

Beiträge zur Kenntnis der Mollusken.

III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate.

Von

Johannes Thiele

(Göttingen).

Mit Tafel XXXI und XXXII.

Aus dem letzten Jahrzehnt liegt eine Reihe von Arbeiten vor, die sich mehr oder weniger eingehend mit der Beschreibung gewisser Hautdrüsen von Mollusken beschäftigen, namentlich die von CARRIÈRE¹ und HOUSSAY² über die Fußdrüsen von Gastropoden, von CARRIÈRE³ und BARROIS⁴ über den Byssusapparat der Lamellibranchien, von BERNARD⁵ über die Manteldrüsen von Prosobranchien; in diesen Arbeiten sind die charakteristischen Merkmale dieser Drüsen zumeist ganz richtig angegeben worden, daher muss es auffällig erscheinen, dass einige Schriftsteller, unter denen ich BÉLA HALLER nenne, der mit einer Reihe anspruchsvoller Arbeiten hervorgetreten ist, über das Wesen der Hautdrüsen von Mollusken im Unklaren geblieben sind. So bringt dieser Autor⁶ Beschreibungen von »Drüsen-schläuchen« am Mantelrande von *Lottia* und in der Körperwand von

¹ Die Fußdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibranchier und Gastropoden. Arch. mikr. Anat. Bd. XXI.

² Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. Arch. Zool. exp. gén. II, 2.

³ Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. V.

⁴ Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. (Lille.)

⁵ Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat. VII, 9.

⁶ Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier nebst Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen der Mollusken unter einander.

Nacella, sowie eines »drüsenähnlichen« — in Wirklichkeit jedenfalls drüsigen — Epithels über den Kiemengefäßen von *Cemoria*. Einige ähnliche Angaben von RAWITZ habe ich schon früher¹ berichtet; in dieser bezeichneten Arbeit habe ich den Mantelrand einer Reihe von Mollusken beschrieben und gedenke daher die dort gelegenen Drüsen gegenwärtig zu übergehen.

Wie hauptsächlich CARRIÈRE und BERNARD betont haben, bestehen die drüsigen Epithelien von Mollusken immer aus einem Fachwerk von Stützzellen und darin steckenden secernirenden Elementen, verschieden ist nur das Verhältnis der Länge von Stütz- und Drüsenzellen, indem die letzteren entweder von gleicher Ausdehnung sind wie die ersteren, oder diese mehr oder weniger bedeutend an Länge übertreffen, wodurch sie gezwungen sind, sich in das tiefere Gewebe einzusenken. Drüsiges Epithel, das nur aus gleichartigen secernirenden Zellen besteht, oder allein von drüsigen Elementen ausgekleidete Schläuche giebt es in der Haut von Mollusken nicht. Mit dem vorliegenden Aufsätze beabsichtige ich, theils das an einer Reihe von Beispielen zu erhärten, theils — und hauptsächlich — die phyletisch ältesten Formen der beiden wichtigsten Drüsenbildungen in der Haut der Mollusken, der Fußdrüsen und der sog. Hypobranchialdrüsen, vergleichend zu betrachten, da gerade diese weniger als die höheren Formen beschrieben sind, obwohl nur bei ihrer Berücksichtigung Vergleiche, wie der zwischen den Fußdrüsen von Gastropoden und dem Byssusapparat von Lamellibranchien, einen sicheren Boden erhalten.

Über die primitivsten Formen der Fußdrüsen habe ich vor einiger Zeit eine vorläufige Mittheilung gemacht². Was ich darin über den Byssusapparat von *Arca* angegeben habe, ist kürzlich von BOUTAN³ im Wesentlichen bestätigt worden.

Nach der Natur des Sekretes kann man die Hautdrüsen in zwei Gruppen theilen: muköse und visköse. Jenen dürfte in der Regel die Aufgabe zufallen, durch ihr schlüpfriges Sekret das Epithel vor Beschädigungen durch Reibung zu schützen, worauf ihre Lage meist ziemlich sicher hinweist; sie bilden daher in physiologischer Hinsicht ein gewisses Äquivalent für Cuticularbildungen, durch welche sonst

¹ Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Über die Molluskenschale. Diese Zeitschr. Bd. LV.

² Zur Phylogenie des Byssusapparates der Lamellibranchier. Verhandl. zool. Ges. 1892.

³ Recherches sur le byssus des Lamellibranches. Arch. Zool. III, 3.

meist Reibung unschädlich gemacht wird. Die Funktion der viskösen Drüsen ist nicht so leicht und einfach festzustellen; RAWITZ glaubt sie als Giftdrüsen in Anspruch nehmen zu können, was aber für zahlreiche Fälle sicher unrichtig ist. Die visköse Sohlendrüse erzeugt einen zähen, wahrscheinlich klebrigen Schleim, der allmählich zu einer festen Masse erstarren kann, wie denn auch bei der Schalenerzeugung ähnliche Drüsen eine Rolle spielen können, wie ich es von *Arca* beschrieben habe. Die Bedeutung der viskösen Hypobranchialdrüsen ist noch ganz unklar, man könnte an eine Beziehung zu den Geschlechtsorganen denken, wie HALLER ausspricht, aber welcher Art diese Beziehung sein könnte, wird sich bisher kaum sagen lassen. In manchen Fällen zeigt das Sekret der Hypobranchialdrüse Purpurfärbung (*Janthina*, Purpurschnecken), und so mögen auch die Farbdrüsen von Pulmonaten zu dieser Drüsenart gehören.

SIMROTH hat einmal geäußert¹: »Nach den Erfahrungen an Pulmonaten ist es nicht wohl angängig, Pigmente und Hautsekrete zu trennen«; wenn das natürlich für die erwähnten Farbdrüsen zutrifft, so kann man diesem Satze doch nicht ohne Einschränkung beistimmen, denn es giebt bei Mollusken eben so wie bei vielen anderen Thieren noch eine andere Art von Pigmenten, die mesodermalen Ursprungs sind, oft nichts Anderes als Chloragogenzellen, welche mit Hautdrüsen nichts zu schaffen haben, man muss hier wie auch sonst scharf zwischen ektodermalen und mesodermalen Pigmenten unterscheiden. Freilich sind wiederholt Stimmen laut geworden, die für mesodermale Entstehung von Hautdrüsen eingetreten sind, wie BROCK² u. A., doch dürfte deren Annahme, dass die Sekretionszellen nach einmaliger Thätigkeit regelmäßig zu Grunde gehen, heute als irrig zu bezeichnen sein; es spricht Mancherlei gegen eine solche Annahme, so fehlen häufig solche Elemente im Bindegewebe, wie sie bei Pulmonaten als Übergänge zu Drüsenzellen gedeutet worden sind.

Was das Verhalten der beiden Drüsenarten gegen die Farbstoffe anlangt, so ist dasselbe bei der Homologisirung der Drüsenkomplexe mit einiger Vorsicht anzuwenden, da homologe Drüsen in

¹ Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. *Nova Acta Leop. Car.* LIV, p. 64 Anm.

² Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. *Diese Zeitschr.* Bd. XLIV. p. 355/6.

meinen Präparaten konstant verschiedene Färbung zeigen können, namentlich ist das bei der Lippendrüse von Prosobranchien der Fall, deren Sekret bei Anwendung von Doppelfärbungen mit Boraxkarmin und Methylenblau oder mit Hämatoxylin und Eosin häufig ausgesprochen roth tingirt ist, während muköse Drüsen im Allgemeinen eine typische Blaufärbung annehmen.

Der Hautdrüsen der »Amphineuren« sei mit wenig Worten gedacht. Die Solenogastres haben außer zerstreuten Drüsenzellen, die bald im Epithel, bald darunter liegen, mächtige subepitheliale Drüsenmassen, welche in die mediane Rinne der Unterseite ausmünden. Diese lassen bei *Neomenia* eine vordere muköse Drüse von der übrigen Drüsenmasse, die zwischen mehreren Längsfalten ausmündet, unterscheiden. Jene wird vermuthlich als Homologon der Lippendrüse von Gastropoden, diese als ein solches der Sohlendrüse gelten dürfen.

Bei Chitoniden sind in der Regel epitheliale Drüsenzellen anzutreffen, solche sind besonders im vorderen Theile der Fußsohle verbreitet, nur ausnahmsweise rücken sie in das muskulöse Gewebe hinein, wie ich bei *Trachydermon marginatus* beobachtet habe. Epithelial sind auch die Sekretzellen in jenen eigenthümlichen Streifen am Fuße und in der Kiemenhöhle, die hauptsächlich von BLUMRICH¹ beschrieben sind; Homologa dieser Streifen sind bei Mollusken sonst schwerlich irgendwo vorhanden.

Über die Hautdrüsen von Cephalopoden habe ich selbst keine Erfahrungen, doch ersehe ich aus der Litteratur, dass dieselben nicht wesentlich anders beschaffen sind als in den anderen Klassen. Ich erwähne nur die Abbildung von GIROD² vom drüsigen Epithel der Saugnäpfe von *Sepia officinalis* und hauptsächlich die Abhandlung von JATTA³, in welcher dieser Zoologe ausführlich nachweist, dass das »Trichterorgan« eine muköse Drüse ist, aus Drüsenzellen und Stützzellen zusammengesetzt. Wenn JATTA meint, dass diese Drüse einer der Fußdrüsen anderer Mollusken homolog sein dürfte, so stimme ich ihm vollkommen bei, und wenn die Drüse wirklich von muköser Art ist, so wird nach der Beschaffenheit des Sekretes

¹ Das Integument der Chitoniden. Diese Zeitschr. Bd. LII.

² Recherches sur la peau des Céphalopodes. Arch. Zool. exp. gén. II, 2. Taf. XX, Fig. 16.

³ Sopra l'organo dell' imbuto nei Cefalopodi. Boll. Soc. Naturalisti Napoli. I, 7.

nur die Lippendrüse von Prosobranchien zum Vergleich herangezogen werden können. Die sog. Nidamentaldrüsen in der Mantelhöhle von Cephalopoden dürften den »Hypobranchialdrüsen« anderer Mollusken homolog sein.

Von größter Wichtigkeit ist das Verhalten der Hautdrüsen bei den ältesten Gastropoden, von denen ich namentlich *Haliotis tuberculata* untersucht habe. Die Haut zeigt da, wo sie frei sichtbar ist, besonders seitlich am Fuße und am Epipodium eine charakteristische Furchenskulptur. Es erheben sich größere und kleinere unregelmäßig geformte Papillen, die von pigmentirten Furchen scharf umgrenzt sind; am Kopfe sind die Furchen quer und auf der Kopffalte senkrecht dazu gerichtet, ohne Papillen zu bilden. Unter jeder Papille nähert sich in der Regel eine Blutlücke der Oberfläche. Schnitte zeigen außerdem, dass im Gegensatz zu der Pigmenteinlagerung in den Furchen im Epithel jeder Papille eine Menge rundlicher Drüsenzellen enthalten ist (Fig. 1)¹.

Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass jene unregelmäßig geformten und verzweigten Fortsätze auf dem Rande des Epipodiums, welche für *Haliotis* charakteristisch sind, nicht anders als durch Weiterbildung der Hautwarzen entstanden sind. Diesen Gebilden kann gar wohl respiratorische Bedeutung zukommen.

Eben solche Drüsenzellen, wie in den Papillen, sind überall in der Haut zerstreut (Fig. 3) und je nach der Höhe des Epithels von etwas verschiedener Form, so finden sich ziemlich langgezogene und dünne in den Cirren, welche die Tentakel am Epipodium, Kopfe und Mantel dicht besetzen, und die vermuthlich auch nichts weiter als modificirte Hautwarzen darstellen, deren abweichende Form hauptsächlich durch die Höhe des Epithels zu Stande kommt; am

¹ SIMROTH hat (Ber. naturf. Ges. Leipzig 1893/94) von einem Chitoniden — »es ist *Acanthopleura spinigera* Sow. oder eine ihr nahestehende, vielleicht neue Species« — von den Tenimber-Inseln eine Furchenskulptur »auf dem Kopflappen und an den Seiten des Fußes« erwähnt und glaubt, dass diese Eigenthümlichkeit »nur durch den Einfluss der freien Atmosphäre entstanden sein kann«, da sie sich ähnlich bei Landpulmonaten wiederfindet. Da SIMROTH mir einige Exemplare, die zu derselben Art gehören dürften, abgegeben hat, so bin ich zwar in der Lage, das Vorhandensein von Furchen auf der Kopffalte zu bestätigen, indessen sei berichtend bemerkt, dass es sich um *Acanthopleura spinosa* Brug. handelt, und hauptsächlich sei darauf hingewiesen, dass eine typische Furchenskulptur, wie ich oben ausgeführt habe, bei *Haliotis* und nach DALL bei *Pleurotomaria*, also bei den ältesten lebenden Gastropodengattungen vorkommt, die nichts weniger als Landthiere sind; auch bei manchen Trochiden und bei *Litorina* findet sich eine ähnliche Hautskulptur.

distalen Ende der Tentakel sind diese Cirren bedeutend höher als gegen das proximale Ende, wo sie noch mehr den Hautpapillen ähnlich geblieben sind. So scheinen mir diese Papillen von *Haliotis* Bildungen von hoher morphologischer Bedeutung zu sein.

Die größte Anhäufung von epithelialen Hautdrüsenzellen, die in nichts von den übrigen verschieden sind, findet sich in der Fußsohle. Das Epithel ist hier von ziemlich bedeutender Höhe, und in ihm liegen dichtgedrängt die schmalen, langgezogenen, körnigen Drüsenzellen (Fig. 2), die von derselben Länge wie die Epithelzellen und deutlich rothgefärbt sind.

Ihre Gesamtheit bezeichne ich als Sohlendrüse, deren Bedeutung bei der schwerfälligen *Haliotis* darin bestehen dürfte, mit ihrem klebrigen Sekret bei Anheftung des Fußes am Boden die Muskulatur wirksam zu unterstützen.

In den seitlichen Theilen der Sohle finde ich einige Sekretzellen, welche von den Bestandtheilen der Sohlendrüse durch ihre rundliche Form verschieden sind, und etwas verschiedene Färbung zeigen, besonders sind sie in einem mit Bismarckbraun behandelten Präparat deutlich von diesem gefärbt, daher wahrscheinlich von muköser Art.

Bei dem jungen Exemplar, das ich in eine Querschnittserie zerlegt habe, fand ich ganz vorn im Fuße eine kurze Längsrinne, die im Grunde eine halbmondförmige Erweiterung zeigt. Diese läuft nach hinten in ein kleines Blindsäckchen aus und sie ist von ziemlich großen, rundlichen subepithelialen Drüsenzellen umgeben (Fig. 4). Diese ziemlich auffällige Bildung bezeichne ich als vordere Fußdrüse. Eine solche habe ich weder bei einer anderen *Haliotis*-Art (*varia* L.), noch bei irgend einem anderen Gastropoden wiedergefunden, so dass dieselbe ein Erbtheil zu sein scheint, das in der Gastropodenklasse rückgebildet worden ist.

Bei *Haliotis tuberculata* bin ich über die Lippendrüse nicht recht ins Klare gekommen, sie scheint hier ziemlich schwach entwickelt zu sein, auch bei *Haliotis varia* war es mir im Anfange zweifelhaft, was eine unter dem Epithel gelegene zellige Masse bedeutete, da sie eine gewisse Ähnlichkeit mit gangliösen Zellen, wie ich sie bei Gastropoden in manchen Fällen gesehen habe, zeigte, bei genauerem Zusehen habe ich mich aber doch überzeugt, dass die fraglichen Elemente Drüsenzellen sind. Dieselben bilden eine Lage etwa von der doppelten Höhe des Epithels, ihre Zellkörper sind ziemlich klein und zeigen keine ausgesprochene Farbenreaktion.

Ihre Ausführungsgänge bilden unmittelbar unter dem Epithel größere Räume, die aber in meinen Schnitten leer zu sein scheinen. Ich halte es für zweifellos, dass diese in der Fläche sehr ausgedehnte Drüsenmasse der Lippendrüse der höheren Prosobranchien homolog ist.

Das Epithel im vorderen Theile der Sohle zeigt durchweg Kerne in zwei Schichten, die einen basal, von ovaler Form, die anderen etwa in der Zellmitte, mehr langgestreckt; die einen gehören jedenfalls zu Sinneszellen, die mit den starken gangliösen Nerven des vorderen Fußrandes in Verbindung stehen, die anderen zu Stützzellen. Das Epithel ist demnach zugleich drüsig und ein ausgeprägtes Sinnesepithel, zu innerst liegen die Drüsenzellen im Bindegewebe, in der Epithelschicht selbst die Stützzellen und die Sinneszellen.

WEGMANN erwähnt¹ bei *Haliotis* eine drüsige Bildung, die hinten auf der Oberseite des Fußes liege; es ist dort ein Spalt vorhanden, an der Stelle, wo bei verwandten Gattungen der Deckel liegt, aber das Epithel in demselben finde ich weniger drüsig als in der Umgebung, daher kann man nicht wohl von einer Drüse sprechen.

Die größten Hautdrüsen von *Haliotis* sind die an der Unterseite des Mantels, neben dem Enddarm und über den Kiemen gelegenen Hypobranchialdrüsen. Jederseits vom Enddarm findet sich eine dieser Drüsen (Fig. 5), die aus einem gefalteten und sehr hohen Drüsenepithel von visköser Art bestehen. Die Stützzellen haben etwa in der Mitte langspindelförmige Kerne, während die Drüsenzellen meist deutlich roth gefärbt, feinkörnig und mit hyalinen Kernen versehen sind, die je einen großen Nucleolus enthalten.

Diese Hypobranchialdrüsen hat BERNARD² ganz richtig und ziemlich genau beschrieben, darum ist es sehr auffällig, dass BÉLA HALLER später die falsche Angabe gemacht hat³, dass bei *Haliotis* »die Hypobranchialdrüse unpaar ist«, im Gegensatz zu der paarigen von *Cemoria*. Wenn die rechts vom Darm gelegene auch etwas kleiner ist als die linke, so ist sie doch sehr deutlich zu erkennen und an ihrer Existenz kann kein Zweifel bestehen.

Endlich ist noch der Streifen von drüsigem Epithel zu gedenken, welche auf dem freien Rande jeder Kiemenrhachis, über dem zu-

¹ Histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. II, 2.

² l. c. p. 325.

³ Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier.

führenden Blutgefäß und den Hypobranchialdrüsen gegenüber verlaufen.

Bei Fissurelliden sind die Hautdrüsen etwas höher entwickelt. Bei *Emarginula elongata* finde ich keine vordere Fußdrüse; die vordere muköse Drüsenzone und die hintere visköse Sohlendrüse bestehen aus subepithelialen Zellen. Hautwarzen und Papillen auf den Tentakeln sind nicht vorhanden. Hauptsächlich scheinen mir die Hypobranchialdrüsen von Interesse zu sein, da sie im Vergleich zu *Haliotis* bestimmt als höhere Entwicklungsstufe erscheinen. Sie sind bei *Emarginula* beiderseits vom Enddarm vorhanden, aber die Kieme ist in bedeutender Ausdehnung mit dem ursprünglich — wie bei *Haliotis* — freien Rande, unter dem das zuführende Blutgefäß verläuft, mit dem Mantel verwachsen, und zwar so, dass der Drüsenstreifen über dem Vas afferens mit der Mitte der Hypobranchialdrüse verschmilzt. So entsteht jederseits von der Kieme eine von drüsigem Epithel bekleidete Tasche (Fig. 6). Die dem Enddarm zunächst gelegene erstreckt sich nicht so weit nach hinten als die seitliche Tasche.

B. HALLER beschreibt bei der nahe verwandten *Cemoria*¹ die paarigen Hypobranchialdrüsen, erwähnt aber nicht die Verwachsung mit den Kiemen und die Theilung jedes Sackes. Vom Epithel sagt er, dass die Zellkerne »zum größten Theile in den distalen Zellenden und nur einzelne basalwärts« lagern, hat also wohl auch hier nicht die Stützzellen von den Drüsenzellen unterschieden, denn die distalen Kerne sind jedenfalls zu den ersteren, die basalen zu den letzteren gehörig.

Von bedeutendem Interesse sind die Verhältnisse bei den Trochiden, weil diese die Übergangsformen zu den höheren Prosobranchien darstellen; von ihnen habe ich die Hautdrüsen von *Gibbula cineraria* und die Fußdrüsen von *Zizyphinus* untersucht.

Die bei *Haliotis tuberculata* beschriebene vordere Fußdrüse dürfte hier rückgebildet sein; ich habe bei beiden Arten vorn eine entsprechende mediane Rinne (Fig. 9), die nach hinten blind endigt, gefunden, aber keine besonderen Drüsen wahrgenommen, die in sie ausmünden. *Zizyphinus* hat eine stark entwickelte Lippendrüse (Fig. 9 *gma*), die in eine tiefe, dem Vorderrande des Fußes entlang verlaufende Rinne ausmündet. Der den Kern enthaltende Körper jeder Zelle ist klein, oval, oft von grob schaumartigem Aussehen,

¹ l. c. p. 95.

zum Theil ziemlich weit von der Oberfläche entfernt, der Ausführungsgang gewöhnlich nicht in ganzer Länge erkennbar, doch haben sich dieselben unter und zwischen den Epithelzellen zu Haufen vereinigt, und hier sieht man auffälliger Weise bei Doppelfärbungen, dass das Sekret ausgesprochen roth tingirt ist.

Während die beschriebenen Drüsenzellen in der Oberlippe der Fußrinne gelegen sind, treten in der Unterlippe die in die Fußsohle ausmündenden, gleichfalls subepithelial gelegenen Drüsenzellen auf (Fig. 9 *gr*). Diese haben einen größeren Zellkörper als die Lippen-drüsenzellen und schmalere Außenenden, sie enthalten bläschenförmige Kerne und ein feinkörniges rothgefärbtes Sekret.

Als Unterschiede im Vergleich mit den Fußdrüsen von *Haliotis* kann man demnach bezeichnen: Rückbildung der vorderen Fußdrüse, Ausbildung der queren vorderen Fußrinne, in welche die Lippen-drüse ausmündet, und Verlängerung der Zellen der Sohlendrüse, die subepithelial geworden sind. Mit den Fußdrüsen der niederen Tanioglossen dagegen zeigen die der Trochiden eine fast völlige Übereinstimmung.

In der Mantelhöhle hat sich bei Trochiden die rechts vom Enddarm gelegene Kieme rückgebildet und der Mantelspalt ist geschlossen; jedenfalls haben sich die Veränderungen in den verschiedenen Gattungen in verschiedenem Grade vollzogen und es ist mir gar nicht unwahrscheinlich, dass die ursprünglichsten Trochiden noch ein Rudiment der rechten Kieme besitzen; so finde ich es von H. v. IHERING für *Livona pica* angegeben, eine Form, die mir auch sonst Beziehungen zu den Zygobranchien zu zeigen scheint (Biol. Centralbl. XV, p. 230), und deren eingehende Untersuchung wichtig wäre.

Bei *Gibbula cineraria* finde ich die Verhältnisse folgendermaßen: Am Mantelrande im Epithel der Unterseite liegen zahlreiche rundliche Becherzellen muköser Art, die auch sonst in der Haut zerstreut sind und die auch in der medianen Rinne der Fußsohle vorkommen. Von den Bluträumen am vorderen Rande her verläuft etwa in der Medianlinie des Mantels ein Gefäß, neben dem jederseits ein drüsiger Epithelstreifen liegt (Fig. 7), der linke Streifen hört bald auf und das Gefäß vereinigt sich mit dem Vas afferens der Kieme zu einem Blutraum, der in derselben Richtung wie bisher weiterzieht, rechts von dem Drüsenstreifen begleitet. Neben dem Enddarm hört der letztere auf und getrennt von ihm erscheint links sowie rechts vom Enddarm eine deutliche Hypobranchialdrüse (Fig. 8), im Ganzen

ähnlich wie bei *Haliotis*, nur nicht so ausgedehnt. Die Kieme verhält sich im vorderen Theile sehr ähnlich wie bei *Haliotis*, jedoch ist über dem *Vas afferens*, so weit es mit dem Mantel nicht verwachsen ist, kein deutliches Drüsenepithel wahrzunehmen; ich halte es jedoch für wahrscheinlich, dass der Drüsenstreifen an dem Mantelgefäß dem über dem *Vas afferens* von *Haliotis* homolog ist.

Auf der rechten Seite verläuft ein ähnlicher Drüsenstreifen, der gleichfalls mit der Hypobranchialdrüse nicht unmittelbar zusammenhängt, sondern mit dem Hinterende seitlich davon liegt; dieser Streifen könnte demjenigen entsprechen, der bei *Haliotis* das *Vas afferens* der rechten Kieme begleitet. Von diesem Gefäß ist kaum mehr eine Spur zu finden, dafür ist aber ein deutliches *Vas efferens* (Fig. 8 *dve*) vorhanden, das in einer kleinen Falte ganz am rechten Rande der Mantelhöhle verläuft und, indem es sich hinten erweitert, in den rechten Vorhof des Herzens ergießt. Durch das Vorhandensein dieses Gefäßes scheint mir das Persistiren des rechten Vorhofes erklärt zu sein. Die rechte Kieme wird hier also angedeutet durch den Drüsenstreif und das *Vas efferens*.

Etwas unterhalb von diesem Gefäße habe ich eine Reihe kleiner Sinnesbügel (Fig. 8 *so*) wahrgenommen, etwa zehn an Zahl, die ich zunächst für eine Andeutung des SPENGEL'schen Organs von der verloren gegangenen Kieme hielt, doch ist es mir jetzt wahrscheinlich, dass hier ein Homologon des subpallialen Sinnesorgans vorliegt, das ich bei Zygobranchien und Patelliden kurz beschrieben habe (Biolog. Centralbl. XV, p. 222—223), denn diese Sinnesbügel werden jedenfalls von dem Mantelnerv innervirt, der vom rechten Pleuralganglion entspringt.

Schließlich sei noch erwähnt, dass nach der Verwachsung des *Vas afferens* mit dem Mantel die obere Blättchenreihe der Kieme sich nach hinten hin allmählich rückbildet, während sich die Kiemenrhachis dem Mantel nähert und schließlich mit ihm verschmilzt, so dass hinten die gefalteten Blättchen direkt vom Mantel entspringen, wie bei Tanioglossen. Die Kieme der Trochiden ist also vorn ähnlich wie bei Zygobranchien: zweifledrig, über dem *Vas efferens* mit SPENGEL'schem Sinnesorgan, hinten wie bei den höheren Prosobranchien, indem die Lamellen vom Mantel entspringen; daher ist der Vorgang, der zur Ausbildung der Kammkieme der Pectinibranchien geführt hat, bei Trochiden bereits eingeleitet, durch weitere Verwachsung der Rhachis mit dem Mantel ist links über dem *Vas efferens* das SPENGEL'sche Organ, rechts sind die unteren Kiemenblättchen direkt der Mantelfläche angefügt, während über

dem Vas afferens ein Streifen drüsigen Epithels vorhanden zu sein pflegt; so verhält es sich ursprünglich bei Tanioglossen, nur ist das SPENGEL'sche Organ links vom Vas efferens gelegen.

Bei den Tanioglossen und Stenoglossen sind sowohl die Fußdrüsen (CARRIÈRE, HOUSSAY) als auch die Mantelorgane (BERNARD) im Ganzen zur Gentige beschrieben worden, daher will ich nur kurz einige Fälle betrachten. Bei Lacuna hat die Lippendrüse wie gewöhnlich die Form eines vorderen Spaltes mit einem medianen Blindsack, der am Ende etwas nach unten umgebogen ist (in der Fig. 10 hat der Schnitt gerade das Ende dieser Umbiegung getroffen, deren Drüsenzellen unter dem Lumen des Blindsackes gelegen sind).

Die mehr oder weniger lang gestreckten Drüsenzellen liegen sehr deutlich in Gruppen bei einander, deren jede aber natürlich weder einen gemeinsamen Hohlraum noch einen von Epithel bekleideten Ausführungsgang umschließt. Die Sohlendrüse lässt in der Mitte einen breiten Streifen frei, und ist demnach nur in beiden Fußkanten entwickelt.

Bithynia tentaculata soll nach HOUSSAY (l. c., p. 277) eine gleichfalls in der Mitte unterbrochene Sohlendrüse haben, doch kann ich in einer Serie von Längsschnitten keine Unterbrechung wahrnehmen. Dieselbe stellt sich als eine Masse von ziemlich langgestreckten, dunkelblau gefärbten Drüsenzellen mit schmalen äußeren Enden dar, die man deutlich bis an die Oberfläche verfolgen kann, wo das Sekret meist ein kleines Tröpfchen bildet. Die Lippendrüse besteht aus einem vorderen Spalt ohne deutlichen Blindsack, der nur durch eine unbedeutende Erweiterung angedeutet wird, und einer durch schmale pigmentirte Bindegewebszüge durchsetzten Masse von hellen, rundlichen, in der Regel mit ziemlich großen, rundlichen, hellen Kernen und deutlichen Nucleoli versehenen Zellen. Auch bei *Litorina*, wo im Übrigen die Lippendrüse sehr stark entwickelt ist, ist nur ein kleiner medianer Blindsack vorhanden. Die Masse der Drüsenzellen besteht ähnlich wie bei Lacuna aus Nestern, welche den Bau einer acinösen Drüse vortäuschen; die einzelnen Zellen sind hell, mit kleinen unregelmäßig ovalen Kernen, stellenweise ist das Sekret deutlich rothgefärbt. Hier sei noch hervorgehoben, dass ich bei *Litorina* ähnliche pigmentirte Hautfurchen wahrgenommen habe, wie bei *Haliotis tuberculata*.

Die Mantelhöhle von Lacuna und *Litorina* ist kürzlich von PELSENEER¹ untersucht, ich will daher nur erwähnen, dass bei

¹ »Prosobranches« aëriens et Pulmonés branchifères. Arch. Biol. XIV.

Bithynia die Hypobranchialdrüse sehr mächtig entwickelt ist, die Kerne sind rund, hell, mit deutlichen Nucleoli versehen. In der Mantelhöhle, in den Kiemenblättchen und auch sonst in der Haut sind zahlreiche Becherzellen vorhanden.

Bei allen bisher beschriebenen Gastropoden bestehen also — wenn ich von der vorderen Fußdrüse von *Haliotis* absehe — die Fußdrüsen nur aus der vorderen Lippendrüse und der Sohlendrüse, die einfach in die Sohlenfläche mündet. Bei den höheren Tanioglossen tritt nun eine doppelte Weiterbildung ein, indem sich erstens in der Sohle eine besondere, meist ziemlich kleine Höhle ausbildet, in welche die herumliegenden Drüsenzellen ihr Sekret entleeren und zweitens im Epithel der Sohle sich eine dichte Masse von Becherzellen entwickelt, die auch CARRIÈRE erwähnt hat. So finde ich die Drüsen bei *Velutina* und so sind sie bei vielen anderen der höheren Prosobranchien beschaffen.

Es setzt sich also die ganze Entwicklungsreihe der Fußdrüse von Prosobranchien aus folgenden Faktoren zusammen: Rückbildung der vorderen Fußdrüse, Ausbildung der vorderen Fußrinne, Verlängerung der Elemente der Sohlendrüse, Entwicklung von Becherzellen im Epithel und endlich Einziehung eines Theiles der Sohle, wodurch eine circumscripte Drüse in der vorderen Hälfte des Fußes entsteht.

Bei *Capulus* ist die Sohlendrüse — wenigstens bei einem männlichen Exemplar — noch nicht tief eingezogen, sonst verhalten sich die Fußdrüsen so, wie ich es soeben angegeben habe. Bei dem verwandten *Hipponyx* wird von der der Schale gegenüberliegenden Fläche bald in fremden Molluskenschalen, an Seeigelstacheln u. dgl. eine Höhlung erzeugt, bald eine kalkige Masse secernirt. Früher wurde dieses der Schale gegenüberliegende Kalkstück als eine zweite Schale wie bei Rudisten oder Brachiopoden angesehen; neuerdings hat eine andere Anschauung Platz gegriffen, dass dieses Stück dem Gastropodendeckel homolog ist, eine Anschauung, der sowohl P. FISCHER (*Manuel de Conchyliologie*, p. 753) als auch HOUSSAY¹, der von diesem Erzeugnis Schliffe gemacht hat, Ausdruck gegeben haben. Beim Vergleich mit dem ohne Zweifel sehr nahe verwandten *Capulus* halte ich diese Auffassung für ganz unwahrscheinlich, der Deckel fehlt ja den Capuliden und sonst liegt er immer auf der Dorsalfläche des hinteren Fußendes, während das

¹ l. c. p. 238.

Kalkstück von *Hipponyx* offenbar eine ventrale Bildung ist, von der es meines Erachtens kaum zweifelhaft sein kann, dass sie von der Sohlenfläche erzeugt wird. Dass die Fußdrüsen auch gelegentlich einmal ein verkalktes Produkt liefern können, diese Annahme liegt doch gewiss nahe, und sie wird dadurch bewiesen, dass der *Byssus* von *Anomia* verkalkt ist, was ja auch früher zu vielen Irrthümern Veranlassung gegeben hat. Auch dass an der Insertionsstelle des hufeisenförmigen Schalenmuskels, — der übrigens schon an und für sich beweist, dass kein Deckel vorliegt, dessen Muskel kaum jemals eine ähnliche Form haben dürfte — die Struktur der Kalkmasse eine andere ist als in der Umgebung, ist kein Grund gegen meine Auffassung.

Sehr klar ist bei *Velutina* die Ausbildungsart der Manteldrüsen, wie sie sich bei höheren Prosobranchien darstellen. Es ist hier die ganze Fläche des Mantels rechts von der Kieme drüsigt, während aber der den Kiemen zunächst liegende Theil und ein Streifen in der Nähe des Enddarmes (*gm*, Fig. 13) von einem hohen mukösen Epithel bekleidet werden, liegen um eine Rinne herum sehr große Drüsenzellen visköser Art mit feinkörnigem Inhalt und großen rundlichen Kernen zwischen den sehr fein ausgezogenen Stützzellen; diese Drüse (*sh*) ist die Hypobranchialdrüse.

Sehr eigenthümliche kleine Drüsen, die mir in gewisser Richtung das Extrem der Entwicklung darzustellen scheinen, welche die Hautdrüsen der Mollusken erreichen, habe ich im Mantel von *Calyptraea sinensis* beobachtet. Es sind ganz isolirte rundliche Gebilde, die im Bindegewebe in einiger Entfernung vom Epithel liegen; in Schnitten stellen sie sich so dar, wie ich es in Fig. 12 gezeichnet habe. Mir scheint, dass man diese Drüsen so auffassen muss, dass sie ähnliche Nester von subepithelialen Drüsenzellen sind, wie sie besonders in der Lippendrüse vieler Gastropoden in Vielzahl beisammen liegen, während sie hier ganz isolirt sind. Die einzelnen Zellen sind schmal und langgezogen, mit hellen rundlichen Kernen und deutlichen Nucleoli versehen.

Die interessanteste Ausbildung erlangen unter den Prosobranchien die Fußdrüsen der Gattungen *Ianthina* und *Recluzia*, von denen ich die erstere in zwei Arten untersuchen konnte, indem dieselben ein mit Luftblasen erfülltes Floss erzeugen, an dem der Fuß befestigt wird und mittels dessen das Thier zu pelagischer Lebensweise befähigt ist.

SIMROTH hat vor Kurzem einige Angaben über die Anatomie

von *Ianthina* gemacht¹, doch ist er über die Auffassung der Manteldrüsen eben so wenig klar geworden wie über die Homologien der Fußdrüsen.

Von der einen der untersuchten Arten, die mit *Ianthina communis* Lam. in der erweiterten Auffassung (vgl. SIMROTH, l. c. p. 8) zusammenfallen dürfte, habe ich früher² ein aus der Schale genommenes Thier abgebildet und dazu nur bemerkt, dass das sog. Epipodium aus breiten und dünnen, am Rande etwas gezackten Falten besteht, »die nach ihrer Lage dem Epipodium von *Haliotis* homolog sein können«, dass speciell diese Falten von *Ianthina* den Seitenorganen der Würmer (Polychäten) homolog seien, habe ich freilich nicht ausdrücklich vermerkt; wenn auch die Lage ähnlich ist, wie bei *Haliotis*, so bin ich jetzt doch der Überzeugung, dass *Ianthina* kein wahres Epipodium besitzt, wie überhaupt das Meiste, was außerhalb der Gruppe der Rhipidoglossen unter dem Namen Epipodium geht, mehr oder weniger sicher als heterogene Bildung anzusehen sein dürfte.

Am Vorderrande des Fußes von *Ianthina communis* verläuft wie gewöhnlich ein Spalt, der von geringer Tiefe ist und von hellen Drüsenzellen mit ziemlich kleinen Kernen umgeben wird; die Zellen liegen, wie gewöhnlich in der Lippendrüse, in Packeten bei einander, und da sie ganz ähnlich wie bei *Litorina* beschaffen sind (Fig. 14), so ist es nicht zweifelhaft, dass diese Drüse der Lippendrüse der übrigen Prosobranchien homolog ist. Die Sohle ist in ihrer Vorderhälfte zu einer großen Grube eingezogen (Fig. 16), in welche die Sohlendrüse ausmündet, die ganz ähnlich wie bei *Litorina* aus langen, körnigen, dunkelgefärbten Zellen mit ziemlich großen, rundlichen Kernen (Fig. 15) besteht. Von hinten schließt sich an die Grube oder den sog. Trichter ein starker Wulst, der zuerst nur in der Mitte erscheint, aber dann die ganze Grube ausfüllt, dieser Wulst ist mit starken Längsfalten versehen (Fig. 17), die in Querschnitten handförmig aussehen, d. h. jede Falte trägt sekundäre, kleinere Fältchen. Diese sind von einem niedrigen, pigmentirten Epithel bekleidet, unter welchem drüsige Zellen gelegen sind (Fig. 18 und 18a), deren Inhalt feinkörnig, bei der Doppelfärbung dunkelblau gefärbt ist. Obwohl diese Zellen von denen über dem Trichter gelegenen ziemlich verschieden, besonders kleiner sind, so halte ich sie doch wie diese für etwas modificirte Sohlendrüsenzellen.

¹ Die Gastropoden der Plankton-Expedition. p. 5 ff.

² Über das Epipodium. Diese Zeitschr. Bd. LIII.

Etwas verschieden verhält sich der Fuß von *Ianthina exigua*; an dem untersuchten Thiere haftete das Floss an, welches auch mit Eikapseln erfüllt war, so dass ich dessen Beziehung zum Fuße studiren konnte. Die Lippendrüse ist ähnlich wie bei *Ianthina communis*, aber der Trichter nicht so groß (Fig. 20); dieser läuft nach hinten in eine von zwei Wülsten begrenzte Furche aus, während seitlich von diesen Wülsten und hinten über die ganze Fußsohle Längsfältchen sichtbar sind (Fig. 21), die hier einfach, nicht verzweigt sind.

Es ist nun hier nicht daran zu zweifeln, dass die Bedeutung des Trichters darin liegt, sowohl die Luftbläschen als auch die Eier mit ihren Kapseln zu versehen, während die fertigen Theile des Flosses an dem hinteren gefalteten Theile befestigt sind; eine Befestigung innerhalb des Trichters, wie sie SIMROTH anzunehmen scheint, würde ja die Erzeugung neuer Kapseln unmöglich machen. In welcher Weise die Eier in den Trichter gelangen, kann ich nicht erklären. Die Lippendrüse dürfte bei der Flossbildung nicht wesentlich betheiligt sein.

Dass der Trichter in ganz ähnlicher Weise wie die eingestülpte Sohlendrüse der höheren Prosobranchien entstanden ist, erscheint mir zweifellos, nur ist jener bedeutend umfangreicher; die Haupt-eigenthümlichkeit von *Ianthina* ist offenbar die Faltenbildung am hinteren Theile der Sohle, welche, wie gesagt, das Festhaften des Flosses ermöglicht. Die von SIMROTH berührte Frage, ob die Längsfalten ausgeglichen werden können und das Thier zum Kriechen fähig ist, erscheint mir ziemlich müßig, da in der Natur die Thiere niemals in eine solche Lage kommen; die Falten von *Ianthina communis* werden aber wohl zweifellos als konstant anzusehen sein.

Was an diesem ganzen Apparat mir besonders interessant erscheint, ist der Umstand, dass derselbe eine bedeutende Ähnlichkeit mit dem Byssusapparat der Lamellibranchien erlangt hat, eine Ähnlichkeit, die ihren Hauptgrund in der Faltenbildung hat, die zur Fixirung des Drüsenproduktes dient, und die nur dadurch erklärbar ist, dass beide aus ähnlichen Verhältnissen hervorgegangen sind, und zwar aus solchen, wie sie die ältesten Prosobranchien zeigen. Im Besonderen möchte ich die Längsfalten von *Ianthina* den Byssusfächern, die häufig gleichfalls aus Längsfalten bestehen, an die Seite stellen, den Trichter von *Ianthina* der Rinnendrüse der Lamellibranchien, das Floss im Ganzen würde dem Byssusstamme, die einzelnen Kapseln den Byssusfäden äquivalent sein.

Wie bei Lamellibranchien von der Rinnendrüse die Hauptmasse

des Sekretes erzeugt wird, verhält es sich ähnlich mit dem Trichter, in dessen die Byssusfächer wie die Falten von *Ianthina* kleinere Drüsenzellen enthalten, die nur das zur Anheftung nöthige Sekret liefern.

Bei dieser Gelegenheit sei noch erwähnt, dass die Einbuchtung des Schalenrandes von *Ianthina exigua* damit zusammenhängen dürfte, dass bei jedem Zurückziehen des Thieres das Floss sich an derselben Stelle gegen den Mantelrand und den dünnen Schalenrand andrückt und diese etwas ausbuchtet. Ich habe wenigstens an den konservirten Thieren, die natürlich retrahirt waren, das Floss an der Schalenbucht austreten gesehen. Von einer Homologie dieser Bucht mit dem Einschnitt von *Pleurotomaria* kann nicht die Rede sein, da beide Genera sehr weit von einander systematisch einzuordnen sind.

Die richtige Auffassung der Manteldrüsen wird ohne Weiteres klar, wenn man dieselben mit denen von *Velutina* vergleicht. Vorn ist bei *Ianthina communis* der größte Theil des Mantels rechts von der Kieme von einem drüsigen Epithel bekleidet, dessen Sekret durchweg entleert ist; weiter hinten beschränkt sich dieses Epithel auf die Gegend des Vas efferens und die Enddarmregion, während dazwischen ein breiter Streifen von sehr großen, rundlichen Zellen — etwa zehn in jedem Querschnitt — gebildet wird, die mit großen runden Kernen in den basalen Theilen versehen sind (Fig. 19) und von einem feinen Gerüstwerk der Stützzellen umgeben werden. Das Sekret, welches man in den äußeren Theilen dieser Zellen, sowie darüber wahrnimmt, besteht aus feinen, dunklen Tröpfchen; es kann als sicher bezeichnet werden, dass diese Drüse den von *Ianthina* producirten Farbstoff erzeugt, und dass dieselbe — eben so wie die Purpurdüse von *Murex* und *Purpura* — nach ihrer Lage und Beschaffenheit der Hypobranchialdrüse homolog ist. — SIMROTH war darüber im Unklaren geblieben, indem er meinte, der drüsige Belag an der Kieme verdiene nach seiner Lage in erster Linie den Namen der Hypobranchialdrüse; hier kann natürlich nur der Vergleich mit anderen Gastropoden maßgebend sein, und dieser ergibt mit völliger Sicherheit, dass das Drüsenepithel in der Nähe der Kieme dem am Vas efferens von Trochiden, die Farbdrüse der Hypobranchialdrüse homolog ist.

Die Manteldrüsen von *Ianthina exigua* sind etwas verschieden. Die Farbdrüse liegt über dem Vorderende des »Uterus«, der weiter nach vorn reicht, als der Enddarm, die Drüsenzellen sind mehr gestreckt als bei der anderen Art, ihre Kerne und ihr Sekret aber ähnlich. Rechts davon, nach dem Rande hin, liegt ein eigenthümlich

aussehendes Drüsenepithel von mittlerer Höhe, die Stützzellen enthalten ihre spindeligen Kerne meist in der äußeren Hälfte, während die stark körnigen Drüsenzellen rundliche, mittelgroße Kerne besitzen, die gewöhnlich schwer zu erkennen sind. Links und hinten schließt sich an die Hypobranchialdrüse ein anderer Drüsenstreifen, dessen secernirende Elemente ziemlich kleine rundliche Kerne und feinkörniges Sekret enthalten (Fig. 22).

Damit will ich die Prosobranchien verlassen und Einiges über die euthyneuren Gastropoden berichten, von denen die Pulmonaten auf ihre Hautdrüsen besser untersucht sind als die Opisthobranchien. Für ihren Vergleich mit den Prosobranchien ist die genaue Untersuchung der Bulliden von größter Wichtigkeit, andererseits allerdings auch derjenigen Prosobranchien, die mit den Bulliden am nächsten verwandt sind. Bisher habe ich leider diejenigen Gattungen, die nach meiner Ansicht solche Verwandtschaft zeigen dürften (vgl. Biol. Centralbl. XV. p. 235), nicht studiren können, wohl aber einige Bulliden, unter ihnen die im Ganzen ursprünglichste Gattung *Actaeon*, leider in nicht sehr günstigem Erhaltungszustande.

Wenn PELSENER¹ auch in großen Zügen die Organisation dieser Gattung bekannt gemacht hat, so bleibt doch noch Vieles übrig, was zu untersuchen von großer Wichtigkeit wäre. Von Hautdrüsen fallen zunächst große subepitheliale Massen auf, die in zwei Lappen neben dem Munde gelegen sind; diese entsprechen nach ihrer Lage ganz den Mundsegeln der Pulmonaten und sehr starke Nerven von den Cerebralganglien verzweigen sich über dem Epithel ihrer Ventralseite, wo sie gangliöse Massen bilden, daher seien diese Lappen auch als Mundsegel bezeichnet; sie sind jedenfalls der Schnauze der niederen Prosobranchien homolog.

Unter diesen Mundsegeln liegt dann das in der Mitte eingebuchtete Vorderende des Fußes, das stark entwickelte Drüsenmassen enthält; in der Mitte über dem vorderen Fußrande sehe ich einen kleinen Blindsack, kann aber nicht bemerken, dass in diesen nennenswerthe Drüsenmassen ausmünden.

Die mittleren Drüsen sehen zwar etwas anders aus als die seitlichen, doch kann ich nicht bestimmt sagen, ob sie eine andere Drüsenart darstellen. Nach dem hinteren Theile der Sohle hin werden die Drüsenzellen immer kleiner und spärlicher.

Deutlicher als bei *Actaeon* sind die Fußdrüsen von *Haminea*

¹ Recherches sur divers Opisthobranches.

hydatis zu unterscheiden. Hier sieht man im vorderen Theile des Fußes eine mächtige muköse Drüsenmasse, die nicht wie bei Prosobranchien nach unten ausmündet, sondern nach oben in einem breiten Streifen, der dem Rande ungefähr parallel in einem Bogen auf dem vorderen Ende des Fußes verläuft und in der Mitte in ein Blindsäckchen übergeht, das nach hinten gerichtet ist. Wie im Rande, so liegen auch an dieser mittleren Einstülpung die Drüsenzellen unterhalb, d. h. ventral von derselben. Dadurch verhält sich die Drüse genau so, wie die der Stylommatophoren, bei denen auch die Drüsenmasse in der Hauptsache ventral von dem Epithelsäckchen gelegen ist, wie ich an verschiedenen Gattungen, unter denen ich *Clausilia* hervorhebe, gesehen habe, und wie es auch sonst beschrieben ist. Andererseits aber treten diese Drüsen durch die angegebene Eigenschaft in Gegensatz zu der Lippendrüse der Prosobranchien, in der die Drüsenzellen dorsal von der Rinne und der medianen Einstülpung liegen. Man kann daher zweifelhaft sein, ob die Lippendrüse der Prosobranchien wirklich der Fußdrüse von Bulliden und Stylommatophoren homolog ist. Eine sichere Entscheidung dieser Frage wird vielleicht nach einer Untersuchung der den Bulliden zunächst stehenden Prosobranchien möglich sein; unterdessen möchte ich meine Ansicht dahin äußern, dass mir eine Verschiebung der Lippendrüse nach oben hin immerhin wahrscheinlicher ist, als ihre Rückbildung und eine Neubildung der anderen Drüse, welche doch nach der Beschaffenheit des Sekretes ganz ähnlich ist, und deren Lage im Grunde genommen wenig Verschiedenheit zeigt.

In der Sohlenfläche von *Haminea* münden Drüsenzellen, deren Sekret stark körnig und roth gefärbt ist, so dass einer Homologie derselben mit der Sohlendrüse der Prosobranchien nichts entgegensteht. Eine eingestülpte Drüse am hinteren Ende der Sohle habe ich nicht wahrgenommen. Solche Drüsen sind bekanntlich bei verschiedenen Tectibranchien beschrieben worden, so bei Pleurobranchiden (*Pleurobranchus*, *Pleurobranchaea*) und Pleurophyllidia von RAWITZ¹, bei Gastroptron von PELSENEER² und ich habe bei einer *Aplysia* eine solche kleine Drüse gesehen, die aus zwei kurzen, nach oben divergirenden und zusammen ausmündenden Schläuchen besteht, welche von den rundlichen Drüsenzellen umgeben sind. Auf eine Beschreibung der Fußdrüsen anderer Opisthobranchien will ich

¹ Die Fußdrüse der Opisthobranchier. Abh. Akad. Berlin. 1887.

² Recherches sur divers Opisthobranches.

nicht näher eingehen, da dieselben von keinem besonderen Interesse sein dürften; bei verschiedenen Formen habe ich subepitheliale Drüsenmassen gesehen, die sich der Sohlendrüse von Prosobranchien ähnlich verhalten, bei einer *Doris* enthalten die seitlichen Fußränder muköse Drüsen, gleichfalls subepithelial, welche die Reibung gegen die Unterseite des Notaeums zu verhindern haben. Die letzteren scheinen mir darum von einiger Bedeutung zu sein, weil ähnliche Drüsen mit derselben Funktion in einigen anderen Fällen ausgebildet sind, so bei manchen Chitoniden und Patelliden. Von einer Homologie dieser Drüsen kann natürlich nicht die Rede sein.

In der Mantelhöhle von *Actaeon* liegt rechts von der Kieme eine Drüse, die von PELSENER¹ als Hypobranchialdrüse bezeichnet wird; in der That wird dieselbe wahrscheinlich der Hypobranchialdrüse von Prosobranchien homolog sein, da ihre Drüsenzellen von ähnlicher Beschaffenheit sind, ziemlich große Zellen mit großen rundlichen Kernen (Fig. 23). Gegen das Hinterende der Mantelöffnung hin hört diese Drüse auf und wird durch ein anderes drüsiges Epithel ersetzt (Fig. 25), das zwischen Kieme und Mantelrand liegt und jedenfalls von muköser Art ist. Die Drüsenzellen sind kleiner, hellbläulich gefärbt, die Kerne von ziemlich geringer Größe. Ein ähnliches Drüsenepithel, wie die Hypobranchialdrüse, liegt in dem von PELSENER beschriebenen »unteren Mantellappen«, so viel ich sehe, ohne Zusammenhang mit der eigentlichen Hypobranchialdrüse; dasselbe erstreckt sich als ein breiter Streifen bis zum Hinterende der Mantelhöhle, wo es rechts vom Anfange des Spiralfortsatzes aufhört. Die Drüsenzellen in diesem Streifen (Fig. 24) sind ganz wie in der Hypobranchialdrüse beschaffen.

Bei dieser Gelegenheit will ich nochmals betonen, was ich schon einmal kurz erwähnt habe (Biol. Centralbl. XV. p. 234), dass die außerordentlich komplicirte Kieme der Trochiden unmöglich sich direkt in eine solche Kieme umwandeln kann, wie sie *Actaeon* und die verwandten Bulliden haben, die aus einer einzigen, hin und her gefalteten Lamelle besteht (s. Fig. 23 und KÖHLER, Beiträge zur Anatomie der Gattung *Siphonaria*. Zool. Jahrb. Bd. VII).

Ich halte es für das einzig Mögliche, dass diese Kieme nur einem der meist zahlreichen Kiemenblättchen homolog ist, die bei Tanioglossen sich an den Mantel anheften; diese sind gleichfalls dreieckig und wellig gebogen. Das SPENGEL'sche Organ von Trochiden liegt

¹ l. c.

über dem Vas efferens, unmittelbar auf dem linken Kiemenrande, bei Actaeon dagegen ist dasselbe ein ziemlich großes, rundliches Sinnesorgan von ähnlichem Bau, wie bei anderen Bulliden und Pulmonaten, das von einem vor ihm liegenden Ganglion einen starken Nerv erhält; es liegt ganz im vordersten Theile der Mantelhöhle, von der Kieme vollkommen getrennt. Demnach ist auch das Verhältnis des SPENGLER'schen Sinnesorgans zur Kieme ein ganz anderes als bei Trochiden. Ich bin zwar derselben Ansicht, wie KÖHLER, dass eine gefiederte und eine gefaltete Kieme homolog sein können, und halte es auch für durchaus wahrscheinlich, dass die zweifiederige Kieme der Pleurobranchiden der von Bulliden homolog ist, aber dann ist sicher die erstere durch weitere Modifikation der letzteren entstanden, der umgekehrte Entwicklungsgang erscheint mir unmöglich. Demnach ist also auch die zweifiederige Kieme der Pleurobranchiden nicht der von Trochiden homolog, trotz einer oberflächlichen Ähnlichkeit; die Weiterbildung der Kieme von Tectibranchien zeigt überhaupt eine gewisse Ähnlichkeit mit demselben Vorgange bei Prosobranchien, indem sich auch bei ihnen die eine Blättchenreihe rückbilden kann, wie es nach KÖHLER bei Tyrodina angefangen und bei Gastropoden ausgeführt ist, ja bei Umbrella entspringen die Blättchen im vorderen Theile — der bekanntlich dem Hinterende der Trochidenkieme äquivalent ist, da hier die Kieme mit der Spitze nach hinten gerichtet ist — direkt vom Boden der Kiemenhöhle.

Um eine möglichst sichere Grundlage für eine Homologisirung der Fußdrüsen von Gastropoden und Lamellibranchien zu gewinnen, muss ich das Ergebnis der Untersuchung einer Reihe von Lamellibranchien mittheilen, die aller Wahrscheinlichkeit nach die primitivsten Formen darstellen, hauptsächlich von einigen Arca-Arten, die unter sich kaum wesentliche Differenzen aufzeigen dürften.

Es mag das nach den Publikationen von CARRIÈRE, BARROIS, BOUTAN etc. überflüssig erscheinen, aber diese Autoren haben meist die Drüsen selbst weniger untersucht, als die Konfiguration des ganzen Apparates; BOUTAN hat hauptsächlich den Byssus selbst beschrieben. Daher ist thatsächlich noch Einiges von der Ausbildung der Fußdrüsen nicht genügend klargelegt.

Wegen ihrer Größe lässt *Arca noae* manche Einzelheiten besser erkennen, als die kleineren Arten, die mir vorgelegen haben: *tetragona* und *lactea*, daher will ich hauptsächlich jene Art beschreiben. Bei der angegebenen Doppelfärbung fallen ungemein massige Drüsen von blauer Färbung (Fig. 26 *gm*) auf, welche die Seiten des Fußes

von der vorderen Spitze bis zum Hinterende erfüllen, und zwar nehmen sie im »Spinnfinger« die ganze Peripherie bis auf die Rinne ein, allerdings dorsal in schwächerer Ausbildung, und weiter hinten erstrecken sich solche Drüsenzellen, wenn auch mehr vereinzelt, auf die Körperwand dorsal vom eigentlichen, durch eine Einschnürung abgesetzten Fuß. Diese Mucusdrüsen zeigen eine eigenthümlich fädige Struktur, die um den Kern eine unregelmäßig radiäre Form annimmt und meist grobe Maschen bildet, die Kerne sind ziemlich klein, oval.

In der Rinne findet sich am Vorderende des Fußes eine kleine Drüse, die aus einer Vertiefung mit einem kleinen hinteren Blindsäckchen und in der Umgebung gelegenen, rundlichen, körnigen, röthlich gefärbten Drüsenzellen besteht (Fig. 26 *gpa*); diese Drüse sei als vordere Fußdrüse bezeichnet. Hinter derselben wird die Rinne von mukösen Zellen umgeben, welche von denen der Peripherie kaum verschieden sind. Alsdann beginnen die drüsigen Elemente, welche zur Byssuserzeugung in Beziehung stehen. Zunächst erscheint in den Querschnitten durch den Fuß dorsal von der Rinne eine einheitliche Masse, weiterhin aber theilt sich diese und vertheilt sich auf die beiden Seiten der sich bedeutend vertiefenden Rinne. In dieser zieht jederseits ein kleines Fältchen vom Grunde schräg nach außen und hinten, wodurch jeder Rand noch eine innere Lippe erhält. Unterhalb der gewaltig ausgebildeten »Rinnendrüse«, die aus sehr großen, grobkörnigen, meist deutlich roth gefärbten Zellen besteht, verläuft jederseits ein Streifen von eigenthümlichen grünen, deutlich körnigen Zellen, welche weit kleiner als die Byssusdrüsen sind, aber sonst ganz die Beschaffenheit subepithelialer Drüsen haben; dieselben dürften wohl als eine Modifikation der viskösen Rinnendrüsenzellen anzusehen sein. Allmählich erweitert sich die Rinne und dorsal bildet sich ein kielförmiger Vorsprung aus, der von zahlreichen Falten durchzogen wird, hauptsächlich in Längsrichtung, aber von jeder Falte entspringen — besonders im vorderen Theile des Vorsprunges — noch größere oder kleinere sekundäre Fältchen, so dass die Querschnitte ein ziemlich unregelmäßiges Aussehen haben. Die großen Zellen der Rinnendrüse bleiben auch hier auf die Seiten der Höhlung beschränkt, in dem Byssuswulste sind nur bedeutend kleinere visköse Elemente eingestreut, die in die Fächer ausmünden (Fig. 27). Die beiden Streifen der Rinnendrüse entfernen sich nach hinten hin immer mehr von den Rändern der Höhle und unter denselben ist der Hohlraum etwas

erweitert; in diesen äußeren Theil münden viel kleinere visköse Drüsenzellen und an den Rändern ziehen sich die Mucusdrüsen in die Höhlung hinein. Im hinteren Theile des Byssuswulstes erscheinen zwischen den kleinen Drüsenzellen große Mucusdrüsen, die jene immer mehr verdrängen und schließlich allein in bedeutender Mächtigkeit vorhanden sind; dieselben reichen zum Theil sehr weit zwischen die Fasern der Byssusmuskeln hinauf (Fig. 28).

In Frontalschnitten von einer *Arca lactea* sieht man von den hinteren Mucusdrüsen aus die Byssuslamellen — 14 an Zahl — nach vorn divergirend ausstrahlen.

Sieht man von den mukösen Drüsenmassen in der Peripherie des Fußes ab, so findet man demnach bei *Arca* eine ganze Anzahl verschiedener Drüsen, welche in die Rinne und deren hintere Erweiterung, die Byssushöhle, ausmünden: 1) die »vordere Fußdrüse«, dahinter 2) muköse Drüsen, 3) die »Rinnendrüse«, 4) die kleinen grünen Drüsen, 5) die kleineren viskösen Drüsen der Byssushöhle. 6) die kleinen viskösen Drüsen im Byssuswulste und 7) die großen hinteren Mucusdrüsen in demselben.

Wenn man diese Drüsen mit denen von Gastropoden vergleichen will, so muss man jedenfalls zunächst überlegen, welche von ihnen etwa morphologisch zusammengehören, Modifikationen einer ursprünglich gleichartigen Gruppe sind, und welche als gesonderte Bildungen anzusehen sind. Von den aufgezählten Nummern halte ich drei bis sechs für besondere Ausbildungsarten einer einheitlichen viskösen Drüsenmasse, während die übrigen isolirte Drüsengruppen sind, von denen nur zwei möglicherweise mit den äußeren Mucusdrüsen zusammengehören könnte.

Berücksichtigt man nun ferner, dass der Sohle der Gastropoden die ausgehöhlten Theile des Lamellibranchienfußes — Rinne und Byssushöhle — homolog sein dürften, so wird man zunächst die äußeren Mucusdrüsen von *Arca* nicht als Homologon einer der Sohlendrüsen, sondern als Äquivalent der Becherzellen zu setzen haben, welche bei *Haliotis* in den Seitenflächen des Fußes gelegen sind. Ferner scheint mir bezüglich der vorderen Fußdrüse nur eine Annahme wahrscheinlich zu sein, nämlich ihre Homologie mit der Drüse von *Haliotis tuberculata*, welche ich mit demselben Namen belegt habe. Dann dürfte für die Lippendrüse der Prosobranchien weiter keine Drüsenbildung bei *Arca* als Äquivalent übrig bleiben, als die vor der »Rinnendrüse« und hinter der »vorderen Fußdrüse« gelegene Mucusdrüsenmasse innerhalb der Fußrinne, die freilich in

die peripheren Mucusdrüsen übergeht, so dass man keine bestimmte Grenze zwischen ihnen angeben kann. Endlich entsprechen alle übrigen Drüsen, so weit sie visköser Art sind, der Sohlendrüse von *Haliotis*, während die hinteren Mucusdrüsen der Byssushöhle als Neuerwerbung anzusehen sein werden.

Der besseren Übersicht wegen will ich die homologen Theile so gegenüber stellen:

<i>Haliotis</i>	<i>Arca</i>
vordere Fußdrüse	vordere Fußdrüse
Lippendrüse	Mucusdrüse in der Rinne
Sohlendrüse	Byssusdrüse
— —	hintere Mucusdrüse
periphere Becherzellen	periphere Mucusdrüsen
Sohle.	Rinne + Byssushöhle.

Die Umbildung des söhligten Gastropodenfußes in den Byssusfuß ist in ziemlich einfacher Weise zu erklären durch Einziehung der Sohle und Ausbildung des gefächerten Byssuswulstes, ein Vorgang, der in ganz ähnlicher Weise bei *Ianthina* erfolgt ist, wo nur der gefaltete Theil der Sohle frei liegt, statt den Boden einer Höhlung zu bilden, ein ziemlich unerheblicher Unterschied. Durch diese weitgehende Übereinstimmung wird es vollkommen gerechtfertigt, dass überhaupt zwischen den Fußdrüsen von Gastropoden und Lamellibranchien eine Homologie besteht, was ich darum hervorheben möchte, weil BOUTAN die Berechtigung solcher Homologisirung in Zweifel zieht. Dass *Haliotis* bei der Anheftung des Fußes die Muskulatur ganz nach Art eines Saugnapfes verwendet, ist durchaus auch meine Ansicht, aber eben so bin ich überzeugt, dass Klebdrüsen bei solcher Anheftung von wesentlichem Nutzen sind. Auch *Arca* wird vermuthlich bei der Anheftung mittels des Byssus ihre Fußretraktoren in so fern gebrauchen, als nach einem Anlegen der Fußränder an den Fremdkörper durch Kontraktion der Muskeln das Sekret aus den Drüsen herausgepumpt wird; dann haben die Muskeln nach Vollendung der Sekretion ihre Aufgabe erfüllt und können außer Thätigkeit treten, indessen der allmählich erstarrende Schleim das Thier genügend fixirt. Dass die Anheftung des Byssus am Fuße dadurch bewirkt wird, dass das Epithel des Byssuswulstes nach Art einer Cuticula eine gewisse Menge von Sekret erzeugt, welches mit dem von den subepithelialen Drüsenzellen gelieferten Schleim ver-

schmilzt, habe ich schon früher¹ zur Genüge erörtert und denke, dass nur so das Festhaften der erstarrten Masse am Fuße erklärlich ist.

Warum ich speciell *Arca* mit *Haliotis* verglichen habe, diese Frage sei nunmehr in Erwägung gezogen. Es ist von verschiedenen Seiten, namentlich von PELSENER² behauptet worden, dass *Nucula* und einige verwandte Genera noch den söhligen Gastropodenfuß besitzen und mittels desselben zu kriechen vermögen, darum soll die Ausbildung des Fußes der Nuculiden ursprünglicher sein, als die des Byssusfußes. Ist nun wirklich der Fuß von *Nucula* ein Kriechfuß?

Bei einem Aufenthalt auf Helgoland habe ich in der biologischen Anstalt *Nucula* in großer Anzahl erhalten und lebend beobachten können, da habe ich mich recht gründlich davon überzeugt, dass der Fuß zum Kriechen ganz untauglich ist, niemals macht ein Thier den Versuch auf dem Boden des Gefäßes umherzukriechen, sondern die einzige Bewegung desselben besteht darin, dass er aus der Schale hervorgestreckt wird, worauf sich die Ränder ausbreiten und gegen die Schale hin umschlagen, worauf der ganze Fuß zurückgezogen wird. Es ist zweifellos, dass diese Thätigkeit nur einen Zweck haben kann, nämlich den, das auf lockerem Schlick und Sand liegende Thier einzugraben; demnach hat *Nucula* einen typischen Grabfuß, nicht einen Kriechfuß, welcher dem von Gastropoden vergleichbar wäre. Ähnlich ist der Fuß anderer Nuculiden, von *Solenomya* und von *Pectunculus* beschaffen — wie auch der von *Dentalium*, dessen »Epipodium« jedenfalls dieselbe Funktion hat, wie die Fußränder von *Nucula*; es war mir von *Pectunculus* schon immer ganz undenkbar, dass das Thier mit der hohen, gewichtigen Schale im Stande sein sollte, aufrecht mit dem schmalen Fuße zu kriechen, doch hatte ich in Neapel niemals Gelegenheit, eine Bewegung des Fußes zu beobachten, jetzt halte ich es für ziemlich sicher, dass derselbe nur zum Graben verwendbar ist. Diese Funktion hat ja auch der Fuß von manchen anderen Lamellibranchien, so von *Solen*, wo er ganz ähnlich wie bei *Nucula* hervorgestreckt, am Ende geschwellt und darauf zurückgezogen wird; allerdings kann sich das Thier auch durch schnelle Stöße des Fußes gegen den Boden fortschleudern, eine ähnliche Bewegungsart, wie ich sie bei *Mactra* und *Cardium* beobachtet habe.

Während also in biologischer Hinsicht der Fuß von *Nucula* sich ganz anders verhält als der von Gastropoden, entsinne ich mich, in

¹ Zur Phylogenie des Byssusapparates.

² Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol. XI.

Neapel eine Arca, welche ihren Byssus abgeworfen hatte, ganz nach Gastropodenart kriechend gesehen zu haben, leider habe ich diesen Vorgang nicht näher studirt; es wäre interessant, ob die Rinne nach Art der Sohle dabei ausgebreitet wird¹. Schon aus diesem Verhalten der beiden Gattungen dürfte hervorgehen, dass auch im anatomischen Bau die Differenz gegen den Gastropodenfuß bei Arca geringer ist als bei Nucula, denn jedenfalls ist ja die Muskulatur an die Funktion angepasst. Dem entsprechen auch die Fußdrüsen: während dieselben bei Arca, wie ich ausgeführt habe, sehr wohl mit denen der ältesten Gastropoden vergleichbar sind, verhalten sie sich bei Nucula wesentlich abweichend und sind im Ganzen sehr reducirt. Ich finde nur am vorderen und hinteren Kiel des Fußes ein hohes muköses Epithel, und in der Sohle als einzige Drüsenbildung eine lange und enge Röhre, die hinten in die Sohle mündet. Der äußere Theil derselben ist nicht drüsig, von vorn nach hinten zusammengedrückt, während der innere drüsige Theil vorn und oben mit einem sehr viel höheren, deutlich blau gefärbten und fädigen, daher mukösen Epithel bekleidet ist; in der Mittellinie bildet dasselbe einen unbedeutenden Kiel.

Ich wüsste nicht, welcher Drüse von Haliotis diese Röhre homolog gesetzt werden könnte, einen Vergleich könnte man höchstens mit dem hinteren Theil der Byssushöhle von Arca sammt den hinteren Mucusdrüsen für wahrscheinlich halten, und gerade für diese Drüsen habe ich ja bei Haliotis kein Äquivalent gefunden.

Dazu kommt noch der Umstand, dass bei zahlreichen Lamellibranchien, die in erwachsenem Zustande keinen Byssusapparat haben, ein solcher in Jugendzuständen beobachtet ist, so dass es auch hierdurch sehr wahrscheinlich gemacht wird, dass die Urform der Gruppe mit einem Byssus ausgestattet gewesen ist. Im Übrigen weist die ganze Organisation der Lamellibranchien auf eine ursprünglich fest-sitzende Stammform hin, wie ARNOLD LANG² ganz richtig angenommen hat, und diese ursprüngliche Festheftung konnte nicht etwa, wie bei Ostrea und manchen anderen Lamellibranchien durch Anwachsen einer Schale, sondern nur durch den Byssus erfolgt sein,

¹ Bekanntlich giebt es Arca-Arten, die keinen Byssusapparat besitzen, wahrscheinlich in Folge von Rückbildung; es wäre wichtig festzustellen, ob diese Thiere einen Kriechfuß oder einen Grabfuß haben.

² Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. 1888.

da nur dieser die Beibehaltung der bilateralen Symmetrie möglich machte, welche ja die ursprünglichsten Genera in typischer Weise aufzeigen.

Während also ein Vergleich zwischen *Arca* und *Nucula* einerseits und *Haliotis* andererseits zu dem Resultat führt, dass von den beiden Gattungen der Taxodonten *Arca* die ursprünglichere Ausbildung der Fußdrüsen aufweist, ergiebt der Vergleich des Byssusapparates von *Arca* mit dem einiger anderen Genera gleichfalls dessen Ursprünglichkeit. Die höchste Differenzirung erreicht dieser Apparat bei einigen Anisomyariern, den Mytiliden und Aviculiden, wo er hauptsächlich dadurch von dem der *Arca* verschieden ist, dass der Stamm nicht direkt den Fremdkörpern angeheftet wird, sondern durch Vermittelung von Fäden, welche der Byssusfinger erzeugt. Dem entsprechend hat die Byssushöhle an Bedeutung eben so viel verloren, wie der Spinnfinger gewonnen hat, daher ist jene stark verkleinert, dieser vergrößert.

Die Drüsen zeigen auch einige Veränderungen, die allerdings nicht eben wesentlich sind. Bei *Avicula tarentina* finde ich wieder die peripheren Mucusdrüsen, die vordere Fußdrüse, die massige Rinnendrüse, welche in der Byssushöhle nur am Vorderende erhalten ist, während die kleinen viskösen Drüsen in den Byssusfächern ziemlich schwach entwickelt sind, dagegen sind die hinteren Mucusdrüsen stark entwickelt (Fig. 29 *gmi*), welche hinter den Byssusfächern liegen und die mit ihrem ventralen Theile in eine Falte hineinreichen, welche die Byssushöhle von einer kleinen hinteren Grube abtrennt, an der ich einige visköse Drüsenzellen gesehen habe. Es wird hier ganz deutlich in jedem Byssusfach der vordere Theil des Sekretes von den viskösen, der hintere von den mukösen Drüsen geliefert, diese Antheile sind in meinen Schnitten sehr deutlich durch ihre Färbung zu erkennen und noch außerhalb der Byssushöhle zeigt der Stamm sehr hübsch eine Zusammensetzung aus rothen und blauen Lamellen.

Die Byssusfalten sind im Ganzen regelmäßiger als bei *Arca*, sekundäre Fältchen habe ich nicht gesehen, wie denn auch der kielartige Vorsprung fehlt.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigen die tiefsten Theile dieser Fächer, während weiter außen an ihnen keine deutlichen Unterschiede zu sehen sind, treten schließlich die beiden mittelsten in Gegensatz zu den übrigen, indem sie nach vorn und oben bedeutend weiter reichen und hier von einer dichten Drüsenmasse umgeben sind

(Fig. 30 *gmb*), die nach ihrem Verhalten gegen die Farbstoffe von muköser Art ist. Diese Drüsenmasse ist jedenfalls von den viskösen Byssusdrüsen verschieden und gewährt auch ein anderes Bild als die hinteren Mucusdrüsen; dieselbe dürfte bei *Arca* noch nicht deutlich zur Differenzierung gekommen sein. Der erwähnte Gegensatz der beiden Mittelfächer gegen die übrigen wird wahrscheinlich dadurch hervorgerufen sein, dass nur an den ersteren hinreichender Platz für eine solche Drüse ist, indem diese zwischen und vor den Byssusmuskeln gelegen ist, während die anderen Fächer zwischen den Fasern dieser Muskeln eingeeengt sind. BARROIS hat dieses Verhalten zwar gesehen, ist aber über die Beschaffenheit der Drüsen nicht klar geworden.

Eine ähnliche Differenzierung der Byssusfächer habe ich bei *Modiolaria* in bedeutend stärkerem Maße wiedergefunden (Fig. 31 *gmb*); die hinteren Mucusdrüsen sind auch hier vorhanden. So scheint mit fortschreitender Entwicklung in der Byssushöhle das muköse Element immer stärker zur Ausbildung zu gelangen und das visköse zu ersetzen, während in der Rinne das letztere bei Weitem das Übergewicht behauptet.

BARROIS hat zwar schon eine Homologisierung der Fußdrüsen von Lamellibranchien und Gastropoden versucht, doch ist seine Ansicht nicht ganz zutreffend; richtig ist, dass die Byssusdrüsen der Sohlendrüse entsprechen, aber der Lippendrüse sollen die Drüsen im vorderen »Trichter« von *Pecten*, *Spondylus* und *Anomia* und diejenigen in der Anschwellung des Fußes von *Lucina* und *Diplodonta* homolog sein, und das kann ich nicht annehmen. Die Drüsen bei den beiden letztgenannten Gattungen sind offenbar den peripheren Mucusdrüsen von *Arca* homolog, während die Trichterdrüsen der *Monomyarier* nichts Anderes als die sehr vergrößerte vordere Fußdrüse darstellen, demnach sind die von BARROIS bezeichneten Drüsen nicht einander homolog, und weder die peripheren Mucusdrüsen noch die vordere Fußdrüse von *Arca* entspricht der Lippendrüse von *Prosobranchien*, wie ich vorher ausgeführt habe.

PELSENEER¹ hat bei *Nuculiden* und bei *Solenomya* Hypobranchialdrüsen beschrieben, die besonders bei der letzteren Gattung sehr entwickelt sind. Ich habe dieselben bei *Nucula* gesehen und schon früher an derselben Stelle bei *Arca* ein deutliches Drüsenepithel gefunden. Es ist nun zwar zu bemerken, dass diese Drüsen nicht

¹ Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biologie. XI.

zwischen Kiemen und Enddarm, wie bei *Haliotis*, liegen, sondern seitwärts von den Kiemen, trotzdem wird ihre Homologie mit denen von *Haliotis* immerhin wahrscheinlich sein, man müsste freilich eine Verschiebung um die Kiemen herum annehmen, eine solche wird bei der großen Ähnlichkeit beider Drüsen wahrscheinlicher sein als Neubildung der einen, und bei *Solenomya* sollen sie sich etwas um die Kiemenachsen herumziehen. Bei *Nucula* ist das Epithel von bedeutender Höhe, die kleinen Kerne der Stützzellen liegen in den distalen Enden, die runden Kerne der Drüsenzellen wie gewöhnlich basal, der Zellinhalt der letzteren ist ziemlich homogen, bis auf einen basalen Theil, und von Boraxkarmin gefärbt (Fig. 32).

Die feinere Anatomie der Scaphopoden ist in den letzten Jahren von FOL¹ und PLATE² studirt worden und beide Forscher haben die am Mantelrande ausmündenden Drüsen genau beschrieben. Dieselben sind zwar unter sich ein wenig verschieden, doch gehören sie alle in die Reihe der viskösen Drüsen, da ihr Inhalt deutlich körnig ist und Karminfärbung annimmt.

An der Innenseite des Mantels in einiger Entfernung vom Rande liegen dem Fuße gegenüber ganz verschiedene Elemente, die jedenfalls von muköser Art sind. Das Bild, welches diese Drüsenzzone darbietet, ist recht eigenartig und nach meinen Präparaten von PLATE's Darstellung etwas verschieden; ein Stück davon habe ich in Fig. 34 gezeichnet. Ich erkenne zwischen den Drüsenzellen spindelförmige Kerne von Stützzellen, die wie gewöhnlich ein Gerüstwerk bilden, das die drüsigen Elemente umgiebt. Diese enthalten rundliche Kerne, das Sekret ist im unteren Theile aus ziemlich großen, wenig gefärbten Tröpfchen zusammengesetzt, die nur ausnahmsweise bis zur Oberfläche reichen, in der Regel wird der äußere Theil von einer homogenen Masse eingenommen. Ich glaube nicht, dass hier zwei Arten von Sekretzellen vorliegen, die äußere homogene Masse wird vermuthlich ein reiferes Sekret darstellen als die innere, in welcher die Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen sind. PLATE scheint die Stützzellen übersehen und die äußeren homogenen Theile der Drüsenzellen für dieselben gehalten zu haben.

Interessanter als diese Korrektur erscheint mir die Richtigstellung der Angaben PLATE's über die Drüsen in den Cirren. PLATE

¹ Sur l'anatomie microscopique du Dentale. Arch. Zool. II, 7.

² Über den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb., Anat. V.

hat die Elemente zwar richtig gesehen und gezeichnet (Fig. 43 und 49), so dass ich mich auf seine Figuren beziehen kann, doch hat er Verschiedenes falsch gedeutet. Die von PLATE mit *dr* bezeichneten Elemente sind Drüsenzellen von muköser Art, dagegen sind die als Sinneszellen gedeuteten und mit *glz* bezeichneten Gebilde zweifellos Klebdrüsen, welche in die am Ende des Cirrus befindliche flache Höhlung ausmünden; sie enthalten ähnlich wie die Drüsen am Mantelrande feine, von Karmin gefärbte Tröpfchen. Durch das Sekret dieser Zellen werden Fremdkörper, die zur Nahrung dienen sollen, ergriffen und festgehalten; ein Ansaugen, wie es bisher angenommen worden ist, halte ich nach der Art der Beziehungen der verschiedenen Elemente in der Endkeule eines Cirrus zu einander für gänzlich ausgeschlossen.

PLATE hat mit Recht vermuthet, dass sich an den Enden der Cirren sensible Elemente finden müssten, zumal da hier ein Ganglion vorhanden ist. Diese Sinneszellen hat PLATE jedoch nicht als solche erkannt, es sind die von ihm in Fig. 43 im obersten Theile und in Fig. 51 dargestellten und für Bindegewebszellen erklärten Elemente, die mit *bi'* bezeichneten Zellen der Fig. 43 dürften dagegen Ganglienzellen sein. Diese in einen ziemlich langen distalen Faden auslaufenden Sinneszellen finden sich im vorstehenden Rande der Endkeule, der jedenfalls zum Tasten ungleich geeigneter ist als die Grube, in der PLATE die Sinneszellen suchte. Ähnliche, nur bedeutend kürzere Sinneszellen sind auch im Stiele des Cirrus zerstreut. Während also Drüsen- und Sinneszellen in den Cirren in bedeutender Menge vorkommen, ist, wie PLATE beobachtet hat, das eigentliche Epithel durch Auflösung der Kerne und Verschwinden der Zellgrenzen rückgebildet.

Über Drüsen im Fuße von Dentalium haben weder FOL noch PLATE etwas angegeben. Ich finde zerstreut ziemlich große Zellen von Flaschenform (Fig. 33) in der Fußmuskulatur mit feinkörnigem, rothgefärbtem Sekret und rundlichen basalen Kernen. Außer diesen einzelnen Zellen sind auch Anhäufungen ähnlicher, nur noch größerer Sekretzellen vorhanden, welche in die mediane Rinne ausmünden, die in der Dorsalfläche des vorderen Fußendes verläuft; jederseits von dieser Rinne liegt eine Gruppe solcher Drüsenzellen. Die Lage derselben ist so eigenartig, dass ich über ihre Homologisirung mit den Fußdrüsen anderer Mollusken nicht genügende Klarheit erlangen konnte.

Da Hypobranchialdrüsen in allen übrigen Molluskenklassen

vorhanden sind, so wäre es nicht uninteressant, ob solche auch bei *Dentalium* vorkommen. PLATE hat darüber nichts geäußert, doch beschreibt er¹ kurz eine Drüsenzzone an der Innenwand der Mantelhöhle, welche hinter den Wimperkränzen in der Aftergegend liegt. Wahrscheinlich ist das dieselbe Drüse, die ich beobachtet und in Fig. 35 abgebildet habe. Sie besteht aus einem ziemlich hohen, ausgezeichnet drüsigen Epithel, das die Innenfläche des Mantels bekleidet und noch etwas auf die Ventralwand des Körpers übergreift, und zwar beginnt dieses Epithel hinten gegenüber der Afteröffnung und erstreckt sich von da nach vorn. Die Drüsenzellen sind feinkörnig, rothgefärbt, mit basalen runden Kernen versehen, die Stützzellen dünn, mit langspindelförmigen Kernen ausgestattet. Es ist jedenfalls recht naheliegend, diese Drüse der Hypobranchialdrüse der anderen Mollusken, im Besonderen der Lamellibranchien, der sie nach ihrer Lage sicher ganz gut entspricht, zu homologisiren.

So finden wir also in allen Molluskenklassen homologe Hypobranchialdrüsen entwickelt und wir finden, dass die Ausbildung, welche der Fuß und seine Drüsen bei den ältesten Prosobranchien zeigen, sehr wohl zum Ausgang für die Modifikationen des Fußes und seiner Drüsen bei anderen Mollusken, hauptsächlich bei Byssusmuscheln, genommen werden können.

Ein etwas räthselhaftes Gebilde ist die vordere Fußdrüse, welche nur bei einer Reihe von Lamellibranchien zu bedeutender Entwicklung gelangt, dagegen bei Prosobranchien nur in der bei *Haliotis* erwähnten Weise angedeutet ist. Ich habe erwogen, ob dieselbe der Lippendrüse anderer Gastropoden, an der sich ja auch ein medianes Blindsäckchen findet, homolog sein könnte, doch musste ich diese Frage im Hinblick auf die Drüse von *Haliotis varia*, die mit viel größerer Berechtigung als Äquivalent der Lippendrüse anzusehen sein dürfte, verneinen. Nicht unmöglich erscheint es mir, dass die große eingestülpte Drüse, welche KOWALEVSKY² bei *Chiton*-larven gefunden hat, und welche nach seiner Angabe möglicherweise auch in der Entwicklung von *Dentalium* vorliegt, der vorderen Fußdrüse homolog ist, weil diese die vorderste der Fußdrüsen ist und jene larvale Drüse dicht hinter dem Munde ausmündet. Natürlich kann ich gegenwärtig darüber nur eine Vermuthung äußern, die

¹ l. c. p. 308.

² Embryogénie du *Chiton* Polii. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille. I.

Entscheidung dieser Frage wäre aber um so interessanter, da auch bei der Larve von *Lopadorhynchus* eine ganz ähnliche Drüse wie bei der Chitonlarve vorhanden ist.

Die vordere Drüse von *Neomenia* ist der Lippendrüse von Gastropoden so ähnlich, dass sie mir eher mit dieser als mit der vorderen Fußdrüse homolog zu sein scheint.

Überblickt man die ganze Mannigfaltigkeit der Hautdrüsen, wie sie sich nach der voraufgehenden Übersicht darstellen, so findet man in der That, dass allen, wie ich schon Anfangs hervorhob, ein Merkmal eigen ist: die Zusammensetzung aus Drüsen- und Stützzellen; die letzteren bilden ein Maschenwerk, in dem die ersteren ganz oder mit ihrem äußeren Ende gelegen sind; dieses charakteristische Merkmal ist zwar des öftern betont, aber vielleicht noch öfter übersehen worden, es kann indessen daran kein Zweifel bestehen, dass es ganz allgemeine Regel ist.

Eine solche Eigenschaft kann unter Umständen von großer Bedeutung sein, nämlich besonders dann, wenn zu entscheiden ist, ob drüsige Epithelien ektodermalen Ursprungs sind oder nicht. Bei den beschriebenen Fuß- und Manteldrüsen ist es kaum zweifelhaft, dass sie Abkömmlinge des Ektoderms sind, aber zum Aufbau der inneren Organe sind ja auch oft Derivate der äußeren Haut verwendet, und es gilt nun festzustellen, ob man nicht durch die bezeichnete Eigenschaft der Hautdrüsen — wenigstens in manchen Fällen — wird entscheiden können, in wie weit das der Fall ist und wo die Grenze zwischen ektodermalem Antheil einerseits und entodermalem oder mesodermalem andererseits gelegen ist. Wenn ich auch vorläufig auf eine Durchführung dieser Untersuchung durch den ganzen Kreis der Mollusken verzichten muss, so will ich doch an einigen Beispielen zu zeigen versuchen, dass man ganz wohl die drüsigen Abkömmlinge des ektodermalen Epithels wird von den entodermalen und mesodermalen Drüsen unterscheiden können.

Am Verdauungstractus der Mollusken hat man drei Gruppen von Drüsenbildungen aus einander zu halten: 1) die in die Mundhöhle ausmündenden Buccal- und Speicheldrüsen, 2) die Vorderdarmdrüsen und 3) die Mitteldarmdrüse oder Leber.

Unlängst erst hat BABOR¹ versucht, die Angaben über die erste

¹ Über die wahre Bedeutung des sog. SEMPER'schen Organs der Stylomatophoren. Sitzungsber. böhm. Ges. Wiss. 1895.

Drüsengruppe zusammenzustellen, doch ist in Folge der mangelhaften Kenntnisse von diesem Gegenstande Manches wenigstens zweifelhaft geblieben. Das Resultat dieser Zusammenstellung, »dass alle Weichthiere zweierlei Speicheldrüsen besitzen und zwar: 1) pharyngeale, 2) ösophageale« ist etwas einzuschränken, da weder die Lamellibranchien, noch die Scaphopoden¹ eins der beiden Drüsenpaare und die Chitoniden nur das erstere aufweisen, dagegen wird für die Gastropoden allerdings der Besitz beider Drüsenarten die Regel sein, ich will dieselben aber lieber als Buccaldrüsen und Speicheldrüsen bezeichnen.

Das Epithel dieser Drüsengruppe nun zeigt typisch den Bau, den wir von den Drüsen des Ektoderms kennen lernten: Zusammensetzung aus drüsigen Elementen und Stützzellen, freilich ist es bei den Speicheldrüsen manchmal nicht ganz leicht, die Stützzellen zwischen den großen, körnigen und dunkelgefärbten Drüsenzellen zu erkennen, woher sie auch oft übersehen worden sind, doch wenn man danach sucht, so wird man sie gewiss immer finden, wie ich sie in mehreren Fällen (*Gibbula*, *Natica* etc.) gefunden habe. BERNARD hat sie bei *Valvata* deutlich abgebildet².

Bei *Solenogastres* habe ich vier Formen von Schlunddrüsen unterschieden³, und bei Gastropoden sind, wie erwähnt, meist zwei Arten aus einander zu halten. In den ältesten Gattungen zeigen die Buccaldrüsen die Form von dorsal von der Radula gelegenen Säcken⁴, deren Epithel oft deutliche Methylenblaufärbung annimmt und daher wahrscheinlich von muköser Art ist, während die langgezogenen, oft verzweigten Speicheldrüsen eine ähnliche Farbennreaktion zeigen, wie die viskösen Hautdrüsen. Noch bei *Litorina* sind die Buccaldrüsen ähnlich wie bei den Rhipidoglossen: vom Anfange der Mundhöhle zieht an der vorderen und oberen Wand derselben ein breiter, durch zwei Falten seitlich begrenzter Drüsenstreifen nach hinten und ventral findet sich ein ähnliches muköses Epithel, das sowohl die Dorsalwand des Anfangstheiles der Radulascheide, als auch die ventrale Schlundwand hinter der letzteren

¹ Bei *Dentalium* sind die pharyngealen nur angedeutet; die »Backentaschen« sind nichtdrüsigen und liegen vor der Mundhöhle.

² Recherches sur *Valvata piscinalis*. Bull. sc. Fr. Belg. XXII.

³ Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. p. 287.

⁴ WEGMANN, Hist. nat. des Haliotides. Arch. Zool. exp. gén. II, 2. »poches linguales« Taf. XV, Fig. 1—2 p.

bekleidet. Nach der Lage und mukösen Beschaffenheit des Sekretes dürften diese Drüsen nur die Bedeutung haben, bei den Bewegungen der Radula das gegenüber liegende Epithel vor Verletzungen zu bewahren.

Actaeon, diese Übergangsform zu den euthyneuren Gastropoden, hat unmittelbar an der Mundöffnung¹ subepitheliale Mucusdrüsen, wie solche auch bei anderen Bulliden, z. B. *Philine aperta*, vorkommen; dieselben haben jedenfalls die Aufgabe, die Mundöffnung bei den Bewegungen des Pharynx vor Beschädigungen durch Reibung zu schützen. Ihnen schließt sich eine mächtige Drüse an, die aus großen subepithelialen Zellen von ähnlicher Reaktion wie die eigentlichen Speicheldrüsen besteht, dieselben münden in den Anfangstheil des Schlundes, den sie oben und seitlich umgeben, nicht, wie PELSENEER angiebt², in zwei Ausführungsgänge. Jede der beiden schlauchförmigen Speicheldrüsen besteht aus einem hauptsächlich drüsigen Endtheile, der aus großen, ziemlich unregelmäßig geformten Drüsenzellen mit großen ovalen Kernen und sehr dünnen Stützzellen zusammengesetzt ist, und einem gleichfalls secretirenden Ausführungsgange, dessen Epithel schmale und hohe Drüsenzellen mit noch schmälere, wimpernden Stützzellen bilden.

Es fragt sich nun beim Vergleich mit den Drüsen der Prosobranchien, ob die Drüsenmasse an dem Anfangstheil des Schlundrohres von Actaeon den Buccaldrüsen der letzteren homolog ist, was nach BABOR's Zusammenstellung angenommen werden müsste. Das ist unzweifelhaft unrichtig, denn die Buccaldrüsen liegen hinter dem Kiefer der Radula gegenüber, die bezeichnete Drüse von Actaeon dagegen vor der Mundhöhle und vor einer Andeutung des Kiefers. Namentlich eine Berücksichtigung des Verhaltens von *Haminea hydatis*, wo dieselbe Drüse vor dem deutlich entwickelten Kiefer gelegen ist, während das der Radula gegenüber liegende Schlundepithel unzweifelhaft drüsig ist, beweist zur Genüge, dass jene Drüse der Bulliden mit den Buccaldrüsen nicht homolog ist, daher will ich sie als Lippendrüse bezeichnen. Wenn die Mundsegel auch als Lippen angesehen werden, was in manchen Fällen ganz wohl berechtigt ist, so kann man ihren Drüsen die Lippendrüse als Oberlippendrüse gegenüberstellen.

Ohne auf diese Drüsen von Pulmonaten näher eingehen zu

¹ Außerhalb des Schlundrohres in den Mundsegeln finden sich außerdem die früher erwähnten subepithelialen Hautdrüsen.

² Recherches sur divers Opisthobranches. Fig. 8.

wollen, möchte ich nur erwähnen, dass diese Schnecken ganz allgemein die Mundsegel mit ihren Nerven und Drüsen — bald außerhalb des Mundes, bald in diesen mehr oder weniger eingezogen — haben dürften und außerdem auch in verschieden starker Ausbildung eine Drüse in der Oberlippe; mir scheint, man wird durch einen Vergleich mit den Bulliden veranlasst sein, beide Drüsen auch hier aus einander zu halten.

Die Gesamtheit der bisher genannten Drüsen kann man als stomodäale oder Schlunddrüsen bezeichnen. Im Gegensatz zu ihnen zeigt die Vorderdarmdrüse, die ursprünglich allen Molluskenklassen eigen sein dürfte, da sie stark entwickelt bei Chitoniden und vielen Gastropoden, deutlich bei Scaphopoden und Nuculiden vorkommt und auch den Cephalopoden nicht fehlt, niemals eine Zusammensetzung des Epithels aus Drüsen- und Stützzellen, die letzteren fehlen stets, wie ich an einer Reihe von Prosobranchien gesehen habe. Diese Drüse halte ich demnach für eine entodermale.

Die Grenze zwischen dem Stomodäum und dem entodermalen Vorderdarm scheint nicht immer ganz deutlich zu sein, doch kann man bei *Haliotis* mit großer Wahrscheinlichkeit die von WEGMANN¹ dargestellten Klappen, auf denen das aus Stütz- und Drüsenzellen bestehende Epithel des Stomodäums aufhört, als solche Grenze bezeichnen. Ganz ähnlich verhält es sich bei Chitonen.

Eben so wie in der Vorderdarmdrüse besteht auch das Epithel der Leber niemals aus Stütz- und Drüsenzellen; wenn auch die Zellen nicht alle gleichartig zu sein brauchen, so stehen doch die verschiedenen niemals zu einander in einem solchen Verhältnis, wie die Stützzellen der Oberhaut zu den drüsigen Elementen, es sind entweder Zellen mit verschiedenen Sekreten oder Ersatzzellen, die zwischen den anderen vorkommen können.

Im Epithel des Darmes selbst finde ich, namentlich bei höheren Prosobranchien, häufig in größerer oder geringerer Anzahl Sekretzellen eingestreut, die viel Ähnlichkeit mit den Becherzellen der Oberhaut zeigen. Hierdurch wird das Darmepithel dem äußeren Epithel ziemlich ähnlich, so dass man für die Bekleidung des Darmes selbst nicht einen solchen Unterschied gegen das Epithel der Oberhaut konstatiren kann, wie er für die drüsigen Anhangsorgane desselben, die Vorder- und die Mitteldarmdrüse, ohne Zweifel Geltung hat.

¹ l. c. Taf. XV, Fig. 2 v und v'.

Typische Mesodermdrüsen sind: 1) die Nieren, 2) die Pericardialdrüsen, 3) die Keimdrüsen mit einem größeren oder geringeren Theile ihrer Ausleitungswege. Nieren und Pericardialdrüsen, die beide Exkretstoffe produciren, haben meist ein Epithel, das nur aus einer Zellart besteht, Stützzellen fehlen immer. Dagegen zeigen die epithelialen Elemente in den Keimdrüsen eine entfernte Ähnlichkeit mit Stützzellen und Drüsenzellen, wenn man den letzteren die Eier, den ersteren die Follikelzellen vergleicht, aber die Ähnlichkeit bleibt doch nur ziemlich oberflächlich.

Von erheblichem Interesse an diesen mesodermalen Drüsen ist nur das Verhältniß der Ausführungsgänge der Keimdrüsen in der von mir behandelten Frage, in wie weit die Beschaffenheit des drüsigen Epithels gestattet, die Grenze zwischen Derivaten der äußeren Haut und dem mesodermalen Antheil festzustellen. Mit den Angaben über diese Drüsen muss man erklärlicherweise sehr vorsichtig sein, da bisher wohl noch Niemand dem Vorhandensein oder Fehlen von Stützzellen so besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat, und daher will ich nur einige Fälle als Beispiele anführen, die ich aus eigener Anschauung kenne. Da ist zunächst die Schalendrüse der Solenogastres, der drüsige Endtheil der sog. Kloakengänge, zu erwähnen; in ihr habe ich stets zwischen den Drüsenzellen von viskösem Charakter Stützzellen aufgefunden. In dem übrigen Theil der Kloakengänge ist das Epithel zum größten Theile nichtdrüsig, doch findet sich hin und wieder an der vorderen Umbiegung eine Drüse, die ich namentlich bei Myzomenia untersucht habe. Das Epithel derselben enthält keine Stützzellen, sondern besteht aus einer Zellart, die recht wesentlich von den Drüsenzellen der Schalendrüse verschieden ist. Ich denke, es liegt ungemein nahe, anzunehmen, dass zwischen diesen beiden Drüsen die Grenze des ektodermalen und mesodermalen Antheils der Kloakengänge verläuft.

Bei Chitoniden ist bekanntlich die Keimdrüse vom Pericardium getrennt, daher werden die Keimstoffe nicht mehr durch das Pericardium und die in Nieren umgewandelten Homologa der Kloakengänge entleert, sondern durch besondere Röhren, die im weiblichen Geschlecht zum größten Theile drüsig sind. Diese Drüse zeigt wiederum eine Zusammensetzung aus Stützzellen und Drüsenzellen, sie ist gegen den nicht drüsigen Anfangstheil der Ausführungsgänge ganz scharf abgegrenzt. Auch hier glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass der drüsige Theil der

Geschlechtswege durch Einstülpung von der Haut her gebildet worden ist.

Wieder ganz verschieden ist das Verhalten bei den Prosobranchien, da ursprünglich — wahrscheinlich durch Platzen — die Keimstoffe, da ein besonderer Ausleitungsgang fehlt, in die rechte Niere und durch sie nach außen gelangen. Allmählich bildet sich diese Niere als solche zurück und dient dann nur noch als Ausleitungsgang für die Eier und Spermatozoen. Diese Umbildung dürfte schon bei den höheren Rhipidoglossen geschehen sein, da die Neritiden nach HALLER einen »Uterus« besitzen sollen, wie er von diesem Zoologen auch bei höheren Prosobranchien beschrieben worden ist. In welcher Weise ist nun diese Umbildung vor sich gegangen und wie verhält sich der Ausführungsgang höherer Prosobranchien zu der Niere der Zygobranchien? Mir scheint, dass der anatomische Bau dieses Ganges, wenigstens im weiblichen Geschlecht, gestattet, diese Frage zu beantworten. Ich habe diese Verhältnisse bei den beiden *Ianthina*-Arten untersucht, deren Hautdrüsen ich früher beschrieben habe. Hier finde ich den äußeren Theil des Uterus von einer mächtigen Drüse gebildet, die eine große Ähnlichkeit mit der Schalendrüse von *Neomenia* zeigt, so dass ich nicht zögere, dieselbe gleichfalls als Schalendrüse in Anspruch zu nehmen. Weiter hinten schließt sich daran eine andere Drüse, zuerst dorsal von der ersteren, später um das ganze Lumen des Ganges herum. Diese hintere Drüse zeigt die Farbenreaktion der Mucusdrüsen, so dass sie jedenfalls als Schleim- oder Eiweißdrüse zu bezeichnen sein wird. Diese beiden Drüsen, die zusammen den sog. Uterus bilden, bestehen aus Stütz- und Drüsenzellen. Auf das Hinterende der hinteren Drüse folgt, ganz scharf abgesetzt, ein bedeutend erweiterter Abschnitt, mit niedrigem, pigmentführenden Epithel, der eigenthümliche, unregelmäßig geformte Aussackungen aufweist. Mir scheint dieser Theil eine ganz bedeutende Ähnlichkeit mit der rechten Niere von *Haliotis* zu besitzen, nur ist er viel kleiner; dass das Pigment noch einen Rest von Exkretion andeutet, halte ich für nicht unwahrscheinlich. Jedenfalls erscheint es mir überaus einleuchtend, dass dieser Abschnitt mit dem niedrigen, pigmentirten Epithel, und nur dieser allein, der rechten Niere von Zygobranchien homolog ist, während der ganze »Uterus« mit seinen Drüsen durch Einstülpung oder Abschnürung von der Mantelhöhle her entstanden ist.

Ähnlich wie bei *Ianthina* dürften sich die Ausleitungswege der Keimdrüse bei den meisten höheren Prosobranchien verhalten. Von

der zwitterigen *Valvata* giebt BERNARD¹ an, dass die Prostata, sowie die Eiweißdrüse Stützzellen zwischen den Drüsenzellen besitzen, dagegen soll merkwürdigerweise die Schalendrüse keine Stützzellen, sondern nur Drüsenzellen enthalten, eine Angabe, die um so mehr mit Misstrauen aufzunehmen sein dürfte, als BERNARD in diesen Zellen öfters zwei Kerne gesehen zu haben glaubt — sollte nicht der eine von diesen zu einer Stützzelle gehören?

Merkwürdig ist, mit dem beschriebenen Verhalten verglichen, die Art, wie bei Pulmonaten — so weit ich bisher untersuchen konnte — die Ausführungsgänge der Zwitterdrüse beschaffen sind, da eine Beziehung zu denen der Prosobranchien, von welchen sie doch jedenfalls abzuleiten sind, sehr unklar erscheint. Von Drüsen sind bei Stylommatophoren Prostataadrüsen vorhanden, die ich bei Limaciden eben so sehe, wie sie BROCK² abgebildet hat; von einer Differenzirung von Drüsen- und Stützzellen ist nichts wahrzunehmen. Auch in den fingerförmigen Drüsen von *Helix pomatia* kann ich keine Stützzellen entdecken, sondern nur ziemlich hohe und schmale Drüsenzellen mit ovalen Kernen in der basalen Zellhälfte. Danach würde man anzunehmen haben, dass diese Drüsen nicht ektodermaler Herkunft sind. In der That stimmt das vollkommen mit der ontogenetischen Entwicklung überein, wie sie von BROCK³ dargestellt worden ist; auch danach soll die Anlage der Ausleitungswege, die ursprünglich von derjenigen der Zwitterdrüse getrennt ist, ohne Betheiligung einer ektodermalen Einstülpung nach außen durchbrechen. Ob nun der ganze mesodermale Ausführungsgang der rechten Niere der Zygobranchien homolog zu setzen ist, das dürfte gegenwärtig kaum mit Sicherheit zu entscheiden sein. Auch hier wird die vergleichende Anatomie der Zwischenformen jedenfalls das klarlegen, was die Entwicklungsgeschichte bisher nicht hat leisten können.

So weit es diese allerdings noch dürftigen Beispiele, die immerhin gewissermaßen als Stichproben dienen können, erkennen lassen, wird in der That meine Voraussetzung, dass die Drüsen der Oberhaut und ihrer Derivate durch ihre Zusammensetzung aus Drüsen- und Stützzellen als solche zu erkennen und von den entodermalen und mesodermalen Drüsen zu unterscheiden sind, zutreffend sein. Wenn sich

¹ Recherches sur *Valvata piscinalis*. Bull. sc. Fr. Belg. XXII.

² Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. Fig. 21.

³ l. c.

das auch weiterhin als richtig herausstellen wird, was mir äußerst wahrscheinlich ist, so wird dieses Merkmal — ohne Zuhilfenahme ontogenetischer Untersuchungen — gestatten, in sehr einfacher Weise die Frage zu beantworten, wie viel an den inneren Organen der Mollusken phylogenetisch von der Oberhaut her, durch Einstülpung oder Abschnürung, entstanden ist. Das »phylogenetisch« will ich besonders betonen, da es mir gar nicht undenkbar ist, dass gelegentlich einmal die Ontogenie der Organe einen anderen Weg einschlagen kann, wie es mir zwar von Mollusken nicht bekannt ist, wofür aber die Vorgänge bei gewissen Theilungs- und Knospungserscheinungen anderer Thiergruppen Beispiele abgeben, bei denen das Endresultat auf ganz andere Weise als gewöhnlich erreicht wird. Und im Zusammenhang damit muss ich dann noch hervorheben, dass ich nicht das äußere Keimblatt der Molluskenlarve, sondern lediglich das die Oberfläche des ausgebildeten Thieres bekleidende Epithel und seine Derivate, wie sie sich bei vergleichender Betrachtung darstellen, hier in Gegensatz zu den von Anfang an der Anlage nach getrennten und dem Bau nach verschiedenen inneren Organen stellen will, wenn ich auch dem Herkommen gemäß von einem Ektoderm, Entoderm und Mesoderm gesprochen habe, wofür vielleicht Hautsystem, Darmtrakt (mit Ausschluss von Stomodäum und Proktodäum) und Urogenitalorgane (mit Ausschluss von Ausführungsgängen, so weit sie von der Haut hergebildet sind) gesetzt werden könnte, wenn man nicht gewöhnt wäre, diese äußeren Theile des Darmtractus und der Urogenitalorgane statt im Zusammenhang mit der Oberhaut vielmehr in solchem mit den Organen zu betrachten, zu denen sie in physiologische Beziehung getreten sind.

Göttingen, im Januar 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

dh, rechte Hypobranchialdrüse; *dve*, rechtes abführendes Kiemengefäß; *gm*, Glandulae mucosae; *gma*, Lippendrüse; *gmi*, hintere Mucusrüsen der Byssushöhle; *gpa*, vordere Fußdrüse; *gv*, Glandulae viscosae = Byssusdrüse; *k*, Kieme; *m*, Mantel; *n*, Nerven; *pf*, Byssusfalten; *pg*, Sohle = Byssushöhle; *pr*, vordere Fußrinne; *r*, Enddarm; *rp*, Fußretraktoren; *sh*, linke Hypobranchialdrüse; *so*, Sinnesorgan; *sp*, Mantelnaht.

Tafel XXXI und XXXII.

- Fig. 1. Schnitt durch die Hautwarzen am Fuße von *Haliotis tuberculata*.
Fig. 2. Zellen der Sohlendrüse von *Haliotis*. SEIBERT V, 3.

Fig. 3. Becherzelle aus der Haut von *Haliotis*. SEIBERT V, 3.

Fig. 4. Querschnitt durch die vordere Fußdrüse von *Haliotis*. SEIBERT III, 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Hypobranchialdrüsen desselben Thieres. SEIBERT I, 0.

Fig. 6. Querschnitt durch die rechte Kieme und Hypobranchialdrüse von *Emarginula elongata*. SEIBERT I, 0.

Fig. 7. Querschnitt durch das mediane Mantelgefäß (*vm*) von *Gibbula* mit Drüsenepithel. SEIBERT III, 0.

Fig. 8. Querschnitt durch die Hypobranchialdrüsen desselben Thieres. SEIBERT III, 0.

Fig. 9. Querschnitt durch die Lippendrüse von *Zizyphinus*. ZEISS a*, SEIBERT 3.

Fig. 10. Querschnitt durch den Blindsack der Lippendrüse von *Lacuna*. SEIBERT III, 3.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch den Fuß von *Bythina*. SEIBERT I, 1.

Fig. 12. Manteldrüse von *Calyptraea sinensis*.

Fig. 13. Querschnitt der Hypobranchialdrüse von *Velutina*. SEIBERT III, 0.

Fig. 14. Zellen der Lippendrüse von *Ianthina communis*. SEIBERT V, 0.

Fig. 15. Zellen der Trichterdrüse desselben Thieres. SEIBERT V, 0.

Fig. 16. Querschnitt durch den Trichter desselben Thieres. ZEISS a*, SEIBERT 1.

Fig. 17. Querschnitt durch den gefalteten Theil des Fußes von demselben. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 18. Eine Falte, stärker vergrößert. SEIBERT V, 1. a, Drüsenzellen aus einer solchen. SEIBERT V, 3.

Fig. 19. Theil eines Schnittes durch die Hypobranchialdrüse von *Ianthina communis*. SEIBERT III, 1.

Fig. 20. Querschnitt durch den Trichter von *Ianthina exigua*. SEIBERT I, 0.

Fig. 21. Querschnitt durch den gefalteten Theil des Fußes von demselben Thiere. SEIBERT I, 0.

Fig. 22. Theil eines Schnittes durch die Hypobranchialdrüse und das angrenzende Drüsenepithel von *Ianthina exigua*. SEIBERT III, 1.

Fig. 23. Schnitt durch die Hypobranchialdrüse von *Actaeon*. SEIBERT I, 1. *neph*, Niere.

Fig. 24. Theil der Drüse im unteren Mantellappen von demselben. SEIBERT V, 1.

Fig. 25. Theil der Mucusdrüse im Mantel desselben. SEIBERT V, 1.

Fig. 26. Querschnitt durch die vordere Fußdrüse von *Arca noae*. ZEISS A mit abgeschraubter Endlinse, 2.

Fig. 27. Querschnitt durch den Byssuswulst desselben Thieres mit einem soeben erzeugten Byssus. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 28. Querschnitt durch den hinteren Theil der Byssushöhle von *Arca tetragona*. SEIBERT III, 0.

Fig. 29. Theil eines Querschnittes von *Avicula tarentina* durch den äußeren Theil der Byssushöhle. SEIBERT I, 1.

Fig. 30. Theil eines parallelen Schnittes durch die Enden der Byssusfächer. *gmb*, Drüsen an den mittelsten Byssusfächern. SEIBERT I, 1.

Fig. 31. Ein ähnlicher Schnitt von *Modiolaria marmorata*. SEIBERT I, 3.

Fig. 32. Epithel der Hypobranchialdrüse von *Nucula nucleus*. SEIBERT V, 0.

Fig. 33. Drüsenzelle aus dem Fuße von *Dentalium*. SEIBERT V, 1.

Fig. 34. Muköses Drüsenepithel im Mantel von *Dentalium*. SEIBERT V, 1.

Fig. 35. Hypobranchialdrüse desselben (*hp*). Querschnitt. (Die Mantelhöhle ist von Cirren erfüllt.) SEIBERT I, 1.

Fig. 11.

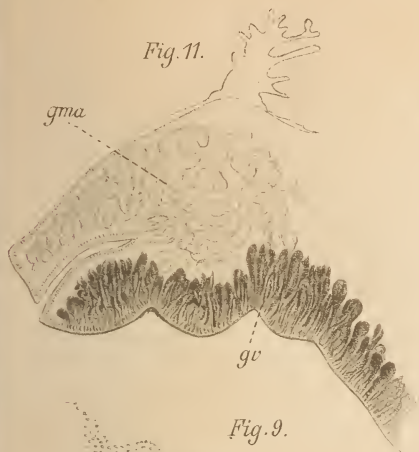


Fig. 13.

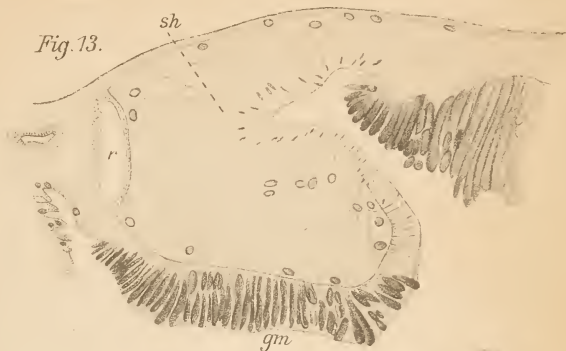


Fig. 9.

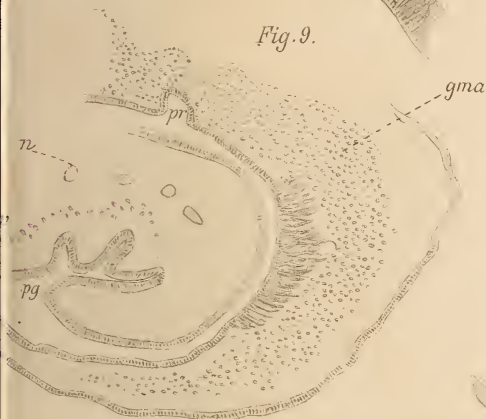


Fig. 14.



Fig. 15.

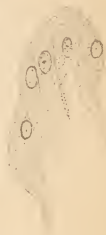


Fig. 16.

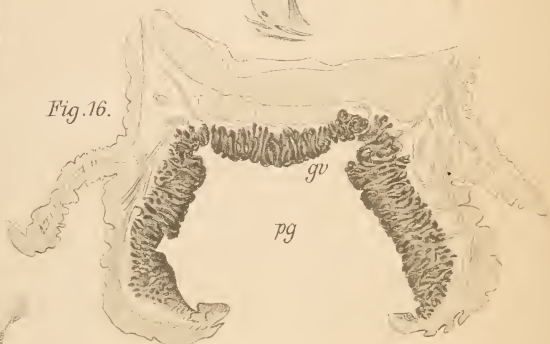


Fig. 17.



Fig. 19.

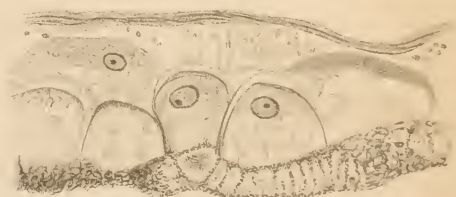
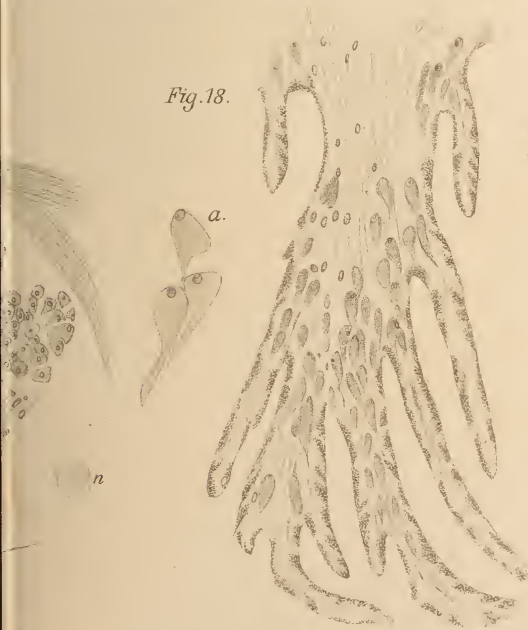


Fig. 18.



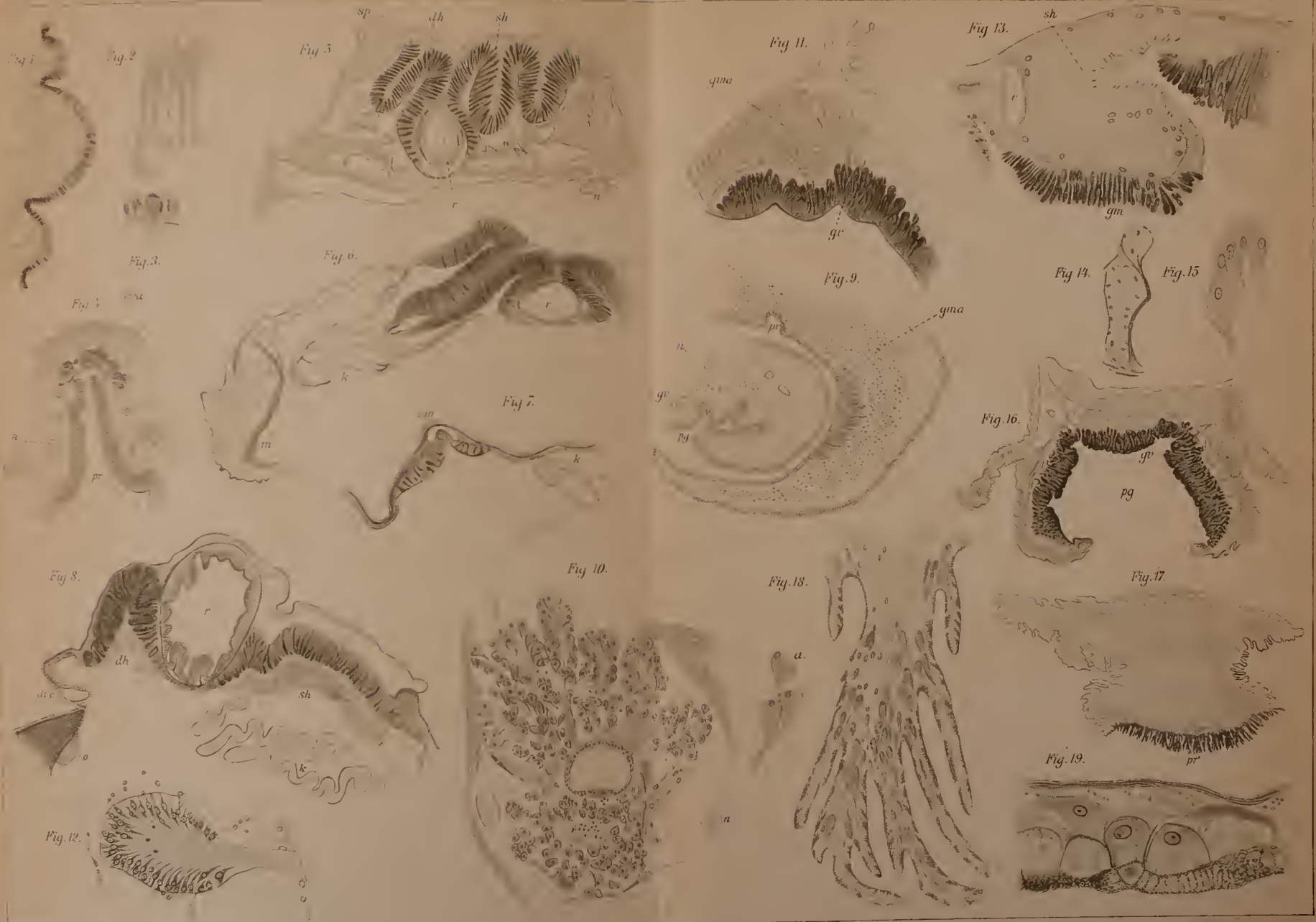


Fig.20.



Fig.22.

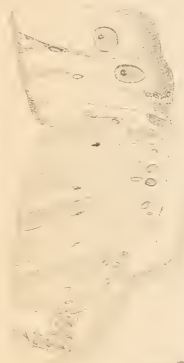


Fig.21.



Fig.23.

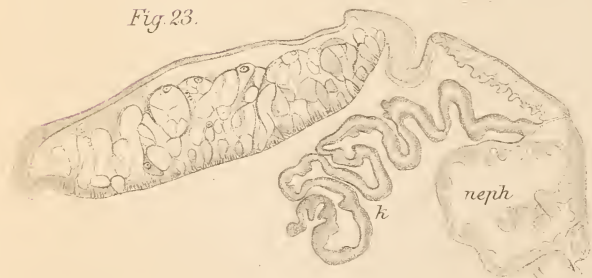


Fig.24.



Fig.25.



Fig.26.

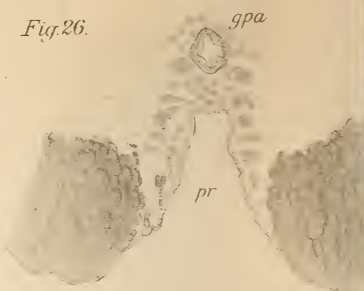


Fig.27.



Fig.28.



Fig. 29.

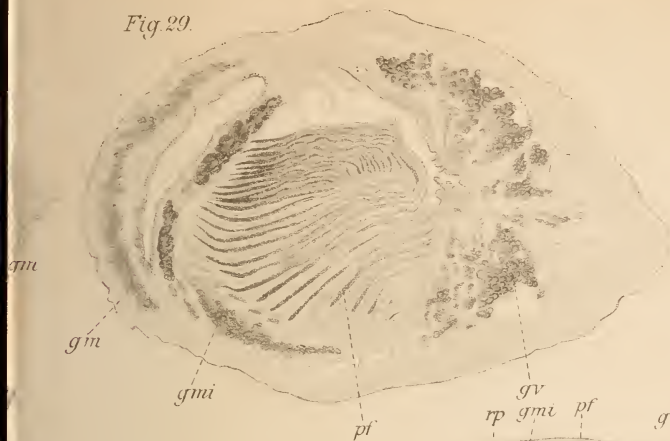


Fig. 33.

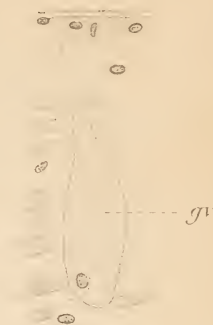


Fig. 30.



Fig. 31.

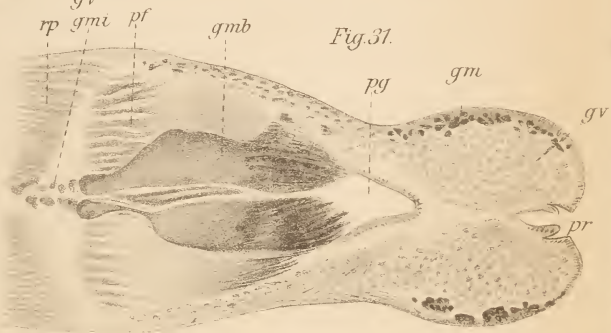


Fig. 34.

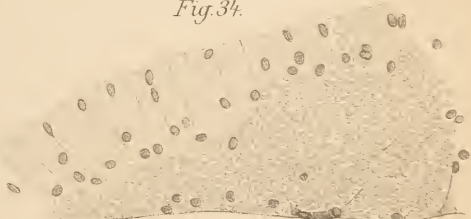
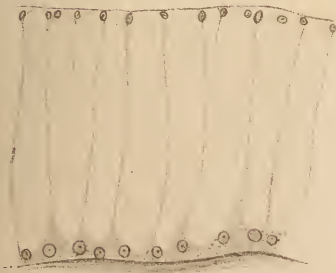
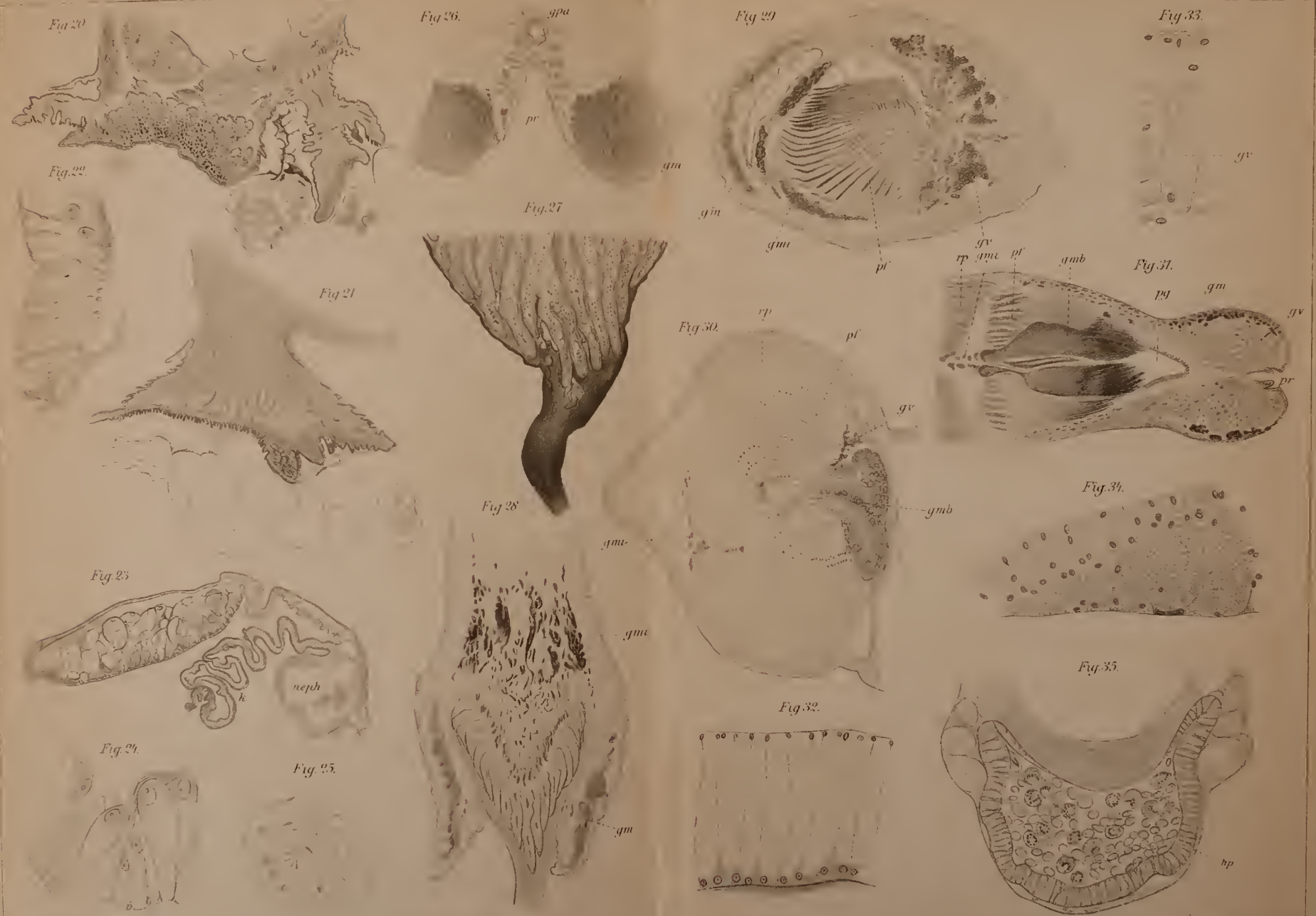


Fig. 35.



Fig. 32.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1896-1897

Band/Volume: [62](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. 632-670](#)