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

Beiträge zur Kenntnis der Mollusken.

von

Johannes Thiele.

(Dresden.)

Mit Tafel XXIII.

Anatomische Untersuchungen an Mollusken, die mich seit mehreren Jahren beschäftigen, haben eine Anzahl von Thatsachen zu Tage gefördert, die ich zum Theil zwar gern noch weiter verfolgt hätte, bevor ich sie veröffentlichte, indessen da ich gegenwärtig dazu nicht in der Lage bin, so mögen sie, so weit die Untersuchungen darüber einigermaßen abgeschlossen sind, vorläufig in Kürze mitgetheilt werden. Zu einigen dieser kleinen Abhandlungen, so zur vorliegenden ersten, haben den unmittelbaren Anstoß neuere Publikationen gegeben, welche durch meine Beobachtungen berichtigt oder ergänzt werden.

I. Über das Epipodium.

Nachdem ich mich vor einiger Zeit über das Epipodium von Haliotis ausgesprochen hatte und bei Amphineuren sowie Lamellibranchiern homologe Bildungen zu finden glaubte (10)[1], hat ganz neuerdings Pelseneer gegen einige meiner Ansichten polemisirt (6). Das giebt mir Veranlassung, nochmals auf die Frage nach der morphologischen Bedeutung des Epipodiums einzugehen, zumal da verschiedene Behauptungen des genannten belgischen Forschers nach meinen Untersuchungen unhaltbar sind.

Zunächst und hauptsächlich ist es Pelseneer's Ansicht, dass das Epipodium zum Fuße gehöre, welche der Revision bedarf. Pelseneer schließt das in erster Linie daraus, dass das Epipodium von den Pedalsträngen innervirt wird, und führt gelegentlich auch an, dass dasselbe bei Gegenwart eines Deckels, der doch zum Fuße gerechnet würde,

[1] Die Zahlen beziehen sich auf das Litteraturverzeichnis am Ende der Abhandlung.

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

unter diesem verlaufe. Diese Thatsachen sind unzweifelhaft richtig, richtig ist auch, dass die Pedalstränge nicht aus zwei über einander gelegenen getrennten Theilen bestehen, sondern einheitlich sind. Trotzdem muss ich die Zugehörigkeit des Epipodiums zum Fuße mit Entschiedenheit bestreiten. Der Hauptgrund liegt in der gleichfalls unbestrittenen Thatsache, dass die vorderen Theile des Epipodiums von den Cerebralganglien innervirt werden. Ich habe das bei Haliotis beschrieben (10, p. 399, Fig. 2 *k*) und kann daher annehmen, dass Pelseneer diese Thatsache kennt, er scheint sie aber für wenig wichtig zu halten, da er ihrer gar nicht Erwähnung thut. Diese scheinbar unbedeutende Thatsache allein ist indessen meiner Ansicht nach vollkommen hinreichend, Pelseneer's bezeichnete Auffassung über den Haufen zu werfen. Dass die Cerebralganglien von Haliotis, wie man vielleicht annehmen könnte, Theile der ursprünglich ventralen Ganglienmasse enthalten, wird durch nichts bewiesen, da dieselben nur Theile des Kopfes innerviren und da die Pleuralganglien, die bei manchen anderen Mollusken sich den Cerebralganglien angeschlossen haben, bei Haliotis noch durchaus Theile der Bauchstränge sind. Der vordere Theil des Epipodiums gehört nach der Innervirung also offenbar zum Kopfe. Auch von den Epipodialnerven, die von den Cerebropedalconnectiven abgehen, kann man doch nicht so ohne Weiteres ihre Pedalnatur behaupten.

Weiterhin werde ich auf die Verhältnisse des Nervensystems zurückkommen, und will nun zunächst kurz die äußere Lage und einige Einzelheiten des Epipodiums bei verschiedenen Prosobranchiern besprechen. Die primitivsten unter diesen sind ohne Zweifel die mit Spiralschale versehenen Zygobranchier. Von Pleurotomaria hat Dall (2) unlängst eine freilich wenig eingehende Beschreibung des Epipodiums gegeben, es besteht hier aus zwei hinten getrennten Lappen, welche breit, dünn und am Rande gefranst sind, deutliche Tentakel oder andere Fortsätze sind nicht vorhanden; die beiden Lappen werden im Leben der Schale angelegt, als dienten sie dieser zur Stütze. Bei Scissurella ist das Epipodium mit wenigen langen Tentakeln besetzt, ähnlich wie bei Trochiden. Bei Haliotis ist es eingehend untersucht, es ist mächtig entwickelt, eine starke Falte, die am Rande mit zahlreichen unregelmäßig geformten Fortsätzen und vielen Tentakeln, hauptsächlich an der unteren Kante, besetzt ist; bei Haliotis tuberculata sind die ersteren braun, die letzteren grün, und sie heben sich dadurch sehr deutlich ab. Vorn ziehen die beiden Hälften, indem sie unmittelbar an den großen Kopftentakeln, die ich morphologisch mit zur Krause zähle (10, p. 406), beginnen, an den Seiten des Kopfes sich

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

verbreiternd nach hinten, indem sie zwischen Fuß und Mantel verlaufen.

Bei Fissurella- und Emarginula-Arten sind die Falten rückgebildet; damit hängt es zusammen, dass die Zugehörigkeit des vorderen Theiles des Epipodiums zum Kopfe nicht so deutlich ist; es besteht aus einer Reihe von mehr oder weniger zahlreichen Tentakeln, die an derselben Stelle wie bei Haliotis, also zwischen Fuß und Mantel liegen (Fig. 1). Als Fuß bezeichne ich den lokomotorischen Theil des Körpers, der an den Seiten verbreitert zu sein pflegt und vorn mehr oder weniger vorgezogen ist, während ich für die seitliche Körperwand, in welcher bei Fissurelliden die Schalenmuskeln (Retraktoren) verlaufen, keinen Grund einsehe, warum sie zum Fuße zu rechnen sein sollte. Pelseneer ist allerdings dieser Ansicht, indessen halte ich es für ganz unberechtigt, den Begriff des Fußes bis zum oberen Ende der Retraktoren auszudehnen; Pelseneer wird doch z. B. seine Hand nicht bis zum Ende der sie bewegenden Muskeln rechnen. Da die Fußretraktoren auch den Mantel durchsetzen, so käme man bei solcher Auffassung folgerichtig zu dem überraschenden Resultate, dass selbst der Mantel ein Theil des Fußes ist, und das ist doch nicht Pelseneer's Ansicht.

Bei Trochiden ist der vordere Theil der Falten des Epipodiums erhalten und hat dieselbe Lage wie bei Haliotis; an den Seiten des Körpers sind die Falten meist rückgebildet, während mehrere Tentakel jederseits ihren Verlauf andeuten. Bei Neriten wird das Epipodium durch schmale Falten ersetzt, so auch bei Navicella. Janthina hat ziemlich breite und dünne, am Rande etwas gezackte Falten, die nach ihrer Lage dem Epipodium von Haliotis homolog sein können (Fig. 2). Unter den Tänioglossen ist der vordere lappenförmige Theil erhalten bei den Calyptraeiden, und diese Falten wird gewiss Niemand nach ihrer äußeren Lage zum Fuße zählen; ähnlich ist es bei Ampullaria. Bei Lacuna, die Pelseneer auch unter den Besitzern eines Epipodium nennt, sind doch wohl die »Deckellappen« mit ihren Anhängen gemeint, welche von Meyer und Möbius (4) abgebildet und beschrieben sind. Ob die beiden hinteren Fäden am Fuße von Nassa hierher zu rechnen sind, kann zweifelhaft erscheinen.

Für das typisch ausgebildete Epipodium ist außer der beschriebenen Lage zwischen den Kopffühlern und dem Deckel, falls ein solcher vorhanden ist, und zwischen Fuß und Mantel charakteristisch ein reicher Besatz mit Tentakeln, die bei Haliotis und Trochiden zahlreiche Zöttchen tragen, gleich den Kopftentakeln. Sodann sind bei den meisten Rhipidoglossen, die darauf hin untersucht worden sind, was bei den Neriten leider noch nicht geschehen ist, eigenthümliche Sinnesorgane

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

gefunden, die Béla Haller, ihr Entdecker bei Fissurellen und Trochiden, Seitenorgane genannt hat; von Haliotis habe ich solche beschrieben (10, p. 405, 406), die nach ihrer Verbreitung über einen großen Theil des Körpers jedenfalls den niedersten Zustand zeigen, und hier will ich noch hinzufügen, dass Emarginula elongata entsprechende Organe besitzt, die aber nicht wie bei Fissurella am Grunde der Tentakel, sondern etwa in der Mitte der Unterseite derselben liegen (Fig. 5). Vermuthlich werden auch die keulenförmigen pigmentirten Organe unter den Epipodialtastern von Margarita-Arten, die Pelseneer kurz beschreibt (6, p. 442, Fig. 14—17), zu den Seitenorganen zu stellen sein. Endlich verläuft in der Ansatzlinie des Epipodiums über dem Fuße ein starkes Gefäß (Fig. 5), das die Organe desselben versorgt.

Demnach ist das Epipodium durch eine ganze Reihe von Eigenschaften charakterisirt, welche man bei Homologisirungsversuchen ohne Zweifel mit in Rechnung ziehen muss.

Ich will daraufhin nun zunächst zusehen, ob einige von Pelseneer aufgeführte Fälle damit in Einklang zu bringen sind. Bei einigen Gattungen der Patelliden (Patina, Patinastra, Nacella, Patinella) findet sich am Fuße ein Fältchen, wie längst bekannt ist, und dieses hält Pelseneer für ein Epipodium und behauptet, dass dasselbe bei Nacellen gefranst sei (5). Da ich mit anderen Forschern die Docoglossen von den Rhipidoglossen ableite (12), so war ich so lange von der Richtigkeit dieser Angabe Pelseneer's überzeugt, bis ich mich durch eigene Untersuchung überzeugen musste, dass hier offenbar eine ganz andere Bildung vorliegt. Die Lage dieser Falte ist nicht, wie es bei dem Epipodium der Fall ist, über dem Fuße, sondern auf demselben, daher befindet sich das Vorderende unter dem Kopfe. Die Falte ist niemals gefranst, sondern nur — jedenfalls in Folge der Kontraktion des Fußes — etwas wellig gebogen (Fig. 3). Ferner überzeugte ich mich durch Studium von Querschnitten durch Patina pellucida, dass weder ein Gefäß unter der Falte hinzieht, noch dass diese mit irgend welchen Sinnesorganen besetzt ist; überhaupt tritt die Falte nur in Folge des Einschnittes unter derselben deutlich hervor. In diesen Einschnitt münden große subepitheliale Drüsen aus (Fig. 6); die Art derselben konnte ich nicht feststellen, da sie fast sämmtlich in Folge der Konservirung entleert waren, so dass wenig mehr als die Hohlräume, welche die Drüsenzellen eingenommen hatten, zu sehen waren, ich halte es indessen für wahrscheinlich, dass diese Drüsen mucöser Natur sind. Bei einigen großen Exemplaren der südamerikanischen Arten sah ich übrigens den hervorgequollenen Schleim sehr deutlich schon ohne weitere Untersuchung. Wir haben es hier also mit einer ganz eigenartigen Bildung

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

zu thun, der man die drüsigen »parietalen Krausen«, die jüngst Blumrich (1) in der Mantelhöhle mehrerer Chitonen beschrieben hat, an die Seite stellen kann, ohne dass jedoch mit diesen mehr als eine physiologische Analogie anzunehmen ist.

Ferner behauptet Pelseneer (5), dass bei Pectunculus ein Epipodium vorhanden sei. Ich habe schon früher die Existenz eines solchen bestritten, da aber Pelseneer trotzdem an seiner Behauptung festhält, so muss ich hier noch näher darauf eingehen. Bei zahlreichen Exemplaren von Pectunculus pilosus und glycimeris, die ich früher in Neapel konservirt habe, sehe ich, dass der eigentliche Fuß, der sich nach vorn in eine Spitze auszieht, wie bei den meisten Lamellibranchiern, im oberen Theile breiter ist als der darüber gelegene Theil, und dass er sich von diesem manchmal scharf absetzt, jedoch nicht immer. Nach unten hin ist indessen gar keine Begrenzung dieses dickeren Theiles vorhanden (Fig. 4 und 7), vielmehr geht dieser durchaus in die Fußränder über. Ich hebe ausdrücklich hervor, dass der Schnitt, dessen Umriss in Fig. 7 durchaus getreu mit dem Zeichenapparate dargestellt ist, durch den Fuß eines Thieres gemacht worden ist, bei dem die Kanten ganz ausnahmsweise stark hervortraten. Pelseneer hatte zuerst einen schematischen Querschnitt durch Pectunculus mit sehr großem »Epipodium« dargestellt (5, Fig. 11), dann hat er einen den natürlichen Verhältnissen näher kommenden Querschnitt abgebildet (6, Fig. 18), indessen stimmt auch dieser noch nicht ganz mit dem von mir beobachteten Verhalten überein, womit ich nicht sagen will, dass nicht gelegentlich der Fuß einen ähnlichen Querschnitt zeigen kann.

Es ist also zuerst zu betonen, dass die Lage dieser Kanten vollkommen verschieden ist von der des Epipodiums; ein solches würde eher dort zu erwarten sein, wo ich in Fig. 4 die punktirte Linie gezogen habe. Sodann ist das verschieden starke Hervortreten der fraglichen Bildung zu erwähnen, und das Fehlen von Sinnesorganen und des Blutraumes. Die Wülste von Pectunculus sind in keiner Hinsicht vom Fuße verschieden, zu dem sie vielmehr nach Allem, so auch nach dem Bau des Epithels, unter welchem Drüsenzellen liegen, und der Muskulatur gehören. Pelseneer will besondere Muskeln des »Epipodiums« gefunden haben, ich gebe das nicht zu, denn horizontale Bündel finden sich eben so gut über und unter der Verdickung, und einige wenige Fasern, welche die Kante in vertikaler Richtung durchziehen, sind in dem Gewirre sich in den verschiedensten Richtungen kreuzender Fasern bedeutungslos. Die großen im Fuße inserirenden Retraktoren können sicherlich durch ihre Zusammenziehung nicht nur die kleinen Faltungen, die in Fig. 7 sichtbar sind, sondern auch die große

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

Falte hervorbringen, die Pelseneer für ein Epipodium hält. Eben so gut wie hier könnte Pelseneer bei zahlreichen Lamellibranchiern ein Epipodium entdecken, wenn er den verdickten und nach oben abgesetzten Fuß für ein solches nimmt. Übrigens nimmt er doch an, dass Nucula der Urform der Lamellibranchier am nächsten steht, danach müsste man bei dieser noch eher ein Epipodium erwarten, wo es doch nach Pelseneer fehlt; indessen geht aus Pelseneer's Fig. 19 (6) hervor, dass auch bei Nucula der Fuß verdickt und durch eine Furche abgesetzt ist. Bei einem großen Exemplar von Pectunculus pilosus in meinem Besitze ist die Verdickung des Fußes relativ noch erheblich geringer als nach Pelseneer's Fig. 19 bei Nucula.

Endlich erklärt Pelseneer den Trichter der Cephalopoden für ein Homologon des Epipodiums und glaubt, dass die Arme aus dem Gastropodenfuße entstanden sind (8). Ich habe mich schon an anderem Orte dagegen erklärt (11, p. 511, 512), will aber hier noch Einiges zur Ergänzung hinzufügen. Pelseneer's ganze Homologisirung scheint mir nur dadurch ermöglicht zu sein, dass er die Cephalopoden auf den Kopf stellt und sie in dieser Lage mit den Gastropoden vergleicht. Das halte ich für ganz verfehlt, denn es kann schwerlich bestritten werden, dass die Ventralseite der Cephalopoden diejenige ist, welche den Trichter und den After trägt, die Arme stehen nicht unter, sondern vor dem Trichter. Ich könnte, wie es Pelseneer zu thun liebt, zahlreiche Aussprüche von Autoren anführen, welche derselben Ansicht sind, doch scheint mir, dass durch den Glauben an Autoritäten wenig für die Erkenntnis gewonnen wird.

Pelseneer sucht sich unter den Cephalopoden diejenigen heraus, die mit den Armen zu kriechen vermögen, und vergleicht diese mit den kriechenden Gastropoden. Das halte ich für unerlaubt, man muss vielmehr die primitiven Verhältnisse zum Vergleich mit anderen Klassen auswählen. Dass Nautilus in Bezug auf Arme und Trichter die ursprünglichsten Verhältnisse aufweist, ist unbestreitbar, und so ist auch die Lebensweise des Nautilus aller Wahrscheinlichkeit nach für die ältesten Cephalopoden charakteristisch gewesen, d. h. diese waren durch Hilfe ihrer luftgefüllten Schale freischwimmend. An diese Lebensweise hat sich der Fuß der Urformen angepasst und hat die Gestalt angenommen, die der Trichter von Nautilus zeigt. An seiner Vorderseite entwickelte sich jedenfalls zum Ergreifen der Nahrung eine propodiumähnliche Bildung, der man auch die ventralen Fühler von Vermetus an die Seite stellen kann; dass die Arme ursprünglich zur Unterstützung des Fußes beim Kriechen dienten (9, p. 92), halte ich einmal wegen der pelagischen Lebensweise, sodann auch wegen der

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

Lage der Saugnäpfe auf der oralen Seite der Arme für sehr unwahrscheinlich. Wenn höhere Cephalopoden, wie Octopus, welche der Schwimmschale verlustig gegangen sind, ihre mächtig entwickelten Arme, ein Universalwerkzeug ähnlich der menschlichen Hand, neben anderen Verrichtungen auch zum Kriechen gebrauchen, so folgt daraus durchaus nicht ihre Homologie mit dem Gastropodenfuße.

Die Verhältnisse von Nautilus lassen sich schlechterdings nicht mit Pelseneer's Ansicht vereinigen; es wird schon äußerlich gewiss Niemand die Tentakel für einen Fuß, den Trichter für ein Epipodium halten; keine der für ein Epipodium charakteristischen Eigenschaften findet sich hier. Die Muskulatur stimmt sicherlich auch zu der Homologie des Trichters mit dem Protopodium. So ist endlich das Nervensystem von Nautilus beweisend; es stimmt recht gut mit dem von Arca und von Dentalium überein, indem in all diesen Fällen von den mit den Pleuralganglien vereinigten Cerebralganglien zwei Ringe um den Verdauungstract ausgehen; diese Ringe sind bei Nautilus am kürzesten, namentlich der hintere. Der vordere innervirt immer den Fuß, der hintere ist die »Visceralkommissur«. Bei Nautilus ist von den Präpedalganglien (Brachialganglien der Autoren) noch keine Spur vorhanden, und wenn sich solche bei höheren Cephalopoden aus dem vorderen Theile der Pedalganglien differenziren, so ist das der Sonderung der Pedalstränge von Rhipidoglossen in zwei über einander gelegene und durch eine Furche getrennte Theile unmöglich äquivalent; die Präpedalganglien sind der sekundäre, der untere Abschnitt der Pedalstränge der primäre Theil.

Ich habe früher die Seitenstränge (Palliovisceralnerven) von Amphineuren für ein Homologon des Nervenplexus im Epipodium von Haliotis erklärt und die Kiemen von Chitonen als entstanden aus epipodialen Cirren, das will sagen, Cirren in der Seitenlinie, und ich bin auch jetzt davon überzeugt, dass die Seitenstränge keinem anderen Theile des Nervensystems von Haliotis homologisirt werden können. Pelseneer's Ansicht, nach welcher die Seitenstränge von Chitonen den Pleuralganglien mit den vorderen Mantelnerven entsprechen, halte ich für ganz verfehlt, denn einerseits entwickeln sich die Pleuralganglien der Prosobranchier sehr deutlich erst allmählich aus den Bauchsträngen und fehlen bei den Chitonen noch gänzlich, andererseits entspricht, wie ich demnächst zeigen werde, das Pallium der Chitonen, d. h. der stacheltragende Körperrand, nicht dem von Haliotis; das letztere (die Mantelfalten) ist vielmehr eine Neubildung, daher sind auch die von der ventralen Ganglienmasse abgehenden Mantelnerven neugebildet und können nicht den von den Cerebralganglien ausgehenden Lateral-

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

strängen entsprechen. Eben so können diese nicht der Visceralkommissur homolog sein, wie Spengel annahm, da die letztere von der ventralen Ganglienmasse ausgeht und da sie auch hinten ventral liegt; diese Auffassung ist daher schon von mehreren Forschern (Bütschli, Pelseneer) aufgegeben worden.

Es bleibt demnach gar nichts Anderes übrig, als den epipodialen Plexus zum Vergleiche heranzuziehen, was nach der Verbindungsart mit dem übrigen Nervensystem, wie mir scheint, am allernächsten liegt. Bei Proneomenia und bei Chiton rubicundus hängen die Seitenstränge vorn unmittelbar mit den Cerebralganglien, weiter hinten durch zahlreiche Connective mit den Ventralsträngen zusammen, eben so bei Haliotis der Plexus des Epipodiums. Bei anderen Chitonen haben sich — die Richtigkeit der hierauf bezüglichen Angaben vorausgesetzt — die Lateralstränge durch Rückbildung der Connective zu einem selbständigeren Theile des Nervensystems ausgebildet, was ihnen durch die unmittelbare Verbindung mit dem Schlundringe ermöglicht wurde. Dagegen ist der epipodiale Plexus von Haliotis auf einer etwas niederen Stufe verblieben, wenn auch, wie ich glaube, von ihm die Muskeln des Epipodiums innervirt werden dürften, so dass er auch motorische Bestandtheile enthält; jedenfalls ist es unbewiesen, dass die ventralen Stränge die Epipodialmuskeln versorgen. Ich muss immer wieder die Verhältnisse bei Polychaeten zum Vergleiche herbeiziehen, von denen die Ganglien der Seitenlinie, Seitenorgan- und Parapodialganglien, sich dem epipodialen Plexus einerseits und den Lateralsträngen von Chiton andererseits aufs beste an die Seite stellen.

Gründe gegen die Homologie dieser Theile des Nervensystems hat Pelseneer überhaupt nicht vorgebracht, sondern einfach seine Behauptung der meinigen gegenübergestellt (7, p. 286 und 6, p. 443). Ich werde daher, bis entscheidende Gründe gegen meine Auffassung beigebracht werden, diese aufrecht erhalten dürfen. Es stellt danach das Epipodium ein Organ der Seitenlinie dar, welche der von Polychaeten homolog ist, eben so der Mantel mit den Kiemen von Chiton.

Pelseneer scheint es als einen Grund gegen diese Anschauung bezüglich der Chitonkiemen anzusehen, dass diese sich bei sekundär modificirten Formen im vorderen Theile rückbilden, das Epipodium dagegen im hinteren Theile; einmal würde hieraus für ihre Homologie gar nichts folgen, sodann ist es für das Epipodium nicht durchweg richtig, weil bei Lacuna doch der hintere Theil erhalten geblieben ist. Der andere Grund, dass die Chitonkiemen am Grunde der Mantelfalten, das Epipodium zwischen Fuß und Mantel angeheftet sind, ist darum

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

bedeutungslos, weil der Mantel von Haliotis nicht dem von Chiton homolog ist, wie ich schon erwähnte. Dass endlich die Struktur der Chitonkiemen und ihre Beziehung zum Herzen ähnlich ist wie bei anderen Mollusken, scheint mir nur natürlich, da das Bindegewebe eine dünne und darum erhärtete Schicht unter dem Epithel bilden muss, um der Respiration nicht hinderlich zu sein, und da das arterielle Blut möglichst direkt zum Herzen strömen muss, um von dort weiter befördert zu werden. Ein Unterschied ist sicher zwischen der Struktur der Kiemen von Chitonen und der von Gastropoden und Lamellibranchiern darin begründet, dass jenen die Spengel'schen Organe fehlen, denn was Blumrich als Geruchsorgane gedeutet hat (1), ist ganz bestimmt nicht hierher zu rechnen. Dass dieser Unterschied der einzige ist, wage ich überhaupt zu bezweifeln.

Die Placophoren mit einer geringeren Kiemenzahl, die Pelseneer zum Vergleiche mit Nautilus heranzieht, sind sekundär modificirte Formen, welche daher nicht direkt mit den Mollusken verwandt sind. Bei Chiton siculus sind jederseits 28 Kiemen vorhanden; vielleicht ist es kein Zufall, dass auch die Zahl der Connective zwischen Bauch- und Seitensträngen bei Chiton rubicundus 28 beträgt. Bei anderen echten Chitonen habe ich eine noch größere Zahl von Kiemen beobachtet, sie scheint also ziemlich wechselnd zu sein.

Endlich möchte ich an Pelseneer die Frage richten, wie er die Homologie zwischen den Kiemen von Chiton und denen von Gastropoden mit seiner Ansicht vereinigen will, dass die Seitenstränge den vorderen Mantelnerven homolog sind; schon darin scheint mir ein unlösbarer Widerspruch zu liegen.

Die Kiemengefäße der Chitonen dürften den Epipodialgefäßen der Rhipidoglossen entsprechen.

Der Fuß der Gastropoden ist meiner Auffassung nach aus dem ventralen Hautmuskelschlauche der proneomeniaähnlichen Urformen hervorgegangen (11, p 510) und erstreckt sich demnach nicht über die Seitenlinie, also das Epipodium, hinaus. Für dieses liegt hiernach gar kein Grund vor, es zum Fuße zu rechnen. Auch geht aus dieser Ansicht über das Epipodium hervor, wie ich schon hervorgehoben habe (11, p. 509), dass der Deckel als eine dorsale Bildung aufzufassen ist, homolog oder doch analog einem Theile der Chitonschale.

Die Bauchstränge der Chitonen können ohne Zweifel als die primitive Form bei Mollusken angesehen und von ihrem Verhalten das von Haliotis abgeleitet werden. Der vorderste Theil derselben ist bei Chiton rubicundus connectivartig verdünnt (10, Fig. 1 *f*, *g*), er entspricht dem Cerebropedalconnectiv von Haliotis; wo die erste Kom-

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

missur zum anderen Bauchstrange und das erste Connectiv zum Lateralstrange abgeht (10, Fig. 1 *h*), ist der Strang bedeutend stärker geworden und bleibt im Wesentlichen bis zum Hinterende gleich dick. Die Kommissuren gehen vom unteren Theile, die Connective vom oberen ab. Ganz ähnlich ist es bei Haliotis, der obere Theil, von dem die Connective ausgehen, hat sich vom unteren durch eine laterale Furche abgegrenzt; nur der vorderste Abschnitt zeigt eine wesentliche Umgestaltung. Diese hängt mit der Neubildung mehrerer Organe zusammen, die von hier aus innervirt werden. Diese Organe sind: 1) die Visceralkommissur, 2) die Mantelfalten und 3) die Otocysten. Die Visceralkommissur zeigt ähnliche Charaktere wie die Bauchstränge, was sich namentlich in der Innervirung von Fußretraktoren ausdrückt. Wie dieselbe entstanden ist, scheint mir sehr schwer zu entscheiden, ich habe die Ansicht ausgesprochen, dass Theile der primitiven Bauchstränge mit dazu beigetragen haben. Jedenfalls ist Anfang und Ende der Visceralkommissur ursprünglich ventral. Die Mantelnerven sind nach ihrem Ursprunge vom oberen Theile der Bauchstränge denen des Epipodiums sehr ähnlich.

Die Otocysten sind ventral gelegene Sinnesorgane; bei Haliotis habe ich die Nerven derselben beschrieben (10, p. 401), welche seitwärts und etwas nach hinten gerichtet sind und in die Pleuralganglien hineintreten. Dasselbe Verhalten ist von Pelseneer (6) auch bei anderen niederen Prosobranchiern beschrieben, so dass es nicht mehr zweifelhaft sein kann. Pelseneer beschreibt zwar Faserzüge von der Eintrittsstelle der Otocystennerven, welche in das Cerebralconnectiv hinein verlaufen, indessen halte ich trotzdem die Pleuralganglien für die primitiven Centren der Otocysten, da es doch höchst wahrscheinlich ist, dass diese ventralen Organe auch im Anfange von ventralen Ganglien innervirt werden; wenn sich dann Faserzüge zu den Cerebralganglien herausbilden, so wird das jedenfalls eine sekundäre Erscheinung sein, ähnlich wie es von Pelseneer auch für die Kiemenganglien (Osphradien) von Mactra beschrieben ist, die doch sicherlich ursprünglich nichts mit den Cerebralganglien zu thun haben. Anders liegt die Sache natürlich bei denjenigen Mollusken, bei denen die Pleuralganglien sich mit den Cerebralganglien vereinigt haben.

Die Pleuralganglien sind also aus dem dorsalen Abschnitte des Anfangstheiles der Bauchstränge entstanden; das wird auch von Béla Haller angenommen und von Pelseneer zugegeben. Bei Haliotis sind sie aber noch nicht losgetrennt, Pleuropedalconnective giebt es nicht, wie ich ausdrücklich betonen muss; die von mir gezeichneten Querschnitte (10, Fig. 3 *a*—*e*) lassen darüber keinen Zweifel.

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

Es haben sich ferner die dorsalen Theile der beiden Bauchstränge durch eine sehr starke und gangliöse Brücke mit einander verbunden. Diese ist mit Chiton verglichen Neubildung. Ich hatte sie als Pleuralkommissur bezeichnet; das mag, wie ich Pelseneer zugebe, eine etwas ungeschickte Bezeichnung gewesen sein, da die Pleuralganglien höherer Formen nicht unmittelbar unter einander durch eine entsprechende Kommissur zusammenhängen, und da diese Kommissur der Pedalkommissur anderer Prosobranchier entspricht. Von der Frage, ob Faserzüge aus den Pleuralganglien diese Kommissur durchziehen, sehe ich hier ab. Ich wollte durch den Namen hauptsächlich den Gegensatz zu den folgenden Kommissuren ausdrücken, die wie bei Chiton von den ventralen Theilen der Bauchstränge ausgehen. Ich möchte nun, da diese letzteren (von Pelseneer als Anastomosen bezeichnet, ein Name, der mir kaum empfehlenswerth erscheint) die primitiven sind, für diese die Bezeichnung primäre Pedalkommissuren, für die von mir Pleuralkommissur genannte (Béla Haller's vordere Querfaserung) sekundäre Pedalkommissur vorschlagen. Bei höheren Prosobranchiern sind die ersteren vollständig rückgebildet.

Mit den Pleuralganglien hat sich endlich auch ein paar Connective zu den Cerebralganglien ausgebildet, jedenfalls ganz ähnlich, wie bei Cephalopoden nach Pelseneer die Connective von den Präpedalganglien zu den Cerebralganglien; in beiden Fällen mögen diese neu entstandenen Connective von den primitiven Cerebropedalconnectiven abgelöst sein, bei Gastropoden vom oberen und hinteren Theile derselben, bei Cephalopoden dagegen vom vorderen Theile. Aus dieser sekundären Entstehungsart der Pleuralganglien und der Cerebropleuralconnective ist es auch verständlich, dass nicht von ihnen, sondern von den Cerebropedalconnectiven die Nerven zum Epipodium abgehen, diese haben schon vor Entstehung der Pleuralganglien existirt.

Ich nehme also gegenüber der Auffassung von Lacaze-Duthiers an, dass die Bauchstränge der Prosobranchier nicht durch Verwachsung ursprünglich getrennter Theile entstanden, sondern dass sie von Anfang an einheitlich gewesen sind, dass die dorsalen Abschnitte mit den Abgangsstellen der Epipodialnerven, sowie die Pleuralganglien Differenzirungserscheinungen sind, ähnlich der Sonderung dreier über einander gelegener Abschnitte, die ich von den Cerebralganglien von Haliotis beschrieben habe. Bei Haliotis scheint es mir noch unmöglich, die Grenze zwischen Pleural- und Pedalganglien zu bestimmen; die Pallialnerven liegen in der seitlichen Fortsetzung der sekundären Pedalkommissur, so dass eine Beziehung der letzteren zu den Pleural-

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

ganglien ziemlich nahe liegt. Ich möchte auch erwähnen, dass nach Garnault (3) die Mantelnerven von Cyclostoma den größten Theil ihrer Fasern aus den Pedalganglien erhalten.

Da die Mantelnerven der Prosobranchier ursprünglich aus den Bauchsträngen entspringen, so folgt daraus, dass diese im Anfange der phyletischen Entwicklung der Prosobranchier nicht rein pedaler Natur sind. Ähnlich verhält es sich mit den Epipodialnerven; da das Epipodium, wie ich im Anfange dieser Abhandlung ausführte, nicht zum Fuße gerechnet werden darf, so ist auch hieraus der Schluss zu ziehen, dass die Bauchstränge bei den ältesten Prosobranchiern mehr sind als die Innervationscentren des Fußes. Ich halte sie für ein Homologon des Bauchmarkes der Anneliden, gleich diesem sind sie das Hauptcentrum des Rumpfes und erst durch Ablösung der Pleuralganglien und Rückbildung des Epipodiums werden sie mehr auf die Innervirung des Fußes beschränkt. Allerdings suche ich die Ganglien des Epipodiums, d. h. die unmittelbaren Innervirungscentren, nicht wie Lacaze-Duthiers in den Bauchsträngen, sondern im epipodialen Plexus, doch sind durch die Verbindung mit diesem auch gewisse Veränderungen im Hauptcentrum, eben den Bauchsträngen, bedingt, eine Differenzirung, die sich morphologisch in der stärkeren Ausbildung des dorsalen Theiles und der Sonderung desselben durch die Lateralfurche ausspricht.

Bezüglich des Mantels von Lamellibranchiern will ich nur hervorheben, dass ich nicht, wie Pelseneer sagt, das Epipodium allein, sondern die Summe des Epipodiums und des Mantels von Haliotis demselben homologisirt habe, wie aus meinen Ausführungen (10, p. 394 und 406) hervorgeht, und dass der große Scheibentheil des Mantels von Muscheln bei Haliotis kein Äquivalent hat, hier sitzt der Mantelrand unmittelbar dem Körper an. Danach fallen Pelseneer's Auseinandersetzungen (6, p. 441) in sich zusammen.

Endlich noch ein paar Worte der Erwiederung auf Pelseneer's aggressive Äußerung, dass ich meine Theorien auf eine zu geringe Zahl beobachteter Thatsachen gegründet habe. Ich bin der Ansicht und glaube noch nirgends etwas dem Widersprechendes gelesen zu haben, dass die verschiedenen Ordnungen der Mollusken: Amphineuren, Prosobranchier, Scaphopoden, Lamellibranchier, Cephalopoden (von den Opisthobranchiern erscheint es mir zweifelhaft) nicht aus einander hervorgegangen sind, sondern dass sich diese Äste schon an ihren Ursprüngen von einander getrennt haben. Demnach scheint es mir nur erlaubt zu sein, bei Homologisirungen von Körpertheilen in den verschiedenen Ordnungen die phyletisch ältesten Formen zu berück-

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

sichtigen, wie ich es gethan habe, während die sekundären Veränderungen in den einzelnen Entwicklungsreihen für solche Homologien bedeutungslos sind. Dagegen halte ich einen Vergleich mit gewissen Würmern, den Polycladen als den Stammformen der Mollusken und besonders den Polychaeten als nächsten Verwandten der Amphineuren, für sehr werthvoll, und ich kann Pelseneer den Vorwurf machen, dass er diesen von mir durchgeführten Vergleich ganz unberücksichtigt gelassen hat.

Kötzschenbroda bei Dresden, im November 1891.

Litteraturverzeichnis.

1. J. Blumrich, Das Integument der Chitonen. Diese Zeitschr. Bd. LII.
2. W. H. Dall, Report on the Mollusca. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XVIII.
3. P. Garnault, Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. Act. Soc. Linn. Bordeaux. XLI.
4. Meyer und Möbius, Fauna der Kieler Bucht.
5. P. Pelseneer, Sur l'épipodium des Mollusques (Deuxième Note). Bull. sc. Fr. Belg. XXII. p. 138—157.
6. —— Dasselbe. Troisième Note. Ibid. XXIII. p. 437—466.
7. —— Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol. XI.
8. —— Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Ibid. VIII.
9. H. Simroth, Über einige Tagesfragen der Malokozoologie, hauptsächlich Konvergenzerscheinungen betreffend. Zeitschr. f. Naturw. LXII.
10. J. Thiele, Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. p. 385—432.
11. —— Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. Bd. XXV.
12. Troschel-Thiele, Das Gebiss der Schnecken. II, 7.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Glyphis graeca, von der Seite gesehen, unter dem emporgeschlagenen Mantel ist das Epipodium sichtbar.

Fig. 2. Janthina bicolor. *T*, Tentakel; *M*, Mantel; *F*, Fuß; *ep*, Epipodium.

Fig. 3. Patinella deaurata, Vordertheil schräg von unten. *M*, Mantel; *K*, Kiemen; *F*, Fuß; *Df*, drüsige Falte; *s*, Sinnesorgan.

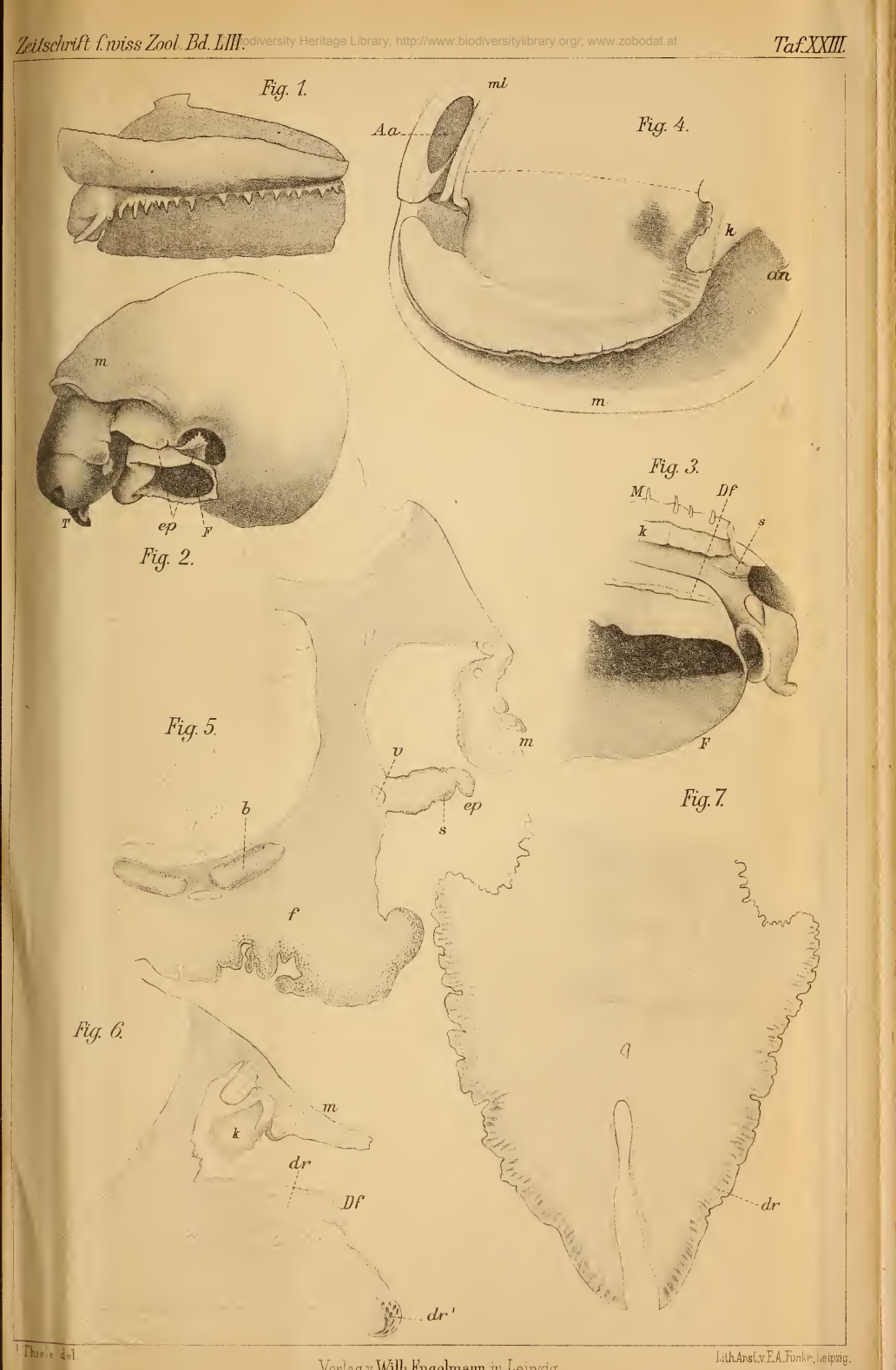
Fig. 4. Pectunculus pilosus, untere Hälfte. *Aa*, vorderer Schalenschließer; *Ml*, Mundlappen; *K*, Kieme; *M*, Mantel; *an*, Anus.

Fig. 5. Emarginula elongata, Querschnitt. Seibert, I, 1. *M*, Mantel; *F*, Fuß; *b*, Bauchstränge; *ep*, Epipodialtaster mit *s*, Seitenorgan; *v*, Epipodialgefäß.

Fig. 6. Patina pellucida, Querschnitt. Seibert, I, 1. *Df*, Falte; *dr* und dr_1, Drüsen; *K*, Kieme; *M*, Mantel.

Fig. 7. Querschnitt des Fußes von Pectunculus glycimeris, schwach vergrößert. *dr*, Drüsen.

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



J. Thiele del.
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1891-1892

Band/Volume: 53

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

Artikel/Article: Beiträge zm Kenntnis der Mollusken. 578-590