst die Mitte, dann die seitlichen Theile treffen (Fig. 2 *o*, *p*).

Diese Kommissur ist vergleichend-anatomisch von hoher Bedeutung, und um so mehr ist ihr Vorhandensein hervorzuheben, da dieses bisher nicht genügend gewürdigt und von BÉLA HALLER bestritten ist. Dieser Forscher sagt (*Marine Rhipidoglossen*, I, p. 5 und 6), dass die Cerebralganglien bei *Haliotis* und *Fissurella* einen hinteren Fortsatz haben, dessen Nerven bei *Haliotis tuberculata* »jederseits die vordere laterale Fläche des Mundbodens« versorgen und »spärliche Äste auch an die Unterlippe« abgeben. »Eine Verbindung der beiderseitigen Theile ist jedoch nicht vorhanden«, während nach LACAZE-DUTHIERS der Endast sich mit dem der anderen Seite verbindet. Bei dem von mir untersuchten Thiere ist also, wie wir sahen, eine gangliöse untere Schlundkommissur vorhanden. Auch hierin sehe ich einen Beweis für meine Ansicht, dass *Haliotis* phylogenetisch tiefer steht als die anderen Prosobranchier, weil diese untere Schlundkommissur genau der von *Chiton* entspricht, während sie bei den anderen Gastropoden sich rückgebildet hat. Die Homologie dieser Gebilde bei *Chiton* und *Haliotis* ist so klar, dass sie kaum eingehend begründet zu werden braucht; der Hauptgrund dürfte außer der Lage die Verbindung mit den Connectiven zu dem vorderen Eingeweideganglion sein, welche bei beiden von den seitlichen Verdickungen der unteren Schlundkommissur entspringen. Von *Fissurella* giebt BÉLA HALLER an, dass diese Connective von den Pleuralganglien entspringen und neben dem Cerebropleuralconnectiv verlaufend durch die Cerebralganglien hindurchtreten. Ein solches Verhalten habe ich bei *Haliotis* nicht wahrnehmen können.

Der ventrale Abschnitt des oberen Schlundringes, welcher sich in die untere Schlundkommissur fortsetzt und so einen geschlossenen Ring bildet, dürfte als das Centrum für den Rüssel zu bezeichnen sein, da seine Nerven dessen Sinnesorgane und Muskeln versorgen, der mittlere nimmt die Nerven der Tentakel, der Augen und der Krause

auf; über die Bedeutung des dorsalen Abschnittes bin ich nicht ins Klare gekommen, da das eine Paar schwacher Nerven, die ich von ihm allein habe abgehen gesehen, seine Bedeutung kaum erklären dürfte.

Die Fortsetzungen der beiden letzten Theile bilden die Connective zu den Pleuropedalganglien. Das untere ist als Cerebropedalconnectiv anzusehen; es giebt noch weitere Nerven zur Krause ab, und jederseits einen zu den ventralen Theilen des Kropfes (?), weiter hinten einen, der zwischen Leibeswand und Kropf hinaufzieht; dieses Paar ist unsymmetrisch, da der rechtsseitige Nerv von der Außenseite, der linke weiter hinten von der Innenseite des Cerebropedalconnectivs entspringt.

Das obere Connectiv ist das cerebropleurale. Beide werden, nachdem sie eine Strecke weit keine Zellen enthalten haben, wiederum gangliös und vereinigen sich mit einander (Fig. 3 a), alsdann mit den vorderen Pedalnerven (Fig. 3 b) und weiter mit dem entsprechenden Theile der anderen Seite durch die Pleuralkommissur, über welcher die Otocysten sichtbar werden (Fig. 3 c). Von diesen treten die Nerven seitwärts ab, ziehen ein wenig nach hinten und gehen in die Winkel zwischen den Pleuralganglien und deren Kommissur über (Fig. 3 e, ac). Von einer Verbindung mit den Cerebralganglien durch Nerven, welche den Cerebropedalconnectiven angelagert sind, wie bei *Fissurella*, war nichts zu bemerken. Kurz vor den Otocysten geht ein Nervenpaar von den mittleren Theilen der Pleuralganglien nach oben ab, von denen der linke zwischen Kropf und Leibeswand, der rechte zwischen jenem und dem Darm verläuft. Die Pleuralkommissur ist nicht bloß sehr stark, sondern sie ist auch in der Mitte angeschwollen, und da sie stark gangliös ist, so kann sie als ein mittleres Ganglion angesehen werden. Die Durchschnitte dieses Theiles sind x-förmig, wie Fig. 3 c—f zeigen. Aus den seitlich von der Pleuralkommissur gelegenen Theilen entspringen die beiden Mantelnerven, zuerst der linke, etwas weiter hinten der rechte (Fig. 3 e, f), und die oberen Abschnitte der Ganglienmasse lösen sich dann ab (Fig. 3 g), um schräg nach hinten und oben zu ziehen: die Anfangsstücke der Visceralkommissur. Diese ist ein starker gangliöser Strang, der sich nach der Abtrennung von der Pleuropedalmasse nicht wesentlich verjüngt, was schon bei *Fissurella* nach BÉLA HALLER in viel höherem Maße der Fall ist. Nicht weit hinter der Pleuralkommissur liegt die erste Pedalkommissur; jene verbindet die oberen Theile der Ganglienmasse, diese die unteren, wodurch sie eben so wie die folgenden sich wesentlich von der ersteren unterscheidet.

Dass von dem unteren Abschnitte der Pedalstränge ein reiches Netzwerk gangliöser Nerven abgeht, welches sich im Fuße oberhalb der Sohle verzweigt und mit den hier befindlichen Sinneszellen in

Verbindung steht, ist zur Genüge bekannt, eben so dass der obere Abschnitt, der aber mit dem unteren einen Strang bildet, die Nerven zur Krause abgiebt, welche gleichfalls gangliös sind und ein vielfach verzweigtes Netz bilden.

Von dem hufeisenförmigen vorderen Eingeweideganglion gehen mehrere starke Nerven nach vorn zum Mundhöhlendache und zum Ösophagus und dessen Drüsen; je einer von den vorderen Enden des Ganglions, ein anderer etwas weiter hinten von der Oberseite (Fig. 2 l), dann noch eine Anzahl schwächerer von den hinteren und mittleren Theilen desselben. Offenbar sind dies die Hauptnerven des Ganglions, daher es hauptsächlich als das Innervationscentrum für den Ösophagus anzusehen ist. Ein starker Nerv geht nach unten in die Buccalmuskulatur (Fig. 2 n), giebt an diese Zweige ab, biegt dann nach hinten um und mag, wie BÉLA HALLER angiebt, schließlich den Kropf und das vordere Ende des Peritoneums versorgen; ich habe die Endigung nicht gesehen. Von der Unterseite des mittleren Theiles des vorderen Eingeweideganglions geht ein Nervenpaar ab zu den Seiten der Radulascheide und ein Paar von der Hinterseite desselben Theiles, das sich über der Radulascheide verzweigt.

Nerven vom Schlundringe zur Buccalmuskulatur habe ich nicht gesehen, sondern nur eine Versorgung derselben durch die Zweige des so eben beschriebenen Nerven vom vorderen Eingeweideganglion und durch einen Nerv, der von den Connectiven dieses Ganglions abgeht. Wo diese sich mit dem Schlundringe vereinigen, da entspringt ein Nerv (Fig. 2 o), der sich über und unter dem ventralen Blindsack des Mundes, dem Subradularhöcker nach BÉLA HALLER'S Bezeichnung, verzweigt.

Die Ähnlichkeit des hier beschriebenen Schlundringes von *Haliotis* mit dem von *Chiton* ist sehr groß, und es kann an ihrer Homologie im Ganzen nicht gezweifelt werden. Die ventralen Theile desselben versorgen bei beiden Thieren den Rüssel, die dorsalen bei *Chiton* den Mantel, bei *Haliotis* die Sinnesorgane der Krause, die außerdem freilich ihre eigenen Ganglien haben. Weniger sicher ist eine Homologie der Cerebralganglien von *Haliotis* und Amphineuren. Wir haben gesehen, dass die von *Proneomenia* an einander liegen, dass bei *Chiton rubicundus* an derselben Stelle ein Paar Anschwellungen zu finden sind, und so liegen auch die Cerebralganglien der *Polycladen* unmittelbar an einander. Dass ein solches Verhalten als ein primäres zu bezeichnen ist, halte ich für unzweifelhaft. Es erscheint mir nicht recht wahrscheinlich, dass diese beiden Knoten sich so weit von einander entfernen sollten, dass sie durch eine lange obere Schlundkommissur getrennt

werden, wie bei *Arca* und *Haliotis*. Diese Kommissur ist bei *Haliotis* nicht eigentlich eine solche, da sie eben so wie die Cerebralganglien stark mit Ganglienzellen durchsetzt ist und Nerven abgiebt, nicht so bei *Arca*. Ich glaube, dass die Verhältnisse, welche wir bei *Neomenia* und *Chiton* finden, Übergänge darstellen von *Proneomenia* zu den Mollusken, die wir hier betrachten. *Neomenia* hat wie *Proneomenia* eine Anschwellung in der Mitte des oberen Schlundringes, die Cerebralganglien, außerdem aber eine solche auf jeder Seite neben dem Schlunde, von denen die Seitenstränge abgehen; diese entsprechen den Abgangsstellen der Seitenstränge von Chitonen, außerdem aber auch ohne Zweifel den Cerebralganglien von *Haliotis* und *Arca*; sie stellen also eine Art sekundärer Cerebralganglien dar. Dass dieselben mit den Pleuralganglien der Prosobranchier nichts gemein haben, erscheint mir zweifellos; da diese noch bei *Haliotis* nur ein Theil der Bauchstränge sind, so könnten ihnen nur die unteren Schlundganglien von *Neomenia* und *Proneomenia* entsprechen, welche bei *Chiton* keine deutlich abgesetzten Knoten sind. Ihre Ausbildung bei den Prosobranchiern hängt mit der Gestaltung der Mantelnerven und der Entstehung der Visceralkommissur zusammen, welche beide von dem vorderen Theile der Pedalstränge entspringen. Ähnlich ist auch die Ansicht von *BÉLA HALLER*, der (*Morph. Jahrbuch XI*, p. 393) sagt, der Pleurocerebraltheil der Pedalstränge sei ein concentrirter Abschnitt der letzteren und fehle bei den Chitonen.

Die primären Cerebral- oder oberen Schlundganglien bilden sich bei den Prosobranchiern und den Lamellibranchiern zurück in Folge einer Rückbildung der Sinnesorgane, die sie innervirten. Bei den Muscheln könnte vielleicht die Ontogenie noch eine Spur dieser primären Centren erkennen lassen; bei *Chiton rubicundus* versorgen sie hauptsächlich die Kopffalte und die Sinnesorgane an der Mundöffnung, und ähnlich ist das Verhalten von *Haliotis*, während die Tentakel- und Augennerven neben dem Schlunde entspringen.

Die sekundären Cerebralganglien können sich bei höheren Thieren wieder einander nähern, so bei den siphoniaten Muscheln und bei höheren Prosobranchiern, wodurch sie den primären Verhältnissen ähnlich werden. Es scheinen aber die Gehirnaugen der Polycladen bei Mollusken keine Homologa zu haben, eben so wenig wie die über den oberen Schlundganglien stehenden Tentakel, wenigstens scheint mir das aus dem Fehlen dieser Sinnesorgane bei den Amphineuren und ihrer veränderten Lage und Gestaltung bei den Prosobranchiern zu folgen.

Bei den Lamellibranchiern sind, wie wir gesehen haben, die Cere-

bralganglien mit den beiden ventralen Ganglienpaaren, deren Summe den Bauchsträngen von *Haliotis* homolog ist, durch zwei Connective jederseits verbunden; ein entsprechendes Verhalten ist auch bei Prosobranchiern gegeben, da bei ihnen gleichfalls die Cerebral- und Pleuropedalganglien durch zwei Paar Connective zusammenhängen. Da eine solche doppelte Verbindung dieser Centren in beiden Molluskenklassen vorkommt, so wird man wohl annehmen dürfen, dass bei der gemeinsamen Stammform der Grund davon zu suchen ist.

Vergleichen wir die Muskeln der Prosobranchier mit denen der Lamellibranchier, so erklären sich die Abweichungen durch die Rückbildung der meisten Quermuskeln bei den ersteren, von denen nur das eine Paar stark entwickelt ist, die sogenannten Schalenmuskeln, die wegen ihrer Lage zu den Pedalsträngen mit keinem der Transversalmuskeln von *Arca* in eine engere Homologie zu bringen sind. Die lokomotorischen Muskeln werden von den Pedalsträngen innervirt, und so sind diese nach den Innervierungsverhältnissen in den Hauptzügen den vorderen Bauchganglien von *Arca* homolog. Wir müssen aber bei dem Vergleiche, wie gesagt, auch hier die Verhältnisse der Amphineuren zum Ausgang nehmen und von diesen die von *Arca* durch starke Ausbildung der genannten hinteren Transversalmuskeln, die von Prosobranchiern durch deren Rückbildung erklären, und entsprechend sind hier deren Innervierungscentren rückgebildet und, wenn überhaupt noch vorhanden, mögen sie im hintersten Theile der Pedalstränge zu suchen sein.

Es handelt sich für mich hauptsächlich um die Frage nach einem Äquivalent der Seitenstränge bei *Haliotis*, und man wird nach den bisherigen Auseinandersetzungen wohl nicht zweifelhaft sein können, wo dieses zu suchen ist. Erinnern wir uns daran, dass die Seitenstränge ursprünglich mit Sinnesorganen in Zusammenhang gestanden haben, die den Körper seitlich umsäumten, so werden wir, wie ich glaube, an nichts Anderes denken können, als an die sogenannte Krause von *Haliotis*. Diese ist eine starke Hautfalte mit zahlreichen grünen Tentakeln und einer großen Anzahl brauner Fortsätze von unregelmäßiger Form; jene stehen hauptsächlich am oberen und unteren Rande, auch vereinzelt auf der Mitte (Fig. 5) und haben Ähnlichkeit mit den Manteltastern, welche aus den Schalenlöchern hervorgestreckt werden. Sie sind eben so wie die beiden Kopffühler mit einer großen Menge von Zotten besetzt, wie solche von FLEMMING bei *Trochus* beschrieben sind. Diese enthalten Muskelfasern, welche den Tentakel strahlenförmig durchziehen und die Zöttchen zu verkürzen im Stande sind. Das Epithel an der Spitze derselben ist hoch und enthält zwischen den Stützzellen

eine Anzahl von Sinneszellen und einige dünne und langgestreckte Drüsenzellen. Am Grunde der Falte, welche vorn an den zwei großen Fühlern endigt, verläuft ein starkes Gefäß.

Bei *Haliotis* sehr mächtig entwickelt bilden sich bei den anderen Rhipidoglossen die Tentakel allmählich zurück; bei *Fissurella* sind sie noch zahlreich, während die Seitenfalten verschwunden sind, und sie tragen am Grunde die »Seitenorgane«. Diese beschreibt BÉLA HALLER, der sie entdeckt hat, außer bei *Fissurella* nur bei Trochiden. Ich habe solche Sinnesorgane auch bei *Haliotis tuberculata* aufgefunden (Fig. 6). Sie liegen am Grunde der untersten Taster an deren Ventralseite, also auf der Unterseite der Krause, während ich an den oberen und mittleren Tastern nichts dergleichen gesehen habe. Innervirt werden diese Seitenorgane von einer Abzweigung (*n*) des gangliösen Tentakelnervs (*tn*), die sich unter dem Epithel verzweigt; sie enthält, wie ich bei guter Färbung gesehen habe, zahlreiche Ganglienzellen. Das Sinnesepithel ist durch seine Höhe — von  $40 \mu$  in der Mitte — ausgezeichnet. Nach BÉLA HALLER liegen die Kerne bei *Fissurella* in zwei Zonen; von ihnen sollen die unteren zu Stützzellen, die oberen zu Sinneszellen gehören. Bei *Haliotis* liegen die unteren ovalen Kerne in mehreren Schichten über einander, die äußeren mehr gestreckten in einer Reihe unter der Oberfläche. Die über den Kernen gelegenen Zellenden enthalten ein bräunliches Pigment. Bei dem jungen Thiere, dessen Nervensystem ich oben beschrieben habe, konnte ich sehr deutlich die Sinneszellen erkennen, deren fadenförmige innere Enden zwischen den Stützzellen hindurchzogen. Über die percipirenden Fortsätze kann ich nichts Genaues angeben; nach meinen Präparaten lässt sich diese Frage nicht entscheiden; BÉLA HALLER beschreibt nur kurze Spitzen an den Sinneszellen.

Die Seitenorgane von *Fissurella* scheinen nur durch die Taster geschützt zu werden, indem diese sich nach unten legen und die Sinneshügel bedecken. Die von *Haliotis* haben ihren eigenen muskulösen Apparat, durch welchen sie zurückgezogen und vorgewölbt werden. Die erstere Funktion haben Muskelfasern, die den Epithelzellen parallel verlaufen und sich mit ihren verzweigten Enden der unteren Epithelgrenze anheften, die letztere Funktion unter dem Sinneshügel nach dem Rande der Krause verlaufende Tangentialmuskeln, durch deren Zusammenziehung das Sinnesorgan erhoben wird; bei starker Kontraktion ragt es als Falte über seine Umgebung hervor. Die Muskelfasern scheinen von feinen Abzweigungen des Nerven versorgt zu werden, so dass sie wahrscheinlich reflektorisch in Thätigkeit versetzt werden, sobald das Sinnesepithel gereizt wird.

In der Umgebung der Sinnesorgane befinden sich zahlreiche flaschenförmige Drüsen im Epithel, welche durch Boraxkarmin stark gefärbt werden und welche auch sonst in der Haut vorkommen.

Die Zahl der am Rande der Krause befindlichen Seitenorgane von *Haliotis* ist sehr bedeutend, da sie derjenigen der Taster an der Unterseite der Krause entspricht.

Ein Umstand von hohem Interesse scheint mir der zu sein, dass diese beschriebenen Sinnesorgane bei *Haliotis tuberculata* nicht auf die Stellen beschränkt sind, die ich bisher bezeichnet habe, sondern dass sie auch an anderen Orten vorkommen. Ich habe sie gefunden auf der Unterseite der Krause etwa in der Mitte zwischen Rand und Ansatzlinie, auf den Seitenflächen des Fußes, auf der Kopffalte, die zwischen den Ommatophoren verläuft, und an den Seiten des Kopfes. Daraus folgt also, dass ihr Vorkommen weder an die Taster, noch überhaupt an die Krause gebunden ist.

Bei höheren Prosobranchiern scheinen die Tentakel und Seitenorgane ganz zu verschwinden. Die beiden großen Tentakel am Kopfe von *Haliotis* zeigen denselben Bau wie die der Krause, und sie schließen sich in jeder Beziehung, auch durch die Innervierungsverhältnisse so eng an diese an, dass ich zu der Annahme gekommen bin, dass sie ursprünglich nichts Anderes sind, als die vorderen Endtentakel der Krause. Die Augen von *Haliotis*, welche unmittelbar an diesen großen Tentakeln gelegen sind, könnten, da sie aus dem früher angegebenen Grunde im Vergleich zu den »Gehirnaugen« der Polycladen Neubildung sein dürften, auch zur Krause gehören, und dann mögen sie den Augen der Chitonlarve und den beschriebenen von *Arca* homolog sein. Auch könnte vielleicht der Besatz der Kopffalte mit Sinnesorganen, welche den Seitenorganen der Krause ähnlich sind, dafür sprechen, dass diese Falte gleichfalls zur Krause gehört.

Der Mantel der Prosobranchier mit den Sinnesorganen an seinem Rande ist, wie ich schon früher ausführte, eine jüngere Bildung entsprechend der sekretorischen Mantelfalte der Muscheln, während der sensoriiellen Falte dieser Thiere die Krause entspricht. Die in ihrer ganzen Organisation so primitive *Haliotis* wird doch gewiss die so stark entwickelte Krause nicht neu erworben haben — bei *Fissurella* tritt sie nach BOUTAN'S Zeichnungen recht früh auf — und mir scheint die Homologie mit der sensoriiellen Mantelfalte der Muscheln geringe Schwierigkeit zu bieten.

Bekanntlich hat LACAZE-DUTHIERS und seine Schule, auch H. von IHERING bereits eine ähnliche Ansicht ausgesprochen, dabei sind diese Forscher aber bezüglich der gangliösen Centren, die zu den Sinnesor-

ganen der Krause gehören, meiner Ansicht nach nicht auf dem richtigen Wege. Nach ihnen sollen diese Centren in den Pedalsträngen zu suchen sein; ich halte das für eben so falsch, als die Centren für die Sinnesorgane des Mantelrandes der Muscheln in den Cerebral- und den hinteren Bauchganglien zu suchen, wie das allerdings bisher geschehen ist. Hier ist es der gangliöse Mantelring, dort sind es die gangliösen Bestandtheile der Krause, welche die Centren der Sinnesorgane bilden — bei *Fissurella* hat ja BÉLA HALLER kleine Ganglien am Fuße jedes Tentakels beschrieben, und bei *Haliotis* sind die Nerven der Krause in und unter den Tentakeln gangliös. Dieselben bilden wie bekannt, ein reich verzweigtes Netzwerk und dieses halte ich für homolog mit den Seitensträngen von *Chiton*.

Die Auffassung von LACAZE-DUTHIERS und H. VON IHERING ist von SPENGLER, BÉLA HALLER und PELSENER<sup>1</sup> mit Recht zurückgewiesen worden, da die Pedalstränge nicht getheilt sind, doch ändert sich das ganz und gar durch meine Anschauung von der Innervirung der Seitententakel. Die Krause ist eine Bildung, welche so wenig mit dem Fuße wie mit dem Mantel zusammengehört, und welche phylogenetisch älter ist als beide, da sie wie gesagt den Seitenrändern der Polycladen entspricht, unter welchen der Fuß und über welchen der Mantel der Prosobranchier entstanden ist. Aus der Übereinstimmung der Manteltaster mit denen der Krause kann eben so wenig auf eine Zusammengehörigkeit beider Gebilde geschlossen werden, wie aus der Ähnlichkeit der Seitenorgane der Krause mit denen am Fuße darauf, dass jene zu diesem gehört.

Wir erhalten also das Resultat: die Seitenstränge der Amphineuren sind homolog den gangliösen Bestandtheilen der Krause der Rhipidoglossen. Dazu stimmt auch sehr gut die Verbindung mit den Bauchsträngen durch eine Vielzahl von Nerven, und wenn auch jenes Merkmal, welches den Seitensträngen der Amphineuren zukommt, der hintere Zusammenhang über dem Darm uns bei Prosobranchiern wegen der Verschiebung des letzteren im Stiche lässt, so halte ich doch die ausgesprochene Homologie für zweifellos.

H. VON IHERING gebraucht für die Seitenstränge der Amphineuren die Bezeichnung »primäre Pallialnerven«; diese ist nach den obigen Auseinandersetzungen nicht ganz unzutreffend, da diese Nerven den Pallialnerven der Muscheln homolog sind, und man könnte den Mantel der letzteren eben so wie die Krause der Rhipidoglossen als ein primäres Pallium, den Mantel der Prosobranchier dagegen als ein sekundäres

<sup>1</sup> Sur la valeur morphologique de l'épipodium des Gastéropodes rhipidoglosses. Comptes rendus Ac. Sc. Paris. T. CV.

bezeichnen, und die gangliösen Nerven des ersteren wären gleichbedeutend mit den Seitensträngen. Wenn aber H. VON IHERING sagt, dass »die Pedalganglien der höherstehenden Arthrocochlidien« die primären Pallialnerven enthalten, so ist zu bemerken, dass die letzteren hier vielmehr mit den Sinnesorganen des primären Palliums verschwunden sind, und dass die Pedalganglien nirgends eine solche Palliopedalmasse bilden, wie H. VON IHERING annimmt, weil, wie früher angegeben wurde, die primären Pallialnerven bei Fissurella, die von IHERING hauptsächlich berücksichtigt, eben so bei anderen Rhipidoglossen, durch die Summe der Seitenganglien dargestellt werden.

SPENGLER hat auf Grund eines Sinnesorgans, welches in inniger Beziehung zu den Kiemen steht, des »Geruchsorgans«, die Homologien der Nervensysteme der Mollusken zu begründen gesucht; wenn er dabei zu Resultaten gelangt ist, die ich für unrichtig halte, so hat das darin seinen Grund, dass er von den Prosobranchiern ausgeht und auf die Bestandtheile des Nervensystems dieser Thiere die der anderen Mollusken bezieht. In Folge davon konstruirt SPENGLER ein Urmollusk, dessen Nervensystem »aus drei Paar periösophagealen Ganglien bestand, die durch je drei Connective und drei Commissuren verbunden waren; von diesen war die die beiden Pleuralganglien verbindende Visceralkommissur 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 epitheliales Sinnesorgan (Geruchsorgan) eintrat« (l. c., p. 367). Wenn man davon das Nervensystem von Chiton oder auch das von Haliotis herleiten will, so kommt man unzweifelhaft vom höheren Zustande zum niederen zurück, anstatt umgekehrt.

Sodann bietet ein einzelnes Sinnesorgan doch wohl auch nicht einen so sicheren Anhalt, wie SPENGLER annimmt. Gerade die Kiemen- und die Eingeweidenerven gewähren bei Mollusken ein so wechselndes Bild, dass ich sie für ungeeignet halte, als Grundlage für Homologien zu dienen. Es scheint vielleicht auf den ersten Blick in lebhaftem Widerspruch mit den von mir begründeten Homologien zu stehen, dass die Nerven, welche zu den Eingeweiden, hauptsächlich zum Tractus renopericardialis und zu den Kiemen gehen, bei Chiton aus den Seitensträngen, bei Arca aus den Bauchsträngen, bei Haliotis aus der Visceralkommissur entspringen, welche weder den Bauch- noch den Seitensträngen homolog sein soll, jedoch glaube ich dieses verschiedene Verhalten ganz gut erklären zu können, wenn wir wiederum auf unser

Urmollusk zurückgehen. Freilich ist dieses nicht Chiton, auch nicht *Proneomenia*, aber durch folgende Erwägungen werden wir uns dasselbe vorstellen können (Taf. XVII, Fig. 4). Die Kiemen, denen SPENGLER ja so viel Werth beilegt, fehlen bei *Proneomenia*; die von Chiton werden später besprochen werden. Wie schon von mehreren Forschern betont ist, müssen wir für das Urmollusk ein Paar in der Nähe des Afters stehende Kiemen annehmen. Solche sind bei *Haliotis* unverkennbar vorhanden, eben so bei *Arca*. Diese Kiemen hatten wohl sicherlich ihr selbständiges Innervationscentrum, ein Ganglion mit dem von SPENGLER beschriebenen Sinnesorgan. Dieses Ganglion hat zwischen Bauch- und Seitensträngen gelegen und mit dem zwischen beiden befindlichen Nervenplexus zusammengehungen.

Ähnlich verhält es sich mit den Innervationscentren der Eingeweide. Es sind bei verschiedenen niedrig stehenden Mollusken kleine Ganglien beschrieben worden, welche den Eingeweiden unmittelbar anliegen, und welche meiner Auffassung nach aus dem Gewebe dieser Eingeweide durch Konzentration eines Ganglienzellenplexus entstanden sind. Solche Visceralganglien sind hauptsächlich bei Opisthobranchiern beschrieben; ALDER und HANCOCK haben bei *Doris* »sympathetic ganglions« des Herzens, der Kiemen, des Magens und der Genitalorgane gefunden, BÉLA HALLER beschreibt am Magen von Chiton zwei kleine Ganglien, und am Herzen mehrerer Mollusken ist entweder ein Ganglienzellenplexus oder ein Paar kleine Ganglien bekannt. Auch durch physiologische Experimente, die EMILE YUNG<sup>1</sup> und BIEDERMANN<sup>2</sup> angestellt haben, wird bewiesen, dass das Herz von Lamellibranchiern und Pulmonaten durch nervöse Elemente, welche in seinen Wandungen gelegen sind, aktiv erhalten wird. Wegen der großen Schwierigkeit, diese Ganglien zu finden, dürften sie in anderen Fällen nicht gesehen sein, ich halte sie aber für weit verbreitet und sehe in ihnen die Innervationscentren der Eingeweide. Auch sie haben ursprünglich mit dem Nervengeflecht in Verbindung gestanden, welches Bauch- und Seitenstränge verband. Ein Rest des beschriebenen Verhaltens scheint mir übrig geblieben zu sein in dem von BÉLA HALLER erwähnten Zusammenhange eines »Nierennerven«, der von den Seitensträngen entspringt, mit den Bauchsträngen; hier hängt also die Niere auch mit letzteren nervös zusammen. Bei *Proneomenia* ist die Innervation des Herzens und Genitalapparates nicht sicher festgestellt.

<sup>1</sup> De l'innervation du coeur chez les Lamellibranches. Arch. de Zool. exp. et gén. t. IX. 1884.

<sup>2</sup> Vgl. BÉLA HALLER, Die Morphologie der Prosobranchier. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIV. p. 437.

Bei der Rückbildung des Nervenplexus mussten Verbindungen der Eingeweideganglien mit dem Centralnervensystem übrig bleiben und je nach der verschiedenen Gestaltung des Körpers, das heißt je nachdem die Seitenstränge sich mehr einander näherten, wie bei Amphineuren, oder sich von einander und von den Eingeweiden entfernten, wie bei Arca, waren es entweder die Seitenstränge oder die Bauchstränge, von denen dann die Eingeweidenerven abgingen, oder es entstand eine Neubildung, wahrscheinlich aus dem Plexus: die Visceralkommissur der Prosobranchier, welche auch mit den Kiemenganglien in Verbindung getreten ist. Ich will hier betonen, dass sowohl bei Arca als auch bei Haliotis die Kiemenganglien durchaus selbständig geblieben sind, da sie dort von den hinteren Bauchganglien deutlich abgesetzte gangliöse Nerven, hier ein Paar Ganglien bilden, die der Visceralkommissur nicht eingelagert sind. Das stimmt, wie ich glaube, ganz gut mit der Ansicht überein, dass der zwischen Bauch- und Seitensträngen gelegene Plexus, aus dem bei Haliotis die Visceralkommissur hervorgegangen sein dürfte, während er sich bei Arca mit den Bauchsträngen vereinigt hat, von vorn herein mit den selbständigen Kiemenganglien in Verbindung gestanden hat.

Die Visceralkommissur ist bei Haliotis ein gangliöser Nerv, welcher von den Pleuralganglien abgeht und in der Mitte eine Anschwellung zeigt, das »hintere Eingeweideganglion«; erst bei höheren Prosobranchiern bilden sich die beiden Ganglienknotten Sub- und Supraintestinalganglion heraus. Diese Visceralkommissur wollte SPENGLER bei anderen Mollusken nachweisen, wo sie meiner Ansicht nach gar nicht vorhanden ist. Dass die Seitenstränge der Amphineuren derselben nicht entsprechen, erscheint mir zweifellos; auch SPENGLER hat sich über die verschiedene Lage zum Darm schwer hinwegsetzen können. Eben so sind ihr die hinteren Bauchganglien der Muscheln nicht homolog, wenn auch vermuthlich in diesen Centren die gangliösen Bestandtheile der Visceralkommissur zu suchen sind.

Auch BÜTSCHLI sagt (l. c., p. 205): »Die Visceralkommissur der Gastropoden — liegt in dem Nervensystem der Chitonen nicht vor«, eben so aber auch nicht in dem der Lamellibranchier nach meiner Anschauung, sie ist »eine Weiterentwicklung über dieses hinaus«.

Ich hebe hier nochmals hervor, dass die hinteren Bauchganglien der Lamellibranchier sich nicht auf die Ganglien der Visceralkommissur von Prosobranchiern zurückführen lassen, weil jene durch die Innervierung der großen Transversalmuskeln und hauptsächlich durch die Verbindung mit den Seitensträngen wesentlich verschiedene Verhältnisse zeigen, und es scheint mir durch nichts bewiesen zu sein, dass die Lamel-

libranchier den Prosobranchiern näher stehen als den Amphineuren. Die Ähnlichkeit zwischen den hinteren Bauchganglien und der Visceralkommissur ist dadurch bedingt, dass die ersteren neben anderen ähnliche Bestandtheile enthalten wie die letztere, und bei Chiton sind solche in die Seitenstränge aufgenommen.

Nehmen wir also die Seitenstränge von Chiton für ein Homologon der Seitenganglien von Rhipidoglossen, so ergibt sich auch die Homologie zwischen den Kiemen der ersteren und den Seitentastern der letzteren, welche nach Lage und Innervirung vollkommen mit einander übereinstimmen. Die Familie der Patelliden zeigt Verhältnisse, welche diese Ansicht bestätigen, denn es kommen hier theils Homologa der Chitonkiemen, theils solche derjenigen von Rhipidoglossen vor, wie schon ganz richtig von H. VON IHERING erkannt ist, welcher (l. c., p. 82) schreibt: »Die Epipodialkiemen der Patelloideen sind den Kiemen der Chitoniden und den Epipodialanhängen der Haliotiden, Trochiden etc. homolog, wobei es unentschieden bleibt, ob es sich um Homogenie oder Homöogenie handelt.« SPENGLER hat diesen Punkt nicht genügend beachtet und hat die Kiemen von Chiton und von Rhipidoglossen für homolog gehalten, wenigstens scheint das aus seiner Homologisirung der »Geruchsorgane« hervorzugehen. Solche Sinnesorgane hat BÉLA HALLER bei Chitoniden nicht gefunden und bestreitet deren Vorhandensein.

Ich brauche wohl nicht ausdrücklich zu bemerken, dass die Kiemen von Chiton als umgewandelte Seitencirren vergleichend-morphologisch ganz andere Gebilde sind, als die beiden Abdominalkiemen des Urmollusks, welche bei Rhipidoglossen am besten erkennbar sind. Die Taster sind offenbar die primäre Form der Seitencirren, denn man kann sich nicht gut vorstellen, wie aus Kiemen Tentakel werden können, während das Umgekehrte sehr wohl denkbar ist, denn die Taster mit ihren Zotten haben eine große Oberfläche, auch eine reichliche Versorgung mit Blut, so dass bei einer Rückbildung der Tastfunktion die respiratorische Nebenfunktion zur Hauptsache werden konnte. Es mag auch die Verbindung der beiden Abdominalkiemen mit Sinnesorganen darauf hinweisen, dass sie gleichfalls ursprünglich Tentakel gewesen sind.

Auf die Veränderungen, welche das Nervensystem in der Reihe der Prosobranchier erfahren hat, einzugehen, ist nicht Sache der vorliegenden Untersuchung; SPENGLER und neuerdings BÉLA HALLER, BOUVIER und Andere haben auf Grund eingehender Studien die Homologien dargestellt. Es sei nur noch einmal wiederholt, dass in der Reihe der Rhipidoglossen das System der Seitenorgane sich rückbildet und weiterhin meist ganz oder doch zum größten Theil verschwunden ist.

In der formenreichen Gruppe der Opisthobranchier oder nach von IHERING'S Bezeichnung der Ichnopoden ist es augenblicklich noch unmöglich mit einiger Sicherheit die primitivsten Thiere zu bezeichnen, welche man mit *Arca* und *Haliotis* zusammenstellen könnte, und auch sonst ist in ihrer Organisation Manches noch so unklar, dass ich wenig über sie angeben kann. Es ist nicht einmal sicher zu entscheiden, ob ihre Cerebralganglien denen von *Proneomenia* oder denen von *Haliotis* entsprechen. Im Allgemeinen zeigt das Nervensystem durch die starke Konzentration einen ziemlich vorgeschrittenen Zustand, ähnlich wie er bei höheren Prosobranchiern sich findet, während in anderen Punkten, vor Allen in dem Mangel der Drehung der Visceralkommissur, sich ein tieferstehendes Verhalten kund giebt. Jedenfalls kann man weder die Prosobranchier von den Ichnopöden, noch diese von jenen ableiten und wo der Anknüpfungspunkt der letzteren an den Stammbaum der übrigen Mollusken liegt, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Von Seitenorganen ist bei Opisthobranchiern nichts bekannt. Bei manchen erhält man auf Querschnitten Bilder, welche dafür zu sprechen scheinen, dass Seitenorgane vorliegen, so habe ich bei *Philine aperta* und bei *Bulla hydatis* an den Seiten des Kopfes zwischen Fuß und Mantel Sinnesepithelien gefunden; dieselben werden jederseits von einem ansehnlichen Ganglion (Fig. 43) innervirt, welches dem Tentakelganglion anderer Opisthobranchier nach seiner Lage entspricht, da es sich seitlich an die Cerebralganglien anschließt. Was aber hier das ursprüngliche Verhalten ist und ob die Tentakel denen von Prosobranchiern entsprechen, wage ich nicht zu entscheiden.

Der Schlundring hat die größte Ähnlichkeit mit dem höherer Prosobranchier, aber nicht, wie es vielleicht auf den ersten Blick scheinen könnte, mit dem von *Neomenia*, denn die Verbindung der Ganglienknotten ist eine andere und die Nerven, welche von den seitlichen Ganglien (Pleuralganglien der Ichnopoden und sekundäre Cerebralganglien der *Neomenia*) abgehen, hängen hinten bei den einen unter, bei den anderen über dem Darne zusammen und stellen dort die Visceralkommissur, hier die Seitenstränge dar. Die sogenannten Buccalganglien entsprechen den vorderen Eingeweideganglien der Prosobranchier, nicht dem Schlundringe von *Chiton*.

Auch bei Scapho- und Cephalopoden scheinen Sinnesorgane der Seitenlinie gänzlich zu fehlen. Über den Schlundring von *Dentalium* will ich Einiges mittheilen, da mir dessen Homologien nach den bisherigen Berichten nicht genügend klar erscheinen. Am besten kommt man darüber ins Reine durch das Studium von Längsschnitten des

Thieres. Wie PLATE<sup>1</sup> richtig beschreibt, stehen die Pedalganglien nicht nur mit den Cerebral-, sondern auch mit den Pleuralganglien in Verbindung, da deren Connective sich theilen. Von Bedeutung ist das Verhalten des kleinen Schlundringes. Nach der Darstellung von LACAZE-DUTHIERS, welche in BRONN's Klassen und Ordnungen aufgenommen ist, liegen unter dem Schlunde ein Paar »sympathetische Ganglien«, und diese stehen mit einem zweiten Paare in Verbindung, welches durch eine über dem Schlunde gelegene Kommissur zusammenhängt. Zu berichtigen ist daran zunächst, dass die Nerven zum Rüssel, welche von den Connectiven zwischen den Cerebral- und den ersten sympathetischen Ganglien abtreten, nicht den ersteren, sondern den letzteren Centren entstammen, wie aus ihrer Richtung unzweifelhaft hervorgeht; sie sind eine Strecke weit mit den gangliösen Connectiven vereinigt und ziehen an den Cerebralganglien vorbei nach vorn. Sodann liegt die Kommissur der hinteren sympathetischen Ganglien über der Radula, aber unter dem Schlunde, daher ist es unzweifelhaft, dass dieselben die vorderen Eingeweideganglien vorstellen, deren Kommissur typisch diese Lage hat. Endlich geht von den vorderen sympathetischen Ganglien ein Nervenpaar zu den Ganglien eines Subradularorgans, welches in PLATE's Mittheilung und auch früher nicht erwähnt ist; LACAZE-DUTHIERS hat nur einen medianen Nerv beschrieben, der zwischen den Ganglien entspringt und sich unter die Radula biegt. Dieses Sinnesorgan entspricht seiner Lage nach genau dem von Chiton und ist daher ohne Zweifel diesem homolog. Die Ganglien desselben breiten sich unter dem Epithel aus. Von diesem kann ich angeben, dass es ein  $33 \mu$  hohes Flimmerepithel ist; die Cilien haben etwa die halbe Länge der Zellen. In diesen sind die ovalen bis spindeligen Kerne der Stützzellen sehr stark gefärbt, sie liegen meist in der unteren Hälfte, während die obere von kleinen Kernchen durchsetzt ist, ähnlich wie bei Chiton; die von BÉLA HALLER beschriebenen Zellen mit grundständigen Kernen habe ich nicht wahrgenommen. Die Sinneszellen haben schwach gefärbte spindelige Kerne, welche in der oberen Hälfte des Epithels liegen, wo sie in den Schnitten nicht sehr deutlich erkennbar sind; die percipirenden Fortsätze konnte ich nicht sehen. In der Umgebung des Sinnesepithels liegen große Schleimzellen unter dem Epithel in bedeutender Anzahl; dieselben dürften zu dem Organ zu rechnen sein, wie ja auch bei Chiton eine Drüse in der medianen Rinne ausmündet.

Über die systematische Stellung der Scaphopoden sei Folgendes

<sup>1</sup> Bemerkungen zur Organisation der Dentalien. Zool. Anz. Nr. 288.

bemerkt. Eine derartige Zusammenstellung mit *Fissurella*, wie sie GROBBEN befürwortete, ist dadurch unmöglich geworden, dass wir die letztere als ein ursprünglich gedrehtes und erst sekundär äußerlich symmetrisch gewordenes Thier kennen gelernt haben, dessen Visceralkommissur diese ursprüngliche Drehung noch deutlich zeigt, während *Dentalium* ein ganz symmetrisches Nervensystem hat und auch in seiner Ontogenie keine Spur von Asymmetrie erkennen lässt. Eben so wenig kann es von siphoniaten Muscheln abgeleitet werden; die Ähnlichkeit mit denselben, z. B. im Fuße (Solen), sind gleichfalls rein äußerlich. Wir können allein die Scaphopoden von dem symmetrischen Urmollusk ableiten, welches unter den heute lebenden Formen den Amphineuren am nächsten verwandt gewesen ist. In dem Subradularorgan ist in beiden Gruppen noch ein Organ vorhanden, welches bis auf die isolirt stehende Patella (?) sonst bei keinem Mollusk bekannt und wahrscheinlich nirgends erhalten ist, da schon *Haliotis* dasselbe verloren hat.

Bezüglich der phylogenetischen Entstehung des »Halskragens« mit seinen Cirren sei darauf hingewiesen, dass dafür die beiden großen Fühler, wie sie unter Anderen von *Haliotis* bekannt sind, recht gut zum Ausgang genommen werden können, indem die Zotten derselben sich durch Verlängerung zu den Cirren ausbildeten; ich finde wenigstens die Übereinstimmung beider recht bedeutend, auch im Bau des Epithels; alle Elemente, welche in den Cirren von *Dentalium* vorkommen, sind auch in den Fühlerpapillen von *Haliotis* zugegen, hauptsächlich ganz ähnliche Drüsen- und Sinneszellen.

Auch die von GROBBEN vertretene Beziehung der Scaphopoden zu den Cephalopoden hat wenig für sich; unter anderen Gründen sei erwähnt, dass die letzteren durch den Besitz von Kiemen in der Aftergegend und eines Herzens mit Perikard sich näher an andere symmetrische Mollusken anschließen als an die Dentalien, welche beide Organe verloren haben. Bezüglich der Geruchsorgane der dibranchiaten Cephalopoden sei bemerkt, dass ich diese für eine ganz heterogene Bildung halte, als die von Gastropoden und Muscheln, weil ihnen eine Beziehung zu den Kiemen ganz abgeht, und diese ist meiner Ansicht nach für die SPENGL'Schen Geruchsorgane gerade das charakteristische Erkennungszeichen. Zudem gehört nach JATTA das sogenannte Riehganglion nicht zur Visceralkommissur, sondern zu den Cerebralganglien, und der Riehnerv entspringt aus dem Ganglion frontale superius.

Wie uns die Amphineuren nicht nur die Möglichkeit dargeboten haben, von ihrem Nervensystem das der übrigen Mollusken abzuleiten, sondern auch Beziehungen zu den Stammformen derselben,

den Polycladen zu finden, so zeigen sie auch höchst interessante Beziehungen zu den polychaeten Anneliden, die wohl sicherlich als die phylogenetisch ältesten Ringelwürmer anzusehen sind, denn wenn *Polygordius* auch in den inneren Organen im Allgemeinen primitivere Verhältnisse aufweisen mag, so ist die äußere Haut, welche der Borsten und der Sinnesorgane des Rumpfes entbehrt, wohl eben so sicher als sekundäre Erwerbung anzusehen. Ich muss es mir auch hier versagen, auf andere Organsysteme einzugehen, und will nur das mittheilen, was ich über das Nervensystem zu sagen habe (Taf. XVII, Fig. 7). Das Meiste ergibt sich bei der vergleichenden Betrachtung ganz von selbst, die Cerebralganglien von *Proneomenia* entsprechen wahrscheinlich denen der Polychaeten, während die Bauchstränge zweifellos dem Bauchmark homolog sind. Es ist eine bekannte Thatsache, dass Letzteres aus zwei symmetrischen Hälften besteht, die sich getrennt anlegen und die bald weit aus einander liegen, bald mit einander verschmelzen; ferner ist es natürlich, dass mit der segmentalen Anordnung der Organe, hauptsächlich der Muskeln, sich auch die Ganglienzellen der Bauchstränge segmentweise zu Knoten anordneten — was ontogenetisch erst spät geschieht und bei manchen Polychaeten ganz unterbleibt — zwischen deren Paaren regelmäßige Kommissuren auftraten.

Nach dem, was wir über die Homologien der Seitenstränge von Amphineuren bisher festgestellt haben, wird es ferner kaum zweifelhaft sein, dass ihnen die Sinnesorgane der Seitenlinie mit ihren Ganglien entsprechen, da jene auch bei Mollusken ursprünglich mit Sinnesorganen verbunden waren, welche die seitlichen Körperländer besetzten. Aus den Auseinandersetzungen *Eisig's* (Monographie der Capitelliden, p. 542 ff.) geht hervor, dass die sog. Seitenorgane der Anneliden aus Cirren hervorgehen, wie man in der Familie der Glyceriden verfolgen könne; dadurch werden sie in eine Reihe mit den Tentakeln der Krause von *Haliotis* und mit denen am Mantelrande von Lamellibranchiern gestellt. *Eisig* sucht mit Recht die Innervirungscentren der Seitenorgane nicht im Bauchmark, sondern in den epithelialen Bestandtheilen der Organe selbst; das wirft, wie ich glaube, ein Licht auch auf meine Ansicht über die Centren der besprochenen Sinnesorgane der Mollusken. Manchmal sind die Cirren zu Kiemen umgestaltet wie bei *Chiton*.

In vereinzeltten Fällen, namentlich bei *Polyophthalmus*, finden sich auch Augen in der Seitenlinie, welche denen von Polycladen und von *Arca* homolog sein dürften. Die metamere Anordnung dieser Sinnesorgane halte ich für keinen Grund gegen eine Homologie mit solchen unsegmentirten Thieren; hier wie dort bilden sie Reihen, welche in

ihrer Lage und in ihren Beziehungen zu anderen Theilen des Körpers ähnliche Verhältnisse zeigen.

Ferner verwendet sich EISIG für eine Homologie der Seitenorgananglien und der Parapodialganglien der Polychaeten. Was von den ersteren bisher nicht beschrieben ist, eine Verbindung durch Längsnerven, findet sich bei den letzteren hin und wieder, und dadurch wird die Übereinstimmung mit den Seitensträngen der *Proneomenia* sehr groß. Bei den Naiden findet sich ein dem Ektoderm entstammender und vom Schlundringe bis zum After sich erstreckender Zellstrang in den Seitenfeldern, offenbar auch ein Homologon der Seitenstränge, auf dessen große morphologische Bedeutung hauptsächlich SEMPER<sup>1</sup> hingewiesen hat.

KLEINENBERG<sup>2</sup> beschreibt eben so wie HATSCHER<sup>3</sup> ein Paar Seitennerven der Anneliden-Trochophora. Da bei *Lopadorhynchus*, eben so bei *Polygordius* die Seitenstränge fehlen, so ist es sehr möglich, dass wir es hier mit deren Resten zu thun haben. Diese Frage ist aber jetzt noch nicht zu entscheiden, da KLEINENBERG von einem Zusammenhange mit den Parapodialganglien nichts sagt.

Ein kleiner Schlundring wie bei Amphineuren, LEYDIG's »Vagus«, kommt auch bei vielen Anneliden vor. Dass er hauptsächlich den Rüssel versorgt, schließe ich aus dieser Angabe SEMPER's (l. c. p. 308): »Es hält im Allgemeinen die Entwicklung dieser Nerven gleichen Schritt mit derjenigen des Rüssels; eine Bemerkung, welche LEYDIG bereits früher mit Bezug auf die Oligochaeten und Hirudineen, sowie die Arthropoden gemacht hat« — und EISIG giebt an, dass bei *Notomastus* die Rüsselretractoren von starken Ganglien innervirt werden, »welche plexusartig die kontraktile Fasern umspinnen«. Weil nun diese Ganglien doch mit größter Wahrscheinlichkeit dem kleinen Schlundringe von *Proneomenia* entsprechen, so ist auch darin ein Grund gegeben für die Homologie des letzteren mit dem Schlundringe von *Chiton* und *Haliotis*, da auch diese die Centren für den Rüssel darstellen.

Um hier auf die Frage nach einer Homologie der Chaetopoden-Seitenorgane und der abdominalen Sinnesorgane von Lamellibranchiern zurückzukommen, müssen wir uns daran erinnern, dass nach den bisherigen Auseinandersetzungen die Mantelrandorgane der Muscheln den

<sup>1</sup> Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Würzb. Arbeiten. Bd. III.

<sup>2</sup> Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Diese Zeitschr. Bd. XLIV.

<sup>3</sup> Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Polygordius*. Wiener Arbeiten. Bd. VI. 1886.

Seitenorganen homolog sind, und dass die letzteren erst in der Reihe der Anneliden sich aus Cirren herausbilden. Danach scheint eine Homologie gänzlich ausgeschlossen zu sein. Andererseits aber sind gerade die Seitenorgane des Abdomen bei Capitelliden den von mir beschriebenen Sinnesorganen in der Analgegend der Muscheln so ähnlich, dass ein phylogenetischer Zusammenhang wahrscheinlich ist. Vielleicht wird man sich vorstellen dürfen, dass die abdominalen Sinnesorgane ursprünglich mit denen am Mantelrande zusammenhingen, mit ihnen zu einem System gehörten, wofür vielleicht der Umstand sprechen mag, dass eine Abzweigung eines Mantelnerven zum Ganglion des abdominalen Sinnesorgans verläuft. Hier will ich auch erwähnen, dass ich bei einem kleinen Chiton (sp.?) zu beiden Seiten des Afters unter den Seitensträngen ein hohes Epithel gesehen habe, das möglicherweise zu den abdominalen Sinnesorganen in Beziehung zu bringen ist. Diese könnten mit der Ausbildung des hinteren Adductors der Muscheln und der dadurch bedingten Verlängerung des Enddarmes neben dem After verblieben sein und sich so von dem Mantelrande abgelöst haben.

Was meine Auseinandersetzungen bisher ergeben haben, will ich nunmehr in Folgendem zusammenfassen und einige allgemeinere Erörterungen daran knüpfen.

Ein System von Seitenorganen ist zuerst beschrieben worden bei Fischen und bei Amphibienlarven, sodann bei mehreren Familien von Chaetopoden, und der Entdecker derselben bei letzteren, EISIG, vertheidigt die Homologie dieser Sinnesorgane in beiden Thierklassen, dagegen über einen phylogenetischen Zusammenhang mit entsprechenden Organen unsegmentirter Thiere ist sich dieser Forscher nicht recht klar geworden. Was ich seinen Ergebnissen Neues hinzufügen kann, ist dieses. Den Ausgang für alle Sinnesorgane der Seitenlinie bilden diejenigen am Körperrande der Polycladen; sie zerfallen in zwei Gruppen: lichtempfindende Apparate und Tastapparate, und sie stehen bei ANONYMUS, wo sie in der ganzen Peripherie des Thieres vertheilt sind, durch Längsnerven mit einander in Zusammenhang<sup>1</sup>. Die Augen sind nach LANG von einfachem Bau, während sie jedoch durch ihre Verschiebung in das Körperparenchym abgeleitete Verhältnisse zeigen, die

<sup>1</sup> A. LANG spricht von einer Homologie dieses Nerven mit dem Ringnerv der Medusen; da er aber die Polycladen nicht von diesen, sondern von Ctenophoren herleitet, bei denen eine entsprechende Bildung doch wohl fehlt, und da ein phylogenetischer Zusammenhang der Medusen und Ctenophoren recht zweifelhaft ist, so kann ich die Berechtigung dieser Homologisirung nicht anerkennen.

wir bei den Vorfahren der höheren Bilaterien kaum werden annehmen dürfen. Die Tastorgane stehen auf niedriger Stufe, sie sind Bündel von Haaren, die aus den Cilien hervorragen; sie können mit Tentakeln in Verbindung treten, welche dann bereits eine höhere Stufe darstellen.

Aus diesen Sinnesorganen gehen, wie wir gesehen haben, hervor: die am Mantelrande der Lamellibranchier, die der Krause von Rhipidoglossen, die Kiemen von Chiton, die Organe der Seitenlinie von Chaetopoden. Bald sind Augen und Tentakel neben einander vorhanden, bald die einen, bald die anderen rückgebildet. Die Sinnesorgane können sich sekundär rückbilden, dabei aber die Längsnerven, indem sie vielleicht andere Funktionen übernehmen, erhalten bleiben: die Seitenstränge der Solenogastres und wahrscheinlich die Parapodialganglien der Polychaeten. EISIG spricht von der Möglichkeit, dass nicht nur die Seiten- und becherförmigen Organe, sondern auch die »mehr oder weniger streng segmental angeordneten Augen als Derivate — neutralerer Sinnespapillen« aufgefasst werden könnten. Das mannigfaltige Vorkommen beider Gruppen von Sinnesorganen mag aber doch vielleicht seine Erklärung noch besser finden, wenn man eine ursprüngliche Trennung der Augen von den Tastorganen annimmt, die für sich allein oder neben einander vorhanden sein können, doch müsste man die ganze Reihe der Einzelfälle übersehen, um ein endgültiges Urtheil fällen zu können. Manchmal scheinen allerdings die Augen aus anderen Sinnesorganen sekundär entstanden zu sein, was aber natürlich kein Beweis dafür ist, dass es in anderen Fällen sich eben so verhält.

Es ergibt sich aus dem Mitgetheilten auch die Folgerung, dass Sinnesorgane in der Seitenlinie in allen genannten Thiergruppen primär vorhanden sind, und dass ihr Fehlen einen sekundären Zustand darstellt, wie bei *Polygordius* und den Solenogastres.

Es ist hier nicht das erste Mal, dass von Seitenorganen bei Mollusken die Rede ist, doch hat meines Wissens noch kein Autor eine Homologie solcher Organe mit denen der Anneliden zu begründen versucht. BÉLA HALLER hat die »Seitenorgane« bei *Fissurella* und *Trochus* beschrieben; dass diese nach meiner Ansicht in der That Sinnesorgane der Seitenlinie sind, haben wir früher erfahren.

Bei Pterotrachea sind die »Seitenscheiben« von EDINGER<sup>1</sup> und PANETH<sup>2</sup> in eine funktionelle Beziehung zu den Seitenorganen der Fische gebracht worden. Es sind kreisrunde Scheiben von verschiedener

<sup>1</sup> Die Endigung der Hautnerven von Pterotrachea. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1877.

<sup>2</sup> Beiträge zur Histologie der Pteropoden und Heteropoden. Ibid. Bd. XXIV. 1885.

Größe, welche hauptsächlich in der Umgebung der Bauchflosse stehen, aber auch an den Seiten fast des ganzen Körpers vertheilt sind. Ihre Verbreitung entspricht also ungefähr derjenigen der Seitenorgane von *Haliotis*. Sie bestehen aus großen Becherzellen, wie EDINGER richtig angiebt — man kann sich durch entsprechende Färbung leicht davon überzeugen — mit rundlichen grundständigen Kernen; zwischen diesen Zellen liegen kleinere Flimmerzellen. In der Mitte ist eine Stelle allein aus solchen Flimmerzellen zusammengesetzt, die nach außen sich verbreitern und hier bei den größeren Scheiben in einen »fadenförmigen Fortsatz« übergehen. Dieser scheint lediglich aus Epithelzellen zu bestehen, auch PANETH bemerkt »kein Lumen«. Wenn dieser Autor gesehen hat, dass der Fortsatz einer ausgeschnittenen Scheibe »fortwährend in rascher Bewegung« war, »er windet sich, krümmt sich, kreist um seinen Ansatzpunkt etc.«, so dürfte diese Erscheinung als eine passive Bewegung, welche durch die starke Flimmerung hervorgehoben wird, anzusehen sein. Ein Nerv tritt nach EDINGER an die Scheibe, doch konnte in den centralen Faden kein Zweig verfolgt werden. Die Frage, ob hier Sinnesorgane der Seitenlinie vorliegen, dürfte dadurch zu beantworten sein, dass man bei denjenigen Gastro- und Heteropoden, welche die Rhipidoglossen mit Pterotrachea verbinden, das Vorhandensein oder die Abwesenheit entsprechender Organe nachwies.

Für die Rückenaugen von *Onchidium* hat SEMPER<sup>1</sup> diese Frage bereits beantwortet und hat ihre Entstehung aus Tastorganen innerhalb der Gattung klargelegt.

Ferner beschreiben P. und F. SARASIN<sup>2</sup> bei Embryonen von *Helix Waltoni* »Seitenorgane«. Wenn diese Autoren die Seitenorgane von Fischen und von *Ichthyophis* damit vergleichen, so ist klar, dass mit solcher Vergleichung recht wenig gewonnen ist, da die pulmonaten Gastropoden mit den Wirbelthieren doch etwas weitläufig verwandt sind. Diese Organe der *Helix*-Embryonen liegen meist an den »Sinnesplatten« des Kopfes, und dieser Umstand spricht kaum für eine Deutung als Seitenorgane.

Da die Pulmonaten doch allgemein von den Opisthobranchiern hergeleitet werden, so würde es empfehlenswerther sein, bei diesen Thieren nach homologen Sinnesorganen zu suchen. Hier aber ist bisher von Seitenorganen noch nichts bekannt, während die von *Haliotis* in der Lage nur ziemlich oberflächlich diesen der *Helix*-Embryonen entsprechen. Bei manchen Opisthobranchiern sind becherförmige Organe beschrieben

<sup>1</sup> Reisen im Archipel der Philippinen. III. Ergänzungsheft. Wiesbaden 1870—4882.

<sup>2</sup> Ergebnisse naturwissenschaftl. Forschungen auf Ceylon. Bd. I. 2.

worden, und diese scheinen mir nicht nur durch ihre Lage am Kopfe, sondern auch durch ihren Bau eine größere Ähnlichkeit mit den fraglichen Organen der *Helix*-Embryonen zu haben, als irgend welche Seitenorgane von Wirbellosen. Dabei muss jedoch hervorgehoben werden, dass beide Arten von Sinnesorganen eine gewisse Verwandtschaft nicht verkennen lassen, wie oben bemerkt wurde.

Ferner sei hier eine Notiz von LEYDIG<sup>1</sup> erwähnt, in welcher eine Reihe von Sinnesorganen aufgezählt wird, welche wie die Punktaugen der Arthropoden, die Nebenaugen von *Chauliodus* und Andere »durch ihren Bau zu den Becher- oder Knospenorganen hinüberführen«, neben den Seitenorganen und Seitenaugen von *Polyophthalmus* »die Augen und Hautsinnesorgane in der Schale von Chitonen, — — die Rücken- augen von *Onchidium* und die Mantelaugen von *Pecten*«, doch ist hier keine morphologische Begründung einer Homologie dieser Organe versucht worden.

Während ich also auch bei Mollusken das Verhandensein von Sinnesorganen der Seitenlinie konstatiert zu haben glaube, homolog denen der Anneliden, so drehten sich meine Erörterungen über das Nervensystem hauptsächlich um die Frage nach Äquivalenten der Bauchstränge und der Seitenstränge des Urmollusks. Letztere hängen ursprünglich mit den Sinnesorganen der Seitenlinie zusammen und sind in den meisten Fällen dadurch erkennbar; hinten liegen sie über dem Darm. Die Bauchstränge sind beim Urmollusk unter einander und mit den Seitensträngen durch zahlreiche Nerven verbunden; dieses Verhalten ist in den meisten Fällen an den abgeleiteten Nervensystemen erkennbar und dann für die Homologie ein schwerwiegender Grund. Homologa der Bauchstränge sind bei Lamellibranchiern die beiden ventralen Ganglienpaare, welche ich als vordere und hintere Bauchganglien bezeichne, mit ihren Connectiven, ferner die sogenannten Pedalganglien der Gastropoden, zu denen die Pleuralganglien gehören, endlich das Bauchmark der Anneliden.

Nachdem im Vorhergehenden eine Homologie der Bestandtheile des Nervensystems verschiedener Tiergruppen begründet worden ist, möge hier nun eine Charakteristik dieser Theile versucht werden, wie sie sich bei einem solchen Vergleiche und bei einer Berücksichtigung der ontogenetischen Verhältnisse ergibt.

Als das Centrum des ganzen Nervensystems betrachtet man meistens die beiden Cerebralganglien. Ihre Entstehung ist sehr genau bekannt geworden bei Anneliden, hauptsächlich durch KLEINENBERG'S

<sup>1</sup> Das Parietalorgan der Wirbelthiere. Zool. Anz. Nr. 262.

Entwicklungsgeschichte des Lopadorhynchus. Danach entstehen sie zum größten Theile aus den Sinnesorganen der »Umbrella«; sie sind daher als vorwiegend sensible Centren anzusehen. Von Bedeutung ist auch SEMPER's Angabe, dass bei der Strobilation der Naiden von der Seitenlinie aus »in der Kopfzone die Einwucherung der Sinnesplatte erfolgt. Diese letztere kann man daher als eine direkte Verlängerung der Seitenlinie betrachten« (l c., p. 215).

Bei Mollusken sind diese Verhältnisse noch nicht genügend erforscht, doch glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich auch ihre Cerebralganglien im Allgemeinen als vorwiegend sensible Centren betrachte, indem ich eine ähnliche Entstehung voraussetze.

Aus Allem, was von den Seitensträngen gesagt worden ist, geht hervor, dass auch sie in der Hauptsache sensible Centren sind und offenbar entstanden im Anschluss an die Sinnesorgane der Seitenlinie.

Einigermaßen verschieden von ihnen sind die Bauchstränge. Bei Polycladen findet sich auf der Bauchseite ein reiches Geflecht gangliöser Nerven, welche nach meiner Ansicht als die Centren der hier stärker als dorsal entwickelten Muskulatur anzusehen sind. Zwei Längsnerven, die von den Cerebralganglien nach hinten ausgehen, sind konstant vorhanden und sie werden um so stärker, je höher die Thiere stehen, namentlich treten sie nach ARN. LANG bei Prosthiosomum hervor, welches Thier das höchstentwickelte unter den cotyleen Polycladen sein soll. Diese Verstärkung dürfte dadurch geschehen, dass sich die Ganglienzellen der benachbarten Nerven in diesen beiden Hauptsträngen concentrirten. Das ist dann bei den höheren Thieren in noch weit höherem Maße geschehen und so sind die Bauchstränge entstanden, welche auch noch bei Chiton und Haliotis nur einen Haupttheil der Muskelcentren des Fußes darstellen, da zahlreiche gangliöse Stränge von ihnen ausgehen, die zwischen den Muskeln hindurchziehen; auch von Proneomenia sagt HUBRECHT: »Even in the commissures nerve-cells are not wholly absent.« Was KLEINENBERG von der Entstehung des Bauchmarkes bei Lopadorhynchus angiebt, scheint mir mit meiner Ansicht in Einklang zu stehen, denn es geht daraus die genetische Beziehung zur Muskulatur hervor, welche ich voraussetze. Auch bei Mollusken sind die Bauchstränge hauptsächlich motorische Centren. Bei Chiton und Haliotis enden die Nerven meist über der Sohle, wo sie zwar mit den dort befindlichen Sinneszellen jedenfalls in Verbindung stehen, jedoch kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Fußmuskulatur von ihnen innervirt wird; ähnlich ist es bei Proneomenia. Bei Arca versorgen die vorderen Bauchganglien den größten Theil der Fußmuskeln, woher sie ja als Pedalganglien bezeichnet werden, jedoch werden gerade die größ-

ten Muskeln des Muschelleibes von den hinteren Bauchganglien innervirt, die großen hinteren »Byssusmuskeln« und der hintere Schalen-schließer. Wie wir früher gesehen haben, ist ein Theil der gangliösen Bestandtheile der Bauchstränge mit den Cerebralganglien vereinigt, daher kann es nicht überraschen, dass von diesen die Nerven zu dem vorderen Schalenschließer abgehen.

Ein physiologisches Experiment, welches STEINER<sup>1</sup> angestellt hat, bestätigt meine Anschauung von der Natur der ventralen Centren von Mollusken. Bei *Pterotrachea mutica* tritt »nach Entfernung des Cerebralganglions — keine Bewegungsstörung auf, aber es verschwindet jede Bewegung nach Zerstörung des Pedalganglions. Letzteres enthält also das allgemeine Bewegungscentrum, welches aber zugleich das einzige Bewegungscentrum des Körpers ist. Da die einseitige Abtragung des Fußganglions unter diesen Umständen von besonderem Interesse war, wurde dieselbe bei einer ähnlichen pelagischen Form, der *Cymbulia*, ausgeführt und ergab Kreisbewegung um die verletzte Seite«.

Die biologische Bedeutung der Visceralkommissur ist mir eben so unbekannt wie ihre ontogenetische Entstehung, doch ist sie sicherlich motorisch und es ist möglich, dass die Innervirung des Spindelmuskels ihr ursprünglicher Hauptzweck gewesen und vielleicht auch zur Erklärung ihrer morphologischen Verhältnisse zu verwenden ist.

Es stehen sich demnach gegenüber einerseits Cerebralganglien und Seitenstränge, andererseits die Bauchstränge; jene sind vorwiegend sensibel, diese motorisch. Es scheint mir das eine beachtenswerthe Thatsache, welche auf die Art und Weise, wie das Nervensystem funktionirt, einiges Licht wirft. Die sensiblen Centren hängen mit den motorischen durch eine große Zahl von Nerven zusammen (vgl. Taf. XVII, Fig. 2, 5—7); wenn jene durch die Sinnesorgane, zu denen sie gehören, einen Reiz von der Außenwelt her percipiren, so werden sie durch diese Nerven auf die Bauchstränge eine Einwirkung ausüben, in Folge deren die Muskulatur zu einer entsprechenden Aktion veranlasst wird. So stellen in physiologischer Hinsicht eigentlich die Bauchstränge das Centrum des Nervensystems dar, wie bei den niederen Fischen das Rückenmark, weil auf sie doch zuletzt alle Eindrücke einwirken müssen, ehe eine aktive Thätigkeit des Thieres zu Stande kommt.

Eine solche gegenseitige Beziehung der Bestandtheile des Nervensystems ist häufig in den morphologischen Verhältnissen deutlich er-

<sup>1</sup> Über die Physiologie des Nervensystems einiger wirbellosen Thiere. Tageblatt der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Wiesbaden. p. 254.

kennbar, öfters jedoch sekundär verwischt. So sind bei *Proneomenia* die Seitenorgane rückgebildet; das dorsale am Hinterende liegende Organ mag vielleicht hierher zu rechnen sein. Bei *Haliotis* und *Chiton rubicundus* sind die Bestandtheile ganz gesondert und die charakteristische Verbindung der Bauchstränge mit den Seitensträngen ist erhalten. So verhält es sich auch bei den Chaetopoden, welche Sinnesorgane der Seitenlinie besitzen. Die Lamellibranchier zeigen eine Rückbildung der Sinnesorgane des Gehirns, von denen nur die Otocysten erhalten sind; dafür haben die Cerebralganglien motorische Ganglienzellen aufgenommen. Die Seitenorgane sind meist hoch entwickelt und sie hängen mit den motorischen Centren durch die Mantelnerven zusammen, mit den vorderen Bauchganglien allerdings nur indirekt. Ich möchte hervorheben, dass die Sinnesorgane in der hinteren Hälfte des Thieres ganz bedeutend überwiegen; hier liegen bei Asiphoniaten die SPENGL'Schen »Geruchsorgane«, welche den Gehalt des Wassers an feinen suspendirten Bestandtheilen prüfen mögen, hier die abdominalen Sinnesorgane, die jede Wasserbewegung, welche ein in der Nähe vorbeischwimmendes Thier hervorruft, zur Wahrnehmung bringen, wenn meine Ansicht von der Funktion dieser Organe richtig ist, und auch die Augen am Mantelrande sind hier zahlreicher als vorn, welche den Schatten eines Feindes percipiren können. Bei Siphoniaten sind es hauptsächlich die Sinnesorgane an der Öffnung des Einströmungssiphos. Es sind dies diejenigen Sinnesorgane, welche mit den hinteren Bauchganglien direkt zusammenhängen, und wie wir erfahren haben, werden von diesen Ganglien die großen Byssusmuskeln und der hintere Schalenschließer innervirt, diejenigen Muskeln, welche vor allen anderen zum Schutze des Thieres gebraucht werden: der eine zieht den Fuß in die Schale zurück, der andere schließt diese. Die vorderen Bauchganglien setzen dagegen diejenigen Fußmuskeln in Bewegung, welche zur Ortsbewegung dienen.

RAWITZ stellt am Schlusse seiner Arbeit über »das centrale Nervensystem der Acephalen« (Jen. Zeitschr. f. Naturw. XX, 1887) über die Bedeutung der hinteren Bauchganglien Erörterungen an, in denen er zu dem Schlusse kommt, diese Centren stehen »in keinem Zusammenhang mit der Kiemenausbildung, sondern mit der Ausbildung des Mantelrandes« (p. 67); Ersteres gebe ich zu, weil die Kiemen ihre eigenen Centren haben, Letzteres nicht. Denn bei Ostreaceen sind nicht nur die Sinnesorgane, sondern auch die Schalenschließer stark entwickelt und RAWITZ beweist nicht, dass die hinteren Bauchganglien wirklich Centren der Sinnesorgane am Mantelrande sind, während er selbst bei *Pecten* und *Lima* »vier bis fünf und mehr Muskelnerven jederseits« (p. 9) be-

schreibt; sonst pflegt nur ein Paar vorhanden zu sein. Daher kann ich in seinen Auseinandersetzungen keinen Grund finden, die hinteren Bauchganglien für sensible Centren zu halten.

Wenn in den vorliegenden Erörterungen ein Gegensatz zwischen Ganglien und Nerven meist unberücksichtigt geblieben ist, so wird es vielleicht zweckmäßig sein, einige Worte über die Berechtigung dazu beizufügen. Diese glaube ich aus der vergleichenden Betrachtung des Nervensystems der niedersten Metazoen, der Coelenteraten und Polycladen, entnehmen zu dürfen. Zuerst ist das Nervensystem, so weit es nicht noch im Epithel zu suchen ist, ein Geflecht der Fortsätze einzelner Ganglienzellen, welche die Muskelfasern unter einander und mit Sinneszellen verbinden. Dann vereinigen sich die Ganglienzellen mit einander und es entstehen so die reichverzweigten gangliösen Nerven der Polycladen als zweites Stadium. Wieder weiter ziehen sich die Ganglienzellen an einzelnen Orten zusammen, und aus dem Nervennetz restiren einfache Verbindungen der Ganglienknoten; dadurch bildet sich erst ein Gegensatz aus zwischen Ganglion und Nerv zwischen centralem und peripherischem Nervensystem. In der Reihe der Mollusken, namentlich der Prosobranchier, ist dieser Vorgang mit ausgezeichneter Klarheit zu verfolgen. Ursprünglich war das ganze System central, alle Nerven waren gangliös. Nur durch diese Annahme erhält man eine ungezwungene Erklärung der Thatsache, dass bei höheren Thieren getrennt angelegte Ganglien ontogenetisch scheinbar sekundär durch Nerven in Verbindung treten. Auch ergiebt sich daraus, dass für die vergleichend-morphologische Betrachtung ein Gegensatz zwischen Ganglion und Nerv in so fern nicht existirt, als Ganglienknoten und ihre Connective homolog sind den gangliösen Nervensträngen niederer Formen, aus denen sie hervorgegangen sind. Auch will ich bemerken, dass bei einer Eintheilung der Ganglien in centrale und peripherische sich für die vergleichende Morphologie der niederen Thiere nur Nachteile herausstellen, denn homologe Theile können bei Verwandten einmal für peripher, ein anderes Mal für central angesehen werden, wie die Nerven der Krause von *Haliotis* und die Seitenstränge von *Chiton*; wo will man da eine Grenze ziehen?

Bei den niederen Mollusken, die wir hier hauptsächlich behandelt haben, sind, von den Muskelnerven abgesehen, die meisten sogenannten peripherischen Nerven Verbindungen von Ganglien, also Connective nach SPENGL'S Bezeichnung, so bei Lamellibranchiern die Mantelnerven, welche die Cerebral- und hinteren Bauchganglien mit dem Mantelring verbinden, und die Eingeweidenerven, durch welche

die hinteren Bauchganglien mit den gangliösen Bestandtheilen des Tractus renopericardialis zusammenhängen<sup>1</sup>, so bei *Haliotis* namentlich die Nerven, welche von den Bauchsträngen zur Krause gehen, entsprechend bei Chaetopoden die Verbindungen der Seitenorgane mit dem Bauchmark. Ich hebe diesen Umstand ausdrücklich hervor, weil ich die Nichtbeachtung desselben für die Ursache der bisherigen meiner Ansicht nach unrichtigen Anschauungsweise über das Nervensystem der besprochenen Mollusken halte.

Zum Schluss nun noch in Kürze einige Bemerkungen über histologische Verhältnisse des Nervensystems.

Wenn wir auch fast von keinem der Ganglien werden annehmen dürfen, dass es rein sensibel oder rein motorisch sei, so drückt sich doch ein entschiedener Gegensatz aus zwischen den Bauchsträngen einerseits und den übrigen Hauptcentren andererseits, wie in den Innervierungsverhältnissen, so auch im histologischen Bau. Freilich ist das nicht immer auf den ersten Blick deutlich, so zeigt namentlich das Nervensystem der Amphineuren fast in allen Theilen sehr ähnliche Elemente, doch muss ich bemerken, dass meine Studien in dieser Beziehung sich auf solches Material beziehen, welches für diese Frage nicht sehr beweiskräftig ist, nämlich fast nur auf junge Thiere, und eingehende Untersuchungen der erwachsenen Exemplare werden vielleicht auch hier Unterschiede erkennen lassen.

Diejenigen Ganglien, welche am reinsten, zum Theil sogar vollkommen sensibel sind, sind die einzelner Sinnesorgane. Bei Polychaeten betrachtet EISIG die Region der »Körner« in den Seitenorganen als Ganglion der letzteren; dieses besteht aus kleinen Zellen mit rundlichen Kernen von 2—4  $\mu$  Durchmesser. Zum Vergleiche erwähnt EISIG ähnliche Zellen aus den Otocysten von *Octopus* und *Pterotrachea*. In den Augen von *Arca* werden nach PATTEN die »Retinulae« in frühen Stadien zu Ganglienzellen; die Kerne derselben sind klein, färben sich tief und enthalten nie Kernkörperchen. Ähnlich sind die Körnerzellen der abdominalen Sinnesorgane, deren Kerne 3—4  $\mu$  im Durchmesser haben, und die unter dem Epithel gelegenen Ganglienzellen. Auch die Ganglien

<sup>1</sup> Die Innervirung des Magens von *Arca* habe ich bisher nicht feststellen können. RAWITZ behauptet (l. c., p. 5) »bei den Unioniden entspringt eine große Anzahl von Nerven für die Eingeweide aus den Pedalganglien, eben so bei den Arcaceen«; das könnte vielleicht für den Verdauungstract seine Richtigkeit haben, bei anderen Muscheln sind indessen von mehreren Autoren (DUVERNOY bei *Mytilus*, EGGER bei *Jouannetia*) Magennerven beschrieben, die von den Connectiven der Cerebral- und hinteren Bauchganglien entspringen.

der Seitenorgane von *Fissurella* scheinen nur kleine Kerne zu enthalten. Sehr gut lässt sich die Eigenartigkeit des Baues sensibler Ganglien erkennen bei vielen Opisthobranchiern, z. B. bei *Philine*, *Bulla*. Man kann hier auf den ersten Blick erkennen, ob man ein Sinnesorgan-ganglion vor sich hat oder nicht. Ein Blick auf Fig. 43 wird das erläutern. Die sehr zahlreichen Kerne haben eine Größe von 2—3  $\mu$ .

In allen diesen Fällen zeichnen sich die Ganglienzellen durch geringe Größe ihrer Kerne, häufig (oder immer?) durch das Fehlen von Kernkörperchen, hauptsächlich aber durch die Kleinheit des Zellkörpers aus, welcher durch zwei oder mehr Fortsätze mit den anderen in Verbindung steht.

Indem ich weiter mich zu den Cerebralganglien wende, will ich erwähnen, dass dieselben schon bei den Polycladen eine Zusammensetzung aus zwei durch ihre verschiedenen Zellarten kenntlichen Theilen zeigen (Fig. 42). Die vordere Hälfte der Zellrinde wird von einer dicken Schicht kleiner Zellen, die hintere von bedeutend größeren und weniger zahlreichen Zellen gebildet. Berücksichtigen wir nun, dass aus dem Vordertheile die Nerven zu den Sinnesorganen, aus dem hinteren dieselben entspringen, die zu dem motorischen Plexus gehen, so werden wir, wie ich glaube, kaum zweifelhaft sein können, dass die kleinen Zellen zu den Sinnesorganen, die großen zu dem motorischen Plexus gehören, und wir erkennen ferner die Zusammensetzung der Cerebralganglien aus einem vorderen sensiblen und einem hinteren motorischen Antheil. Bei *Notomastus* beschreibt EISIG die Anordnung der zelligen Bestandtheile in den oberen Schlundganglien so: »Die Ganglienzellen der Augenlappen sind klein, multipolar, oft körnerähnlich; eben so sind die distalen Theile der vorderen Hauptlappen aus solch' kleinen Zellen zusammengesetzt; in den proximalen Theilen dieser Lappen dagegen walten, besonders peripherisch, große, scheinbar unipolare Zellen vor. Die hinteren Lappen enthalten in den äußersten Lagen ebenfalls große, scheinbar unipolare Zellen, welchen nach innen zu kleine, multipolare folgen. Die dünne Zellenlage des ventralen Lappens endlich wird ausschließlich von auffallend großen, unipolaren Ganglienzellen zusammengesetzt.« KLEINENBERG giebt an, dass rundliche »automatische« und große birnförmige »Reflexzellen« sich außer den Sinneszellen der verschiedenen Antennen und der »Geruchsorgane« am Aufbau des Kopfganglions von *Lopadorhynchus* betheiligen, dass dieselben aber alsbald verschwinden. »Späterhin sondert sich die Masse des Gehirns wieder in regelmäßig vertheilte Gruppen von Zellen, die nach Größe, Form und Beschaffenheit stark von einander abweichen«, doch konnte KLEINENBERG nicht nachweisen, »ob diese bleibenden Diffe-

renzirungen — — auf die ungleichartigen Elemente, welche sich zur Herstellung des Kopfganglions vereinigen, zurückzuführen sind« (l. c., p. 72).

Die Cerebralganglien von Rhipidoglossen enthalten nach BÉLA HALLER keine »Dreieckzellen«, welche in den Pedalsträngen durch ihre Größe sich von den übrigen Elementen unterscheiden. Bei Opisthobranchiern sind die Zellen der Cerebralganglien zwar nicht so groß wie die in den Pedalganglien, doch tragen sie nicht den Charakter der sensiblen Ganglien an sich, welche vielmehr als eigene Centren sich ihnen anschließen. Man kann daher diese Cerebralganglien mit dem hinteren Theile derjenigen von Anneliden vergleichen, etwa dem ventralen Lappen von Notomastus, wobei die Frage offen bleibt, ob hier eine Homologie oder Analogie besteht. Die vorderen Hauptlappen, die Augenlappen, sowie die hinteren Lappen von Notomastus haben ihre entsprechenden Theile in den eigenen Ganglien der Sinnesorgane von Opisthobranchiern, mit denen sie eine ziemlich große Ähnlichkeit besitzen.

Die Bauchstränge zeigen mehr oder weniger deutliche Verschiedenheiten von den Cerebralganglien. Sehr ausgeprägt sind solche nach FRIEDLÄNDER<sup>1</sup> bei Lumbricus, denn während in den Ganglien des Bauchmarks nur oder doch vorwiegend große Zellen vorkommen, bildet in den Cerebralganglien die Hauptmasse der nervösen Zellen eine sehr mächtige Schicht kleiner Zellen, die große Ähnlichkeit mit denen der sensiblen Ganglien haben. Bei Polychaeten sind meist solche kleine Zellen auch im Bauchmark vorhanden, jedoch viel vereinzelter als in den Cerebralganglien.

BÉLA HALLER beschreibt in den Pedalsträngen der Rhipidoglossen große »Dreieckzellen«, die mit kleineren Zellen in Verbindung stehen. Vergleicht man damit den Plexus im Herzen dieser Thiere, welcher doch ohne Zweifel motorisch ist, so ergibt sich eine große Ähnlichkeit dieser Dreieckzellen mit denjenigen im Herzen, welche durch einen »Protoplasmafortsatz« direkt mit Muskelkernen in Verbindung treten und daher doch wohl die eigentlich motorischen Elemente sind, während die kleinen multipolaren Zellen der Verbindung dienen dürften. In den Pedalsträngen sind die Verhältnisse viel complicirter als im Herzen, jedoch scheint mir ein principieller Gegensatz zwischen den Dreieckzellen und kleineren Verbindungszellen unverkennbar zu sein, und es liegt nahe, die ersteren hier als die motorischen Elemente in Anspruch zu nehmen. Bei den Ichnopoden erlangen diese in den Pedal- und Pleuralganglien häufig eine riesenhafte Größe und sind dadurch von

<sup>1</sup> Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. Diese Zeitschrift. Bd. XLVII.

den kleinen sensiblen und Verbindungszellen mit größter Leichtigkeit zu unterscheiden. Die Hauptganglien von *Arca*, welche ja der Hauptsache nach motorische Centren sind, zeigen in ihren zelligen Bestandtheilen Ähnlichkeit mit denen in den Pedalsträngen der *Rhipidoglossen*.

Aus den angeführten Thatsachen möchte ich den Schluss ziehen, dass bei den meisten Mollusken und Chaetopoden die motorischen Ganglienzellen sich durch bedeutendere Größe des Kernes wie des Zelleibes, auch durch das Vorhandensein eines Nucleolus von den sensiblen unterscheiden.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen den sensiblen und den Verbindungszellen in morphologischer Hinsicht kaum bestehen dürfte, da jene doch auch eine Verbindung vermitteln zwischen den Sinnesepithelien einerseits und den motorischen Zellen andererseits. In wie weit hier physiologische Unterschiede existiren, ist schwer zu sagen. Vielleicht kann man die Gesamtheit der motorischen Zellen als den Sitz des Willens, die Verbindungszellen als den der Empfindung betrachten.

#### Zusammenfassung.

Da die Ergebnisse vorliegender Arbeit, namentlich die hier zum ersten Male mitgetheilten Thatsachen, wegen des Planes des Ganzen wenig übersichtlich sein mögen, so sollen die Hauptsachen hier in Kürze zusammengefasst werden.

Es wurden bei einem kleinen mittelmeerischen *Chiton*, der vielleicht wegen der Abweichungen von anderen Arten zum Repräsentanten einer eigenen Gattung zu machen sein wird<sup>1</sup>, in der Schale steckende augenähnliche Gebilde beschrieben, welche mit den durch *MOSELEY* bekannt gewordenen »Augen« anderer *Chitonen* weitgehende Unterschiede zeigen; außerdem bewegliche Borsten am Rande des Körpers, welche vermuthlich zum Tasten dienen.

Im Nervensystem sind die als Cerebralganglien gedeuteten Anschwellungen des dorsalen Schlundringes, der unmittelbare Zusammenhang des letzteren mit den vorderen Eingeweideganglien und vor Allem

<sup>1</sup> Ähnlich den Unterschieden in den Nervensystemen von *Neomenia* und *Pro-neomenia* sind die zwischen den bisher untersuchten *Chitonen* und unserem *Chiton rubicundus*, daher würde bei der Aufstellung einer neuen Gattung der Name *Prochiton* diesem Verhalten am besten Ausdruck geben; für diese Gattung würden außer den beschriebenen Connectiven zwischen Bauch- und Seitensträngen auch die beweglichen Tastborsten charakteristisch sein, während dorsale Augen ja auch sonst vorkommen.

die zahlreichen Connective zwischen Bauch- und Seitensträngen von Wichtigkeit.

Bei einer *Proneomenia*<sup>1</sup> habe ich ähnliche Hypodermisfortsätze, wie sie HUBRECHT als Borsträger bei *Proneomenia Sluiteri* beschreibt, gefunden, in ihnen aber keine Spicula wahrgenommen und ich halte dieselben für Hautsinnesorgane.

Junge Thiere von *Arca Noae* haben vorn im Mantel zwei verhältnismäßig große Pigmentbecher, deren Konkavität nach den Seiten gerichtet ist.

Seitenorgane, wie sie ähnlich bei *Fissurella* und *Trochus* bekannt sind, habe ich bei *Haliotis* beschrieben; dieselben sind hier nicht auf die Krause (*Epipodium*) beschränkt, sondern finden sich auch an anderen Stellen des Körpers. Die Kopffühler wurden als die vorderen Endtentakel der Krause gedeutet.

Im Nervensystem von *Haliotis* wurde hauptsächlich die Sonderung des oberen Schlundringes in drei über einander gelegene Abschnitte beschrieben, von denen der unterste sich ablöst, um eine Kommissur unter dem Schlunde zu bilden, während die beiden oberen in die Pleuropedalconnective übergehen.

LACAZE-DUTHIERS' Darstellung von den Verhältnissen des Schlundringes von *Dentalium* wurde berichtigt und ein Subradularorgan, wie es bei *Chiton* vorhanden ist, beschrieben.

Ferner wurde vergleichend-anatomisch begründet, dass die oberen Schlundganglien der Polycladen, Anneliden und der Solenogastres nicht den Cerebralganglien der Mollusken homolog sind, sondern dass diese Centren vielmehr den seitlichen Schlundganglien von *Neomenia* entsprechen dürften.

Dem kleinen Schlundringe der Solenogastres homologe Bildungen fanden wir bei den Anneliden, bei *Chiton*, *Haliotis*, *Dentalium* und *Meleagrina* (nach MAYAUX); vordere Eingeweideganglien fehlen bei den Solenogastres und den Anneliden, sind dagegen bei *Chiton*, *Dentalium*, *Meleagrina* und allen übrigen hier behandelten Mollusken, mit Ausnahme der Lamellibranchier, vorhanden.

Als Sinnesorgane der Seitenlinie, homolog denen der Chaetopoden,

<sup>1</sup> Durch die Güte des Herrn Dr. EISEN erhielt ich einige Neapler Amphineuren. Das früher erwähnte »*Proneomenia*-ähnliche Thier« ist ohne Zweifel eine *Proneomenia*, welche durch geringere Größe (Länge circa 3 cm, Dicke 4,5 mm) sich von der durch HUBRECHT beschriebenen Art unterscheidet, in der Organisation aber mit dieser in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt; da von ihr meines Wissens in der Litteratur noch nichts erwähnt ist, so will ich sie *Proneomenia neapolitana* benennen.

betrachte ich die Sinnesorgane am Mantelrande der Lamellibranchier, die der Krause von Rhipidoglossen, und aus homologen Cirren sind auch die Chitonkiemen hervorgegangen. Damit steht im Zusammenhange, dass den Seitensträngen der Amphineuren die Seitenorganganglien der Chaetopoden, der Mantelrandnerv von Lamellibranchiern, die Ganglien in der Krause der Rhipidoglossen<sup>1</sup> homolog sind, während den Bauchsträngen das Bauchmark der Anneliden, die beiden ventralen Ganglienpaare der Muscheln, von denen das vordere das Centrum für die Ortsbewegung, das hintere für den Schutz des Thieres ist, und die Pedalganglien der Gastropoden entsprechen.

Endlich wurde ein gewisser Gegensatz behauptet zwischen den Bauchsträngen einerseits und den Seitensträngen und Cerebralganglien andererseits, ein Gegensatz, der sich in den Innervierungsverhältnissen und manchmal auch deutlich in dem histologischen Bau der Centren ausdrückt; die Bauchstränge und ihre Homologa entsprechen in ihrem Gesamtcharakter dem Rückenmark der Chordaten.

Berlin, im Mai 1889.

<sup>1</sup> In einer mir nachträglich durch die Güte des Verfassers zugekommenen Arbeit von PELSENER (Sur le pied et la position systématique des Ptéropodes. Extr. des Mém. de la Soc. R. Malacol. de Belg. T. XXIII) wird am Fuße von *Pectunculus* ein Wulst erwähnt, welcher dem Epipodium von *Trochus* entsprechen soll. Ich finde zwar bei konservirten Thieren hin und wieder etwas Derartiges, in anderen Fällen aber nicht, und ich sehe in der beschriebenen Bildung nichts weiter, als eine durch die Zusammenziehung des Fußes bewirkte Faltung, welche in keiner Hinsicht dem Epipodium der Rhipidoglossen an die Seite gesetzt werden kann.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVI.

Mit Ausnahme von Fig. 4, 5 und 9 sind alle Umrisse mittels ABBE'schen Zeichenapparates entworfen; die dabei angewandten Systeme sind bei den einzelnen Figuren angegeben.

Fig. 1a—h. Querschnitte durch das Nervensystem von *Chiton rubicundus*. SEIBERT III, 1 (doppelte Höhe des Objektisches). a—d, Cerebral- und vordere Eingeweideganglien; zwischen a und b fehlt ein Schnitt!, b—d auf einander folgende Schnitte. In Fig. 1e ist  $vE_1$  der zweite Knoten der vorderen Eingeweideganglien, c, Connectiv zwischen dem ersten Knoten und dem unteren Schlundringe. In Fig. 1f ist V, Bauchstrang, uS, unterer Schlundring; a b bezeichnet die Medianlinie. In Fig. 1g bezeichnet L den Seitenstrang, Sr Ganglion des Subradularorgans. Fig. 1h Schnitt durch einen Bauchstrang in der Gegend der vordersten Kommissuren (com) und Connective (con) zu den Seitensträngen.

Fig. 2a—p. Querschnitte durch den Schlundring von *Haliotis tuberculata*. SEIBERT I, 1 (Höhe des Objektisches). m, Rüsselnerven; t, Tentakel-, oc, Augennerv; ep, Nerven der Krause; vE, vorderes Eingeweideganglion; c, dessen Connectiv, das sich in Fig. 2n mit dem Schlundring vereinigt; uS, unterer Schlundring; in Fig. 2o allein gezeichnet; Sr, Subradularnerv.

Fig. 3a—g. Querschnitte durch die Pleuropedalganglien desselben Thieres, schwächer vergrößert, ZEISS A ohne Endlinse, 2. ot, Otocysten, bei ac Ursprung des Nervus acusticus; lp, linker, rp, rechter Mantelnerv; plc, Pleural-, pc, Pedalkommissur; vc, Visceralkommissur.

Fig. 4. *Chiton rubicundus* von oben, vergrößert; die Randborsten sind nur rechts gezeichnet.

Fig. 5. Stück der Krause einer *Haliotis tuberculata*. S, Schale; T, Taster.

Fig. 6. Schnitt durch ein Seitenorgan (So) derselben in retrahiertem Zustande. Bei t Anfang eines Tasters; v, Blutgefäß; tn, Tasternerv; n, Nerv des Seitenorgans; rm, Retractoren; em, Elevatoren des Sinnesorgans. SEIBERT III, 1.

Fig. 7. Äußere Schalenschicht (Tegmentum) mit Sinnesorganen aus einem Querschnitt von *Chiton marginatus*. SEIBERT III, 1.

Fig. 8. Auge im Tegmentum aus einem Querschnitt von *Chiton rubicundus*. SEIBERT V, 1. l, Linse; g, Ganglion; n, Verbindungsstrang; ep, Hypodermis.

Fig. 9 a, b. Embryonale Augen von *Chiton Polii* nach KOWALEVSKY. a, jüngerer, b, älteres Stadium.

Fig. 10. Vorderer Theil eines frontalen Längsschnittes durch eine kleine *Arca Noae* mit den zwei Pigmentbechern (oc) im Mantel. Aa, Adductor anterior. Bei a ist derselbe Schnitt in natürlicher Größe gezeichnet. SEIBERT III, 1.

Fig. 11. Borstenträger am Rande von *Chiton rubicundus*. SEIBERT V, 1. Ct, Cuticularschicht.

Fig. 12. Sagittaler Längsschnitt durch ein Cerebralganglion eines kleinen Thyzozoon *Brocchii*. ZEISS D, 2. a, vorn, p, hinten; oc, Augen.

Fig. 13. Querschnitt durch ein »Tentakelganglion« (T) von *Bulla hydatis*; C, Cerebralganglion. ZEISS D, 2.

Tafel XVII.

Nervensysteme in schematischer Darstellung von der Ventralseite; der Enddarm (*an*) ist in Fig. 4—5 angedeutet, um die dorsale Lage der roth gezeichneten Seitenstränge zu bezeichnen.

Fig. 1. Polycladenähnliches Urmollusk. *C*, Cerebralganglien (obere Schlundganglien); *V*, Bauchstränge; *L*, Seitenstränge; *A*, Augen; *T*, Tentakeln; *K*, Kiemen; *Grp*, Ganglien des Tractus renopericardialis; *R*, kleiner Schlundring.

Fig. 2. *Proneomenia* nach HUBRECHT.

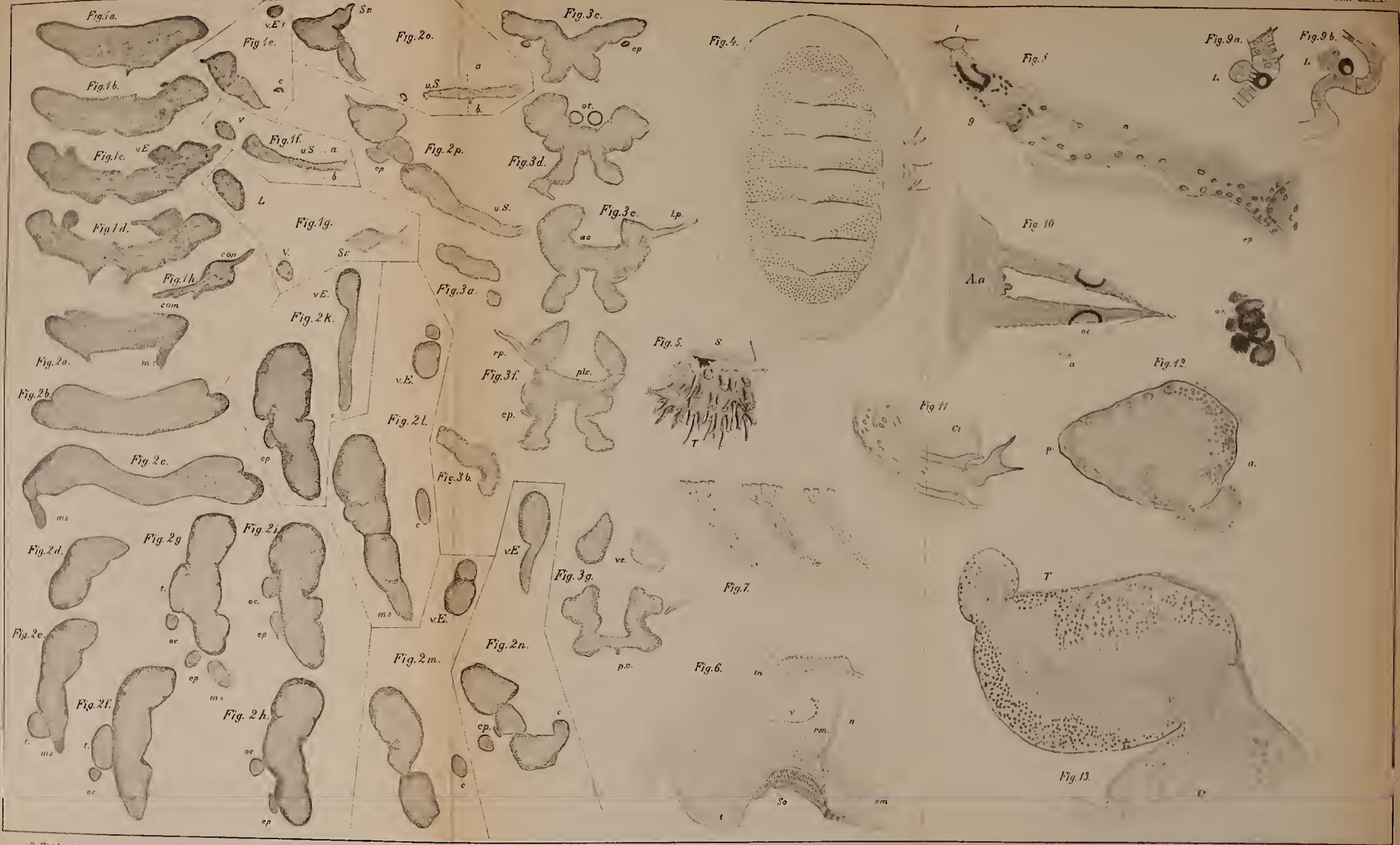
Fig. 3. *Neomenia* nach VON GRAFF. *C*<sub>1</sub>, sekundäre Cerebralganglien (seitliche Schlundganglien).

Fig. 4. *Chiton rubicundus*; Eingeweidenerven nach BÉLA HALLER. *Gc*, Herzganglien; *Gr*, Ganglien der Niere, *m*, des Magens; *T*, Kiemen; *A*, embryonale Augen.

Fig. 5. *Arca Noae*. *Va*, vordere, *Vp*, hintere Bauchganglien; *L*, Mantelring.

Fig. 6. *Haliotis* mit Benutzung von LACAZE-DUTHIERS' Darstellung. *Pl*, Pleuralganglien, von denen die Visceralkommissur und die Mantelnerven abgehen; *L* und *T*, Krause.

Fig. 7. *Polychaet (Notomastus)*. *L*, Seitenorgane.





Zeit

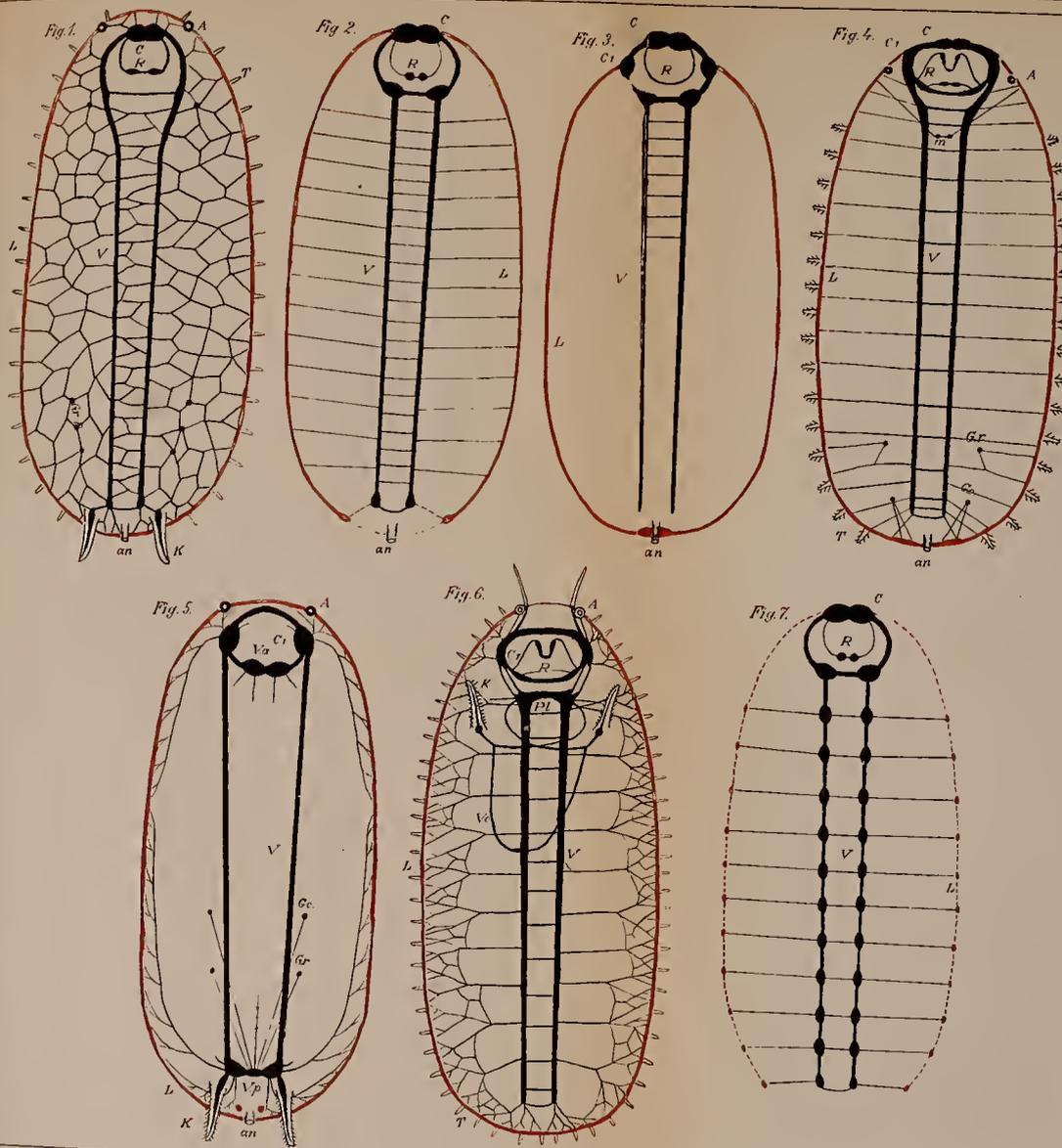
F

L



3. TH





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1889-1890

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Thiele Johann [Johannes] Karl Emil Hermann

Artikel/Article: [Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. 385-432](#)