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

Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken.

Von

Joh. Thiele

(Berlin).

Mit Tafel XVIII—XXVII und 21 Figuren im Text.

Wenngleich die Phylogenie der Mollusken in den letzten Jahren wiederholt Gegenstand der Erörterung gewesen ist, so in den Arbeiten von B. Haller (18)[1], Pelseneer (35) und Plate (39), sind doch viele wichtige Punkte theils noch ganz unklar, theils strittig geblieben, daher sei es mir gestattet, nach einer etwa 15jährigen Beschäftigung mit der Anatomie der Mollusken und der Solenogastren, die Anschauungen, die ich mir im Laufe der Zeit bilden konnte, nunmehr im Zusammenhange darzulegen. Wenn ich von den gegenwärtig herrschenden Ansichten abweiche, so geschieht das nur darum, weil ich nach reiflichem Erwägen ihre Unhaltbarkeit erkannt habe; möge man ernsthaft nachprüfen und das Brauchbare annehmen! Ich hoffe, es wird dessen nicht ganz wenig auf den nachfolgenden Seiten zu finden sein.

In mehreren kleineren Arbeiten habe ich bereits Punkte, die ich auch hier berühren muss, erörtert, besonders aber ist die Beschreibung einiger Solenogastren (52) eine Vorarbeit der jetzt vorliegenden, die ursprünglich als deren Fortsetzung gedacht war, doch habe ich den Haupttitel »Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren« schon aus dem Grunde nicht beibehalten, weil ich jetzt die Gruppe der Amphineuren nicht mehr als natürlich anerkennen kann, außerdem aber auch darum, weil durch die Bearbeitung der Chitonen durch Plate eine genauere Beschreibung derselben von meiner Seite überflüssig geworden ist. Statt dessen habe ich etwas eingehendere

[1] Die Zahlen verweisen auf die Nummern des Litteraturverzeichnisses.

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

Angaben über die ältesten Gastropoden und Lamellibranchien gemacht und Vergleiche zwischen ihnen und den Chitonen angestellt.

Auf eine Polemik gegen diejenigen Zoologen, die von der meinigen abweichende Ansichten vertreten haben, habe ich im Allgemeinen verzichtet; die Begründung meiner Anschauungen schließt zumeist die Widerlegung der entgegengesetzten ein. Hier will ich nur erwähnen, dass eine Abstammung des Molluskenphylums von den Anneliden noch bis in die neueste Zeit (35) Vertreter gefunden hat, während auf der anderen Seite sich die Stimmen für eine Herleitung desselben von den Turbellarien mehren. Die Stellung der Solenogastren ist noch durchaus unklar, ihre Ableitung von Chitoniden hat ziemlichen Anklang gefunden, nur Plate hat sich neuerdings dagegen ausgesprochen und sich meiner Ansicht, dass sie primitiver als die Chitonen sind, angeschlossen, doch will er sie im Kreise der Mollusken belassen.

Einige Fachgenossen haben meine Studien durch Überlassung von Material unterstützt, insbesondere die Herren Agassiz, Appellöf, Ehlers, Haddon, Lang, von Martens; ich erfülle hiermit die angenehme Pflicht, ihnen meinen Dank öffentlich auszudrücken.

Beiträge zur Kenntnis der Solenogastren.

Seit Abfassung meiner früheren Arbeit habe ich noch einige Solenogastren untersuchen können, so dass ich meine Kenntnis von deren Organisation erweitert habe. Zwei australische Arten habe ich kurz beschrieben (55) und will von diesen jetzt eine ausführliche Bearbeitung liefern. Außerdem haben mir *Neomenia carinata* und *Chaetoderma nitidulum* vorgelegen, die beide von Wirén (65) eingehend untersucht und beschrieben worden sind; trotzdem kann ich in einigen Punkten zur Ergänzung und Berichtigung dieser Angaben beitragen. Endlich hatte Herr Professor Lang die Güte, mir die Präparate der von Heuscher beschriebenen *Proneomenia* zur Durchsicht anzuvertrauen.

Notomenia clavigera Thiele (Fig. 1—16).

Herr Professor Haddon hatte die Güte mir ein paar Skizzen des lebenden Thieres zu übersenden, von denen ich in Fig. 1 eine Ansicht des Vorderendes und in Fig. 2 und 3 solche des Hinterendes zum Abdruck bringe. An der ersteren fällt ein Grübchen über der Mundhöhle, welche doch wohl die größere Öffnung darstellt, auf, oder sollte letztere der vorderen Bauchgrube entsprechen? Oder ist der

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

vordere hufeisenförmige Wulst die hervorgestülpte Cirrenmasse der Mundhöhle? Das ist leider nicht zu entscheiden. Interessant ist am Hinterende die starke Aufwulstung der Ränder der ventralen Rinne, welche ganz ähnlich einem Kriechfuße erscheinen, und so hat Hadeon auf der Zeichnung auch das Wort: foot hinzugesetzt. Die Kloakenöffnung scheint im Ganzen halbmondförmig zu sein; Fig. 2 zeigt jedoch darunter noch eine kleine mediane Rinne, welche vielleicht die Öffnungen der beiden Ausführungsgänge der Keimdrüsen trennt. Nach einer Umrisszeichnung scheint das Thier starke seitliche Krümmungen ausgeführt zu haben. Die Länge wird zu 6 mm angegeben.

Das Aussehen des konservirten Thieres, so wie es in meine Hände gelangt ist, habe ich in Fig. 4 dargestellt. Es war vorn niedriger als hinten, am vorderen Ende abgerundet, am hinteren abgestutzt, der unter der Kloakenöffnung gelegene Theil war ein wenig vorgewölbt, dagegen waren die Ränder der Bauchrinne nicht so aufgewulstet wie im Leben. Die Länge betrug in Folge der Kontraktion nur 4 mm. Die Färbung war hellbräunlich.

Das einzige Exemplar wurde in der Torresstraße gefunden, in einer Tiefe von 20 Faden = 36,5 m. Es war leider nicht so gut konservirt, dass man alle Einzelheiten daran erkennen kann; dazu kommt, dass alle Zwischenräume von zahlreichen Zellen (Blutzellen?) erfüllt sind, so dass auch durch sie die Untersuchung erschwert wird.

Der Bau der Körperbedeckung ist leider nicht so weit erkennbar, dass ich darüber ganz klar geworden bin. Die Hypodermiszellen haben jeden Zusammenhang verloren und sehen ähnlich wie Blutzellen aus. Darüber liegt eine schwache Cuticula, die in den Schnitten stark gefaltet erscheint, was vielleicht durch Hypodermisfortsätze bewirkt ist. In dieser Cuticularsubstanz stecken, mit ihren unteren Enden dicht über dem Epithel gelegen, die ganz eigenartigen Spicula (Fig. 9), die in ausgebildetem Zustande als keulenförmige, quergeringelte Körper erscheinen (Fig. 5), meistens deutlich gekrümmt, dazwischen zahlreiche junge Spicula, welche den distalen Enden der fertigen ähnlich sind. Bei näherem Studium erkennt man, dass die Ringelung dadurch hervorgerufen wird, dass der dünne verkalkte Mantel an der Innenseite regelmäßige Ringfältchen besitzt, die im optischen Längsschnitt sägezahnförmig erscheinen. Der Innenraum ist nicht leer, da er vom Hämatoxylin ähnlich der Cuticula stark gefärbt wird (Fig. 6 *b*), während das distale Ende — etwa in einer Länge von 10—15 μ — von einer Kalkmasse erfüllt ist, die wie ein Rhaphidenbündel aussieht und wahrscheinlich auch wirklich aus Kalk-

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

nädelchen zusammengesetzt ist. Bei den jungen Exemplaren reicht die Querringelung bis zum proximalen Ende, während dieses bei den fertigen Spicula in ähnlicher Ausdehnung wie das distale ungeringelt ist (Fig. 6 *a*). Die Länge dieser Gebilde beträgt 60—100 μ bei einer Dicke von 12—15 μ.

Ventral verläuft eine Längsrinne mit einem medianen bewimperten Fältchen. Vorn hinter der Mundhöhle vertieft sich die Rinne zu einer Grube, in welche sehr starke Drüsenmassen (Fig. 8—10 *gma*) ausmünden, welche das obere Schlundganglion und den Vorderdarm umgeben. Im Gegensatz zu dieser mächtigen Entwicklung der Grubendrüse ist der doppelte Drüsenstreifen, der sonst neben der Falte in die mediane Längsrinne mündet, hier so schwach entwickelt, dass er bei der ungenügenden Konservirung kaum wahrgenommen wird, doch zweifle ich nicht an dem Vorhandensein solcher drüsigen Elemente. Dass die Rinne mit der Kloake ohne jeden Zusammenhang ist, geht aus den Fig. 2 und 3 sehr klar hervor. Auch über das Vorkommen eines hinteren Sinnesorgans kann ich keine Klarheit erlangen.

Das Nervensystem besteht aus einem gut entwickelten oberen Schlundganglion, von dem nach vorn die Nerven zu der Cirrenmasse der Mundhöhle, nach hinten die Lateralstränge, sowie die Connective zu den ventralen Längssträngen und den Buccalganglien abgehen.

Die Ventralstränge sind vorn stark angeschwollen (Fig. 9). Neben einem kleinen Blindsäckchen unterhalb des Schlundes liegen die beiden Buccalganglien. Weitere Einzelheiten sind nicht erkennbar.

Ganz am Vorderende findet sich eine von sehr zahlreichen Cirren erfüllte Höhlung (Fig. 7), umgeben von starken gangliösen Zellmassen, welche durch kurze Nerven mit den oberen Schlundganglien in Zusammenhang stehen. So weit ich es erkenne, steht diese Höhlung nicht mit dem Vorderdarm in Verbindung, vielmehr öffnet sich dieser am Vorderende der ventralen drüsigen Grube (Fig. 8).

Der Vorderdarm erscheint in den Schnitten als eine enge zusammengedrückte Röhre (Fig. 8, 9 *oe*) von geringer Länge, von der in einiger Entfernung von der äußeren Öffnung ein enges Blindsäckchen abgeht, das unter dem Schlunde, zwischen den Buccalganglien gelegen ist (Fig. 9 *sr*) und welches nach seiner Lage der Radulascheide anderer Solenogastren homolog sein dürfte. Die Speicheldrüsengänge scheinen in den Ösophagus zugleich mit dem ventralen Blindsäckchen auszumünden. Von da geht jeder der beiden Ausführungsgänge schräg nach der Seite und nach hinten und verläuft alsdann dicht unter der Körperwand nach hinten (Fig. 10 *eg*), um sich schließlich

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

zu einer Ampulle zu erweitern (Fig. 11 *eg*). In diesen Gang mündet eine umfangreiche Zellenmasse aus, die sich den Drüsen der vorderen Bauchgrube anschließt und neben dem Ösophagus und dem vorderen Theile des Mitteldarmes gelegen ist (Fig. 9, 10 *gs*). Unweit hinter der Speicheldrüsenmündung verbindet sich der enge Ösophagus mit dem ventralen Theile des T-förmigen Mitteldarmes. Dieser reicht mit seinem blindgeschlossenen Vorderende bis über das obere Schlundganglion, indem er von unten und den Seiten her durch die Drüse der vorderen Bauchgrube zusammengedrückt wird, wodurch er einen T-förmigen Querschnitt erhält (Fig. 9 *i*). Nachdem er alsdann den Vorderdarm aufgenommen, erweitert er sich mehr ventralwärts, bleibt aber durch die Speicheldrüsen noch eingeengt (Fig. 10). Weiterhin bilden die Keimdrüsen einen dorsalen in das Lumen des Mitteldarmes vorspringenden Längswulst und durch seitliche, auf einander folgende Einschnürungen werden regelmäßige Taschen gebildet (Fig. 12). Am hinteren Körperende wird der Darm durch die Ausführungsgänge der Keimdrüsen, sowie das Pericardium stark verengt (Fig. 13, 14) und schließlich mündet er in die »Kloake«, die sich über ihm und dem Pericardium weit in das Körperinnere erstreckt, aus (Fig. 15).

Das Epithel, welches den Mitteldarm auskleidet, ist fast durchweg hoch, mit basalen Kernen und darüber von dichtgedrängten Sekrettröpfchen erfüllt. Zwischen diesen fallen glänzende gelbe, mit einigen dunkeln Körnchen durchsetzte Körperchen von lang ovaler Form auf. Im vorderen Blindsacke sind die Zellen bedeutend niedriger.

In einem Theile des hinteren Darmabschnittes sehe ich eine dorsale Falte von niedrigem, sekretlosen Epithel (Fig. 13), doch scheint diese nur von kurzer Ausdehnung zu sein.

Die »Kloake«, welche hier aber diese Bezeichnung nicht verdient, da sie nur die Darmmündung enthält, ist bei unserer Form vor Allem durch die dorsale Lage ausgezeichnet, während sie sonst mit ihrem Vorderende in der Regel unter dem Darm gelegen ist. Die von einem ziemlich niedrigen, wahrscheinlich wimpernden Epithel bekleidete Tasche erstreckt sich mit ihrem geschlossenen Vorderende bis über das Pericardium (Fig. 14). Ihr Hohlraum erscheint in den Querschnitten halbmondförmig, da er von unten her durch die Eingeweide eingeengt wird, von unten her mündet auch der Darm aus, während die Ausführungsgänge der Keimdrüsen ganz am Hinterende des Thieres unterhalb von der Kloakenmündung nach außen münden (Fig. 16).

Wie schon die Zeichnungen Haddon's (Fig. 2 und 3) ergeben

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

und wie die Querschnitte bestätigen, hört die ventrale Flimmerrinne auf, ehe sie das Hinterende des Thieres erreicht (Fig. 15, 16), so dass sie hier durch einen großen Zwischenraum von der Kloakenmündung getrennt ist.

Die Keimdrüsen liegen dorsal vom Mitteldarm als zwei Schläuche, deren Vorderende sich noch über einen Theil der Speicheldrüsen erstreckt. Dieser vorderste Theil wird ganz von kleinen rundlichen Zellen, jedenfalls Spermamutterzellen, erfüllt, weiterhin sind männliche und weibliche Keimstoffe deutlich gesondert, die Eier entspringen hauptsächlich von der dorsomedianen Kante und nehmen häufig das ganze Lumen der Drüse ein, wobei häufig die eine bedeutend mehr erweitert ist als die andere (Fig. 12). Die männlichen Elemente in verschiedenen Entwicklungsstadien nehmen die ventralen Theile ein, treten aber an Masse bedeutend gegen die Eier zurück. Diese sind zum Theil schon zur Reife gelangt und durch die engen Pericardialgänge in das Pericardium gelangt (Fig. 13, 14).

Von dem Pericardium gehen zwei im Anfange sehr enge Ausführungsgänge (Fig. 13 *da*) aus, welche sich ventralwärts und nach hinten wenden, dann stark erweitern und nach vorn umbiegen (Fig. 14 *da*). Sie entsenden hier von ihrer Dorsalseite einen Gang (Fig. 14 *rs'*), der nach vorn gerichtet ist und mit einer starken blasenförmigen Erweiterung (Fig. 13 *rs'*) endigt. Da diese mit reifem Sperma erfüllt ist, so ist ihre Deutung als Receptaculum seminis nicht zweifelhaft. Nun biegt der Ausführungsgang nach unten und hinten um und sein Epithel nimmt den Charakter einer Schalendrüse an (Fig. 14, 15 *dp*). Dieser drüsige Endtheil, dessen Epithel deutlich zwischen den Drüsenzellen Stützzellen erkennen lässt, verläuft gerade nach hinten und mündet, ohne sich mit dem der anderen Seite zu vereinigen, unterhalb der Kloakenöffnung direkt nach außen, wie Fig. 16, die einen etwas schrägen Schnitt durch das Hinterende des Thieres darstellt, deutlich zeigt.

Kopulations- oder Reizorgane fehlen. Die beiden Keimdrüsen stehen hier also nur durch das Pericardium mit einander in Verbindung und sind im Übrigen bis zur äußeren Mündung völlig getrennt, auch ohne Beziehung zu der Enddarmtasche, wie man hier die »Kloake« im Grunde nur bezeichnen kann.

Wie ich schon erwähnt habe, ist die Leibeshöhle völlig von zelligen Elementen erfüllt, die in der Hauptsache sicherlich Blutzellen sind. Das Herz bildet im vorderen Theile des Pericardiums einen starken dorsalen Wulst (Fig. 15 *c*), durch den weiterhin die

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

Pericardialgänge getrennt werden. Über der Kloake sind zu Packeten vereinigte Zellmassen wahrzunehmen, die vielleicht eine Blutdrüse darstellen. Zwischen und unter den vorderen Anschwellungen der Bauchstränge ist ein sehr umfangreicher Blutsinus vorhanden (Fig. 9 *vv*).

Über die Exkretionsverhältnisse kann ich wegen des mangelhaften Erhaltungszustandes nichts angeben.

Über die systematische Stellung der *Notomenia* kann man bei der ungenügenden Kenntnis vom Bau der Körperbedeckung nur die Vermuthung aussprechen, dass die schwache Cuticula, die fast nur zur Verkittung der basalen Enden der keulenförmigen Spicula dient, sie den Myzomeniidae (vgl. 52, p. 278, 279) zuweisen würde, unter welchem Namen ich die Gattungen mit schwacher Cuticula zusammengefasst habe. Der Vorderdarm zeigt Ähnlichkeit mit dem von *Rhopalomenia*, indessen wird diese Ähnlichkeit kaum als Grund anzusehen sein, diese beiden Gattungen als nahe verwandt zu betrachten, da *Rhopalomenia* im Bau der Körperbedeckung sich ganz ähnlich wie *Proneomenia* verhält, also der anderen Familie zugehört. Auch das Verhalten der Keimdrüsengänge, das bei unserer Gattung ganz besonders abweichend von dem gewöhnlichen Verhalten ist, gestattet kein bestimmtes Urtheil über deren Verwandtschaftsbeziehungen, wenn es auch nicht unwahrscheinlich ist, dass sich darin eine gewisse Hinneigung zu *Lepidomenia* und *Chaetoderma* ausdrückt. Jedenfalls darf man wegen der ganz von einander getrennten Ausführungsgänge, die ja recht einfach und daher auch primitiv erscheinen können, nicht annehmen, dass *Notomenia* eine primitive Form unter den Solenogastren ist, dem widerspricht vor Allem das Verhalten des Vorderdarmes. Im Ganzen wird wohl anzunehmen sein, dass *Notomenia* etwa neben *Lepidomenia* gestellt werden kann, wenn auch der Vorderdarm recht verschieden ist; die Körperbedeckung halte ich für ein Eintheilungsmerkmal größerer Gruppen, den Vorderdarm für ein solches von Gattungen und Arten.

Proneomenia australis Thiele (Fig. 17—35).

Von einer durch die »Gazelle« erbeuteten *Proneomenia*, die ich *Proneomenia australis* genannt habe, habe ich (55) eine kurze Beschreibung gegeben und will nunmehr von ihr eine ausführliche Beschreibung mit Abbildungen liefern.

Das einzige Thier wurde an der Nordwestküste Australiens in einer Tiefe von 60 Faden (über 100 m) gedredgt und ist dem Berliner zoologischen Museum übergeben worden. Es ist von ähnlicher Größe

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

wie *Proneomenia sluiteri*: 9 cm lang, vorn etwa 5 mm dick und nach hinten stark verjüngt, vorn im Querschnitt rundlich, hinten von oben nach unten zusammengedrückt (Fig. 17). Die Färbung ist in konservirtem Zustande hellbräunlich. Die Unterseite zeigt dicht am Vorderende die schlitzförmige Mundöffnung und unweit dahinter eine mit einer Erweiterung beginnende mediane Furche (Fig. 18), die sich hinten bis zur Kloakenöffnung erstreckt und kurz vor dieser ausläuft.

Der Körper ist von einer etwa 0,33 mm starken Cuticula bekleidet, welche in radiärer Richtung von zahlreichen lang keulenförmigen Hypodermisfortsätzen durchzogen wird. Diese sind im Ganzen recht zellenarm; sie bestehen aus wenigen, langgezogenen, hellen Zellen mit spindelförmigen Kernen und nur ein ziemlich kurzer Endtheil unter der Oberfläche ist zu einem rundlichen Gebilde angeschwollen, das besonders im proximalen Theile von einem körnigen Protoplasma erfüllt ist und nur einen oder wenige basale Kerne enthält. Die nach außen geöffneten Fortsätze halte ich für degenerirt, die weiter im Innern der Cuticula endigenden für noch unfertig. Ventral sind solche Fortsätze nur spärlich entwickelt, auffallend häufig jedoch vorn in der Mundöffnung und deren Umgebung, wo sie wegen der schwächeren Cuticula viel dicker und kürzer sind. Eine Beziehung derselben zu den Kalkstacheln habe ich nicht beobachtet. Die letzteren haben zumeist die gewöhnliche spindelförmige Gestalt, an den Enden etwas abgerundet, und sind im Innern hohl; das distale Ende ist mehr zugespitzt als das proximale (Fig. 19). Diese Spicula, welche etwa eine Länge von 370 μ und einen Durchmesser von 18 μ haben, liegen hauptsächlich in schräger Richtung in der Cuticula, dorsal stecken einige radiär darin und ragen mit ihren Enden nach außen hervor.

Besondere Formen von Kalkspicula finden sich an den Einstülpungen, so an den Seiten der ventralen Längsrinne, der Mund- und Afteröffnung und dem dorsalen Sinnesorgan; in der Umgebung des letzterwähnten sind sie bedeutend kleiner und in der Regel ohne oder doch mit nur kleinem Hohlraum, innen mit einer etwas abgesetzten rundlichen Verdickung, außen zugespitzt, etwa 65 μ lang und 6 μ dick (Fig. 19*b*).

An der Afteröffnung und in zwei flachen Gruben daneben (Fig. 34) liegt eine große Menge von gleichfalls soliden Kalknadeln, deren distales abgestumpftes Ende hakenförmig umgebogen ist (Fig. 19*c*); sie sind etwa 100 μ lang und 6 μ dick. Ähnliche hakenförmige Spicula

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

habe ich schon früher bei *Neomenia*- und *Proneomenia*-Arten beobachtet, bei denen sie vielleicht während der Kopulation eine Rolle als Haftorgane spielen.

Neben der ventralen Flimmerrinne findet sich jederseits ein Streifen, der aus zusammengedrückten, schwertförmigen Stacheln besteht (Fig. 19*a*); diese werden etwas über 200 μ lang und 14 μ breit, am inneren Ende griffartig verjüngt und abgerundet, am äußeren kurz zugespitzt.

An der Mundöffnung sind die Spicula von den gewöhnlichen nur durch geringere Größe verschieden, in Folge der schwächeren Cuticula.

Hinter der Mundöffnung liegt die Bauchgrube, an welche sich die ventrale Längsrinne anschließt (Fig. 18). Diese Grube erweitert sich nach den Seiten hin und ist nicht sehr tief, im vorderen Theile ohne Faltungen der Wände, dann aber tritt ein kurzer, zungenförmiger Fortsatz auf, der mit der Dorsalwand der Grube verwächst und an seiner Unterseite einige flache, vielleicht nur durch Kontraktion entstandene Fältchen zeigt. Erst beim Übergange der Grube in die Rinne bilden sich regelmäßige Längsfalten aus, und zwar zunächst außer den beiden die Cuticula abgrenzenden Fältchen fünf, eine mediane und je zwei seitliche, von denen aber die äußeren bald verschwinden. Die drei übrigen erhalten sich eine größere Strecke weit, indem die beiden seitlichen zunächst von der mittleren getrennt entspringen (Fig. 26), dann aber, während sie kleiner werden, sich derselben nähern und mit ihren Basaltheilen verschmelzen (Fig. 27), um schließlich zu verschwinden, so dass dann nur die mittelste Falte übrig bleibt. Sie bleibt in der Längsrinne bis zu ihrem Hinterende, welches zwar der Kloakenöffnung sehr nahe liegt, aber doch von ihr durch eine kurze Strecke getrennt ist, die von der äußeren stachelführenden Cuticula bekleidet wird, so dass auch hier die Flimmerrinne nicht mit der Kloake in Zusammenhang steht.

Die subepithelialen Drüsenmassen, welche in die vordere Bauchgrube und die Längsrinne ausmünden, sind, so viel ich erkennen kann, alle von derselben Art: körnig, von Hämatoxylin stark gefärbt und mit feinen Ausführungsgängen zwischen den Epithelzellen nach außen mündend. Es fehlt also hier eine vordere Mucusdrüse, wie sie bei *Neomenia* und auch bei mehreren *Proneomenia*-Arten vorkommt. Die Ausdehnung der drüsigen Masse ist vorn recht bedeutend, ohne sich indessen bis über den Vorderdarm auszudehnen, sie liegt unter diesem und reicht nur mit einem kleinen Theil eine Strecke weit neben

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

diesem empor. Die in die Rinne mündenden Drüsenzellen bilden zwei Längsbänder, die über und seitwärts von der Rinne in der Nachbarschaft der ventralen Nervenstämme bis zum Hinterende verlaufen und kurz vor der Kloake endigen (Fig. 23—27 *gmp*).

Das hintere dorsale Sinnesorgan liegt über der Kloake und stellt sich als kleines Grübchen dar, das nur in der Mitte von dem etwa 14 μ hohen sensiblen Epithel bekleidet, ringsum von der Cuticula mit den schon erwähnten kleinen Kalkstacheln umgeben ist.

Der Hautmuskelschlauch ist sehr schwach, die äußere Ring- und die darauffolgenden Diagonalfaserschichten ringsum gleich, während die Längsmuskulatur von der Dorsalseite nach der Bauchrinne hin gleichmäßig an Stärke zunimmt, über dieser Rinne aber unterbrochen ist. Die letztere Schicht ist sehr deutlich durch die zahlreichen, von einem querfaltigen Bindegewebe umgebenen Faserzüge, durch welche der Darm an der Leibeswand befestigt wird, in viele mehr oder weniger schmale Bündel getheilt. Eine äußere Längsmuskelschicht, wie sie bei manchen anderen Arten neben der Bauchrinne vorkommt, fehlt hier. Unter dem Darm verläuft wie gewöhnlich eine Reihe querer Züge und zwischen den Ausbuchtungen des Mitteldarmes ziehen zur Bauchrinne mehr oder weniger schräge Transversalmuskelbündel, die in verschiedener Höhe an der Seitenwand des Körpers entspringen.

Das Nervensystem besteht aus dem Cerebralganglion (Fig. 20), welches über der Mundhöhle gelegen ist und deren Cirren innervirt, auch einige schwächere Nerven dorsal und ventral wahrscheinlich zu den Muskeln der Mundhöhle und des Vorderdarmes (Fig. 21) entsendet, ferner aus einem Paar ventraler und einem Paar lateraler Stränge, welche letzteren hinten über dem Darm durch eine Kommissur verbunden sind, endlich einem Paar von Buccalganglien (Fig. 22), welche über den vorderen Anschwellungen der Bauchstränge am Übergange der beiden Vorderdarmabschnitte in einander gelegen und durch eine ventrale Kommissur mit einander, so wie durch ein Paar Konnektive, eben so wie die Längsstränge, mit den Cerebralganglien verbunden sind.

Die Mundöffnung führt in eine ziemlich geräumige Höhle (Fig. 20), welche den von einer bewimperten Falte umzogenen hufeisenförmigen Cirrenapparat enthält. Die Cirren sind, wie bei einigen anderen großen Arten, in Bündeln angeordnet, welche mit einer gemeinsamen Basis von der Mundhöhlenwand entspringen. Die bewimperte Falte wird von einem kompakten Bindegewebe erfüllt, in welchem radiäre Mus-

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

kelfasern überwiegen. Im Übrigen wird die Mundhöhle von einer ziemlich starken tangentialen Muskulatur umgeben und durch radiäre Züge an der oberen Körperwand befestigt, wodurch sie vorgestülpt und zurückgezogen werden kann. Der hintere Theil der Höhle hinter den Enden der bewimperten Falte öffnet sich nach oben in den weiten Vorderdarm (Fig. 21). Dieser reicht über die Mündung hinaus etwas nach vorn und bildet so einen kurzen Blindsack. Sein Epithel ist dorsal etwa 15 μ hoch, ungefähr in der Mitte der Zellen liegen die länglichen Kerne, an der Oberfläche eine 10 μ dicke Cuticula; diese wird an den Seiten schwächer und ventral ist das niedrige Epithel kaum merklich cuticularisirt. Hinter der Mündung nimmt der Vorderdarm einen rechteckigen Querschnitt an, etwa doppelt so breit wie hoch, und nähert sich allmählich der ventralen Körperwand. Darüber erscheint dann, durch eine starke Ringmuskulatur getrennt, eine zweite, vorn kurz blindsackförmige Höhlung; beide Hohlräume vereinigen sich alsdann mit einander (Fig. 22), worauf der ventrale bald verschwindet, während der andere sich sehr erweitert, so dass sein Hohlraum den Innenraum des Thieres bis auf ein ziemlich enges Hämocöl einnimmt (Fig. 24).

In seine Ventralseite münden alsdann durch ein paar enge Gänge die beiden schlauchförmigen Speicheldrüsen (Fig. 23), die sich von hier ziemlich dicht an einander gelegen nach hinten erstrecken (Fig. 24).

In einiger Entfernung hinter den Mündungen der Speicheldrüsen bildet sich in der ventralen Mitte ein kleiner Wulst, der sich dann theilt, und dazwischen erscheinen zwei Reihen langkegelförmiger, spitzer, etwas über 200 μ langer Zähnchen (Fig. 24). Diese stehen also an der Innenseite der beiden Wülste und ragen ziemlich senkrecht in den Hohlraum des Schlundes empor, vorn ohne eine Einsenkung zu bilden, wie es bei anderen Arten zu sein pflegt. Hinten biegt sich die Radula ventralwärts in eine kleine Scheide hinab, welche zwischen den Speicheldrüsen gelegen ist. Die Zahl der Zähnchen kann ich nicht genau angeben, es mögen jederseits etwa zwölf vorhanden sein. Hier sind also die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen nicht in Verbindung mit der Radula. Diese ist im Verhältnis zur Weite des Schlundes außerordentlich klein.

In das cuticularisirte Epithel des Schlundes zieht sich dorsal ein Streifen von Wimperepithel vom Mitteldarm her hinein; beide Theile des Darmes sind nicht durch Falten von einander getrennt, sondern der Schlund geht ohne deutliche Grenze in den Mitteldarm über, nur das verschiedene Epithel zeigt diese an und im Mitteldarm

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

treten an den Seiten sogleich innere Falten auf, während der Schlund eine ziemlich glatte innere Oberfläche hat. Der dorsale Blindsack anderer Arten mag hier durch den nach vorn vorspringenden Flimmerstreifen angedeutet sein. Seitlich ist der Mitteldarm regelmäßig eingeschnürt, außerdem aber ist sein Epithel in zahlreiche, nach innen vorspringende, zum Theil verzweigte, bis etwa 0,8 mm lange Zotten gelegt, welche die secernirende Oberfläche vergrößern. Dorsal unter den Keimdrüsen und ventral sind breite Streifen von Flimmerepithel vorhanden. Im Innern des Darmes sind zahlreiche Kalkkörper von Alcyonarien vorhanden, welche letzteren demnach die Nahrung der Art bilden.

Hinten verengt sich der Darm allmählich, die Einschnürungen und weiterhin auch die Zotten hören auf (Fig. 28), so dass er hier eine glatte Oberfläche erhält, die mit starken Cilien besetzt ist. Schließlich endet er in der Kloake, die ihrerseits ventral kurz vor dem Hinterende ausmündet (Fig. 34). Hinter dem Pericardium ist in der dorsalen Wand, wahrscheinlich schon der Kloake, eine starke Falte (Fig. 33) vorhanden, unter deren Epithel weite Hohlräume bemerkbar sind; vielleicht ist die Falte von einer respiratorischen Bedeutung. Nach hinten verflacht sie sich und verschwindet schließlich.

Die wenig umfangreichen, schlauchförmigen Zwitterdrüsen liegen in ihrer gewöhnlichen Lage über dem Darm. Sie enthalten an ihrer Mittelwand Eier, an der Seitenwand Sperma. Durch zwei ziemlich enge Gänge hängen sie mit dem Pericardium zusammen. Dieses ist ein weiter Sack (Fig. 29), in welchem sich einige Eier vorfinden und daneben Sperma. Am Hinterende giebt das Pericardium die beiden Ausführungsgänge ab (Fig. 33), welche nach unten, dann nach vorn gerichtet sind. Hier nimmt jeder ein Büschel von etwa 13 engen Röhren auf, die am Ende blasenförmig erweitert und von reifem Sperma erfüllt sind (Fig. 28), so dass an ihrer Funktion als Receptacula seminis nicht zu zweifeln ist. Alsdann biegen die Gänge sich ventralwärts um und werden drüsig (Fig. 28—30); sie sind stark zusammengedrückt und jederseits vom Darm gelegen, sie verlaufen nach hinten und vereinigen sich erst unmittelbar vor ihrer Ausmündung in die Kloake, so dass sie fast ganz von einander getrennt sind.

Das Herz ist in ganzer Länge mit der Dorsalwand des Pericardiums verwachsen. Der Vorhof steht hinten zwischen den beiden Ausführungsgängen in Zusammenhang mit den weiten Vacuolen der Analgegend, insbesondere auch mit denen der dorsalen Kloakenfalte (Fig. 32, 33), so dass diese wohl eine respiratorische Bedeutung haben

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

wird. Der Vorhof ist ziemlich kurz und besteht aus einem mittleren Theil und zwei faltenförmigen Verbreiterungen (Fig. 31), welche sich nach hinten bis in den nach hinten gerichteten Anfangstheil der Ausführungsgänge hineinziehen (Fig. 32, 33). Möglicherweise ist das Epithel dieser Seitenfalten exkretorisch und stellt somit eine Pericardialdrüse dar. Vorn zieht sich der Vorhof unter der Herzkammer hin (Fig. 30), um schließlich in diese auszumünden, welche sich nach vorn in das unregelmäßig begrenzte, zum Theil von Muskelzügen durchsetzte (Fig. 21) Dorsalgefäß fortsetzt. Dieses öffnet sich vorn in das von lockerem Bindegewebe erfüllte und von zahlreichen Muskelzügen durchsetzte Hämocöl, durch welches das Blut wieder nach hinten zurückkehrt. Die Blutzellen sind ei- bis spindelförmig, etwa 9 : 17 μ im Durchmesser (Fig. 35). Über dem Hinterende der Vorkammer liegen sie unter der Körperwand dicht gedrängt in einem Haufen zusammen (Fig. 32); vielleicht liegt hier eine Blutbildungsdrüse vor.

Von *Proneomenia sluiteri*, mit welcher unsere Art in der Größe einige Ähnlichkeit hat, unterscheidet sie sich besonders durch das Fehlen spiculatragender Fortsätze in der Cuticula, durch die viel schwächere Ausbildung der analen Hakengruben, die hier nur durch flache Eindrücke angedeutet sind, durch den sehr weiten Vorderdarm und die ganz verschiedene Radula, durch das Fehlen eines vorderen Mitteldarmfortsatzes, durch die Vielzahl der Receptacula seminis und die fast ganz getrennten Schenkel der Schalendrüse. Von *Proneomenia thulensis*, die mit ihr die Vielzahl der Receptacula seminis gemeinsam hat, ist sie durch bedeutendere Größe und die ganz andere Ausbildung des Vorderdarmes und der Radula verschieden.

Proneomenia sluiteri Hubrecht (Fig. 36—45).

Zunächst habe ich zu betonen, dass Simroth's Ansicht (43), die von Kükenthal gesammelten und von Heuscher (22) beschriebenen Exemplare dürften einer von *Proneomenia sluiteri* verschiedenen Art: *langi* Simroth angehören, ungenügend begründet und zurückzuweisen ist.

Dass Hubrecht die hinteren Kommissuren der Lateralnervenstränge nicht gesehen hat, beweist noch nicht deren Fehlen bei seinen Exemplaren, und wenn seine Zeichnung (23, Fig. 46) von der Form der Receptacula seminis richtig ist, so folgt schon aus der Verschiedenheit des rechten und linken und beider von der Abbildung Heuscher's (22, Fig. 22), dass diese Gebilde in der Form variabel sind. Das auffälligste Merkmal der Art sind jedenfalls die stark entwickelten

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

abdominalen Stachelbündel, die in den mir vorliegenden Querschnitten durch ihr Vorderende genau der Abbildung Hubrecht's (23, Fig. 32) entsprechen; die Radulazähne dürften nach den Abbildungen (vgl. 23, Fig. 18, und 22, Fig. 14) auch keinen Grund abgeben, zwei Arten aus einander zu halten. Auch sonst spricht kein ausreichender Grund für diese Ansicht Simroth's.

Berücksichtigt man das, so erhält man aus der Kombination der Beschreibungen Hubrecht's und Heuscher's ein im Ganzen richtiges Bild von der Organisation der *Proneomenia sluiteri*, welches ich nur durch ein paar theils ergänzende, theils berichtigende Angaben modificiren möchte.

Trotz der übereinstimmenden Angaben Hubrecht's und Heuscher's, dass die Spicula von Hypodermiserhebungen getragen werden, war ich noch nicht vollkommen überzeugt, dass hier doch nicht vielleicht optische Täuschung mitgespielt hat, weil ein derartiges Verhalten bisher von keiner anderen Art bekannt ist. Ich habe bei sorgfältigem Studium der Präparate jetzt meinen Zweifel aufgegeben und mich von der Richtigkeit der Angaben überzeugt (vgl. 22, Taf. XX, Fig. 2). Vermuthlich hängt dieses abweichende Verhalten damit zusammen, dass die Spicula im Verhältnis zur Stärke der Cuticula klein sind, daher würden sie ohne diese Fortsätze wohl nicht oder zu langsam über die innere Hälfte der Cuticula hinauskommen und zu früh den Zusammenhang mit den Mutterzellen verlieren, was möglicherweise ihre vorzeitige Auflösung zur Folge haben würde.

Diese Fortsätze reichen höchstens bis gegen die Mitte der Cuticula; von diesen längsten findet man alle Übergänge bis zu solchen, die über die Hypodermis kaum hervorragen. Sie werden von einigen langgezogenen Zellen mit länglichen Kernen gebildet. Im Grunde des Bechers, der das Ende des Kalkstachels umfasst, habe ich häufig einen flachen Zellkern bemerkt und halte es für wahrscheinlich, dass dieser Kern mit der dazu gehörenden Zelle allein den Stachel erzeugt, wie ja auch sonst in der Regel die Spicula von je einer Zelle abgeschieden werden.

Die äußere Hälfte der Cuticula wird von den keulenförmigen Hypodermisfortsätzen eingenommen, wie solche von allen Arten der Gattung *Proneomenia* bekannt sind. Als Besonderheit ist hervorzuheben, was auch Heuscher (22, p. 481) erwähnt hat, dass vom Ende dieser Fortsätze mehr oder weniger deutliche Fäden in unregelmäßig divergirender Richtung zur Oberfläche ziehen (Fig. 36); man kann sie wohl am besten mit Pseudopodien — etwa von Heliozoen — vergleichen.

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

Da etwas Ähnliches sonst kaum bekannt sein dürfte, so ist die Funktion dieser Fäden nicht völlig klar, indessen scheint mir nichts dagegen zu sprechen, dass sie eine Sinnesempfindung vermitteln, wie ich schon wiederholt diese Hypodermisfortsätze als Sinnesorgane in Anspruch genommen habe. Die Hohlräume über den Fortsätzen sind sicherlich erst durch Schrumpfung der letzteren entstanden; die Fortsätze sind zumeist nach außen abgeschlossen, und nur die äußersten, die vermuthlich als degenerirt anzusehen sind, öffnen sich nach außen. Eine drüsige Funktion kann ich den Fortsätzen eben so wenig zuertheilen, wie den Ästheten der Chitonen, denen sie morphologisch und physiologisch ähnlich sind.

Heuscher hat Bedenken an der sensiblen Funktion des knopfförmigen Organs, das hinten in der Mitte des Rückens gelegen ist; ich muss der Behauptung, dass das Epithel überall durch Cuticularsubstanz von der Außenwelt getrennt ist, widersprechen, habe vielmehr deutlich gesehen, dass in der Mitte der Höhlung ein nacktes Epithel vorhanden ist, welches sehr wohl eine Sinnesfunktion — vermuthlich als Geruchsorgan — haben kann. Das Epithel ist hier ziemlich hoch, mit spindelförmigen Kernen in den basalen Zellhälften; für weiteres Studium sind die Präparate nicht geeignet. Auf dem Rande des Bechers erhebt sich allmählich die Cuticula, auch hier von zahlreichen keulenförmigen Hypodermisfortsätzen durchzogen. Die Kalkstacheln auf dem Rande des Bechers sind nicht erhalten; nach den Hohlräumen zu schließen, dürften auch hier, wie bei anderen Arten, kleinere Spicula gestanden haben. Das Sinnesorgan wird durch einen Nerv versorgt, der von der hinteren der beiden Lateralkommissuren nach hinten verläuft, bis er sich in dem Knopfe zwischen den Muskeln auflöst. Ich sehe auch keinen Grund, warum die letzteren nicht in Stande sein sollen, das durch Blutdruck erhobene Organ wieder zurückzuziehen, wie bei anderen Arten.

Die ventrale Längsrinne mit ihren Drüsen und Falten ist von Hubrecht eingehend beschrieben. Es erscheint mir wichtig, dass nach den Querschnitten die Falten in der Grube und im vorderen Theile der Furche unregelmäßig und wahrscheinlich nicht durchaus konstant sind; es sind zunächst elf Fältchen verschiedener Größe vorhanden, die sich bis auf drei reduciren, von denen aber jede noch Einschnitte erkennen lässt. Dann erhebt sich der Boden der Rinne zu einem wiederum mehrfach getheilten Wulst, der Anfangs niedrig und breit, weiterhin höher und schmäler ist, und nun erst jenes Aussehen erhält, das Hubrecht (23, Fig. 24) abgebildet hat.

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

Es ist hier also sehr klar, dass diese Falte, deren Äquivalent bei so vielen Arten beschrieben ist, sich — wenigstens im vorderen Theile — aus mehrfachen Faltungen herausgebildet hat.

Bis zur Kante der Falte, welche die Cuticula jederseits gegen die Flimmerrinne abgrenzt, münden die Zellen der »hinteren Bauchdrüse« mit ihren feinen Ausführungsgängen zwischen den Epithelzellen nach außen.

Was Hubrecht »anterior footgland« genannt hat, dürfte die Gesammtheit der in die vordere Grube ausmündenden Drüsen sein; Heuscher meint, dass sie aus denselben Elementen bestehe, wie die hintere Fußdrüse. Wie bei *Proneomenia thulensis* und besonders bei *Neomenia*-Arten ist auch hier eine Mucusdrüse vorhanden, die in den vordersten Theil der Bauchgrube ausmündet (Fig. 39). Ihre Zellen sind weniger stark gefärbt, ihr Inhalt nicht tropfenförmig, die Ausführungsgänge weiter als bei der hinteren Fußdrüse, die sich an die Mucusdrüse anschließt und in den hinteren Theil der Grube, so wie die Rinne ausmündet. Die hintere Erweiterung der Bauchrinne mit der dazu gehörenden Drüse, deren Elemente durch ihre Kleinheit sich von denen der hinteren Bauchdrüse deutlich unterscheiden, dürfte auch ein besonderes Artmerkmal sein, das wahrscheinlich zu den großen Stachelbündeln in einer Beziehung steht. Das Sekret scheint ziemlich zäh zu sein und ist vielleicht klebrig, eine Eigenschaft, die in geringerem Grade wohl auch der »hinteren Bauchdrüse« zukommen wird.

Während diese Drüsen vollkommen mit den Sohlen- und Byssusdrüsen der Mollusken nach Lage und Beschaffenheit übereinstimmen, sind merkwürdigerweise die beiden präanalen Stachelbündel der *Proneomenia sluiteri* von Hubrecht für »eine Byssusdrüse von sehr primitivem Bau« (23, p. 11) gehalten worden, was meines Erachtens nur durch völlige Unkenntnis vom Wesen der Byssusdrüsen erklärbar ist, denn wenn auch die Stacheln in den Schnitten entkalkt sind, so ist doch nicht die geringste Ähnlichkeit mit dem Byssussekret vorhanden. Heuscher hat denn auch bereits nachgewiesen, dass in den Gruben lange Kalkstacheln enthalten sind, allerdings sind die von ihm zum Vergleich erwähnten großen Kloakenspicula von *Proneomenia vagans* verschieden, ich habe sowohl bei dieser Art als auch bei *Proneomenia australis* das Homologon dieser Organe in Form von Bündeln kleiner Stacheln oder Haken in der Kloakengegend und ganz ähnliche Organe auch bei *Neomenia*-Arten aufgefunden, doch habe ich noch nirgends eine so starke Ausbildung derselben gesehen wie

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

bei *Proneomenia sluiteri*. Rein morphologisch haben sie Ähnlichkeit mit den Stachelbündeln, die sich auf dem Notäum vieler Chitoniden (*Acanthochites* etc.) finden, können auch mit den Borstenbündeln von Polychäten verglichen werden. Die Querschnitte durch die vorderen Enden sehe ich ganz entsprechend der Fig. 32 Hubrecht's; zur Ergänzung habe ich in Fig. 44 einen Querschnitt kurz vor der Kloake dargestellt, welcher die Bündel nahe ihren hinteren Enden getroffen hat. Sie liegen hier in einer Erweiterung der Bauchfurche jederseits von der medianen Falte, getrennt von der äußeren Cuticula; ihre äußersten Enden aber kommen zur Berührung mit dem Rande der Cuticula, am vorderen Rande der Kloakenöffnung, wo die äußere Geschlechtsöffnung mit ihren wulstigen Rändern sich zwischen Enddarm und Cuticula vorschiebt.

Heuscher hat von einem Längsschnitt durch das innere Ende eines dieser Stachelbündel eine Zeichnung gemacht, die aber etwas undeutlich ausgefallen ist (22, Fig. 6). Die entsprechenden Schnitte ergeben allerdings auch nicht viel mehr, jedenfalls kann ich danach nicht entscheiden, ob jeder Stachel von einer einzigen Zelle erzeugt wird; zuweilen schien ein Stachel durch einen feinen Faden mit einer Epithelzelle verbunden zu sein, doch war das nicht genügend klar. Jedenfalls aber erreichen nicht alle Spicula den Grund der Höhlung und werden daher zum Theil von stufenförmigen Vorsprüngen der Seitenwand erzeugt. Die Hohlräume in den jüngeren, noch unvollendeten Stacheln werden von einem Faden einer der Cuticula ähnlichen Substanz erfüllt.

Unter der Hypodermis liegt zunächst eine Ringmuskelschicht, darauf folgen zwei gekreuzte Diagonalfaserschichten und zu innerst die Längsmuskulatur, welche durch zahlreiche Transversalbündel theils zum Darmtractus, theils zur Bauchrinne in einzelne Bündel getheilt wird. Neben dieser Rinne springt jederseits eine spitze Kante — außerhalb von jenen Fältchen, welche die Cuticula abgrenzen — vor, welche von einer Längsmuskelmasse eingenommen wird. Diese liegt in der Hauptsache außerhalb von der Ringmuskulatur, während die inneren Längsmuskeln sich bis zu den Bauchdrüsen erstrecken.

Über der Bauchrinne ist die Längsmuskulatur unterbrochen; in frontalen Längsschnitten sieht man über der Falte undeutliche Bündel von Ringmuskeln, darüber schräge Züge, die von hier nach vorn und den Seiten ziehen, dazwischen die Zellen der hinteren Bauchdrüse. Über dem ventralen Blutraum folgen die queren Züge, die als Träger des Darmes funktioniren; die Bezeichnung als »Septum« ist

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

nur missverständlich und sollte lieber durch »ventrale Quermuskeln« ersetzt werden.

Die vom oberen Schlundganglion ausgehenden Nerven, die in drei Paaren vorhanden sind, innerviren wie gewöhnlich hauptsächlich die Cirren der Mundhöhle, daneben vielleicht auch die Muskulatur, welche die Mundhöhle umgiebt. Mehr außerhalb liegen starke Nerven, die von den vorderen Anschwellungen der Seitenstränge ausgehen und die Leibeswand, vielleicht auch die Transversalmuskeln zur Mundhöhle, innerviren.

Von den Seiten des oberen Schlundganglions gehen ferner ab die Lateralstränge, die wie gewöhnlich neben dem Cerebralganglion eine Anschwellung haben, von der die erwähnten Nerven ausgehen, ferner mehr ventral die Konnektive zu den Bauchsträngen und zu den Buccalganglien. Dass Heuscher außer der ersten Kommissur zwischen den vorderen Anschwellungen der Bauchstränge im vorderen Theile des Thieres weiter keine Kommissuren gesehen hat, beweist nicht, dass solche nicht vorhanden sind; vor Allem hört die vollständige Querschnittserie unweit hinter den vorderen Bauchganglien auf und in Schnitten aus einem hinteren Körpertheile habe ich gelegentlich eine unter dem ventralen Blutraum verlaufende Kommissur verfolgt, daher dürften solche nicht bloß im hinteren Körperende, sondern auch weiter vorn vorhanden sein. Über die Konnektive zu den Lateralsträngen bin ich nicht klar geworden, halte ihr Vorkommen indessen für nicht unwahrscheinlich; mit Sicherheit beobachtet habe ich das hinterste Konnektiv, welches zugleich mit der letzten Kommissur von der Endanschwellung des Bauchstranges abgeht und innerhalb von den beiden Schenkeln der Schalendrüse, unmittelbar vor deren Vereinigung, im Bogen nach hinten zieht und sich mit der vorderen von den beiden Endanschwellungen des Seitenstranges vereinigt.

Von dieser Anschwellung geht eine starke Verbindung über dem Enddarm hinweg zur Anschwellung der anderen Seite; das ist zweifellos die Kommissur, welche der bei anderen Arten vorkommenden entspricht. Außer ihr hat Heuscher richtig eine noch weiter hinten gelegene dorsale Verbindung der Lateralstränge beschrieben; diese ist sicherlich sekundärer Art und zwar ist sie dadurch entstanden, dass von jeder der Endanschwellungen der Lateralstränge ursprünglich ein Nerv zum hinteren dorsalen Sinnesorgan ausging und sich diese beiden Nerven mit ihren Enden vereinigten; so bilden sie über dem Darmende einen Bogen, von dessen Mitte der Nerv nach hinten zum Sinnesorgan abgeht.

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

Die Nerven von den Lateralsträngen, vielleicht auch die Konnektive zu den Bauchsträngen, sind, wie ich aus Frontalschnitten ersehe, regelmäßig angeordnet und zwar so, dass sie unter den Falten zweiter Ordnung, die in das Lumen des Mitteldarmes vorspringen, verlaufen.

Die Endanschwellungen der Lateralstränge innerviren außer dem dorsalen Sinnesorgan, wie ich so eben angegeben, vor Allem die hintere Leibeswand mit der an der Kloakenöffnung befindlichen Muskulatur. Außerdem habe ich von den hinteren Theilen der Lateralstränge nach innen gerichtete Nerven abtreten gesehen, die jedenfalls die Muskeln versorgen, durch welche Kloakengänge, Enddarm und Pericardium umgeben und getragen werden (Fig. 45).

Der Darmkanal ist im Ganzen richtig beschrieben, ich will nur bemerken, dass sagittale Längsschnitte durch die Mundöffnung ganz der Fig. 12 Hubrecht's entsprechen, ich habe die Einzelheiten in Fig. 38 und 39 dargestellt. Die erstere Abbildung zeigt die Organe der sogenannten Mundhöhle, nämlich die unbewimperten Cirren, welche zwischen den äußeren »Mundleisten« und den inneren »Mundfalten« eingezogen sind. Dass diese von einem Wimperepithel bekleideten Falten, wie Heuscher angegeben hat (vgl. 22, Fig. 10), große Hohlräume enthalten, die fast ausschließlich von Blut erfüllt sind, kann ich nicht bestätigen, zwar finden sich, besonders in der inneren, zahlreiche Zellen zwischen den zum Rande ausstrahlenden Muskelfasern, doch nehmen die letzteren so viel Raum ein, besonders in der äußeren, dass mindestens das von Heuscher gezeichnete Bild als unzutreffend bezeichnet werden muss. Das Blut mag hier mehr zur Schwellung als zur Athmung dienen, worauf wenigstens der Umstand hindeutet, dass nicht die äußere, sondern die innere Falte wesentlich mehr Zellen enthält; übrigens sind die letzteren so klein, dass mir ihre Identität mit Blutkörperchen noch keineswegs sicher erscheint. Auch ventral ist die Mundhöhle (Fig. 39 *mh*) angedeutet, doch ohne die genannten Sinnesorgane, die im Ganzen ein hufeisenförmiges Organ bilden, indem sie die eigentliche Mundöffnung, welche durch die Falte umgeben wird, nur oben und seitlich umziehen. Innerhalb von dieser Falte ist ein weiter, aber sehr flacher Raum (*ph*) vorhanden, den ich früher als »Pharynx« bezeichnet habe; von diesem wird der größere und hintere Theil des Vorderdarmes (*oe*) durch eine starke Einschnürung getrennt. Darunter liegt eine starke Ringmuskulatur.

In diesem Theile des Vorderdarmes findet sich die Radula (Fig. 39 *r*). Heuscher hat diese in einem Längsschnitt abgebildet

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

(22, Fig. 13), wobei nur zu bemerken ist, dass die Radulascheide nur halb so lang ist, indem sie durch eine Falte von dem eingezogenen Theile des Ösophagusepithels abgegrenzt wird, wie meine (allerdings etwas kleine) Zeichnung erkennen lässt.

Ich hatte gehofft, bei dieser Art etwas Näheres über die Beschaffenheit der Radula herauszubringen, doch sind die Schnitte hierfür zu dick. Besonders wichtig erscheint mir die Frage, ob eine einheitliche Grundmembran vorhanden ist, wie Hubrecht und Heuscher annehmen, oder ob, wie ich es bei anderen *Proneomenia*-Arten gefunden habe, die Zähnchen ohne solche Membran dem Epithel direkt aufsitzen. Diese Frage muss ich nach dem in Fig. 41 dargestellten Schnitte in letzterem Sinne beantworten, man sieht unter jedem Zähnchen das Epithel eine kleine Erhebung bilden, was schon gegen das Vorhandensein einer einheitlichen Membran spricht, die Zähnchen stehen mit ihren Basen dicht an einander, doch kann man bis zum Epithel herab die Grenzlinien verfolgen. Die hinter einander stehenden scheinen noch inniger zusammenzuschließen, indem der gewölbte Hinterrand, der an einer Seite einen spitzen, gekrümmten Fortsatz trägt, sich dem hohlen Vorderrande des nächsten Zahnes unmittelbar anlegt. Ob hier eine Verschmelzung der Ränder stattfindet, kann ich nicht sicher entscheiden, halte aber nach den Bildern, welche die Präparate liefern, eine solche Annahme für nicht unwahrscheinlich (Fig. 42); dann würde jede Längsreihe ein zusammenhängendes Band darstellen.

Die Abbildungen von Hubrecht (23, Fig. 21) und Heuscher (22, Fig. 14) dürften, in so weit sie eine Grundmembran darstellen, theils auf zu dicke Schnitte, theils aber wohl auch auf die Voraussetzung gegründet sein, dass hier wie bei Mollusken eine Grundmembran existiren müsse. Die Längsschnitte, welche dieser Figur Heuscher's zu Grunde liegen, sind viel zu dick, um ein einigermaßen klares Bild zu liefern, so dass man daraus nichts Gewisses über die Anlage der Zähnchen am Ende der Scheide entnehmen kann.

Im Epithel der Speicheldrüsen, welche vor der Radula ausmünden, habe ich außer den basalen, runden Kernen der Drüsenzellen spindelige Kerne in den äußeren Zellhälften wahrgenommen, welche zu Stützzellen gehören.

Mittel- und Enddarm sind zur Genüge bekannt; die Darmfalten erster Ordnung mit der in ihnen enthaltenen Transversalmuskulatur kann man als Grenzen der Segmente ansehen, in welche der Körper der *Proneomenia* getheilt ist. Es ist nicht uninteressant, dass zwischen

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

den ventralwärts konvergirenden Transversalmuskelbündeln sich ein ziemlich dichtes Netz einzelner Querfasern findet (Fig. 43), welche sich wohl meist von den Bündeln abgelöst und eine andere Richtung angenommen haben. Zwischen ihnen bilden die Darmtaschen flache Ausstülpungen, welche viel Ähnlichkeit mit Leberacini von Mollusken zeigen.

Über die Geschlechtsorgane habe ich auch nichts Wesentliches dem hinzuzufügen, was besonders von Heuscher darüber angegeben ist. Auch die Falten, welche die Eier tragen, sind in der Hauptsache den Darmfalten entsprechend und sie ragen in die Falten erster Ordnung etwas hinein, was in Frontalschnitten durch diese Gegend ziemlich auffällig ist. Ich muss nur bestreiten, dass im inneren Theile der Ausführungsgänge Drüsenzellen im Epithel vorkommen; die »schleimig-faserige Masse«, welche Heuscher für deren Sekret hielt, wird nur durch die verklebten Cilien der Wimperzellen gebildet.

Aus den vorhandenen Frontalschnitten geht, wie Heuscher bemerkt hat, sehr klar hervor, dass die Receptacula seminis einfache, stark geschlängelte Gänge sind; es erscheint mir nicht unmöglich, dass Hubrecht nur durch die Querschnittsbilder getäuscht, diese Receptacula als netzförmig verzweigt dargestellt hat, andernfalls müsste man annehmen, dass ihre Form stark variabel ist. Das Drüsenepithel, welches diese Organe auskleidet, hat Heuscher ganz gut dargestellt, es enthält keine Stützzellen und ist dem sehr ähnlich, das ich früher aus den vorderen Blindsäcken an den Kloakengängen von *Myzomenia banyulensis* (52, Fig. 141) dargestellt habe, auch dem in den Receptakeln von *Proneomenia thulensis*.

In der Schalendrüse lässt sich unschwer erkennen, dass wie bei anderen Solenogastren zwischen den Drüsenzellen Stützzellen vorhanden sind, deren spindelförmige Kerne etwas unter der Oberflächenschicht liegen, welche letztere durch stärkere Erfüllung mit Sekrettröpfchen sich meistens deutlich absetzt (vgl. 23, Fig. 52 und 22, Fig. 27).

Das Herz ist nicht nur in ganzer Länge mit der dorsalen Pericardialwand verwachsen, sondern auch weit offen, während bei *Neomenia* das Herz zum größten Theile frei im Pericardium hängt (52, Fig. 29, 30, 39); Heuscher hat (22, Fig. 9) einen Querschnitt abgebildet, welcher dieses Verhalten erkennen lässt. Der untere Theil (in Heuscher's Figur mit *muh* bezeichnet) ist als Vorhof anzusehen; seine seitlichen Falten setzen sich nach hinten in die Ausführungsgänge fort (23, Fig. 32 *ve*). Ähnliche krausenartige Einfaltungen

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

der Pericardialwand, wie die, welche in Heuscher's Figur seitwärts über dem Vorhof sichtbar sind, erstrecken sich auch an der Hinter- und Ventralseite des Pericardiums herab; sie mögen dazu dienen das Blut aus der Umgebung des Enddarmes dem Herzen zuzuführen.

Neomenia carinata Tullberg.

Was ich Wirén's Beschreibung (65) von dieser Art hinzufügen will, ist das Folgende. Das untersuchte Thier hatte eine Länge von 10 mm; es war demnach jedenfalls noch nicht ganz ausgewachsen, da die Art 30 mm Länge erreichen soll. Das scheint mir darum bemerkenswerth zu sein, weil die Keimdrüsen männliche Elemente enthalten und Wirén die Ansicht ausgesprochen hat, dass *Neomenia* proterandrischer Hermaphrodit sein dürfte, eine Ansicht, die höchstwahrscheinlich richtig ist, denn ich habe einerseits bei dem Exemplar von *Neomenia grandis*, das mir vorgelegen hat, in der mit Eiern erfüllten Keimdrüse einige Spermamutterzellen gefunden (52, p. 239), andererseits bei dieser *Neomenia carinata* streckenweise größere rundliche Zellen von verschiedener Größe, die jedenfalls junge Eier sind, zwischen den in Entwicklung begriffenen Samenelementen gefunden, so dass an der Zwittrigkeit kaum noch ein Zweifel bestehen kann; es mag nur noch fraglich erscheinen, ob das Überwiegen der männlichen oder der weiblichen Elemente das frühere Stadium darstellt, und da ist eben der Umstand von Bedeutung, dass die kleineren Thiere Sperma erzeugen — auch hat Wirén einen Grund angegeben, der auf das Verhalten der Ausführungsgänge gegründet ist, dass nämlich die der weiblichen Thiere weitere Differenzirungen zeigen als die der männlichen. Übrigens hat auch Pruvot schon eine solche Ansicht bezüglich anderer Solenogastren ausgesprochen.

Über die Körperbedeckung und die Bauchdrüsen ist im Ganzen nichts Wesentliches zu bemerken; Wirén hatte indessen behauptet, dass das bei Solenogastren verbreitete hintere Sinnesorgan der Gattung *Neomenia* fehle, während ich es bei *Neomenia grandis* gefunden und beschrieben habe als eine kleine Grube am Hinterende des Rückenkiels. Hierdurch auf die Stelle aufmerksam gemacht, wo es zu suchen ist, habe ich dasselbe auch bei *Neomenia carinata* in den Querschnitten durch das Hinterende aufgefunden. Hier ist eine mediane Furche wahrzunehmen, die bis zur Mitte des etwas abgestutzten Hinterendes hinaufzieht, und hier am Ende dieser Furche finde ich das Epithel ähnlich wie in der Grube von *Neomenia grandis*, nicht von der starken, spiculaführenden Cuticula überzogen, aus gleichartigen Zellen von

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

20 μ Höhe bestehend, darunter im Bindegewebe ziemlich starke Nerven (Fig. 46). Nach vorn hin bildet das Organ ein unbedeutendes Blindsäckchen.

Bezüglich der »fingerförmigen Drüsen« Wirén's, die vor der Kloake gelegen sind, kann ich meine Vermuthung, dass hier wie bei *Neomenia grandis* Kalkspicula vorliegen, durchaus bestätigen, kann aber auch hier über die besondere Form derselben nichts angeben, da ich nur Querschnitte untersucht habe. Diese beiden Stachelbündel liegen beiderseits neben dem hintersten Theile der Bauchfurche, von dieser durch je einen wulstförmigen Vorsprung geschieden (Fig. 47).

Erwähnt sei auch, dass, wie Fig. 47 zeigt, unmittelbar vor der Kloakenöffnung keine wimpernde Bauchfurche mehr vorhanden ist, sondern nur eine mediane, von der Cuticula mit Stacheln ausgekleidete Rinne; man kann daher nicht behaupten, dass die wimpernde Bauchfurche sich bis in die Kloake hineinzieht, wie es Wirén gethan hat.

Von der Muskulatur sei nur hervorgehoben, dass dorsal zwischen Keimdrüsen und Hautmuskelschlauch wie bei *Neomenia grandis* zwei Längsmuskeln verlaufen (Fig. 48), oder wahrscheinlich ein in der Mitte verdünnter bandförmiger Muskel. Das Nervensystem finde ich von dem der Neapeler Art nicht wesentlich verschieden. Das obere Schlundganglion zeigt hinten in den ein wenig schrägen Querschnitten eine Andeutung einer Zweitheilung. Von ihm gehen jederseits außer den Nerven zu den Mundcirren zwei Konnektive ab, die zunächst dicht an einander gelagert sind, so dass es manchmal schwer ist, beide als getrennte Nervenzüge zu erkennen. Das eine dieser Konnektive geht zum vorderen Seitenganglion, einer Anschwellung des Lateralstranges; von diesem Ganglion habe ich ganz wie bei *Neomenia grandis* einen nach vorn gerichteten Nerv und einen ventralen beobachtet; beide dürften die Umgebung des Mundeinganges innerviren, der eine den vorderen, der andere den seitlichen Theil desselben. Das erste Konnektiv zum vorderen Bauchganglion entspringt, so viel ich gesehen habe, nicht vom vorderen Seitenganglion, sondern von einer etwas weiter rückwärts gelegenen Anschwellung des Seitenstranges. Das andere Konnektiv vom oberen Schlundganglion verläuft in der Nähe des Lateralstranges, etwas median und dorsal von diesem, und geht zu einem Ganglionknoten (Fig. 49), der das Buccalganglion darstellt und in den Querschnitten ungefähr mit dem vorderen Bauchganglion gleichzeitig getroffen ist. Was Wirén mit dem Ausdruck des Zweifels als Buccalganglion — oder wie er es nennt: Sublingualganglion — bezeichnet hat, sind die vorderen Bauchganglien. Diese

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

sind durch zwei (oder drei, das ist mir nicht ganz klar geworden) Kommissuren unter einander verbunden; diese Kommissuren verlaufen über einem Blutsinus, der nachher aufhört, und dadurch sind sie von den folgenden Kommissuren verschieden, die unter dem ventralen Sinus gelegen sind.

Der Vorderdarm ist von dem der *Neomenia grandis* ziemlich verschieden, besonders dadurch, dass sein vorderer Abschnitt ventral offen ist (vgl. 65, Taf. III, Fig. 4, 7). Die »Schlundleisten«, welche den Spalt begrenzen, verwachsen erst da, wo der Hohlraum dorsalwärts in den hinteren Theil des Vorderdarmes übergeht, mit einander, jedoch so, dass eine Falte sich von jeder derselben noch eine Strecke weiter verfolgen lässt. Diese Falten sitzen einem zungenförmigen Fortsatz an, doch ohne sein Hinterende zu erreichen, der sich bis in den verengten Endtheil des Vorderdarmes erstreckt.

Der hintere Abschnitt des Vorderdarmes ist weit und kurz, vorn und hinten durch starke Ringmuskulatur umgeben und eingeschnürt: der vordere Ringmuskel wird auch hier, wie bei *Neomenia grandis* von den Ausführungsgängen von Speicheldrüsenzellen durchsetzt, welche dem Muskel außen anliegen. Diese sind hier nicht so stark entwickelt, wie bei der anderen Art, daher sind sie von Wirén übersehen worden. An den hinteren Ringmuskel, der den Vorderdarm vom Mitteldarm scheidet, schließt sich an seiner Rückseite ein sehr lacunenreiches, lockeres, wahrscheinlich schwellbares Gewebe. Dass diese Abschnitte des Vorderdarmes ventral weiter rückwärts liegen, ist vermuthlich nur eine Folge davon, dass sie durch die Retractoren tiefer eingezogen werden; das Bild, welches sie in vorgestrecktem Zustande gewähren, würde wahrscheinlich nicht unwesentlich verschieden ausfallen.

Um den Vorderdarm herum bildet das Bindegewebe ein ziemlich dichtes Netzwerk, in welchem besonders unter der Leibeswand sehr zahlreiche Chloragogenzellen gelegen sind, welche fast wie ein parenchymatöses Gewebe erscheinen.

Schließlich möchte ich hervorheben, dass der weite Hohlraum zwischen Vagina und ventraler Leibeswand einerseits und den Ausführungsgängen der Keimdrüsen und dem Darm andererseits keine Blutzellen enthält, demnach offenbar vom Hämocöl völlig abgeschlossen ist. Es sind in ihm nur stellenweise kleine Tröpfchen wahrzunehmen. Die an diesen Raum angrenzenden Gewebe zeigen größtentheils eine deutliche endotheliale Grenzschicht, wie ich es schon von *Neomenia grandis* (52, p. 243, 244) angegeben habe.

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

So ist also auch für die typische Art der Gattung *Neomenia* sowohl ein hinteres Sinnesorgan, als auch das Vorkommen subepithelialer Schlunddrüsen erwiesen, auch bei ihr läuft die ventrale Flimmerrinne nicht bis in die Kloake hinein.

Danach sind die Unterscheidungsmerkmale von *Neomenia grandis* besonders diese: geringere Größe, andere Form des hinteren Sinnesorgans, die weniger deutliche hintere Grenze der Flimmerrinne, die verschiedene Form des Vorderdarmes, der bei *Neomenia grandis* länger, ventral geschlossen, mit besser entwickelten Drüsen und einem dorsalen Wulst versehen ist, endlich die geographische Verbreitung an den norwegischen und englischen Küsten.

Chaetoderma nitidulum Lovén.

Wenngleich Wirén's Darstellung (65) die Organisation dieser Art im Ganzen richtig erkennen lässt, so giebt es doch einige Punkte, in welchen diese Angaben berichtigt und ergänzt werden müssen, namentlich wenn es sich um einen Vergleich mit anderen Solenogastren handelt. Besonders wichtig scheint mir die Frage zu sein, welchen Theilen anderer Formen Mundblase und Mundschild homolog sind und wie die großen Gehirnlappen aufgefasst werden müssen.

Die Querschnitte durch ein Exemplar der Göttinger zoologischen Sammlung, das ich mit Erlaubnis des Herrn Geheimrath Ehlers untersucht habe, haben mir im Ganzen über einige Fragen, die ich nach Wirén's Beschreibung nicht entscheiden konnte, Klarheit verschafft.

Um die ausstülpbare »Mundblase« herum liegen gangliöse Zellmassen, welche durchaus denen ähnlich sind, die bei anderen Solenogastren die »Mundhöhle« umgeben (Fig. 50 *mg*). Obwohl die Mundblase viel einfacher ist als die Mundhöhle mit ihrem mehr oder weniger stark entwickelten Cirrenapparat, bin ich doch jetzt überzeugt, dass nur sie allein der Mundhöhle anderer Gattungen homolog ist, indem der Cirrenapparat der Rückbildung anheimgefallen ist. Ihre Nerven gehen nach kurzem Verlaufe zu zwei Ganglienknoten, welche den mittelsten Theil der vorderen Gehirnlappen bilden.

Die übrigen Gehirnlappen innerviren den »Mundschild«, die flache, von einer kräftigen Cuticula bekleidete Umgebung der Mundöffnung. Dieser Mundschild ist sicherlich eine besondere Erwerbung von *Chaetoderma*, ein Tastorgan, das in Verbindung mit der grabenden Lebensweise zu bringen ist. Er ist der Umgebung des Mundes anderer Solenogastren homolog zu setzen. Diese wird hauptsächlich

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

von den vorderen Anschwellungen der Lateralstränge innervirt; diesen Anschwellungen ist sicher der größte Theil der reich gelappten Ganglienknoten homolog zu setzen, welche bei *Chaetoderma* den Mundschild innerviren und von denen sowohl die Lateralstränge als auch die Konnektive zu den Ventralsträngen abgehen (Fig. 51 *cp*).

Wirén beschreibt an diesen Ganglienmassen eigenthümliche »blasse Zellen« (vgl. 65[II], Taf. V, Fig. 5 *Gb* und Taf. VII, Fig. 4 *Gb* und *bz*), große rundliche Elemente, die er für nervös hält. Schon diese Abbildungen machten es mir wahrscheinlich, dass es sich hier nicht um nervöse, sondern um drüsige Zellen handelt, und meine Präparate haben das vollkommen bestätigt. Bei Hämatoxylinfärbung ist es auf den ersten Blick klar, dass man es hier mit Drüsenzellen zu thun hat. Dieselben liegen über den Ganglien der Mundblase, dann über dem Schlunde, vor den Cerebralganglien und endlich weiter hinten neben und unter dem Schlunde (Fig. 50); ihre Ausdehnung entspricht vollkommen der des Mundschildes und in dieses, besonders in der Nähe des Randes, münden ihre Ausführungsgänge. Wenngleich diese Drüsenmasse nach Lage und Färbung eine gewisse Ähnlichkeit mit den vorderen Bauchdrüsen anderer Solenogastren hat, so halte ich sie doch nicht für ein Homologon derselben, da sie doch etwas weiter vorn liegen und nicht in die vordere Bauchgrube ausmünden, sondern in den sonst fehlenden Mundschild.

Hierbei sei bemerkt, dass ich für das Äquivalent der vorderen Bauchgrube anderer Gattungen jene Einziehung halte, die zwischen den vorderen Bauchganglien gelegen ist (Fig. 52 *g*). Es fehlen hier allerdings die sonst vorhandenen subepithelialen Drüsenmassen und die Grube setzt sich nicht nach hinten in eine mediane Rinne fort, die bei *Chaetoderma* bekanntlich fehlt. Wie auch sonst kann diese Grube durch Muskelkontraktion eingezogen und wieder ausgeglichen werden.

Die eigentlichen Cerebralganglien (Fig. 52 *gc*) entsenden die Konnektive zu den Buccalganglien (*bc*); die seitlich von jenen gelegenen Ganglienmassen, welche den Mundschild innerviren, sind, wie ich nochmals betone, den vorderen Seitenganglien anderer Solenogastren homolog und die vorderen Theile, welche die kleine Mundhöhle versorgen, den gangliösen Anfängen der Cirrennerven.

Der plötzlich erweiterte Abschnitt des Vorderdarmes, der die Radula enthält, entspricht dem hinteren Abschnitt anderer Solenogastren; der ganze Vorderdarm ist hier recht eng, aber wahrscheinlich ziemlich erweiterungsfähig.

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

Die Schlunddrüsen sind ziemlich schwach entwickelt und zwar sind sie subepitheliale Zellen derselben Art wie bei *Neomenia*. Außer den ziemlich kleinzelligen Radulaknorpeln, die jederseits von dem Zahn eine zusammenhängende Zellmasse bilden, finden sich einige ziemlich große, helle, großkernige Zellen (Fig. 53), welche Wirén, wie es scheint, irrthümlich für Ganglienzellen gehalten hat[1]. Außerdem sind vor dem Radulaapparat unter dem Schlunde rundliche Haufen heller Zellen vorhanden (Fig. 52), welche ich auch nur für bindegewebiger Art halten kann, obwohl sie kleinen Ganglien ziemlich ähnlich sehen; Nerven stehen, so viel ich erkennen kann, mit ihnen nicht in Verbindung. Das Schlundepithel ist von einer eigenthümlich lockeren Cuticula bekleidet, wie ich sie auch bei anderen Thieren gelegentlich angetroffen habe, nicht mit Cilien besetzt, wie es Wirén darstellt.

Das Hämocöl ist im größten Theil des Körpers hauptsächlich durch den sehr großen Ventralsinus dargestellt, da zwischen Darm, Keimdrüse und Leibeswand sonst nur ein ganz enger Raum übrig bleibt, der aber zwischen den Hinterenden der Keimdrüse und der Mitteldarmdrüse und den Vorderenden der »Kloakengänge« ringförmig erweitert ist; hier endet der Ventralsinus. Hier am Ende der Mitteldarmdrüse ist eine dissepimentähnliche Muskulatur vorhanden, welche offenbar zur Befestigung dieser Drüse dient.

---

[1] Ganz neuerdings hat Kowalevsky (26) von zwei interessanten »*Chaetoderma*«-Arten aus dem Marmara-Meer die Mundtheile beschrieben. Ich kann mir leider von der Lagerung der Zähne und der Bedeutung des zangenförmigen Organs bei *Ch. gutturosum* kein klares Bild machen, jedenfalls aber sind diese Gebilde von den Radulazähnen echter Mollusken ganz außerordentlich verschieden, wie denn auch die kleinen Zähnchen bei *Ch. nitidulum* (65[1], Taf. V, Fig. 17) kaum einem Radulazahn vergleichbar sind. Die Radula von *Ch. radulifera* (muss wohl richtig *raduliferum* heißen) erscheint freilich einer Molluskenradula ähnlicher, doch ist nicht angegeben, ob die Zähne sich wie bei Mollusken oder ähnlich wie bei *Ch. nitidulum* verhalten, sie sollen auf den Seitenplatten befestigt sein. Auch die verkalkten Kiefer sind denen der Mollusken wenig ähnlich und sicher nicht homolog, wie sie auch den Seitenlappen der Radulamembran von *Ch. nitidulum* schwerlich homolog sein dürften, wie Kowalevsky anzunehmen scheint. Die großblasigen Zungenknorpel sind bei *Ch. raduliferum* gut entwickelt; was das knorpelähnliche Gewebe vor der Radula bedeutet, ist aus der Beschreibung nicht zu entnehmen, vielleicht stellt es eine Drüse dar. Wenn auch an der nahen Verwandtschaft dieser Art mit *Chaetoderma nitidulum* nicht zu zweifeln ist, möchte ich sie doch wegen der großen Unterschiede des systematisch besonders wichtigen Vorderdarmes nicht in dieselbe Gattung stellen und schlage dafür den Gattungsnamen *Prochaetoderma* vor. Diese Gattung würde durch die Kiefer, das Verhalten der Radula und vielleicht durch die beiden Lippen an Stelle des Mundschildes charakterisirt sein.

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

Schließlich sei noch bemerkt, dass im Epithel des Mitteldarmes des von mir untersuchten Exemplars sich zahlreiche, große, rundliche Zellen befinden, die als Coccidien zu deuten sind.

Die phyletische Stellung von Neomenia und Chaetoderma.

Den vergleichenden Betrachtungen, die ich früher (52) über den Organismus der Solenogastren angestellt, habe ich nichts Wesentliches hinzuzufügen, nur über die phyletische Stellung von *Neomenia* und *Chaetoderma* habe ich mir eine bestimmtere Auffassung gebildet, welche dahin geht, dass *Neomenia* unter den mir bekannten Solenogastren die größte Zahl primitiver Merkmale besitzt. Es wird sich aus den weiterhin zu erörternden Beziehungen zu anderen Thiergruppen ergeben, dass solche besonders bei *Neomenia* hervortreten.

Die Cuticula ist zwar schon recht kräftig, aber doch nicht in dem Maße, wie bei *Proneomenia*; daher stehen auch die Hypodermisfortsätze dort auf einer niedrigeren Stufe. Die radiäre Anordnung der Spicula wird man auch als ursprünglich ansehen können. Dass der Körper nicht so lang ist wie bei *Proneomenia*, erscheint gleichfalls als ursprünglicherer Zustand.

Die vordere muköse Fußdrüse, die ich auch bei *Proneomenia*-Arten gefunden habe, ist bei *Neomenia* am besten ausgebildet und ihre Rückbildung bei anderen Solenogastren jedenfalls sekundär; ähnlich verhält es sich mit den zahlreichen Längsfalten in der Ventralrinne, die bei *Neomenia* gut entwickelt, bei *Proneomenia*-Arten im vorderen Theile noch deutlich angedeutet, bei den meisten anderen bis auf eine Mittelfalte rückgebildet sind. Die stark entwickelte Zwischensubstanz des Hautmuskelschlauches von *Neomenia carinata* und *grandis* ist bei *Neomenia dalyelli* und besonders bei *Neomenia microsolen* nach Wirén viel schwächer entwickelt, mithin nicht für die Gattung charakteristisch. Das dorsal unter dem Hautmuskelschlauch verlaufende Längsmuskelband dürfte auch primitiv sein, da ein eben solches sich bei Chitonen wiederfindet. Wahrscheinlich sind auch die Ringmuskeln des Darmes primitiv. Die Verschmelzung der Konnektive vom Cerebralganglion zum vorderen Seitenganglion und zum vorderen Bauchganglion, so dass das letztere mit dem Cerebralganglion nicht durch ein besonderes Konnektiv zusammenhängt, ist bei *Neomenia* zwar vermuthlich sekundär, doch liegen diese beiden Konnektive sonst so unmittelbar neben einander, dass ihre Verschmelzung sehr leicht geschehen kann, und so ist auch bei Chitonen der

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

Anfang der Pedalkonnektive seitlich vom Schlunde gelegen, ähnlich wie bei *Neomenia*.

Für ursprünglich halte ich ferner die Kiemen, welche als Radialfalten von der Dorsalwand der Kloake entspringen und welche außer bei *Neomenia* nur bei *Paramenia* und in schwächerer Ausbildung bei *Simrothiella* Pilsbry (= *Solenopus*) vorkommen. Auch der Vorderdarm von *Neomenia* zeigt durchaus keine Andeutung von verlorenen sackförmigen Speicheldrüsen oder einer einst vorhandenen Radula, vielmehr sind die epithelialen Schlunddrüsen und die ganze Gestaltung des Vorderdarmes von sehr primitivem Aussehen. Der vordere dorsale Blindsack des Mitteldarmes ist zwar bei *Neomenia* nur schwach entwickelt, doch sonst ist der Mitteldarm jedenfalls nicht weniger primitiv als bei *Proneomenia*, mit gut entwickelten Darmtaschen versehen.

Dass das dorsal an der Pericardialwand gelegene Herz, wie es bei *Proneomenia* vorliegt, ein primitives Verhalten zeigt, kann ich nicht einsehen, vielmehr halte ich das frei im Pericardium gelegene von *Neomenia* für das ursprüngliche, das andere dagegen für mehr oder weniger rückgebildet in Folge der Rückbildung der Kiemen. Diese Ansicht ist mit der phyletischen Entstehung des Pericardiums recht gut in Einklang zu bringen. Da bei *Neomenia* die Aorta dorsal von dem vorderen Theile des Pericardiums liegt, braucht sich die Verwachsung nur weiter nach hinten fortzusetzen, um zum Verhalten bei anderen Solenogastren zu werden. Auch das reichliche Bindegewebe, das mit den eingelagerten Chloragogenzellen stellenweise fast wie ein Parenchym aussieht, dürfte bei *Neomenia* als ursprünglich zu gelten haben.

Die Keimdrüsen und ihre Ausführungsgänge von *Neomenia* sind zwar komplicirter als die anderer Solenogastren, trotzdem halte ich sie gerade darum für primitiv, denn hier geht die Entwicklung unzweifelhaft auf Vereinfachung hinaus. Bei *Neomenia* bestehen die Keimdrüsen aus zahlreichen, hinter einander an zwei Längsgängen angeordneten Säcken; am Anfang der Schalendrüse findet sich ein nach vorn gerichtetes Receptaculum seminis und die Schalendrüse öffnet sich in eine Vagina mit einem schwellbaren Kopulationsorgan und mit den beiden Penisstacheln, die mit einer Drüse in Verbindung stehen. Das Kopulationsorgan mag eine besondere Erwerbung sein, aber die übrigen Bestandtheile können ganz wohl aus Gründen, die sich aus den folgenden Kapiteln ergeben werden, für primitiv angesehen werden.

Vagina, Kopulationsorgan und Penisstacheln sind bei anderen

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

Solenogastren nicht bekannt; die abdominalen Hakenbündel von *Proneomenia* und die beiden großen Spicula von *Proneomenia vagans* und *Pararrhopalia pruvoti* haben mit den Penisstacheln von *Neomenia* nichts gemein, wie schon daraus hervorgeht, dass Hakenbündel bei *Neomenia carinata* und *grandis* und jederseits ein großer Stachel bei *Neomenia dalyelli* neben den Penisstacheln vorhanden sind. Möglicherweise hängt die Rückbildung von Kopulationsorganen bei vielen Solenogastren damit zusammen, dass die Thiere sich selbst befruchten (vgl. 56, p. 115).

Wenn demnach fast alle Organe von *Neomenia* für primitiv angesehen werden können, ist doch zuzugeben, dass das Vorhandensein einer kleinen polystichen Radula von der Art, wie bei einigen *Proneomenia*-Arten, bei der Ausgangsform der Solenogastren ziemlich wahrscheinlich ist.

Von *Chaetoderma* habe ich schon früher (52) behauptet, dass sie als sekundär veränderte Gattung unter den Solenogastren zu gelten hat, und nachdem ich sie selbst untersucht, kann ich das nur vollkommen bestätigen. Sie stellt zweifellos die höchst entwickelte Form unter den bekannten Solenogastren dar. Dafür spricht die Ausbildung fast aller Organe. Der vordere Körperabschnitt erscheint ähnlich wie ein Kopf gesondert, die wimpernde Bauchfurche mit ihren Drüsen ist verschwunden, in der Kloake haben sich zwei gefiederte Kiemen mit einer starken Muskulatur entwickelt, die schon wegen ihrer Lage zwischen After und den Mündungen der Keimdrüsengänge denen von Mollusken nicht homolog sein können, die Ausbildung des sensiblen Mundschildes mit seinen Drüsen, die Rückbildung des Cirrenapparates verbunden mit einer Verkleinerung der Mundhöhle, die gewaltige Entwicklung der Ganglienknoten, besonders der vorderen Seitenganglien, am Gehirn, die Verschiebung der Lateralstränge unter die ventralen Quermuskeln und ihre Verschmelzung mit den ventralen Nervensträngen, die Koncentration der hinteren Ganglien, die eigenthümliche Ausbildung der Radula mit einem großen Zahn und dem zusammenhängenden Knorpel darunter, die ventral vom Darm gelegene mächtige Mitteldarmdrüse mit ihrem Aufhängemuskel am Hinterende, die Vereinigung der Längsmuskelbündel zu vier starken Zügen, die starken vorderen Retraktoren, der große Ventralsinus und die Beschränkung des Darmsinus, die Verschmelzung der beiden Keimdrüsen mit einander — das sind sämmtlich sekundäre Veränderungen gegenüber den anderen Solenogastren. Da wir bisher keine Form kennen, von der man *Chaetoderma* ableiten könnte, so

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

ist die Frage, ob die Kiemen völlig neu oder aus ähnlichen Blättchen wie bei *Neomenia* entstanden sind, nicht zu beantworten möglich.

Zur Systematik und Pylogenie der Chitoniden.

Ehe ich zu einigen Betrachtungen über den Organismus der Chitoniden übergehe, muss ich, da mir in der Hauptsache europäische Arten vorgelegen haben, deren Namen klarstellen, welche in Folge der häufig ziemlich unklaren ersten Beschreibungen außerordentlichen Konfusionen unterworfen gewesen sind, und leider enthalten auch meine früheren Arbeiten unrichtige Namen.

Ich wurde durch Sendungen von Herrn Valle in Triest und durch Bestimmung der Grube'schen Chitonen in der Breslauer Sammlung, sowie andererseits durch die vorzügliche Bearbeitung der Gruppe durch Pilsbry in den Stand gesetzt, die meisten mittelmeerischen, besonders adriatischen Arten zu untersuchen und über ihre Namen Klarheit zu erlangen.

Es ist sehr bedauerlich, dass meine Bearbeitung der Radula (50) gleichzeitig mit Pilsbry's Werk (38) erschienen ist, so dass keiner von beiden des Anderen Arbeit benutzen konnte. Pilsbry hat nur in einigen nachträglichen kurzen Noten Stellung zu meinen Ergebnissen genommen und diese in einigen Punkten berichtigt. Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, dass es von Anfang an meine Absicht gewesen ist, meine Radulaarbeit durch genaue Durcharbeitung der Gruppe für das »Conchylien-Cabinet« zu ergänzen, was aus verschiedenen Gründen sehr wünschenswerth gewesen wäre. Von diesen ist der hauptsächlichste der, dass ich selbst die Gruppen, die ich nach der Radula gefunden, durchaus nicht für gleichwerthig gehalten habe, wie aus meiner Bemerkung, dass man sie »als Gattungen oder Untergattungen anwenden mag« (50, p. 360), hervorgeht, und dass ich in einer systematischen Bearbeitung diese Gruppen am richtigen Orte einzureihen beabsichtigt habe. Außerdem hatte sich schon durch meine Untersuchung eine Reihe von unrichtigen Bestimmungen herausgestellt, die zum Theil durch das Verhalten der Radula richtig gestellt werden konnten; erklärlicher Weise konnte durch dieses Verhalten nicht jede Bestimmung geklärt werden, was jetzt nach dem Erscheinen der Arbeit Pilsbry's weit eher möglich ist, und so hat denn auch Pilsbry auf einige Fehler hingewiesen, die er allerdings nicht unrichtigen Bestimmungen zur Last legt, wie es wohl sicher geschehen müsste, sondern die er durch die Annahme erklären will, dass die Radula nicht genügend konstante Charaktere zeigt, um für

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

die Systematik der Chitonen von Bedeutung zu sein. Ich muss dem entschieden widersprechen; ich habe gute Gründe für die Ansicht, dass die Radula der Chitonen gerade eben so wichtig für die Systematik ist, wie bei den Prosobranchien. Erklärlicher Weise war es mir sehr schwer, darüber, ob die Unterschiede nur für Species- oder für Gattungs- (oder Untergattungs-)Merkmale hinreichen, immer die richtige Entscheidung zu treffen.

Daher bestehe ich durchaus nicht darauf, alle von mir aufgestellten Gruppen festzuhalten, sobald sich sonst die Unhaltbarkeit der einen oder der anderen herausstellen sollte, indessen bisher ist das nur erst von wenigen des Näheren nachgewiesen worden und allgemeine Redensarten über die zu große Zahl der existirenden Gruppen sind natürlich von keiner Bedeutung.

Für die europäischen Arten möchte ich folgende Namen gebrauchen, ohne mit den Citaten eine vollständige Synonymie geben zu wollen, die im Allgemeinen bei Pilsbry zu finden ist.

Gen. *Lepidopleurus* Risso.

1826. *Lepidopleurus* (part.), Risso, Histoire naturelle de l'Europe méridionale, Vol. IV, p. 267.
1847. *Leptochiton*, J. E. Gray in: Proc. zool. Soc. London, p. 127.
1885. *Holochiton* (part.), P. Fischer, Manuel de Conchyliologie, p. 877.
1892. *Lepidopleurus*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 2.
1893. *Leptochiton* + *Lophyropsis* + *Beanella* (err.), Thiele (50), p. 386, 388.

Den mit Recht als typische Art der Gattung angesehenen *Lepidopleurus cajetanus* glaubte ich früher, wegen der verschiedenen Radula, der starken und deutlich skulptirten Schale von den anderen Arten abtrennen zu müssen, doch habe ich jetzt in *Lepidopleurus algesirensis* eine Übergangsform kennen gelernt und sehe daher *Leptochiton* als Synonym von *Lepidopleurus* an. Die Hakenplatte der Radula dürfte ursprünglich eine dreizähnige Schneide gehabt haben, welche durch Reduktion eines oder zweier Zähne sich umwandeln kann. Die von mir unter dem Namen *Lophyropsis imitatrix* beschriebene Radula ist der, welche Plate (39[II], p. 82) von *Lepidopleurus medinae* beschrieben hat, äußerst ähnlich und vielleicht mit ihr identisch, während Plate den *Chiton imitator* zu *Ischnochiton* stellt (l. c. p. 100).

Die von mir irrthümlich als *Beanella rissoi* beschriebene Radula rührt von *Lepidopleurus algesirensis* her, wie ich jetzt festgestellt habe.

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

Lepidopleurus cajetanus (Poli).

1791. *Chiton cajetanus*, Poli, Testacea utriusque Siciliae, Vol. I, Taf. IV, Fig. 1, 2.
1826. *Lepidopleurus cajetanus*, Risso (l. c.), Vol. IV, p. 267.
1893. *Beanella cajetana*, Thiele (50), p. 388, Taf. XXXI, Fig. 38 [Radula].
1899. *Lepidopleurus cajetanus*, Plate (39 II), p. 89, Fig. 207—217.

Im Mittelmeer und den anstoßenden Theilen des Atlantischen Oceans.

Lepidopleurus algesirensis (Capellini).

1859. *Chiton algesirensis*, Capellini in: Journ. Conchyl., Vol. VII, p. 327, Taf. XII, Fig. 3.
1892. *Lepidopleurus granoliratus* (Carpenter in MS.), Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 14.
1893. *Beanella rissoi* (err.), Thiele (50), p. 388, Taf. XXXI, Fig. 37 [Radula].
1893. *Lepidopleurus algesirensis*, Pilsbry (38), Vol. XV, p. 62.

Im westlichen Theile des Mittelmeeres bis Sicilien.

Ich habe zum Vergleich mit verwandten Arten in Fig. 54 die Randschüppchen dargestellt: die der Oberseite sind etwa so lang wie breit, am Ende abgerundet, mit etwa sieben Längsleisten, die der Unterseite am Ende abgerundet, sonst ziemlich gleich breit, und zwar etwa $^2/_5$ der Länge, die Randstacheln gegen das Ende bogig verjüngt, weniger als doppelt so lang wie die der Unterseite.

Lepidopleurus cancellatus (Sowerby).

1878. *Lepidopleurus cancellatus*, G. O. Sars (42), p. 111, Taf. 7, Fig. 6; Taf. I, Fig. 7 [Radula].
1893. *Leptochiton cancellatus*, Thiele (50), p. 387, Taf. XXXI, Fig. 35 [Radula].

Diese Art soll im nördlichen Atlantischen und Stillen Ocean verbreitet sein. Die Randschüppchen (Fig. 55) sind auf der Oberseite am Ende etwas breiter als bei der vorigen Art und mit bedeutend zahlreicheren Leisten (etwa 16), versehen, die der Unterseite breiter, etwa halb so lang wie breit, die am Rande und auf der Oberseite zerstreuten deutlich längsgefurcht, wenigstens doppelt so lang wie die der Unterseite.

Lepidopleurus asellus (Chemnitz).

1785. *Chiton minimus* + *Chiton asellus*, Chemnitz in: Martini, Neues systematisches Conchylien-Cabinet, Vol. VIII, p. 289, 290, Fig. 814, 816.
1797. *Chiton onyx* + *Chiton asellus*, Spengler in: Skrivter Naturhist. Selsk., Vol. IV, p. 62, 99.
1878. *Lepidopleurus cinereus*, G. O. Sars (42), p. 112, Taf. 7, Fig. 8 (err., non Linné).
1893. *Leptochiton asellus*, Thiele (50), p. 387, Taf. XXXI, Fig. 33 [Radula].
1899. *Lepidopleurus asellus*, Plate (39 II), p. 78, Fig. 201—203.

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

Im nördlichen Atlantischen Ocean (Frankreich bis Norwegen und Grönland). Die Randschüppchen der Oberseite (Fig. 56) sind etwa doppelt so lang wie breit, mit etwa sechs Leisten, die der Unterseite am Ende ein wenig gerieft, die größten etwa doppelt so lang wie breit, die Randstacheln sehr klein, kaum so groß, wie die größten der Unterseite, gegen das Ende rundlich zugespitzt.

Lepidopleurus scabridus (Jeffreys).

1880. *Chiton scabridus*, J. G. Jeffreys in: Ann. Mag. nat. Hist., ser. 5, Vol. VI. p. 33.
1894. *Lepidopleurus scabridus*, Sykes in: Proc. malac. Soc. London, Vol. I, p. 35.

Diese englische Art habe ich nicht gesehen.

Lepidopleurus alveolus (Lovén).

1878. *Lepidopleurus alveolus*, G. O. Sars (42), p. 110, Taf. 7, Fig. 3; Taf. I, Fig. 7 [Radula].
1893. *Leptochiton alveolus*, Thiele (50), p. 387, Taf. XXXI, Fig. 34 [Radula].

An beiden Seiten des nördlichen Atlantischen Oceans.

Lepidopleurus arcticus G. O. Sars.

1878. *Lepidopleurus arcticus*, G. O. Sars (42), p. 112, Taf. 7, Fig. 7.

Diese Art aus dem Arktischen Meer ist mir unbekannt.

Hanleya hanleyi (Bean).

1878. *Chiton Hanleyi* + *Chiton abyssorum* (M. Sars in MS.) + *Chiton Nagelfar*, G. O. Sars (42), p. 109, 110, Taf. VII, Fig. 4, 5; Taf. I, Fig. 6 [Radula].
1893. *Hanleya abyssorum*, Thiele (50), p. 388, Taf. XXXI, Fig. 39 [Radula].
1896. *Hanleya abyssorum*, Burne in: Proc. malac. Soc. London, Vol. II, p. 4 bis 13, Taf. II [»Osphradium« und Nervensystem].
1899. *Hanleya hanleyi*, Plate (39II), p. 70, Fig. 193—200.

Norwegen bis Nord-Amerika.

Trachydermon cinereus (L.).

1766. *Chiton cinerea*, Linné, Systema Naturae, Ed. 12, p. 1107.
1855. *Chiton cinereus*, Hanley, Ipsa Linnaei Conchylia, p. 17.
1878. *Craspedochilus marginatus*, G. O. Sars (42), p. 115, Taf. 20, Fig. 16; Taf. II, Fig. 2 [Radula].
1892. *Ischnochiton* (*Trachydermon*) *cinereus*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 68.
1893. *Trachydermon cinereus*, Thiele (50), p. 390. Taf. XXXII, Fig. 5 [Radula].
1899. *Trachydermon cinereus*, Plate (39II), p. 134, Fig. 248.

Diese in der Nordsee sehr häufige Art ist in der Färbung ungemein variabel, bei Helgoland gewöhnlich in röthlichen Farbentönen, sonst braun, gelblich etc., in der verschiedensten Weise gezeichnet, am Rande häufig braun gebändert.

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

Die Randschüppchen der Oberseite (Fig. 57) sind klein, zugespitzt, kaum doppelt so lang wie breit; dazwischen finden sich kleine Gruppen gebogener, keulenförmiger Spicula, mit einem ziemlich langen Chitinbecher an der Basis; die Schüppchen der Unterseite sind klein, etwas länger als breit, meist zugespitzt, die am Rande längsgerieft, gegen das Ende allmählich verdünnt und zugespitzt.

Trachydermon variegatus (A. Philippi).

1836. *Chiton variegatus*, A. Philippi, Enumeratio Molluscorum Siciliae, Vol. I, p. 107.
1892. *Ischnochiton (Trachydermon) cinereus* var. *variegatus*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 69.
1893. *Adriella variegata*, Thiele (50), p. 391, Taf. XXXII, Fig. 7 [Radula].

Ich halte diese Mittelmeerform für eine von der vorigen verschiedene Art; auf die Beschreibung der Schale kann ich hier nicht eingehen, die Radula ist deutlich verschieden und auch die Randschüppchen (Fig. 58) kann man deutlich unterscheiden; die der Oberseite scheinen am Ende mehr abgerundet zu sein, die in Gruppen geordneten sind ähnlich, nur größer, die an der Unterseite erreichen eine viel bedeutendere Größe und auch die am Rande stehenden sind besonders merklich länger als bei voriger Art.

Tonicella rubra (L.).

1878. *Boreochiton ruber*, G. O. Sars (42), p. 116, Taf. 8, Fig. 4; Taf. II, Fig. 3 [Radula].
1892. *Ischnochiton (Trachydermon) ruber*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 80.
1893. *Toniciella rubra*, Thiele (50), p. 390, Taf. XXXII, Fig. 4 [Radula].
1894. *Tonicella ruber*, Sykes in: Proc. malac. Soc. London, Vol. I, p. 36.
1899. *Ischnochiton ruber*, Plate (39 II), p. 122, Fig. 239—241.

Obwohl Plate eben so wie Sars und ich die nahe Verwandtschaft zwischen dieser und der folgenden Art betont, stellt er sie doch nicht in dieselbe Gattung, nur weil Pilsbry lediglich auf Schalenmerkmale hin sich dagegen geäußert hat; die letzteren sind zwar das zunächst ins Auge Fallende, aber darum doch noch lange nicht das einzig Wichtige für die Systematik. Mir liegt diese sonst in den nordischen Meeren verbreitete Art in einem kleinen Exemplar vor, das von Grube bei Lussin piccolo in der Adria gesammelt ist. Ich will hier noch bemerken, dass P. Fischer (Manuel de Conchyliologie, p. 879) und Carus (Prodromus Faunae Mediterraneae) den Gattungsnamen *Toniciella* geschrieben haben, was ich von ihnen nur übernommen hatte.

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

Tonicella marmorea (Fabricius).

1878. *Boreochiton marmoreus*, G. O. Sars (42), p. 116, Taf. 8, Fig. 3; Taf. II, Fig. 4 [Radula].
1892. *Tonicella marmorea*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 41.
1893. *Toniciella marmorea*, Thiele (50), p. 389, Taf. XXXII, Fig. 1 [Radula].
1899. *Tonicella marmorea*, Plate (39 II), p. 127, Fig. 242—247.

Diese Art soll in den nördlichen Theilen des Atlantischen und Pacifischen Oceans verbreitet sein; die Randschüppchen, welche von Plate beschrieben sind, sind von denen der vorigen Art freilich recht verschieden, trotzdem halte ich an der Vereinigung beider in einer Gattung fest, da die Radula und die sonstige Organisation äußerst ähnlich sind.

Callochiton laevis (Montagu).

1878. *Callochiton laevis*, G. O. Sars (42), p. 117, Taf. II, Fig. 6 [Radula].
1892. *Callochiton laevis*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 49.
1893. *Callochiton laevis* (part.), Thiele (50), p. 391.
1899. *Callochiton laevis*, Plate (39 II), p. 164, Fig. 282—287.

Bei England. Durch ihre Schalenaugen kenntlich. Die Randschüppchen der Oberseite sind lang und schmal (Fig. 59), in der Nähe des Randes stehen gebogene Stacheln mit langem Chitinbecher, die jedoch die gewöhnlichen Stacheln der Oberseite an Länge wenig übertreffen; am Rande finden sich in dichter Reihe kleine, geriefte, keulenförmige Stacheln.

Callochiton doriae (Capellini).

Chiton rubicundus var., Costa, Fauna di Napoli, *Chiton* Taf. III, Fig. 4.
1859. *Chiton doriae*, Capellini in: Journ. Conchyl., Vol. VII, p. 325, Taf. XII, Fig. 2.
1890. *Chiton* (*Prochiton*) *rubicundus*, Thiele (48), p. 386, 428.
1895. *Callochiton rubicundus*, Thiele (54), p. 859.

Costa hat unter dem Namen *Chiton rubicundus* (l. c.) offenbar zwei verschiedene Arten zusammengeworfen; die bezeichnete Figur dürfte sich auf dieselbe Art beziehen, von der ich das Nervensystem beschrieben und die Existenz von Schalenaugen angegeben habe, doch ist die ursprünglich unter dem Namen *Chiton rubicundus* beschriebene Art eine andere, wie wir sehen werden. Die Art, welche mir vorgelegen hat, ist eine *Callochiton*, nach Pilsbry von *Callochiton laevis* nicht zu unterscheiden, doch mit Unrecht, es sind deutliche Unterschiede vorhanden und daher muss die Art unter dem Namen *Callochiton doriae* abgetrennt werden. Capellini giebt (l. c.) schon richtig an: sur les aires médianes on trouve de chaque côté 5 à 6 cicatrices

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

linéaires longitudinales; ich habe diese narbenartigen Eindrücke in Fig. 60 dargestellt, von ihnen ist bei *Callochiton laevis* nichts wahrzunehmen, auch dürfte die Art kleiner sein als die letztere.

Die Färbung wechselt bei mehreren Exemplaren, die mir vorliegen, von weiß oder gelb bis dunkelroth, meist sind sie fleischfarben oder rosa. Auf dem Rande finden sich häufig neben dem zweiten und siebenten Schalenstück helle Streifen, die zuweilen dunkel gesäumt sind. Die Schüppchen auf der Oberseite des Randes (Fig. 61 *a*) mögen etwas kürzer sein als bei *Callochiton laevis*, eben so die an der Kante; dagegen sind die gebogenen Spicula, die auf der Oberseite in kleinen Gruppen stehen, sehr viel länger (Fig. 61 *b*), etwa dreimal so lang wie die gewöhnlichen Spicula der Umgebung. Auch ist zu erwähnen, dass Plate Lateropedalkonnektive, wie ich sie zuerst von unserer Art beschrieben, bei *Callochiton laevis* nicht gefunden hat. Auch die Radula zeigt gewisse Unterschiede.

Ischnochiton rissoi (Payraudeau).

1859. *Chiton rissoi* + *Chiton meneghinii*, Capellini in: Journ. Cochyl., Vol. VII, p. 322, 325, Taf. XII, Fig. 1.
1885. *Beanella rissoi*, P. Fischer, Manuel de Conchyliologie, p. 880.
1892. *Ischnochiton rissoi*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 102.
[non *Beanella rissoi*, Thiele (50), p. 388, Taf. XXXI, Fig. 37.]

Wenngleich die als *Chiton meneghinii* beschriebene Form auf den ersten Blick durch ihre starke Radialskulptur sehr von den Exemplaren, die nur unregelmäßige koncentrische Furchen auf den Seitenfeldern zeigen, verschieden, wohl auch meistens breiter ist, verhält sich doch die Radula so ähnlich, dass man wohl beide Formen nur als Unterarten unterscheiden wird. Die Mittelplatte ist ziemlich schmal (Fig. 62) mit deutlicher Schneide, an den Seiten konkav, hinten mit einem kleinen Kiel, die Zwischenplatte ist hinten ziemlich breit, mit kleiner Schneide, dahinter mit einem seitwärts gerichteten, flügelförmigen Anhang; die Hakenplatte hat einen großen inneren Flügel und eine stumpf zweizähnige Schneide. Demnach kommt die Radula derjenigen am nächsten, die ich unter dem Namen *Leptopleura catenulata* beschrieben habe. Pilsbry stellt die Mittelmeerform zu *Ischnochiton* s. str.

Ischnochiton (Subgen.?) *albus* (L.).

1878. *Lophyrus albus*, G. O. Sars (42), p. 114, Taf. 8, Fig. 2; Taf. I, Fig. 9 [Radula].
1892. *Ischnochiton* (*Trachydermon*) *albus*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 70.
1893. *Lophyrus albus*, Thiele (50), p. 379, Taf. XXXI, Fig. 10 [Radula].

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

Diese ziemlich verbreitete nordische Art hat eine so eigenartige Radula, dass ich sie danach keiner anderen Untergattung zutheilen kann; der Sars'sche Name dürfte dafür nicht verwendbar sein. Jedenfalls ist die Verschiedenheit der Radula von *Trachydermon* so bedeutend, dass ich gegen die Zutheilung der Art zu dieser Gruppe Widerspruch erheben muss; die äußeren Merkmale sind hier gewiss nicht so schwerwiegend, dass solche Zutheilung nöthig erscheint.

Ischnochiton (*Lepidozona*) *exaratus* (G. O. Sars).

1878. *Lophyrus exaratus*, G. O. Sars (42), p. 113, Taf. 8, Fig. 1; Taf. II, Fig. 1 [Radula].
1892. *Ischnochiton* (*Trachydermon*) *exaratus*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 71.

Von der vorigen Art ist diese nicht nur im Habitus, sondern auch nach der Radula so verschieden, dass nicht recht ersichtlich ist, warum beide so nahe zusammengestellt werden. Die Radula ist derjenigen am ähnlichsten, die ich von *Ischnoplax*-Arten beschrieben habe, während Pilsbry diese drei Arten zu *Lepidozona* und *Radsiella* rechnet; daher stelle ich die norwegische Art einstweilen zu *Lepidozona*. Die Mittelplatte hat eine deutliche Schneide (Fig. 63) und ist an den Seiten deutlich ausgeschweift, hinten etwas eingeschnitten; die Zwischenplatte zeigt eine kleine Schneide und dahinter seitlich eine eckige Verbreiterung, die wohl dem Flügel verwandter Arten entspricht; die Hakenplatte besitzt eine einfache, zugespitzte Schneide und einen inneren Flügel, der schräg nach vorn gewendet und am Ende verbreitert ist.

Chiton (*Clathropleura*) *olivaceus* Spengler.

1891. *Chiton siculus*, Blumrich (3), p. 445.
1893. *Chiton olivaceus*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 180.
1893. *Clathropleura sicula*, Thiele (50), p. 367, Taf. XXX, Fig. 16 [Radula].
1899. *Chiton olivaceus*, Plate (39 II), p. 20, Fig. 157—175.

Diese bekannteste Mittelmeerart ist wiederholt näher untersucht und beschrieben worden. Ich sehe nicht ein, warum die Gattung *Chiton* im Sinne der neueren Autoren nicht eben so gut in Untergattungen zerlegt werden soll, wie etwa *Ischnochiton*, und warum dabei die Beschaffenheit der Radula nicht mit in Frage kommen soll — ein moderner Conchyliologe darf ohnehin nicht sein ganzes Heil im Schalenstudium suchen.

Chiton (*Clathropleura*) *rubicundus* Costa.

1829. *Chiton rubicundus*, O. G. Costa, Catalogo sistematico e ragionato de' Testacei delle due Sicilie, p. 1, 3, Taf. I, Fig. 2.
1891. *Chiton laevis*, Blumrich (3), p. 452 [non *Chiton rubicundus*, Thiele (48)].

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

Ob diese Mittelmeerart Risso's *Lepidopleurus corallinus* ist, mag zweifelhaft bleiben, da die Angabe elevationibus lateralibus bisulcatis nicht passt. Dann würde Costa's Name: *rubicundus* zur Geltung kommen und Philippi's: *pulchellus* synonym sein. Die von Blumrich untersuchte Art ist sicher die vorliegende. Diese ist nahe mit der vorigen verwandt, doch bedeutend kleiner; die Mittelfelder sind sehr deutlich längsgefurcht (Fig. 64), doch bleibt ein dreieckiges Mittelfeld glatt. Die Radula ist der der vorigen Art ähnlich (Fig. 65) mit schmaler, vorn verdickter Mittelplatte, deren Schneide nur durch einen Vorsprung angedeutet ist; die große Zwischenplatte besitzt keine Schneide; an der Hakenplatte findet sich eine breite, ganzrandige Schneide und ein großer innerer Flügel. Die Randschuppen sind von Blumrich näher untersucht. Die Färbung ist in der Regel rothbraun, zuweilen weiß marmorirt, einzelne Exemplare haben neben rothbraunen auch olivengrüne Schalentheile und andere sind ganz olivengrün (var. *phaseolina* Monterosato), ein Exemplar der Grube-schen Sammlung hat daneben ein weißes Schalenstück und am Rande weiße Bänder, so dass nach der Färbung keine Varietäten aus einander gehalten werden können.

Nuttallina (*Middendorffia*) *cinerea* (Poli).

1891. *Chiton Polii*, Blumrich (3), p. 438.
1893. *Nuttallina* (*Middendorffia*) *cinerea*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 283.
1893. *Middendorffia polii*, Thiele (50), p. 391, Taf. XXXII, Fig. 6 [Radula].

Da die Radula dazu ganz wohl stimmt, nehme ich *Middendorffia* als Untergattung von *Nuttallina* an. Die Randschüppchen habe ich in Fig. 66 dargestellt; die der Oberseite sind ziemlich doppelt so lang wie breit, deutlich in der freien Hälfte längsgefurcht, am Ende kurz zugespitzt, die an der Kante eben so breit und fast doppelt so lang wie die der Oberseite, mit deutlichen Längsfurchen, die der Unterseite klein, zugespitzt.

Da Pilsbry nur diese Art der Untergattung kennt, war es mir interessant, in der Berliner Sammlung eine zweite hierher gehörende Art aufzufinden; die Exemplare sind von Simroth bei S. Miguel (Azoren) aufgefunden, im Folgenden will ich sie kurz beschreiben.

Nuttallina (*Middendorffia*) *simrothi* n. sp.

Die mir vorliegenden Exemplare erreichen kaum 5 mm an Länge und etwa 2,5 mm an Breite, ihre Farbe ist ganz rosenroth oder in verschiedener Weise mit dunkelgrünen, großen Flecken oder mit kleinen braunen Streifen versehen, am Hinterrande der mittleren Schalenstücke

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

zuweilen zierlich gefleckt; die Innenseite ist weißlich. Eine Radialskulptur ist nicht wahrzunehmen, auch sind die Seitenfelder nur undeutlich abgesetzt; mit einer starken Lupe erkennt man eine ziemlich gleichmäßige Körnelung der Oberfläche. In Fig. 67 *a* habe ich das vorderste Schalenstück von der Innenseite dargestellt, woran man die acht Einschnitte erkennt, von den mittleren Schalenstücken das vierte (Fig. 67 *b*), welches die beiden Einschnitte und die ziemlich abgerundeten Apophysen zeigt, endlich das kleine hinterste Stück (Fig. 67 *c*, *d*) mit ziemlich gerade abgeschnittenen Apophysen und zehn Einschnitten; im Tegmentum sind die kleinen Löcher für die Ästheten wahrzunehmen. Ein Vergleich mit den Abbildungen Blumrich's und Pilsbry's von *Nuttallina* (*Middendorffia*) *cinerea* zeigt die große Ähnlichkeit der Form; auch die Randschüppchen (Fig. 68) sind ähnlich, doch sind sowohl die an der Kante, wie die der Unterseite schmaler. Auch die Radula ist der der genannten Art ähnlich (Fig. 69), die Mittelplatte vorn breit, hinter der deutlichen Schneide eingeschnürt, nach hinten zugespitzt, die Zwischenplatte mit kleiner deutlicher Schneide, seitlich schwach konkav, die flügellose Hakenplatte mit drei deutlichen, kurz zugespitzten Zähnen an der Schneide; Seitenplatte groß, mit abgerundeter, gekerbter Schneide.

Acanthochites fascicularis (L.) und *discrepans* (Brown).

Diese beiden Arten sind häufig verwechselt worden, doch können sie sehr leicht durch das von Pilsbry angegebene Merkmal unterschieden werden, dass die eine dichtstehende, runde, die andere weniger dichte, länglich eiförmige Körnchen auf der Schale besitzt. Die Verbreitung soll von beiden ungefähr dieselbe sein (Mittelmeer und nördlicher Atlantischer Ocean), doch habe ich aus dem Mittelmeer bisher nur die Art mit den runden, aus dem Kanal nur die mit den länglichen Körnchen beobachtet; ich kann daraufhin nun zwar nicht behaupten, dass die eine Art hier, die andere dort fehlt, aber sicherlich ist die eine von beiden sehr viel häufiger als die andere, und man muss bei früheren Angaben die unsichere Unterscheidung mit in Rechnung ziehen, so ist die von Blumrich untersuchte Art sicher nicht *fascicularis*, sondern *discrepans* im Sinne Pilsbry's. Aus diesem Grunde erscheint mir die Benennung der Art mit den länglichen Körnchen, welche ich nur vom Kanal kenne, als *fascicularis* L. einigermaßen zweifelhaft, da Linné Algier als Heimat angegeben hat, übrigens das einzige bestimmte Merkmal, das vielleicht zur Erkennung der Art verwendbar ist. Sollte sich herausstellen,

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

dass bei Algier nur die Art mit den runden Körnchen vorkommt, so würde diese wohl richtig als die LINNÉ'sche Art anzusehen sein und der Name *discrepans* unter die Synonymie von *fascicularis* fallen, wenn es feststeht, dass BROWN dieselbe Art vor sich gehabt hat, doch erscheint es mir wohl möglich, dass das von PILSBRY angegebene Kennzeichen gerade der anderen Art zukommt, also BROWN's *discrepans* die länglichen und LINNÉ's *fascicularis* die runden Körnchen besitzt. Die Färbung beider ist ungemein variabel, besonders dunkelgrün, röthlich oder violett und ganz unregelmäßig gefleckt.

PLATE's fleißige Bearbeitung der Chitonenanatomie (39) macht eine zusammenhängende Darstellung der letzteren von meiner Seite um so mehr überflüssig, als ich in den Hauptsachen mit ihm derselben Meinung bin, daher kann ich mich auf folgende Bemerkungen beschränken.

Die Gestaltung der Schale ist in dem von PILSBRY aufgestellten System bei Weitem die Hauptsache und darum ist sie von diesem Autor genau untersucht worden, dagegen ist der feinere Bau derselben noch recht wenig bekannt. Diese Lücke kann ich freilich hier nicht ausfüllen, doch habe ich ein paar Schliffe untersucht, um über die Unterschiede der Lepidopleuridenschale von der anderer Chitonen eine Vorstellung zu bekommen.

Vergleicht man einen Längsschliff durch den Seitentheil eines Mittelstückes von *Lepidopleurus cajetanus* (Fig. 70) und *Tonicella submarmorea*, so fällt vor Allem auf, dass im Bereich des Seitenfeldes beim ersteren einzelne Kanäle, welche den Ästheten entsprechen, die Schale von innen bis außen in ganzer Dicke durchsetzen, während bei der anderen die Löcher von den Ästheten nur in der Außenschicht (Tegmentum) und in einer Unterbrechung der Mittelschicht, die von einer Fortsetzung der Außenschicht ausgefüllt wird, sichtbar sind.

Es tritt hier also jedenfalls ein Bündel von Ästheten durch den seitlichen Einschnitt in die Schale und verläuft, durch die Innenschicht vom Körper getrennt, in dem bezeichneten Fortsatz des Tegmentums medianwärts und giebt als Zweige die Ästheten zur Oberfläche hin ab. So habe ich es auch ähnlich in Flächenschnitten durch das vorderste Schalenstück von *Chiton rubicundus* gesehen. Es tritt hier also gegenüber den Lepidopleuriden eine Vereinigung der Basaltheile der Ästheten zu Bündeln ein, welche wie Stämme als Zweige die einzelnen Ästheten entsenden und welche nicht gerade von innen nach außen ziehen, sondern am Rande oberhalb von der Innenschicht

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

in die Schale treten, doch treten nicht nur an den Einschnitten zwischen diese, sondern auch unmittelbar in das Tegmentum am Rande einzelne Ästheten oder kleinere Bündel von solchen ein, wie aus den kleinen Löchern hervorgeht, die man zuweilen am Rande des Tegmentums wahrnimmt.

Was die Schichten der Schale anlangt, so sind diese bei *Lepidopleurus cajetanus* nicht so scharf von einander abgesetzt, dass man eine so fundamental verschiedene Bildungsweise derselben annehmen müsste, wie beim Ostracum und Hypostracum der Molluskenschalen. Die innerste Schicht (Fig. 70 *I*) ist in der hinteren Hälfte des Schliffes schwach, während sie in der vorderen eine wulstförmige Verdickung bildet; diese Verdickung verläuft, wie die Innenansicht der Schale lehrt, in einem Bogen vom Ansatz der Apophyse medianwärts und nach hinten zu der mittleren Verbreiterung des hinteren Umschlagrandes.

Diese Innenschicht wird von Stäbchen gebildet, die im Ganzen senkrecht zur Oberfläche stehen. Darüber liegt eine ziemlich starke Schicht (Fig. 70 *II*), welche zwei gekreuzte Faserrichtungen erkennen lässt; sie ist an der Grenze der erhabenen Seitenfelder am stärksten. Die schräg nach vorn und außen gerichteten Stäbchen sind im vorderen Theile des Schalenstückes an den Enden gerade abgeschnitten und springen daher sägezahnartig in die außen angrenzende Schicht vor. Diese verhält sich im Bereich der Seitenfelder, wo sie von den Ästheten durchzogen wird, einfacher als im Mittelfelde, indem sie dort aus ziemlich langen, annähernd senkrecht zur Oberfläche gerichteten Stäbchen besteht (Fig. 70 *III*), hier bedeutend komplicirter ist, indem sie durch eine von vorn eindringende Schicht in drei Lagen getheilt wird. Inmitten dieser eingeschobenen Schicht (Fig. 70 *b*) liegen die Basalenden der Ästheten des Mittelfeldes, und von dieser centralen Platte gehen die Stäbchen, welche die Schicht zusammensetzen, nach oben und unten fiederförmig aus, so dass ihre Enden mehr oder weniger schräg nach hinten gerichtet sind. Ähnlich fiederförmig, nur umgedreht, mit den Enden schräg nach vorn gerichtet, sind die Stäbchen in der inneren Lage der Außenschicht (Fig. 70 *a*), welche sich mit der Mittelschicht an der Bildung der Apophysen zu betheiligen scheint. Der Bau der Außenlage (Fig. 70 *c*) ist mir nicht klar geworden, da die Schliffe hierfür nicht genügend dünn sind.

Bei *Tonicella submarmorea* erkenne ich in einem ähnlichen Schliff eine entsprechende Innenschicht, die auch hier hinter der Apophyse deutlich wulstförmig verdickt ist. Die starke Mittelschicht zeigt in

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

der Nachbarschaft der erwähnten Unterbrechung in ihrer Mitte als Ausgang für das Wachsthum eine Lage kleiner Körnchen und eine mehr oder weniger deutliche Radialstruktur, die von den Anwachsstreifen durchschnitten wird. Die letzteren sind von der Apophyse aus deutlich in die Innenschicht hinein zu verfolgen, woraus hervorgeht, dass diese mit der Mittelschicht gemeinsam gebildet wird. Der Fortsatz des Tegmentums, welcher die Unterbrechung der Mittelschicht ausfüllt, ist innen erweitert, und an diese Kanten schließt sich eine dünne, nicht weit reichende Lage, welche ähnlich der Mittelschicht von *Lepidopleurus cajetanus* zwei gekreuzte Fasersysteme erkennen lässt und welche hier nur einen kleinen Theil der Mittelschicht ausmacht. An diesen Kanten geht die Struktur des Tegmentums allmählich in die der Mittelschicht über, während das Tegmentum im Übrigen sich scharf gegen die unteren Schalentheile durch seine Pigmentirung und das Fehlen jeder Schichtung und Struktur absetzt; es scheint bedeutend reicher an organischer Substanz zu sein als die unteren Schalenschichten.

Danach sind die Schalenschichten der Chitonen, besonders der Lepidopleuriden, nicht so scharf von einander getrennt, dass man für sie ganz verschiedene Entstehung annehmen müsste, und ich halte sie jetzt nur für Differenzirungen in einer ursprünglich einheitlichen Cuticularbildung, welche durch Kalkeinlagerung zu einem festen Hautpanzer geworden ist. Dieser bedeckt die ganze Dorsalseite des Thieres, also auch den Kopf (Fig. 73), während das Notäum nicht dorsal, sondern seitlich dem Körper ansitzt, wie z. B. Plate's (39[1]) Fig. 16 deutlich erkennen lässt. Von den Lepidopleuriden nimmt insbesondere zu *Cryptochiton* und *Cryptoplax* hin das Notäum sehr bedeutend an Masse zu und die stärkere Muskulatur giebt den Randzähnen der unteren Schalenschichten ihre Entstehung, um an ihnen einen festeren Ansatz zu gewinnen. Bei *Cryptochiton* ist die Schale ganz zu einem inneren Skelet geworden. Im Übrigen will ich die dorsale Bekleidung der Chitonen hier nicht näher beschreiben, sondern nur einer Thatsache gedenken, die mir interessant erscheint und vereinzelt dastehen dürfte, nämlich dass die langen gebogenen Kalkspicula von *Callochiton doriae* in sehr tiefen Einstülpungen der Hypodermis gebildet werden (Fig. 71), aus denen sie vermuthlich später herausrücken, um schließlich mit ihren Basaltheilen in der Cuticula zu wurzeln, wenigstens weiß ich nicht, was diese Einstülpungen, in deren Grunde ich die chitinigen Basen von solchen Stacheln gesehen habe, sonst zu bedeuten haben. Kleinere Vertiefungen ent-

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

halten ja häufig die Jugendstadien von Stacheln (z. B. PLATE, 39[II], Fig. 299), doch sind die der genannten Art wesentlich größer und ziehen sich weit in das Notäum hinauf. Einen gewissen Gegensatz hierzu bilden die stacheltragenden Fortsätze von *Placiphorella*, die ich schon längst kannte, ehe sie von PLATE (39[III]) beschrieben wurden, so dass ich PLATE's Angaben bestätigen kann.

Die Saumstacheln werden wahrscheinlich eine gewisse Empfindlichkeit für Tastempfindungen vermitteln, besonders sensibel erscheint mir indessen der »Mantelsaum« oder die »Lateralfalte«, welche die Kiemenhöhle von der starken Cuticula des Notäums trennt, wenn auch natürlich nicht immer in gleichem Maße; hier liegen im Epithel, z. B. bei *Lepidopleurus cajetanus* zahlreiche schmale Zellen mit spindelförmigen Kernen, die ich als sensible Elemente ansehe. Zwar überzieht eine schwache Cuticula die Zellen, doch wird das kaum ein Grund sein, ihnen Tastempfindungen abzusprechen.

In der Kiemenhöhle der Lepidopleuriden finden sich kleine Sinneshügel, die ich als Seitenorgane bezeichnet habe (54); PLATE hat deren Vorhandensein bestätigt und will sie, wie mir scheint, ohne jeden Grund für eine specielle Erwerbung der Gruppe halten, während ich in ihnen vielmehr ein ursprüngliches Verhalten sehe, das den höheren Chitonen verloren gegangen ist, vielleicht in Folge des Überganges in tieferes Wasser. Auch sonst finden sich theils vor, theils hinter den Kiemen, theils am Grunde und an der Seite des Vas efferens derselben sensible Epithelstellen, die man ohne genügenden Grund als Osphradien bezeichnet und als Homologa der SPENGEL'schen Organe von Conchiferen angesehen hat. Vielleicht ist in der Kiemengegend unter dem Notäum ursprünglich ein zusammenhängender Streifen von Sinnesepithel vorhanden gewesen, der sich nach Ausbildung der Kiemen theilweise rückgebildet hat, so dass er jetzt nur an einzelnen Stellen, bald hier bald dort erhalten ist.

Bezüglich des Nervensystems scheint es mir nicht zweifelhaft zu sein, dass die Form mit zahlreichen Lateropedalkonnektiven als die ursprüngliche anzusehen und bei Vergleichen mit Nervensystemen anderer Thiergruppen allein zu berücksichtigen ist.

In der Fortsetzung dieser Konnektive gehen von den Lateralsträngen in der Regel Nerven zum Notäum ab, während die Kiemen wohl ursprünglich ihre eigenen Innervirungscentren gehabt haben, wie das Vorkommen kleiner Ganglien neben den Lateralsträngen von Lepidopleuriden vermuthen lässt, daher halte ich die Mantelnerven für die ursprünglichsten und die Lateralstränge in der Hauptsache

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

für das Innervirungscentrum des Notäums, die Kiemen und ihre Nerven dagegen für eine sekundäre Bildung.

Die vorderen Buccalganglien (Fig. 72 *gba*) liegen meist ganz in der Nähe des oberen Schlundringes, bei *Callochiton doriae* sind sie mit ihm sogar verwachsen. Wenngleich das ein vereinzelter Fall ist, erscheint es mir doch nicht unmöglich, dass hier sich ein primitiver Zustand erhalten hat, etwa ähnlich wie die doppelte Keimdrüse von *Nutallochiton hyadesi*, denn ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass phylogenetisch sich diese vorderen Buccalganglien vom Schlundringe abgelöst haben, während die hinteren Knoten (Fig. 72 *gb*) aus dem Epithel des Stomodäums entstanden sein dürften. Beide Paare sind durch Konnektive (Fig. 74 *bcm*) mit einander verbunden und vom vorderen Paar gehen die Konnektive (Fig. 74—76 *bc*), welche ziemlich dicht unter dem Epithel etwa an der Grenze des Lippentheiles verlaufen, nach hinten zum unteren Schlundring.

Interessant ist auch die Thatsache, dass die Hinterenden der hufeisenförmigen Kopffalte von den Lateralsträngen nach ihrer Abtrennung vom Schlundringe innervirt werden, wie ich bei *Lepidopleurus cajetanus* beobachtet habe.

Dass Haller's Magenganglien nicht existiren, ist nach den übereinstimmenden Angaben der neueren Untersucher zweifellos. Durchaus unklar dagegen erscheint mir die Frage, von welchen Theilen des Nervensystems der Mitteldarm und die Urogenitalorgane versorgt werden, denn Plate hat darüber weiter nichts als Vermuthungen geäußert; jedenfalls ist es nicht bewiesen, dass die Lateralstränge diese Eingeweidenerven abgeben.

Etwas näher will ich auf das Verhalten des Vorderdarmes eingehen, da mir hier im Vergleich mit anderen Mollusken recht primitive Verhältnisse vorzuliegen scheinen. Ich habe zur Illustration derselben, die im Wesentlichen in der ganzen Gruppe gleichartig sind, einige Längs- und Querschnitte (Fig. 72—79) abgebildet.

Eins der interessantesten Organe der Mundhöhle ist das Subradularorgan, welches ich in Fig. 73 in vorgestrecktem, in Fig. 72 in zurückgezogenem Zustande dargestellt habe. Es ist nur bei Chitonen in dieser Weise entwickelt und kann hier als eine sensible Unterzunge angesehen werden, die vielleicht eine Geschmacksempfindung vermittelt, während für bloße Tastempfindungen wohl die Umgebung der Mundöffnung und besonders die Kopffalte hinreichend empfindlich sein dürfte. Plate hat eben so wenig wie ich eine solche Drüse aufgefunden, wie sie Haller unter dem Subradularorgan gesehen

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

haben will; dieses wird dagegen von drüsigem Epithel, das den hinteren Theil des Subradularsackes auskleidet, umgeben und durch dessen Sekret vor Verletzungen bei Bewegungen der Zunge geschützt.

Die Mundhöhle wird zwar vor und hinter der äußeren Öffnung von einem cuticularisirten Epithel (Fig. 74—76) bekleidet, doch fehlt noch ein aus Stäbchen zusammengesetzter Kiefer, wie er für die ältesten Gastropoden charakteristisch ist. Dieses cuticularisirte Epithel ist sehr hoch und gegen das niedrige Epithel an den Seitenwänden der Mundhöhle ganz scharf abgesetzt; ein ähnliches hohes Epithel liegt auch der Mundöffnung gegenüber an der Unterseite der Zunge.

Vorn über der Zunge liegen die bei kleineren Chitonen ganz einfachen (Fig. 74 *sm*), bei größeren mehr oder weniger gefalteten Säcke, die Plate als Speicheldrüsen bezeichnet. Wenn schon die meist einfache Form und die deutlich muköse Beschaffenheit der Drüsenzellen gegen diese Auffassung spricht, so ist es ganz besonders der Vergleich mit den niedersten Gastropoden, der beweist, dass diese Säcke nicht Speicheldrüsen, sondern drüsige Ausbuchtungen der Mundwand vorstellen, wie sie neben den Speicheldrüsen den Rhipidoglossen ganz allgemein zukommen, ich muss daher durchaus dabei bleiben (54), dass die Chitonen keine Speicheldrüsen haben.

Plate's »Pharynxdivertikel« kann ich bei *Callochiton doriae* nur in einer vorderen Erweiterung der Ausführungsgänge der Zuckerdrüsen erkennen und zwar des seitlichen Theiles dieser Gänge, die durch eine Längsfalte getheilt sind (Fig. 74, 75 *gi*), wie wir sehen werden; von *Lepidopleurus cajetanus* sagt Plate freilich (39[II], p. 93): »Nach hinten gehen diese Divertikel in den Ausführgang der Zuckerdrüsen über, indem ihre ventrale Grenzwand zu der hohen Längsfalte der letzteren wird.«

Die Zungenknorpel der Chitonen stimmen darin überein, dass sie zum größten Theil durch die eigenthümlichen Blasen (Fig. 74—79 *kb*) eingenommen werden, während das eigentliche Knorpelgewebe nur in der vorderen Hälfte größere Massen bildet. Solche schließen sich hier beiderseits an die Blasen an und zwar so, dass diese dorsalwärts die Knorpelstücke überragen. Von diesen trägt das kleinere seitliche regelmäßig einen dorsalen Zipfel (Fig. 75 *kn* rechts) und über diesem, getrennt von ihm, findet sich unter den Seitentheilen der Radula in der Regel ein kleiner accessorischer Knorpel (*kn,*). Das mittlere Knorpelstück verschwindet nach hinten hin völlig und auch das seitliche, das aber allmählich unter die Blase herabrückt, verschwindet oder zieht sich doch ganz dünn aus (Fig. 78); im letzteren

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

Falle verbindet es sich mit einem hinteren Knorpelstück (Fig. 79), welches das Hinterende der Blase umgiebt. Bei *Lepidopleurus* finde ich unter dem Epithel, das den vorderen, ventralen Theil der Mundhöhle bekleidet, eine Knorpelschicht, die sonst fehlt.

Die Radula ist durch die Rückbildung der Schneiden an den Randplatten ausgezeichnet, von denen nur die dritte, die ich als Seitenplatte bezeichnet habe, in der Regel eine Schneide trägt, doch kann auch diese verschwinden, so bei *Callochiton* und *Cryptochiton*.

Es sind also von den 17 Platten jeder Querreihe zumeist nur sieben mit Schneiden versehen und von diesen überragt jederseits diejenige, die ich als Hakenplatte bezeichnet habe, alle anderen so bedeutend, dass sie schließlich die einzig funktionirende bleibt und daher sehr groß wird, während die drei zwischen den beiden Hakenplatten gelegenen Platten gleichfalls ihre Schneiden einbüßen (*Schizochiton*, *Cryptochiton*).

Mir scheint, dass man die Gestaltung der Radula sehr gut für die Phylogenie der Chitonen mit verwenden kann. Ich würde zum Ausgang eine ähnliche Form nehmen, wie die von *Lepidopleurus algesirensis* mit dreizähniger Hakenplatte ohne inneren Flügel; durch Rückbildung kann schon in der Gattung die Hakenplatte einen oder zwei ihrer Zähne verlieren, doch geht die dreizähnige Hakenplatte auf die Ischnochitonen über und erhält sich in verschiedenen Entwicklungsreihen bis zu *Cryptoplax* und *Cryptochiton*; bei anderen Ischnochitonen erhält sie einen inneren flügelförmigen Anhang, verliert nicht selten einen ihrer Zähne, seltener auch den zweiten und kann durch Verschwinden des Einschnittes eine breite abgerundete Schneide erhalten. In dieser Form geht sie in die Reihe der echten Chitonen über und kann hier am Ende dieser Reihe sich wiederum zertheilen, wie es bei *Lucilina* (= *Toniciopsis*) und *Schizochiton* der Fall ist, wo sie vier Zähne besitzt.

Eigenthümlich ist die Ausmündungsart der »Zuckerdrüsen«. Verfolgt man die neben dem eigentlichen Schlunde gelegenen und von ihm durch ein paar Falten getrennten »Divertikel« (Fig. 74, 75 *gi*) nach hinten, so sieht man zwar, dass sie in die Zuckerdrüsen hineinführen, doch sind sie nur ein Theil der Ausführungsgänge derselben, wie man aus Fig. 78 erkennt, da hier durch die Muskelbündel (*ms*) der Schlund, wie er in Fig. 76 sichtbar ist, in drei Theile getheilt wird, von denen die beiden seitlichen gleichfalls in die Zuckerdrüsen hineinführen. Die Längsfalte setzt sich auch in diese hinein fort (Fig. 79).

Plate scheint über die Beschaffenheit des Epithels in diesen

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

Drüsen nicht recht klar geworden zu sein, indem er bald das Vorkommen von Stützzellen angab, bald nur eine Zellart fand. In meinen Präparaten, die zum Theil von wenig gut konservirten Thieren herrühren, kann auch ich nicht immer das Verhalten dieses Epithels klar erkennen, doch ist in manchen Fällen ganz sicher, dass nur eine Zellart darin vorkommt und Stützzellen fehlen. Da nun in diesem Bau sich schwerlich die Arten wesentlich unterscheiden werden, so halte ich mich für berechtigt, das Vorhandensein von Stützzellen, wie solche z. B. in den Schlundsäcken (Plate's Speicheldrüsen) zwischen den Drüsenzellen liegen, in den Zuckerdrüsen der Chitonen nachdrücklich zu bestreiten, wozu ich auch Gründe aus dem Vergleich mit den Gastropoden entnehme.

Diese Zuckerdrüsen sind demnach vom Bau der entodermalen Drüsen, die Schlundsäcke vom Bau der ektodermalen, daraus kann man schließen, dass zwischen beiden die Grenze des Stomodäums verläuft. Durch die Abschnürung der Zuckerdrüsen durch die Muskelbündel sind hier deren Vorderenden weit nach vorn verschoben, dagegen bin ich der Ansicht, dass das Stomodäum im Ösophagus sich bis in die Nähe des Magens erstreckt, so weit das hohe Epithel darin reicht, so dass es sich in der Mittellinie weit nach hinten ausdehnen würde. Es sind allerdings diese Verhältnisse hier bei Weitem nicht so klar, wie wir es bei den ältesten Gastropoden sehen werden, doch erstreckt sich auch bei diesen das Stomodäum in der Mitte eine Strecke weit in den entodermalen Antheil hinein.

Wo zwischen den Muskelbündeln, besonders in den Seiten des Körpers größere Lücken sind, werden diese von einem mehr oder weniger reichlichen Parenchym ausgefüllt, das aus rundlichen, blasigen Zellen besteht, deren Zellleib häufig ähnliche Körnchen enthält wie in den Chloragogenzellen der Solenogastren, wie denn auch sonst ähnliche Elemente bei Mollusken häufig in großer Menge theils als wandernde, theils als festliegende Zellen vorkommen, die mehr oder weniger sicher exkretorische Funktion haben.

Haller's Darstellung von einer ventral von der Keimdrüse und dem Pericardium vorhandenen »sekundären Leibeshöhle« ist eben so kühn wie unhaltbar, da hier zwischen den Eingeweiden zweifellos nur Bluträume zugegen sind. Hin und wieder sieht man an der Außenwand der Eingeweide sowie an der freien Fläche der Muskeln flache Bindegewebszellen, unter Anderem auch an der Außenseite der Nieren, wo doch nach Haller die sekundäre Leibeshöhle nicht hindringen soll, so dass es ganz ausgeschlossen ist, dass diese Zellen

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

die Auskleidung einer sekundären Leibeshöhle darstellen, deren Herkunft phylogenetisch auch ganz unerklärlich sein würde.

Phylogenetisch weist die große Mehrzahl der Charaktere darauf hin, dass die Lepidopleuriden (= *Holochiton*, P. Fischer) den ursprünglichsten Typus der Chitonen darstellen. Plate (39[III], p. 522) hat neben einer großen Zahl primitiver Merkmale auch einige »specielle Charaktere« der Lepidopleuriden angenommen, die mir großentheils recht zweifelhaft erscheinen, so dürften die Seitenorgane vielmehr primitiv sein, auch von den Kiemenganglien ist mir das durchaus nicht unwahrscheinlich; auch dass »der innere nicht drüsige Abschnitt des Oviduct sehr groß ist und die ganze Leibeshöhle durchsetzt«, erscheint mir als primitives Verhalten, denn dieser innere Abschnitt dürfte als Fortsatz des Oviductes gegenüber dem drüsigen Theile, der vom Ektoderm herstammt, anzusehen sein, und es erscheint mir sehr wahrscheinlich, dass ursprünglich die Eileiter von innen sich bis an die Oberfläche erstreckt haben und erst allmählich durch äußere drüsige Einstülpungen ersetzt und zurückgedrängt worden sind; je weiter diese gegen die Keimdrüse vordringen, desto höher stehen sie phylogenetisch.

Vergleich zwischen Solenogastren und Chitoniden.

Bei einem Vergleiche zwischen zwei Thiergruppen ist es das Erste und Wichtigste, die Homologien der Körpertheile festzustellen. Während die Chitoniden durch ihr Notäum, das durch die Kiemenrinne vom söhligen Fuße getrennt ist, sowie durch den abgesetzten Kopf, Anhalt genug für eine Unterscheidung von Körperabschnitten gewähren, ist an dem im Querschnitt rundlichen Körper der Solenogastren äußerlich nur die medio-ventrale Flimmerrinne unterscheidbar, welche in zahlreichen Fällen ein Fältchen enthält. Da dieses Fältchen nach seiner Lage eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Chitonenfuße zeigt, so hat man sich beeilt, diese Ähnlichkeit im Sinne einer Homologie zu deuten. Daraus folgte dann unmittelbar, dass die Rinne der Solenogastren der Kiemenhöhle der Chitoniden homolog sein musste. Weiter wurde daraus, dass in manchen Fällen die Ventralrinne der Solenogastren hinten sich in die Kloake hinein fortsetzt, während die letztere bei *Chaetoderma* zwei Kiemen enthält, welche denen der Chitonen äußerlich ähnlich sind, geschlossen, dass Flimmerrinne und Kloake zusammengehören und gemeinsam der Kiemenrinne der Chitonen homolog sind. Dafür schien auch der Gegensatz zwischen

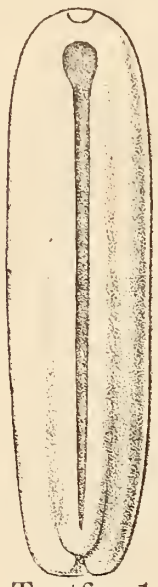
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem Flimmerepithel in diesen Höhlen zu der spiculaführenden Cuticula auf der übrigen Oberfläche zu sprechen.

Hubrecht und Pelseneer (33) sind die Hauptvertreter dieser Ansicht, nur hat Letzterer die Verhältnisse bei den Solenogastren für die modificirteren erklärt, während der Erstere sie für primitiver hielt als die von Chitoniden.

Dem gegenüber hat schon Claus Bedenken geäußert, dass der muskulöse Molluskenfuß dem Fältchen der Solenogastren entspräche, und von der »Verdickung« der Längsmuskelschicht neben der Rinne gemeint, dass sie »als rudimentäre Fußbildung betrachtet werden könnte« (Lehrbuch der Zoologie, 4. Aufl., p. 564). Ich habe dann darauf hingewiesen, dass nach der Lage der Längsnervenstämme dem Fuße der Chitonen der ventrale Hautmuskelschlach homologisirt werden müsse, während die mediane Rinne der Sohle entsprechen würde (49, p. 510).

Betrachten wir nun die Sache näher und berücksichtigen wir zunächst die Ausdehnung der Bauchrinne! Vorn fängt diese durchaus konstant mit einer Erweiterung in einiger Entfernung hinter der Mundöffnung an und verläuft in den meisten Fällen bis in die Nähe der Kloakenöffnung, ohne mit dieser unmittelbar zusammenzuhängen, nur ausnahmsweise setzt sie sich in diese hinein fort. Es dürfte als Regel und zugleich als primitives Verhalten die Trennung der Flimmerrinne von der Kloake anzunehmen sein, etwa so, wie es bei *Neomenia grandis* vorliegt, während durch Einziehung der Umgebung der Kloakenöffnung sekundär in vereinzelten Fällen eine Verbindung zu Stande kam, was hauptsächlich mit Ausbildung der analen Stachel- oder Hakenbündel zusammenhängen mag, welche bei der Kopulation mitwirken dürften und welche häufig mehr oder weniger stark in die Kloakenmündung eingezogen werden können.



Textfig. 1.

Textfig. 2.

Die Mantelhöhle der Chitoniden beginnt dem gegenüber vorn stets über dem Kopfe und verläuft an den Seiten in der Gegend der Lateralstränge bis zur Analöffnung, welche stets in derselben gelegen ist. Es ist durchaus willkürlich und darum unstatthaft, die Verlängerung der Ventralrinne von Solenogastren, um ihre Homologie

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

mit der Mantelhöhle der Chitonen zu erklären, nach vorn bis über den Kopf anzunehmen.

Vergleicht man nach nebenstehender Figur die Ventralansicht von *Neomenia grandis* und *Lepidopleurus cajetanus* (Fig. 1, 2), so ergiebt sich sofort die vollkommene Übereinstimmung in der Ausdehnung der Fußsohle des letzteren mit der Flimmerrinne der ersteren.

Während also die Ausdehnung dieser Rinne nicht für ihre Homologie mit der Mantelhöhle der Chitonen spricht, ist als ferneres Hauptmerkmal der ersteren zu betonen, dass sie zahlreiche Drüsenzellen enthält, welche in ihrer ganzen Länge und Breite zwischen den Epithelzellen ausmünden; bei vollständigster Ausbildung ist eine vordere Mucusdrüse von der viskösen Längsdrüse unterschieden. Wo ist denn etwas Entsprechendes in der Mantelhöhle der Chitonen vorhanden? Man könnte zwar an die drüsigen »Krausen« denken, die zuweilen vorkommen, aber deren Homologie mit den Rinnendrüsen der Solenogastren ist denn doch zu unwahrscheinlich, um bisher ernstlich in Erwägung gezogen zu sein. Pelseneer hat sogar ausdrücklich die Fußdrüsen der Gastropoden als homolog mit den Rinnendrüsen betrachtet und in der That ist die Übereinstimmung so groß, dass an dieser Homologie nicht gezweifelt werden kann, nur hat Pelseneer eine Kleinigkeit dabei übersehen, dass nämlich die Fußdrüsen der Gastropoden in die Fußsohle ausmünden, aber nicht in die Kiemenhöhle, was bei seiner Homologisirung doch anzunehmen wäre. Die Sohlendrüsen sind bei Chitonen meistens schwach ausgebildet und im Epithel gelegen, trotzdem kann man nicht wohl bezweifeln, dass auch die Drüsen nur im Sinne einer Homologie der Bauchrinne von Solenogastren mit der Fußsohle der Chitonen verwerthet werden können.

Wir haben gesehen, dass der Fuß der Chitonen eine starke Muskulatur enthält, die größtentheils aus den Transversalmuskeln besteht, die von der Schale zur Sohle herabziehen, in der Mitte fehlen Längsfasern völlig. Als obere Grenze des Fußes kann man hauptsächlich die queren Muskelzüge und an den Seiten ungefähr die Lateralstränge ansehen.

In der Falte der Solenogastren fehlt dagegen jede Muskulatur, ihr Inneres ist von Bindegewebe mit den Ausführungsgängen der Drüsenzellen und einigen Nervenfasern, die zu den epithelialen Sinneszellen verlaufen, erfüllt. Giebt es wohl einen größeren Gegensatz, als die ungeheure Fußmuskulatur der Mollusken und die von Muskeln völlig entblößte Falte der Solenogastren? Wer über das Wesen des

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

Molluskenfußes auch nur oberflächlich nachdenkt, müsste sich wohl sagen, dass eine Homologie mit jenem Fältchen unmöglich ist, mag man nun, wie Hubrecht, das letztere für einen Anfang von Fußbildung oder, wie Pelseneer, für einen Rest eines sich rückbildenden Fußes ansehen.

Eine ernsthafte Vergleichung der Muskulatur von Solenogastren und Chitonen ist bisher noch gar nicht unternommen und eine solche ist recht schwierig, da die Muskulatur in beiden Gruppen ungemein verschieden ist. Ich will indessen erst weiterhin einen solchen Vergleich durchzuführen versuchen und hier nur erwähnen, was für die Frage nach der Homologie des Fußes von Bedeutung ist. Wir werden auch bei Solenogastren 1) die Transversalmuskeln, die zur Bauchseite herabziehen, 2) die ventralen Quermuskeln und 3) das Fehlen von Längsmuskeln über der Bauchrinne zu berücksichtigen haben, Merkmale, die ich soeben vom Chitonenfuße hervorgehoben. So werden wir nicht umhin können, für das Homologon des letzteren bei den Solenogastren den Körpertheil anzusehen, der bis zu den ventralen Quermuskeln reicht und der vom ventralen Theile des Hautmuskelschlauches und dem entsprechenden Theile der dorsoventralen und lateroventralen Transversalmuskeln gebildet wird. Eins der auffälligsten Merkmale ist jedenfalls das regelmäßige Fehlen der Längsmuskeln sowohl über der Bauchrinne der Solenogastren wie auch in der Mitte des Chitonfußes, wodurch wiederum die Homologie der ersteren mit der Sohle des letzteren bewiesen wird.

Da die Muskulatur im Fuße der Chitoniden um Vieles stärker entwickelt ist als bei den Solenogastren, so sind die Theile bedeutend vergrößert; vor Allem wird man die ventralen äußeren Längsmuskeln, die zuweilen deutliche Kanten bilden, mit den Seitentheilen des Fußes vergleichen dürfen, dieselben werden sich weiter seitlich und dorsal ausgedehnt haben bis zur Insertion der ventralen Quermuskeln und bis in die Nähe der Lateralstränge.

Um schließlich auch der Innervirung zu gedenken, sei daran erinnert, dass die Pedalstränge der Chitonen einerseits das Epithel der Sohle, andererseits die Fußmuskulatur versorgen, während die Ventralstränge der Solenogastren nicht allein das Epithel der Flimmerrinne, sondern auch die ventrale Muskulatur innerviren, woraus immer von Neuem die Homologie der Rinne mit der Fußsohle, der ventralen Körpermuskeln mit den Fußmuskeln der Chitonen geschlossen werden muss.

Der einzige Grund, der gegen diese Homologie spricht, ist die

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

Ausdehnung der Cuticula, und dieser Grund bedarf somit der Erwägung. Nicht nur die Chitoniden, sondern die Mollusken überhaupt haben unzweifelhaft ursprünglich eine rein dorsale Cuticula besessen, die allmählich durch Kalkeinlagerung zur Schale erhärtete, denn die Ventralseite der Mollusken entbehrt stets der Schalenbildungen (woran dadurch nichts geändert wird, dass die Mantellappen mit der Schale den Körper ventral umwachsen können, indem dann die Mantelhöhle die morphologische Ventralseite darstellt). Die Urformen müssen flache Thiere gewesen sein, deren Ventralseite dem Boden angeschmiegt war. Nahm der Körper aber einen rundlichen Querschnitt an, wie es außer den Solenogastren bei Chätopoden, Nematoden und anderen »Rundwürmern« der Fall ist, und gingen die Thiere außerdem zu einer Lebensweise über, welche die Bauchseite ungeschützt ließ, so setzte sich die Cuticularisirung auch über die Ventralseite fort, wie es ja bei den genannten Würmern der Fall ist. Nur die ventrale, retraktile Rinne, die bei Solenogastren wie bei manchen Anneliden vorkommt, blieb von der Cuticularisirung ausgeschlossen, wahrscheinlich hauptsächlich wegen der Drüsen, die wohl eine wichtige Bedeutung bei der Ortsbewegung haben.

In Bezug auf die Körperbedeckung verhalten sich demnach die Solenogastren ganz anders als die Mollusken und ähnlich wie die Polychäten, da die Mollusken nur dorsale Verhärtungen, Solenogastren und Polychäten solche um den ganzen Körper erzeugen. Darin liegt ein schwerwiegender Grund für die Annahme, dass die Mollusken von flachen, niedergedrückten Thieren abstammen, diesen Schluss möchte ich hier nicht unterdrücken, werde aber später ausführlich darauf eingehen.

Ich glaube, dass hiernach ein Zweifel an der Homologie der Ventralrinne der Solenogastren mit der Fußsohle der Chitonen ausgeschlossen werden kann. Nimmt man ferner mit mir an, dass die Vielzahl der Fältchen bei *Neomenia* ein ursprüngliches Verhalten ist — und auch das ist ein Grund gegen die Homologie mit dem Chitonfuße, da hier ja zahlreiche »Füße« vorliegen würden — so erhält man den außerordentlich naheliegenden Vergleich der Fältchen mit den Längsfalten in der Byssushöhle der Lamellibranchien, die ja der Fußsohle der Gastropoden und Chitonen vollkommen homolog ist, und mit den Falten an der Sohle von *Ianthina* (51[III] p. 645, Fig. 17, 21).

Es entsteht nunmehr die Frage, wenn die Flimmerrinne der Solenogastren nicht der Kiemenhöhle von Chitonen entspricht, wie verhält es sich alsdann mit der Kloakenhöhle, ist sie allein der

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

Kiemenrinne der Chitonen homolog? Dafür spricht allein das Vorkommen zweier Kiemen in dieser Höhle von *Chaetoderma*, denn die Kiemenfältchen von *Neomenia* und *Paramenia* wird wohl Niemand den Kiemen der Chitonen vergleichen wollen. Da nun aber von mir ausführlich nachgewiesen ist, dass *Chaetoderma* die höchst differenzirte Form unter allen bekannten Solenogastren ist, so müssen auch dessen Kiemen als ganz specielle Erwerbung angesehen werden, zumal sie ja eine ganz eigenartige Muskulatur enthalten, auch ihre Lage zu den Kloakengängen verschieden ist von der Beziehung der Mollusken-Ctenidien zu den Nephridialöffnungen, und ihre Homologie mit Kiemen von Chitoniden, wie auch mit denen der Conchiferen, ist auszuschließen. Es spricht im Übrigen nicht das Geringste dafür, dass die Kloake der Solenogastren ein Rest einer solchen seitlichen Längsrinne ist, wie sie die Kiemenhöhle der Chitonen darstellt, und eben so wenig kann sie als Homologon der Kiemenhöhle von Gastropoden, auf deren Erörterung ich später einzugehen gedenke, angesehen werden, mit der sie noch eher eine oberflächliche Ähnlichkeit besitzt.

Ich halte die Kloake für eine ganz ähnliche Bildung wie die der Rotatorien: eine ektodermale Einstülpung in der Analgegend, die zumeist außer dem Ende des Darmes auch die Mündung der Geschlechtsgänge enthält und deren Wandung zuweilen — vielleicht sogar ursprünglich — hohle Fältchen bildet, welche der Respiration dienen. Ausnahmsweise münden die Geschlechtsgänge direkt nach außen, so dass dann die ektodermale Höhle nur einen erweiterten Enddarm darstellt.

Diesen Betrachtungen über die Homologie der Körpertheile muss ich noch hinzufügen, dass ein Homologon des Notäums der Chitonen, dieser von einer komplicirten Muskulatur erfüllten Falte, welche den Körper im Bereiche der Lateralstränge umzieht und ausschließlich von diesen innervirt wird, bei Solenogastren fehlt, da bei ihnen im Bereiche der Lateralstränge kein Fortsatz vorhanden ist und der Hautmuskelschlauch ohne jede Unterbrechung oder Veränderung bis in die Nähe der Bauchmitte herabzieht.

Das führt mich weiter zur Erörterung der Körperbedeckung, da gerade das Notäum jene mit Kalkstacheln oder -Platten durchsetzte Cuticula trägt, welche der von Solenogastren so ähnlich ist, dass man hierin einen Hauptgrund ihrer Verwandtschaft erblickt hat.

Gegen Pruvot's Ansicht, dass bei Solenogastren eine dünne Cuticula mit schuppenförmigen Kalkkörpern primitiver ist als die

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

starke Cuticula von *Proneomenia* mit nadelförmigen Einlagerungen, ist im Allgemeinen kaum etwas zu sagen und sie könnte beim Vergleiche mit den Schuppen auf dem Notäum der Lepidopleuriden noch an Wahrscheinlichkeit gewinnen, indessen wird meines Erachtens gegen das primitive Verhalten der Körperbedeckung von *Neomenia* kaum ein triftiger Grund zu finden sein und man kann zum Vergleich mit deren Spicula auf die Borsten der Polychäten hinweisen, während *Ismenia ichthyodes*, deren Schuppen am meisten denen der Lepidopleuriden ähnlich sind, wohl kaum besonders primitiv und somit nicht näher als *Neomenia* mit den Chitonen verwandt sein dürfte.

Die verschiedenen Formen der Kalkgebilde in den Gattungen und Arten der Solenogastren will ich nicht zusammenstellen, sondern nur die Differenzirungen derselben auf den Körpergegenden betrachten. Im Ganzen sind solche Differenzirungen sehr geringfügig. Bei den gekielten *Neomenia*-Arten enthält der Dorsalkiel eigenthümlich lanzenförmige, im Querschnitt halbrinnenförmige Gebilde neben den einfachen Stacheln der übrigen Oberfläche, bei *Paramenia* sind zwischen den gewöhnlichen Stacheln, besonders auf der Dorsalseite hakenförmige Gebilde eingestreut, häufig finden sich neben der Ventralrinne etwas abweichend geformte Körper, die immer abstehen und die zurückgezogene Rinne schließen, wie bei *Ismenia*, *Myzomenia*, auch *Proneomenia*-Arten, bei *Chaetoderma* werden die Schuppen nach hinten hin größer. Differenzirungen im Gebiete der Lateralstränge fehlen ganz.

Bei Chitoniden findet sich dagegen eine entsprechende Cuticula mit Kalkkörpern, wie erwähnt, wenigstens bei allen ursprünglicheren Formen, ausschließlich auf dem von den Lateralsträngen innervirten Notäum. Schon bei den primitivsten Gattungen sind hier regelmäßig folgende Spiculaformen unterschieden:

1) am Rande eine Reihe meist keulenförmiger, stets abstehender, solider Gebilde;

2) auf der Unterseite dünne Schüppchen, die stets mit ihrem äußeren Theile nach dem Rande hin und von der Kiemenhöhle abgerichtet sind;

3) auf der Oberseite stärkere und meist größere Schuppen, deren Oberfläche bei Lepidopleuriden und Ischnochitoniden mit Längsleisten versehen sind, ihr äußerer Theil ist stets dorsalwärts gerichtet, meistens gekrümmt;

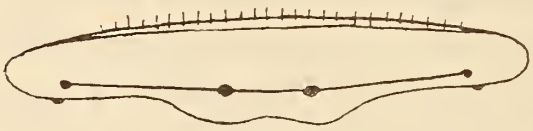
4) Gruppen von meist keulenförmigen Körpern auf der Oberseite

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

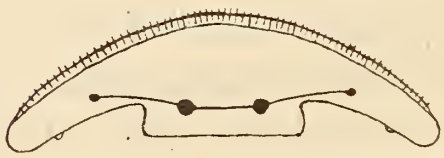
zerstreut. Diese sowie die Randstacheln sind beweglich (wenn auch nicht willkürlich) eingelenkt und dürften eine Tastempfindung vermitteln.

In welcher Weise sind diese Differenzirungen, zu denen die Ausbildung der festen Kalkschale hinzukommt, entstanden und wie hat man sich überhaupt die Entstehung des Notäums der Chitonen zu denken?

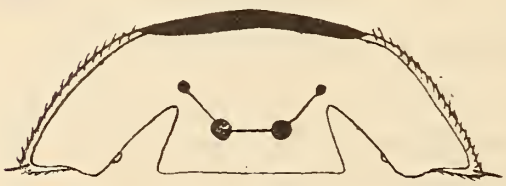
Ich habe mir darüber diese Meinung gebildet: Wie bei allen echten Mollusken, den Conchiferen, dürfte die Cuticula, die hier durchweg, wie bei Solenogastren (*Neomenia*), mit gleichartigen Kalkstacheln, vermuthlich in radiärer Richtung durchsetzt war, rein dorsal gewesen sein. Die Grenze gegen das ventrale, flimmernde Epithel hat demnach der Seitenrand des ursprünglich scheibenförmigen Thieres gebildet (Textfig. 3). Bei den Chitonen wird diese Grenze durch die »Lateralfalte« gebildet, diese halte ich daher für das Äquivalent des ursprünglichen Körperrandes. Während sich allmählich der Rücken stärker emporwölbte, neigte sich der Seitenrand abwärts bis zur Berührung mit dem Boden (Textfig. 4). Weiterhin wulstete sich durch eine Muskelmasse der außerhalb vom ursprünglichen Seitenrande gelegene Theil auf und nahm allmählich die Form einer Kante an, so dass nun ein sekundärer Körperrand entstand (Textfig. 5). Dazu stimmt nicht nur die geringe Entwicklung des Notäums bei den Lepidopleuriden im Vergleich zu den höheren Chitonen, sondern auch der Verlauf der Nerven, welche direkt nach der Lateralfalte hin gerichtet sind. Dass die Lateralfalte bei den ältesten Formen besonders groß gewesen ist, braucht durchaus nicht angenommen zu werden, noch weniger sehe ich aber ein, warum sie bei denselben fehlen soll, wie Plate annimmt. Mit ihrem ursprünglich jedenfalls sensiblen Epithel macht die Falte sicherlich weit eher den Eindruck eines ursprünglichen Randes als die Kante des Notäums.



Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.

Textfig. 3—5. Entwicklung des Notäums der Chitonen. Schematische Querschnitte.

Durch diese sekundäre Kantenbildung war der Anstoß zur Differenzirung der Spicula gegeben; indem die Ventralfläche der Kante

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

sich dem Boden anlegte, wurden die hier befindlichen Spicula veranlasst, aus der radiären in eine annähernd tangentiale Lage überzugehen; da sie ihre Spitzen seitwärts richteten, so standen die gerade auf der Kante gelegenen frei ab und erhielten dadurch eine besondere Bedeutung für eine Vermittelung von Tastempfindung. Die obere Fläche der Kante wurde, als erst die Kalkstacheln Schuppenform angenommen, durch diese besser bedeckt, indem sie sich dorsalwärts neigten und ihre gewölbte Fläche nach außen wendeten; diese Neigung bildet ja auch die Fortsetzung der ventralen und ist mit durch diese beeinflusst.

Während so der muskulöse Seitenrand genügend durch die ursprüngliche Cuticula mit ihren Kalkstacheln geschützt war, wurde der mittlere Theil der Dorsalfläche, unter dem gerade die wichtigsten Organe liegen, durch die Emporwölbung mehr exponirt und hier wurde nun durch Verkalkung ein fester Panzer gebildet.

Wie *Neomenia* haben die Urchitonen die Fähigkeit einer ventralen Einkrümmung besessen. Durch diese Eigenschaft wurde der dorsale Panzer verhindert, sich zusammenhängend zu entwickeln, und daher entstand eine Längsreihe von Platten. Diese waren ursprünglich noch klein und ohne Zusammenhang, durch den Hautmuskelschlauch und die äußere unverkalkte Cuticula verbunden, vergrößerten sich aber bald bis zur Berührung, wobei für die Insertion der Reste der verbindenden Muskulatur sich am Vorderrande jeder Platte innere Fortsätze entwickelten, die sich unter den Hinterrand der nächstvorderen Platte schoben.

In welcher Weise sind diese Kalkplatten entstanden und wie verhalten sie sich zu der Cuticula und den Stacheln? Der Beantwortung dieser Frage muss ich eine Erörterung der Körperbedeckung von Solenogastren und Chitonen vorausschicken.

Vergleicht man *Proneomenia sluiteri* mit dem gewöhnlichen Verhalten der Chitonen, so liegt die Ähnlichkeit der keulenförmigen Hypodermisfortsätze mit den Ästheten klar zu Tage, die beschriebenen Protoplasmafäden der genannten Art sind ihrer Lage nach den Micrästheten analog und mögen in der That auch eine ähnliche Funktion haben, während die spiculatragenden Fortsätze denjenigen Papillen auf dem Notäum der Chitonen entsprechen würden, die mit den Kalkschuppen in Verbindung stehen.

Trotz dieser bedeutenden Ähnlichkeit ist eine vollkommene Homologie dieser Theile mit Sicherheit auszuschließen, denn *Proneomenia sluiteri* ist ja die einzige bekannte Art mit spiculatragenden Fort-

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

sätzen und die einzige, von der Protoplasmafäden an den keulenförmigen Fortsätzen nachgewiesen sind, sie ist zweifellos hierin ganz besonders hoch organisirt. Nach dem Verhalten bei anderen Solenogastren wird man annehmen müssen, dass die keulenförmigen Fortsätze erst in einigen Gruppen derselben erworben und der Urform noch nicht eigen gewesen sind; ihre Bestandtheile, Drüsen- und Sinneszellen, sind Anfangs noch zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen zerstreut gewesen. Die letzteren haben an ihrer Oberfläche eine zusammenhängende Cuticula erzeugt und einzelne bildeten die mit ihren unteren Enden darin steckenden Kalkstacheln.

Ein ähnliches Verhalten wird man auch für die Ausgangsform der Chitonen anzunehmen haben, doch findet man das Epithel unter der Cuticula der jetzt lebenden Formen stets zu »Papillen« oder »Packeten« (nach Plate's Bezeichnung) angeordnet, die mit den Hypodermisfortsätzen doch nur eine ziemlich oberflächliche Ähnlichkeit haben.

Unter der Schale ist das Epithel flach und eben und entsendet zur Oberfläche die Ästheten. Ich stimme vollständig mit Plate überein, indem ich annehme, »dass sich die eigenartigen Tastorgane der Schalen — auf nichts Anderes als auf die durch das Abrücken der Stacheln verlängerten Epithelpackete zurückführen lassen«. Es sind also bei der Ausbildung der Schale folgende Vorgänge anzunehmen:

1) die Cuticula ist verkalkt,

2) die Epithelpackete verlängerten sich bis zur Oberfläche, wo sie die eigenthümlichen Kappen der Ästheten erhielten,

3) die Kalkstacheln bildeten sich zurück.

Da die Stacheln abrückten, wie Plate sich ausdrückt, ist es mir unverständlich, wie sie gleichzeitig in die untere Schalenschicht, das Articulamentum, übergehen sollten. Dagegen spricht Alles. Zunächst sind bei den ältesten Formen, bei denen sich doch die Schalen ausbildeten, erst kleine Stacheln in der Cuticula gewesen, nicht solche große Schuppen, wie bei *Chiton* s. s.; nur an diese konnte man denken, wenn man ihre Verschmelzung zum Articulamentum annehmen wollte, zumal das unter ihnen gelegene Epithel ähnliches Aussehen hat, wie unter der Schale, was indessen nur eine Folge einer ganz ähnlichen Thätigkeit ist. Ferner liegen die Stacheln doch nicht unter der Cuticula; dass sie sich in ihr entwickeln, ist nur ein vorübergehender Zustand, in fertigem Zustande ragen sie immer über die Cuticula hinaus. Endlich werden die Kalkplatten des Notäums niemals von Ästheten durchsetzt, wie es ursprünglich beim Articula-

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

mentum der Fall ist. Ich kann die Hypothese einer Verschmelzung der ursprünglichen Kalkstacheln zum Articulamentum nur für absurd erklären, da sie mit dem Verhalten bei den primitivsten Chitonen unvereinbar ist.

Die Sache liegt vielmehr offenbar so, dass sich allmählich die Schalen in verschiedene Lagen differenzirten, nach Plate's Angabe bis zu sechs, die verschiedene Strukturverhältnisse zeigen. So ist sowohl das Articulamentum, als auch das Hypostracum nicht anders als durch Differenzirung der ursprünglich gleichartigen kalkhaltigen Substanz entstanden. Das Periostracum ist zum Schutze des verkalkten Tegmentums gegen den auflösenden Einfluss des Meerwassers entstanden.

Indem ich zu einem Vergleich der Sinnesorgane von Solenogastren und Chitonen übergehe, gebe ich zunächst eine Nebeneinanderstellung derselben:

Solenogastren	Chitonen
Cirrenapparat der »Mundhöhle«	Kopffalte
—	Subradularorgan
hinteres dorsales Sinnes-(Geruchs?)-organ	—
—	verschiedene Sinnesorgane an der Innenseite des Notäums (Geruchsorgane?)
sensibles Epithel der Flimmerrinne	sensibles Epithel der Fußsohle
Hypodermisfortsätze	Ästheten.

Das bei Weitem differenzirteste Sinnesorgan der Solenogastren ist der sensible Apparat in der sogenannten »Mundhöhle«, der die Mundöffnung vorn und seitlich umgiebt, also eine Hufeisenform hat und der von den Cerebralganglien innervirt wird. Da in der Mundhöhle der Chitonen auch ein Sinnesorgan, das Subradularorgan, liegt, so wird man vielleicht zunächst an eine Homologie dieser beiden Sinnesorgane denken. Eine solche ist indessen mit völliger Sicherheit auszuschließen, denn

1) ist die Lage völlig verschieden, das eine umzieht wie gesagt den Eingang in den Vorderdarm vorn und seitlich, das andere liegt hinter demselben, jenes ist weit von der Radula getrennt, dieses liegt unter deren Vorderende;

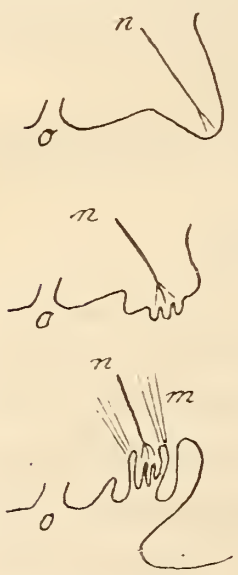
2) haben beide ganz verschiedene Form, das eine ist hufeisen-

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

förmig, aus Cirren und umgebenden Falten gebildet, das andere ist ein Doppelhügel;

3) ist die Innervirung beider vollständig verschieden, da die drei Nervenpaare zu den Cirren von den Cerebralganglien ausgehen und in der Umgebung der »Mundhöhle« gangliöse Massen bilden, während das paarige und durch eine Kommissur verbundene Ganglion des Subradularorgans durch ein paar Konnektive mit dem ventralen Theile des Schlundringes zusammenhängt

Man wird sich daher nach einem anderen Äquivalent des Cirrenapparates bei den Chitonen umsehen müssen, wenn hier überhaupt ein solches vorhanden ist. Ich nehme dieses Vorhandensein an und halte für das Homologon des Cirrenapparates der Solenogastren die Kopffalte der Chitonen. Beide stimmen auf den ersten Blick darin überein, dass sie hufeisenförmig die Mundöffnung umgeben, doch scheinen im Übrigen die Unterschiede zunächst sehr groß zu sein, indessen ist es bei näherem Zusehen nicht allzu schwer, ihre Homologie wahrscheinlich zu machen. Die Kopffalte, die an ihrem Rande ein zweifellos sensibles Epithel trägt, wird hauptsächlich vom oberen Theile des Schlundringes innervirt, so dass hierin kein wesentlicher Unterschied besteht. Wie ich schon früher vom hintersten Theile des Cirrenapparates annahm (52, p. 284), dass er von den vorderen Anschwellungen der Lateralstränge innervirt wird, konnte ich auch nachweisen, dass es sich mit der Kopffalte ganz ähnlich verhält.



Textfig. 6.
Entwicklung der Sinnesorgane im Munde der Solenogastren aus einer einfachen Falte. Schematischer Medianschnitt.

Während nun aber die Kopffalte der Chitonen eine ganz einfache Kante darstellt, ist der Cirrenapparat der Solenogastren zu einem hoch differenzirten Sinnesorgan entwickelt. Zum Ausgang hierfür kann man indessen eine einfache Falte annehmen, die ganz der von Chitonen entspricht. Der vorspringende sensible Rand hat dann zur Vergrößerung seiner Oberfläche zahlreiche Papillen entwickelt, und gleichzeitig wurde dieser Theil zum Schutze der sensiblen Fortsätze retraktil, indem er sich in die äußeren bewimperten Theile der Falte und weiterhin in eine besondere Höhle zurückziehen konnte (Textfig. 6).

Daraus folgt, worauf ich auch später noch zurückkommen werde, dass die sog. Mundhöhle der Solenogastren durchaus nicht der von

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

Chitonen homolog, sondern vielmehr eine sekundäre Einstülpung ist, welche der Umgebung des Mundes der Chitonen und der gemeinsamen Ausgangsform homolog ist, hervorgerufen durch die vermuthlich ursprüngliche grabende Lebensweise und die starke Cuticularisirung der ganzen Oberhaut der Solenogastren, wie ja auch die empfindliche Flimmerrinne und das dorsale hintere Sinnesorgan retraktil sind; alle diese Organe sind im Leben vorstülpbar, wenngleich sie bei den konservirten Thieren erklärlicherweise niemals in diesem Zustande zu beobachten sind.

Dass das dorsomediane, unpaarige Sinnesgrübchen der Solenogastren einem der gleichfalls als Geruchsorgane gedeuteten epithelialen Sinnesorgane in der Kiemenrinne der Chitonen, die ventral und paarig sind, homolog wäre, wird wohl Niemand annehmen, daher brauche ich nichts darüber zu sagen. Andere homologe Bildungen für eines dieser Organe giebt es bei der anderen der beiden Thiergruppen gleichfalls nicht.

Sowohl die Fußsohle der Chitonen, eben so der Gastropoden, als auch die Flimmerrinne der Solenogastren entfalten zahlreiche Sinneszellen, ohne dass man darum diese Organe gerade als Sinnesorgane bezeichnen wird. Indessen wird das kleine mediane Fältchen zahlreicher Solenogastren sonst kaum eine bemerkenswerthe Funktion haben können, so dass immerhin ihre Hauptaufgabe das Betasten der Unterlage sein mag.

Dass die Hypodermisfortsätze der Solenogastren und ähnlich die Ästheten der Chitonen eine allgemeine Wahrnehmung von Wasserbewegungen vermitteln mögen, scheint mir ihre einzig plausible Aufgabe zu sein. Über die Frage ihrer Homologie habe ich mich schon ausgelassen (p. 305, 306).

Über die Hautdrüsen beider Thiergruppen ist wenig zu sagen: ich habe dem, was ich früher (51[III], p. 635) darüber angegeben, nichts von Bedeutung hinzuzufügen. Die Fußdrüsen der Chitonen sind meistens sehr schwach entwickelt; nur ausnahmsweise vergrößern sich die Drüsenzellen so, dass sie subepitheliale Massen bilden, wie im vorderen Theile des Fußes von *Trachydermon marginatus*, wo ich und Pelseneer (35, p. 8) sie beobachtet haben. Dass diese Drüsen der zuerst von Kowalevsky bei Chitonlarven entdeckten eingestülpten Drüse homolog sind, halte ich für ganz unwahrscheinlich; letztere dürfte sich völlig rückbilden, und ihr homologe Bildungen werden sich vielleicht in anderen Thiergruppen wiederfinden (51[III], p. 661).

Eins der schwierigsten Kapitel in der vergleichenden Anatomie

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

der Solenogastren und Chitonen ist die Homologisirung ihrer Muskulatur; in ihrem Verhalten drückt sich hauptsächlich der große Unterschied aus, der beide Thiergruppen trennt, in dem einen Falle das für die »Würmer« typische Verhalten, in dem anderen der Hauptsache nach die Merkmale der Mollusken. In folgender Art glaube ich, dass man den Vergleich durchzuführen hat.

Neben dem aus vier Schichten bestehenden Hautmuskelschlauch besitzen die Solenogastren:

1) in regelmäßiger Folge an der Bauchrinne entspringende Transversalmuskelzüge, welche

a) ziemlich hoch am Rücken inseriren und ventral nicht gekreuzt sind,

b) seitlich an der Körperwand sich anheften, und sich über der Bauchrinne kreuzen;

2) eine Reihe unter dem Darm verlaufender Querbänder;

3) bei *Neomenia* neben dem Dorsalgefäß ein Paar von Längsmuskeln.

Für diese Muskelzüge glaube ich bei Chitonen vollkommen entsprechende zu erkennen, die ich mit den entsprechenden Nummern anführe:

1) die »Lateropedal«-Muskeln, welche Fuß und Schale verbinden und welche

a) dorsal näher der Mitte entspringen und sich im Fuße nicht kreuzen,

b) mehr seitlich an der Schale sich anheften und sich im Fuße kreuzen;

2) unter dem Darm sich ausdehnende Querbänder, die mit den gekreuzten Transversalmuskeln einen unvollkommen begrenzten ventralen Sinus begrenzen, genau wie bei den Solenogastren;

3) neben dem Dorsalgefäß zwei Längsmuskeln.

Mir scheint, die Übereinstimmung ist so vollkommen, dass man diese Muskeln in beiden Thiergruppen wird als homolog betrachten dürfen.

Was aber ist aus dem Hautmuskelschlauch der Solenogastren, deren hauptsächlichstem muskulösen Organ, geworden? Jedenfalls wird man die übrig bleibenden Muskeln der Chitonen daraufhin anzusehen haben. Im Fuße scheinen außer den Enden der Lateropedalmuskeln kaum noch andere Elemente zu existiren. Auch in seinen Seitentheilen neben den Kiemen dürften kaum Reste des Hautmuskelschlauches vorhanden sein. Demnach ist dieser ventral nahezu oder

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

vollkommen rückgebildet. Dagegen könnten ganz wohl die dorsalen Muskeln, welche die Schalenstücke verbinden, als aus Theilen des Hautmuskelschlauches entstanden angesehen werden, und zwar mögen die Musculi transversi wie auch die Musculi longitudinales laterales aus den Längsmuskeln, die Musculi obliqui aus einer der Diagonalfaserschichten entstanden sein.

Für die von der Schale in das Notäum ausstrahlenden Radiärmuskeln scheint es mir kaum möglich, bei Solenogastren ein Äquivalent zu finden, und so werden sie wohl mit dem Notäum entstandene Neubildungen sein, während es von den übrigen Muskeln im Notäum eher möglich wäre, dass sie einem aufgelösten Hautmuskelschlauch entstammen.

Im Vergleich mit den Solenogastren zeigt die Muskulatur der Chitonen hauptsächlich Anpassungen an die Schale, und das ist das Hauptmerkmal der Muskulatur der Mollusken überhaupt. Wollte man mit Pelseneer eine Entwicklung der Solenogastren aus cryptoplaxartigen Chitonen annehmen, so müsste die Muskulatur des Notäums dem Hautmuskelschlauch homolog sein, was mit ihrem Verhalten durchaus nicht im Einklang steht und zu der ganz unwahrscheinlichen Annahme führen müsste, dass der in vollkommenster Weise mit dem von Turbellarien übereinstimmende Hautmuskelschlauch der Solenogastren sekundär aus völlig verschiedenen Verhältnissen hervorgegangen wäre. Man darf die Körperwand der Nacktschnecken nicht als Beispiel für eine solche Entwicklung anführen, denn ihre Muskulatur ist von der der Turbellarien und Solenogastren völlig verschieden, von einem geschichteten Hautmuskelschlauch ist bei ihnen gar keine Rede.

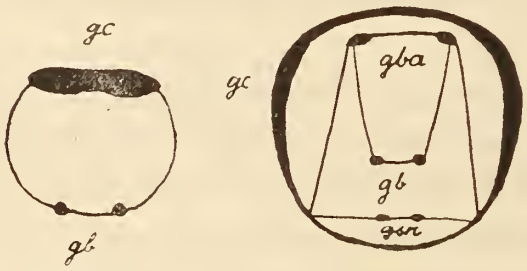
Weit klarer ist die Homologie der Haupttheile des Nervensystems der Solenogastren und Chitonen, ist doch dieses der Hauptgrund für ihre Vereinigung als »Amphineuren« gewesen. Dass die beiden ventralen Stränge der Solenogastren den Pedalsträngen der Chitonen und die Lateralstränge beider Gruppen einander homolog sind, ist kaum zu bezweifeln. Jene innerviren die ventrale Muskulatur und das sensible Epithel der Bauchrinne, sowie der Fußsohle, diese die seitliche und dorsale Körperwand der Solenogastren, das Notäum nebst den Kiemen und die dorsale Körperbedeckung (Ästheten und Schalenmuskeln) der Chitonen, entsprechen sich demnach vollkommen, wenigstens bei meiner Auffassung, die ich p. 302 dargelegt habe. In der Fortsetzung der Konnektive von den Bauch- zu den Seitensträngen gehen bei Chitonen die Nerven des Notäums ab, daher sind diese vermuthlich die ursprünglichsten und entsprechen hauptsächlich den

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

Dorsalnerven der Solenogastren, da diese dieselbe Eigenschaft haben, während besonders die Kiemennerven als Neubildungen aufzufassen sind.

Es ist bisher noch gar nicht genügend berücksichtigt worden, dass die vorderen Theile des Nervensystems beider Thiergruppen sehr stark verschieden sind, und die Homologie der einzelnen Bestandtheile ist durchaus nicht so klar, wie es vielleicht scheinen mag.

Bei Solenogastren sind nur zwei Theile zu unterscheiden: 1) das obere Schlundganglion und 2) ein paar Buccalknoten neben der Radula, mit jenem durch ein paar Konnektive verbunden (Textfig. 7).



Textfig. 7. Textfig. 8.

Textfig. 7. Cerebral- und Buccalganglien von Solenogastren. Textfig. 8. Dieselben von Chitonen.

Bei Chitonen unterscheide ich im Gegensatz zu Plate (39[1], p. 159) folgende Theile (Textfig. 8):

1) ein gleichmäßig gangliöser Ring um den Schlund,

2) ein zweiter Schlundring, mit einem Paar vorderer, und einem Paar hinterer Knoten, deren vordere mit der hinteren Hälfte des ersten Schlundringes durch ein paar Konnektive verbunden sind;

3) ein paar Ganglien, welche das Subradularorgan innerviren und deren Konnektive gleichfalls von der hinteren Hälfte des ersten Schlundringes entspringen.

Diese Subradularganglien sind sicher bei Solenogastren nicht vorhanden, aber auch sonst stimmt, wie man sieht, das Verhalten in beiden Gruppen wenig überein. Man hat meiner Ansicht nach dabei Folgendes zu berücksichtigen:

1) Ein oberes Schlundganglion in deutlicher Ausbildung fehlt den Chitonen; wenn ein solches auch an der Stelle liegen müsste, wo ich früher (48, p. 388) meinte, bei *Callochiton doriae* ein Äquivalent vor mir zu haben, so ist die Deutung als Homologon des oberen Schlundganglions der Solenogastren bei diesem einzelnen Chiton doch zu unsicher. Wenn man berücksichtigt, dass die Mundcirren der Solenogastren der Kopffalte von Chitonen homolog sind, so würde für deren Innervationscentren die Homologie der vorderen Hälfte des Schlundringes der Chitonen folgen, der sich hier durch die sog. Labialkommissur zu einem vollständigen Ringe ergänzt. Die ventralen Nerven von diesem Ringe innerviren indessen das sensible Epithel an der Mundöffnung und dürften bei Solenogastren fehlen.

Nun haben sich aber bei Chitonen, wie auch Plate annimmt,

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

mit der Fortsetzung des Notäums vor dem Kopfe die Lateralstränge vorn bis zur Mittellinie fortgesetzt, und dieser vorderste Theil ist mit der oberen Hälfte des Schlundringes verschmolzen. So wird es verständlich, dass von diesem Theile drei verschiedene Arten von Nerven abgehen, nämlich

a) solche in die Nähe der Mundöffnung,
b) solche zur Kopffalte,
c) solche zum Notäum.

Von diesen sind die ersten und die letzten im Vergleich mit den Solenogastren Neubildungen und nur der mittlere Streifen von der oberen Hälfte des Schlundringes der Chitonen kann als Homologon des oberen Schlundganglions der Solenogastren betrachtet werden.

2) Auch vom Buccalnervensystem der Chitonen ist nur ein Theil dem der Solenogastren homolog, nämlich die beiden neben der Radula gelegenen, hinteren Knoten mit ihren Konnektiven zu dem vorderen Ganglienpaar. Dieses dagegen und die Konnektive zur Labialkommissur sind Neubildungen, und zwar ist höchst wahrscheinlich das Ganglienpaar nebst seiner Kommissur von dem ursprünglich paarigen oberen Schlundganglion abgespalten, und die Konnektive mögen, da sie an der äußeren Grenze der Mundhöhle unmittelbar unter dem Epithel verlaufen, aus diesem Epithel hervorgegangen sein.

Demnach zeigt das Nervensystem im Kopfe der Chitonen eine Weiterentwicklung über das der Solenogastren hinaus. Nur oberflächliche Betrachtung kann das letztere als das höhere bezeichnen, indem man zum Vergleich die höheren Gastropoden herbeizieht, bei denen freilich durch sekundäre Veränderungen (Rückbildung der Lippenkommissur und Koncentration der Cerebral- und Buccalganglien) sich ähnliche Verhältnisse herausgebildet haben.

Dass die Bauchstränge der Solenogastren vorn stärker angeschwollen sind, ist jedenfalls eine Folge der starken Drüsenentwicklung an der Bauchgrube, die bei Chitonen nicht vorliegt, und auch die Endanschwellungen der Seitenstränge sind bei Chitonen in Verbindung mit dem ringsum laufenden, gleichförmigen Notäum ausgeglichen. Im Ganzen ist jedenfalls die Auffassung, dass das Nervensystem der Solenogastren wegen der stärkeren Knotenbildung höher entwickelt ist als das der Chitonen, entschieden zurückzuweisen.

Schließlich will ich noch hervorheben, dass bei einer Ableitung der Solenogastren von cryptoplaxähnlichen Chitoniden anzunehmen sein würde, dass mit dem fast völlig verschwundenen Fuße sich

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

auch die ventralen Nervenstränge stark rückgebildet und die Seitenstränge bei Weitem stärker entwickelt haben würden, da das Notäum dem ganzen Hautmuskelschlauch entspräche. Da das bei Solenogastren durchaus nicht zutrifft, so ist auch das ein Grund gegen Pelseneer's Hypothese.

Ungemein groß ist der Unterschied, den die Verdauungsorgane der Solenogastren und Chitonen zeigen. Ich habe schon (p. 308) hervorgehoben, dass die sog. Mundhöhle der Solenogastren nicht der Buccalhöhle der Chitonen homolog, sondern eine ganz eigenartige Bildung, ein sensibles Atrium ist, wie ich es bezeichnen möchte, das in Verbindung zu bringen ist mit der Einhüllung des ganzen Körpers in eine starke Cuticula in Folge einer wahrscheinlich wühlenden Lebensweise, die eine Zurückziehbarkeit der empfindlichen Sinnesorgane nöthig machte.

Demnach entspricht die äußere Mundöffnung der Chitonen nicht der der Solenogastren, sondern der Öffnung, durch welche der Vorderdarm in das Atrium mündet.

Bei den meisten Solenogastren ist der Vorderdarm in zwei deutlich abgegrenzte Theile gesondert. Die Radula liegt, wenn eine solche vorhanden ist, stets in dem hinteren Abschnitt, demnach halte ich es für zweifellos, dass dieser der Mundhöhle der Chitonen homolog ist. Da die letztere nur durch einen kurzen, engen, aber sehr erweiterungsfähigen Lippentheil von der Außenwelt getrennt ist, so kann nur dieser dem vorderen Theile des Vorderdarmes der Solenogastren homolog gesetzt werden. Das Verhältnis der beiden Vorderdarmtheile zu einander ist in beiden Thiergruppen ein auffällig verschiedenes, da der Lippentheil bei Chitonen im Vergleich zu der großen Mundhöhle wenig in Betracht kommt, während der Anfangstheil des Vorderdarmes von Solenogastren so groß und größer werden kann als der hintere Theil. Drüsen scheinen diesem Theil bei Chitonen zu fehlen, während solche bei Solenogastren manchmal, z. B. bei *Amphimenia neapolitana*, vorhanden sein können.

Als Gründe dieser Größendifferenz hat man einestheils den Mangel einer Erweiterung des Anfangstheiles, anderntheils die starke Ausbildung des Radula-Apparates der Chitonen anzusehen, denn selbst die größten Radulae von Solenogastren erreichen auch nicht annähernd den Umfang derjenigen von Chitonen (vgl. Fig. 39 und 72).

Ein etwas eingehender Vergleich des Radula-Apparates beider Thiergruppen zeigt die denkbar größten Unterschiede; von dem ungemein komplicirten Bewegungsapparate, wie ihn die Chitonen

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

besitzen, ist bei Solenogastren noch kaum eine Andeutung vorhanden, indem seine Muskulatur noch nicht deutlich aus der übrigen Schlundmuskulatur herausdifferenzirt ist. Während die Reibplatte der Chitonen mit einem großen Theil ihres Vorderendes frei in der Mundhöhle liegt, steckt die von Solenogastren (*Proneomenia*) vorn und hinten in ventralen Aussackungen und ragt nur mit einem kleinen Mitteltheil in die Schlundhöhle hinauf.

Während die Radula der Chitonen aus einer starken einheitlichen Grundmembran besteht, welcher die Platten eingefügt sind, sitzen die Zähnchen der Solenogastren unmittelbar dem Epithel auf und können höchstens mit ihren Basaltheilen zu Längs- oder Querreihen verschmelzen. Die Form der Radulaplatten von Chitonen ist hoch differenzirt, indem eine Rhachis mit drei Platten, darauf jederseits eine große, häufig dreizähnige Hakenplatte mit ablösbarer, pigmentirter Schneide und alsdann jederseits sechs Randplatten, von denen nur die dritte in der Regel eine Schneide trägt, unterscheidbar sind, dagegen haben die Zähnchen der Solenogastren die denkbar einfachste Form und von einer verschiedenen Ausbildung der Längsreihen ist kaum eine Andeutung vorhanden.

An Stelle der großen, paarigen Zungenknorpel der Chitonen mit ihren eigenthümlichen Blasen finden sich bei Solenogastren mit Ausnahme von *Chaetoderma* höchstens einzelne Zellen, welche den Knorpel andeuten. Alles in Allem ist die Differenz so groß und der Zungenapparat der Chitonen so viel höher entwickelt als der der Solenogastren, dass schon eine kühne Phantasie dazu gehört, den letzteren von dem ersteren ableiten zu wollen, wie es Wirén gethan hat.

Bei der Mannigfaltigkeit der Vorderdarmdrüsen von Solenogastren ist es schwierig, einen Vergleich mit denen der Chitonen durchzuführen, wobei man am besten von ihrer physiologischen Bedeutung absieht.

Die subepithelialen »Schlunddrüsen«, welche direkt in das Schlundrohr münden, kann man wohl den epithelialen Drüsenzellen vergleichen, die sich auch im Epithel der Mundhöhle von Chitonen vorfinden, ohne dass man geradezu von einer Homologie sprechen wird. Die »ampullenförmigen Speicheldrüsen« von *Rhopalomenia* sind eine specielle Erwerbung und kommen darum für den Vergleich mit Chitonen nicht in Betracht, so dass nur die schlauchförmigen Drüsen von *Proneomenia* und die ihnen jedenfalls homologen »gelappten Speicheldrüsen« mehrerer Gattungen von Solenogastren übrig

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

bleiben. Diese münden ventral vor der Radula in den Schlund; von hier erstrecken sie sich unter dem Darm mehr oder weniger weit nach hinten. Dagegen liegen die beiden drüsigen Säcke von Chitonen, welche Plate als Speicheldrüsen bezeichnet, dorsal der Radula gegenüber und sind nach vorn und oben gerichtet, so dass weder ihre Form noch ihre Lage für eine Homologie mit den Speicheldrüsen der Solenogastren spricht; da ich sie auch funktionell nicht für Speicheldrüsen halte, so bin ich überzeugt, dass die Vorderdarmdrüsen von Solenogastren und Chitonen einander nicht homolog sind. Dass die »Zuckerdrüsen« der letzteren dem entodermalen Theile des Verdauungstraktes angehören und somit nicht als Speicheldrüsen aufzufassen sind, werde ich weiterhin näher begründen.

Während bei Solenogastren es meistens leicht fällt, die Abgrenzung des ektodermalen Vorderdarmes gegen den Mitteldarm festzustellen, ist über diese Grenze bei Chitonen noch nicht genügend Klarheit und Übereinstimmung zu erzielen gewesen, meine Ansicht habe ich im Anschluss an die Beschreibung des Verhaltens bei Chitonen dargelegt.

Der Mitteldarm der Solenogastren erstreckt sich meistens mehr oder weniger weit über die Einmündung des Vorderdarmes hinaus nach vorn, so dass diese Einmündung nicht am Vorderende, sondern an der Ventralseite des Mitteldarmes liegt. Von einem solchen Verhalten ist bei Chitonen nichts wahrzunehmen, bei denen sich das Hinterende des Vorderdarmes in das Vorderende des Mitteldarmes öffnet.

Während der Mitteldarm der Solenogastren in der Regel sich als weites, gerades, im größten Theil seines Verlaufes mit gleichmäßigen, seitlichen, drüsigen Aussackungen versehenes Rohr darstellt, das nur hinten zwischen den Zwittergängen auf eine ziemlich kurze Erstreckung sich verengt, ist derjenige der Chitonen vollkommen verschieden beschaffen, indem der ziemlich enge Anfangstheil mit einer starken, paarigen, eingefalteten Drüse ausgestattet ist, sich alsdann in den stark erweiterten, sackförmigen Magen öffnet, in den die paarige Leber ihr Sekret ergießt, worauf ein langer, enger, mehr oder weniger stark in Schlingen gelegter Theil folgt.

Die Differenz ist so groß, dass man nur hypothetisch sich über die Ableitung der einen Form von der andern äußern kann. Den Darm der Solenogastren von dem der Chitonen herzuleiten, erscheint mir ganz unmöglich, da die Differenzirung des letzteren um Vieles höher ist.

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

Die Zuckerdrüsen wird man jedenfalls, eben so wie die Leber auf die seitlichen Drüsensäcke der Solenogastren zurückführen dürfen, indem die physiologische Differenzirung durch die Lage und auch durch die veränderte Ernährung (Übergang zu Pflanzennahrung) bedingt ist. Die Einfaltung der Zuckerdrüsen nach innen und die nach außen vortretenden Acini der Leber sind meiner Ansicht nach nicht principiell verschieden, sondern mehr durch Anpassung an die Raumverhältnisse bedingt, indem die Zuckerdrüsen, die zwischen der Buccalmuskulatur und dem Magen eingeengt sind, sich nicht so ausbreiten konnten, wie die Leber, die zwischen den Darmwindungen genügend Raum hatte, äußere Fortsätze zu entsenden.

Die Vorgänge, die von dem Verhalten des Mitteldarmes der Solenogastren zu dem der Chitonen hinüberführen, sind die folgenden:

Verengerung und Verlängerung, verbunden mit einer Aufwindung des Darmrohres und Differenzirung der drüsigen Anhänge nach Funktion sowie nach der Form, indem sie mehr oder weniger lange und enge, baumförmig verästelte Gebilde werden (Leber) oder sich zu sackförmigen, weiten, nach innen eingefalteten Anhängen gestalteten (Zuckerdrüsen), so dass ein Leberacinus etwa einer Aussackung von Solenogastren entsprechen und vermuthlich jeder Sack der Zuckerdrüsen einer Mehrzahl solcher Ausbuchtungen äquivalent sein würde.

Während die Kloake der Solenogastren zweifellos eine ektodermale Höhle, ein Proktodäum, ist, bleibt es für die Chitonen zweifelhaft, ob der kurze Endtheil, der die hintere Leibeswand durchsetzt, als ein solches anzusehen ist; sollte sich das herausstellen, so würde es allein dem der Solenogastren homolog sein, wenn nicht, so würde den Chitonen ein Proktodäum überhaupt fehlen.

Von einer Homologie der Kiemenhöhlen beider Thiergruppen zu sprechen, ist bei der von mir vertretenen Auffassung (p. 302) unmöglich, da die von Solenogastren (*Chaetoderma*) eine ektodermale Einstülpung, analog dem Atrium am Vorderende, die von Chitonen eine Rinne zwischen dem mittleren Theil der Ventralseite, der in den Fuß umgewandelt ist, und den herabgebogenen Seitentheilen des Körpers darstellt.

Damit steht in Zusammenhang, dass auch die Kiemen, welche in diesen Höhlen liegen, nicht homolog sind, die der Chitonen sind Fortsätze an der Unterseite des Notäums, die der Solenogastren (*Neomenia*, *Paramenia*) Fältchen der Kloakenwand, aus denen sich nur bei *Chaetoderma* ein Paar von fiederförmigen Kiemen heraus-

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

gebildet hat, das theils durch seine Lage zwischen Darmende und Zwitterdrüsenmündungen, theils durch seine eigenartige Muskulatur, auch durch das Fehlen von SPENGEL'schen Organen sich als eine ganz ohne Äquivalent dastehende Bildung zu erkennen giebt.

Auch das Blutgefäßsystem ist sehr verschieden, indem nur die Herzkammer und die Aorta in beiden Thiergruppen übereinstimmen, allerdings so vollkommen, dass ihre Homologie nicht zweifelhaft sein kann. Doch schon die Vorhöfe sind ganz verschieden: der von Solenogastren einheitlich, median, hinter der Kammer gelegen, in die er durch eine Öffnung sich ergießt, bei Chitonen paarig, seitlich von der Kammer gelegen und durch paarige Ostien mit dieser zusammenhängend. Das ist natürlich eine Folge der verschiedenen Ausbildung und Lage der Kiemen, indem die Kloakenfalten mancher Solenogastren als einheitliche Bildung gelten können und hinter dem Herzen liegen, die der Chitonen paarig und seitlich vom Herzen gelegen sind.

Noch viel bedeutender ist die Differenz im übrigen Theile des Gefäßsystems, denn während dieser bei Chitonen ziemlich komplicirt ist und das Blut in einer Reihe verschiedener Bahnen zum Herzen zurückführt, wie PLATE gezeigt hat, ist bei Solenogastren eigentlich nur ein mehr oder weniger weites, zusammenhängendes Hämocöl zwischen Darm und Hautmuskelschlauch vorhanden, so das man hier wohl die niedrigste Stufe vor sich hat, auf der ein Blutgefäßsystem überhaupt stehen kann. Nur für den »Mediansinus« im Fuße der Chitonen liegt bei Solenogastren ein Äquivalent vor in dem über der Bauchrinne gelegenen, dreieckigen Theile des Hämocöls, der durch die Transversalmuskelbündel und die queren, ventralen Bänder unvollkommen abgegrenzt wird.

Auch das Blut selbst ist verschieden, indem bei Solenogastren rothe Blutkörper vorhanden sind, die bei Chitonen fehlen.

Sehr wichtig sind die Unterschiede des Keimdrüsen- und Nierenapparates; denn wenn auch die Keimdrüsen selbst und auch das Pericardium beider Thiergruppen sicher homolog sind, verhalten sich die Ausleitungswege doch außerordentlich verschieden, indem bei Solenogastren das Pericardium einen Theil derselben darstellt und diese nur für die Ausleitung der Keimstoffe verwendet werden, wofür auch ihr drüsiger Endtheil (Schalendrüse) allein dient, während bei Chitonen die Keimdrüsen ihre eigenen Ausführungsgänge haben und vom Pericardium vollkommen getrennt sind, so dass die von diesem ausgehenden Gänge nichts mehr mit der Ausleitung der Keimstoffe

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

zu thun haben und sich an eine andere Funktion, die Erzeugung exkretorischer Stoffe, angepasst haben.

Allgemein wird das Pericardium mit den Nephridien der Chitonen und der Mollusken überhaupt als ursprünglich mit den Keimdrüsen in Zusammenhang stehend angesehen, demnach hat man es von einem Verhalten herzuleiten, das im Wesentlichen mit dem von Solenogastren übereinstimmt. Unverständlich ist mir, dass Pelseneer die Renogenitalorgane von Chitonen für ursprünglich, die von Solenogastren für weiter differenzirt erklären konnte, denn sowohl die Abtrennung der Keimdrüsen vom Pericardium, als auch die Ausbildung besonderer Ausleitungswege und die Umwandlung der ursprünglichen Gänge in Nieren sind zweifellos sekundäre Veränderungen, durch welche das Verhalten der Chitonen aus dem ursprünglichen abzuleiten ist. Dass die Keimdrüsen der Solenogastren zwitterig, die der Chitonen getrennt geschlechtlich sind, sei nur der Vollständigkeit wegen erwähnt.

Recht schwierig scheint mir das Verständnis der phyletischen Entstehung der Keimdrüsengänge der Chitonen zu sein. Diese sind nach ihrem Bau und nach ihrer ontogenetischen Entstehung als äußere Einstülpungen aufzufassen — wie soll man sich das phylogenetisch vorstellen, dass sich zwei tiefe Einstülpungen entwickelten, die mit dem Hinterende der Keimdrüsen in Verbindung traten? Ohne dass ich damit eine Homologie behaupten will, möchte ich nur darauf hinweisen, dass auch die drüsigen Endtheile der Spermoviducte von Solenogastren höchst wahrscheinlich ektodermalen Ursprungs sind und dass bei den aus ihnen hervorgegangenen Nieren der Chitonen ein entsprechender Abschnitt fehlen dürfte. Hat dieser sich rückgebildet oder wäre es möglich, dass die nach vorn gerichtete Schlinge der Spermoviducte sich mit dem Hinterende der Keimdrüse direkt in Verbindung gesetzt und erst später so umgewandelt hätte, dass der ektodermale Bestandtheil mit der Keimdrüse in Verbindung blieb, der proximale Theil dagegen eine besondere Ausmündung erhielt? Sehr wahrscheinlich erscheint mir das freilich nicht; wie ich p. 297 angegeben habe, nehme ich eher an, dass die Ausführungsgänge der Keimdrüse nach der Trennung vom Pericardium ursprünglich bis zur Oberfläche reichten und erst sekundär durch ektodermale Einziehungen, welche der Schalendrüse von Solenogastren nicht homolog sind, ersetzt wurden.

Auf die Entwicklung will ich weiter nicht eingehen; Pruvot hat auf die Unterschiede der Ontogenie von Solenogastren und Mollusken zur Genüge hingewiesen. Es ist offenbar reiner Zufall, dass das

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

letzte von ihm gesehene Stadium von *Myzomenia banyulensis* sieben Rückenschuppen hatte, welche als Homologa der zuerst angelegten sieben Schalenstücke von Chitonen angesehen wurden. Da das erwachsene Thier Kalkschuppen besitzt, so sind solche vermuthlich auch beim jungen vorhanden, natürlich erst in geringer Zahl. *Rhopalomenia* soll in der Jugend auch Kalkschüppchen besitzen, die den ganzen Körper bis auf die Bauchrinne umgeben, und erst später treten die Stacheln auf, die das fertige Thier kennzeichnen.

Da ich weiterhin die ganze Verwandtschaft der Solenogastren erörtern will, sei hier nur zusammenfassend bemerkt, dass fast in allen Organen die Chitonen eine sehr viel höhere Entwicklungsstufe erreicht haben als die Solenogastren und zwar in der Richtung auf die Conchiferen hin, so dass die großen Unterschiede beider Thiergruppen als weitere Annäherung der Chitonen an den Molluskentypus aufgefasst werden müssen.

Die ältesten Gastropoden.

Es ist gegenwärtig kaum mehr zu bezweifeln, dass die Molluskenordnungen mit ihren Wurzeln in Zusammenhang stehen, daher darf man bei Vergleichen nur die phyletisch ältesten Formen berücksichtigen, welche am Leben geblieben sind; je mehr solche primitiven Formen ausgestorben sind, desto schwieriger wird der Vergleich. Daher ist es von größter Wichtigkeit, die primitivsten Gattungen aufzufinden. Unter den Gastropoden ist das besonders darum wichtig, weil bei ihnen bald gewisse Veränderungen auftreten, in Folge deren ein direkter Vergleich mit anderen Mollusken leicht zu falschen Resultaten führen würde.

Zwar ist im Ganzen bereits erkannt worden, dass die mit zwei Kiemen ausgestatteten Prosobranchien sehr primitiv sind, doch werden daneben häufig auch die Patelliden genannt und direkt besonders mit den Chitonen verglichen, und auch die Zweikiemer sind in mancher Hinsicht noch so von einander verschieden, dass es nöthig ist, auch unter ihnen noch die modificirteren von den primitiveren zu unterscheiden.

Ich will nun gleich von vorn herein betonen, dass die Zygobranchien mit Spiralschale mit den beiden Gattungen *Pleurotomaria* und *Haliotis* bei Weitem die primitivsten Gastropoden sind, während die Fissurelliden und besonders die Patelliden höher und abweichend differenzirt sind. Das will ich für einige der wichtigsten Organe nachzuweisen versuchen.

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

Bezüglich der Körper- und Schalenform könnte man daran denken, dass flache napfförmige Thiere den hohen spiral gewundenen vorausgegangen sein werden; das ist wohl richtig, aber diese flachen Gastropoden sind noch ungedreht gewesen, und von ihnen ist gegenwärtig nichts erhalten. Für das Zustandekommen der den Prosobranchien eigenthümlichen Drehung muss aber nothwendig die Existenz einer Spiralschale vorausgesetzt werden, wie ich kürzlich aus einander gesetzt habe (57, 58).

Hescheler hat dann (21) wieder gemeint, die Drehungshypothese Lang's hätte noch am meisten für sich, weil die rechte Kieme von *Pleurotomaria*-Arten mehr oder weniger kleiner ist als die linke, was einem schon vor der Drehung vorhanden gewesenen Zustande entspräche.

Dem muss ich Folgendes entgegenhalten. Wie Hescheler selber angiebt, ist bei der höher entwickelten *Scissurella* die rechte Kieme noch mehr verkleinert, dabei die Mantelhöhle nach rechts verschoben, bei Trochiden ist die rechte Kieme ganz rückgebildet, bei Fissurelliden dagegen ist sie eben so groß wie die linke und die Mantelhöhle liegt symmetrisch über dem Nacken. Es scheint mir hieraus logischer Weise nur geschlossen werden zu können, dass die Form der Mantelhöhle bei spiralgewundenen Schnecken der linken Kieme günstiger ist als der rechten, während die napfförmige Schale der Fissurelliden beiden gleich günstig ist, nur daher neigt bei jenen die rechte zur Rückbildung. Der Lang'schen Theorie entsprechend müssten alle ursprünglich links gelegenen Theile in der hinteren Körperhälfte ungünstig beeinflusst und mehr oder weniger reducirt sein; ohne Zweifel gehört zu diesen Organen auch die ursprünglich links gelegene Niere — nun ist aber diese bei den Zygobranchien bekanntlich sehr viel stärker entwickelt als die andere. Daraus kann sicherlich nur geschlossen werden, dass diese Unterschiede der beiden Seiten sich erst nach der Drehung ausgebildet haben.

Auch sonst hat die Lang'sche Theorie sehr wichtige Lücken und Mängel, die ich glaube durch meine Änderungen beseitigt zu haben, so hat sie nicht erklärt, warum die Schale sich nach links, statt etwa nach rechts geneigt hätte und warum die Verschiebung der Mantelhöhle nach vorn auf der rechten Seite stattgefunden hat, auch nicht, wie es denkbar ist, dass diese Verschiebung gerade bei den ältesten Formen am weitesten gegangen ist und bei den höheren wiederum zurückgeht. Dieses und manches Andere erklärt bisher nur meine Theorie, die ich daher gegenwärtig als die plausibelste bezeichnen darf.

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

Simroth (44) hat angenommen, dass die ältesten Gastropoden Begattungsorgane besessen haben und dass durch sie eine Asymmetrie herbeigeführt sein könnte. Dazu stimmt zunächst nicht, dass gerade die allerältesten, spiraligen Formen ein Kopulationsorgan nicht besitzen, sodann dass ein solches bei Rhipidoglossen hauptsächlich gerade bei mehr oder weniger flachen, patellenförmigen Thieren auftritt (*Cocculina*, Neritiden, *Puncturella*). Meiner Meinung nach ist diese Hypothese für die Erklärung der Asymmetrie überflüssig; allein durch die Asymmetrie der Keimdrüsen, d. h. durch die Rückbildung der rechten, kann in befriedigender Weise die Entstehung der Spiralschale und weiterhin die Herumdrehung der Schale, des Mantels und aller daran haftenden Organe erklärt werden. Wenn Hescheler (21) meint, der Mantel hätte sich nicht herumgedreht, so ist nur daran zu erinnern, dass die Innervirung und doch wohl auch die Ontogenie ganz klar beweist, dass er sich herumgedreht und sogar seine Innervirungscentren, die Parietalganglien, mitgenommen hat, wie ja überhaupt Schale, Kiemen, Hypobranchialdrüsen etc. sich doch unmöglich nach vorn verschieben können, ohne dass der Mantel mitgeht.

Auch darin stimmt meine Hypothese mit der auf paläontologische Funde basirten Annahme überein, dass die Form der *Pleurotomaria*-Schale derjenigen der primitivsten erhaltenen Gastropoden entspricht. Der Schalen- und besonders der Mantelschlitz verflacht sich allmählich, wie es bei heute lebenden Arten der Gattung festgestellt ist, und das führt zu den Trochiden hin, bei denen diese Einschnitte verschwunden sind. Dagegen ist der Mantelschlitz sehr gut entwickelt bei *Haliotis*, während der Schalenschlitz wie bei der ausgestorbenen *Polytremaria* sich in eine Reihe von Löchern umgewandelt und die Schale sich mehr oder weniger stark verflacht hat und ohrförmig geworden ist.

In ähnlicher Weise haben sich in Anpassung an das Strandleben die symmetrischen Fissurelliden entwickelt, unter denen *Emarginula* die primitivste Schalenform haben dürfte. Indem sich der Schalenschlitz am Rande schließt, entsteht in der Nähe des Wirbels ein Loch (*Puncturella*), und das führt zu der Schalenform von *Fissurella* hin; in dieser Gattung ist die Untergattung *Macroschisma* mit großem Loch und kleiner Schale die Endform, während andererseits der Schlitz von *Emarginula* sich verflacht und ganz verschwindet, wie bei *Subemarginula* und *Clypidina*, deren Schale ganz patellenförmig ist.

Auch die Docoglossen schließen sich an ähnliche Zygobranchien

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

an. Ihre Schale ist bald ziemlich tief, bald sehr flach, doch entspricht die zunehmende Verflachung nicht der phyletischen Entwicklung.

Auch unter den Trochiden giebt es eine Reihe mit flacher Schalenform, die symmetrische *Broderipia* ist hier die extremste Gattung; ähnlich verhält es sich mit den Neritiden, unter denen *Navicella* und *Scutellina* flach und patellenförmig werden, während die Helicinen das Wasser verlassen und die Gattung *Proserpina* ihren Deckel verliert und den Heliciden ähnlich wird.

Wichtig ist das Verhalten der Kiemen bei den Rhipidoglossen und Docoglossen, doch bisher noch ungenügend geklärt. Bei den spiralgewundenen Formen liegt die linke Kieme am Schalenumfange und erhält schon dadurch allein eine bedeutendere Größe als die rechte, welche außerdem wahrscheinlich durch die Nachbarschaft des Spindelmuskels ungünstig beeinflusst wird. Indem die nach vorn verlagerte Kiemenhöhle zugleich mit der Aufthürmung der Schale sich sehr vertieft und verschmälert, wird der Raum für zwei Kiemen zu beschränkt und die günstiger gelegene linke dehnt sich auf Kosten der anderen mehr und mehr aus, bis die rechte schließlich ganz verschwindet, wie es bei Trochiden der Fall ist.

Haliotis ist schon sehr frühzeitig von *Pleurotomaria* abgezweigt; die flache Form war der Erhaltung beider Kiemen günstig, von denen die linke nur wenig an Größe überwiegt. Die große Länge derselben dürfte ein Erbtheil von der höher gewundenen *Pleurotomaria* sein. Ähnlich ist es bei Fissurelliden, die sehr lange Kiemen in symmetrischer Lage besitzen, daher ist die Größendifferenz ausgeglichen. Bei *Fissurella* bleiben beide an der Medianseite in ganzer Länge frei wie bei *Haliotis*, während mit der Rückbildung des Mantelschlitzes bei *Emarginula*, *Parmophorus* etc. der Medianrand sich in größerer oder geringerer Ausdehnung dem Mantel anheftet.

Bei Docoglossen ist dem gegenüber die Kiemenhöhle, die symmetrisch über dem Nacken liegt, sehr verflacht, während die Kiemen sich verschieden verhalten, da sie bei Patelliden aus einem Kranz von Blättchen an der Unterseite des Mantels bestehen, während die Acmäiden eine asymmetrische Nackenkieme und die Lepetiden gar keine besitzen. Es liegt nun wohl nahe, die Nackenkieme der Acmäiden der linken Kieme von Zygobranchien zu vergleichen, indessen halte ich sie dieser für nicht homolog, sondern nur für analog, und zwar aus folgenden Gründen, die sich zumeist aus dem Verhalten bei Patelliden ergeben. Bei diesen sind zwei symmetrische Papillen vorhanden, deren Struktur schon wiederholt beschrieben

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

worden ist. Bei *Ancistromesus mexicanus* beschreibt Dall (9) sie kurz folgendermaßen: The surface is cellular or transversely corrugated like an abortive miniature gill, and even appears as if it were porous. They lose color and contract strongly in alcohol (in Fig. 96 ist die rechte Papille eingezogen). Wenn man dieses Verhalten der Patelliden von dem der Acmäiden herleiten wollte, würde man zugeben müssen, dass die Symmetrie und die gleiche Ausbildung der beiden Papillen der Patelliden ganz unerklärbar wäre, indem unmöglich die Kieme sich zu einem ganz ähnlichen Rudiment rückbilden kann, wie die bei Acmäiden nur in Form eines kleinen Sinneshügels erhaltene rechte der Zygobranchien. Ich halte es vielmehr für einzig und allein möglich, die Nackenpapillen der Patelliden für Reste der beiden verloren gegangenen Kiemen der Zygobranchien zu halten, welche in Folge der Ausbildung der Mantelkiemen sich rückgebildet haben, worauf die Kiemenhöhle sich verflacht hat. *Ancistromesus* steht in dieser Hinsicht wie in anderen Organen der Ausgangsform der Patelliden am nächsten. Während hier neben dem Sinneshügel, einem Reste des Osphradiums, noch Rudimente der Kiemen selbst vorhanden sind, sind diese bei Acmäiden und Lepetiden verschwunden, dagegen ist bei den ersteren als Neubildung die Nackenkieme entstanden, diese also nicht homolog mit einer der Kiemen von Zygobranchien.

Wegen der symmetrischen Lage der beiden Nackenpapillen, die hierin den Kiemenganglien der Fissurelliden entsprechen, ist es am wahrscheinlichsten, dass diese beiden Gruppen sich von einer gemeinsamen Ausgangsform mit einer symmetrischen Kiemenhöhle herleiten, in welcher jederseits eine Kieme lag, wie bei Fissurelliden. Bei diesen liegt am Mantelansatz ein ringförmiger, faltenförmig vorspringender Blutsinus (59), wie ich bei *Emarginula elongata* sehe, aus welchem sich wahrscheinlich der Kiemenkranz der Patelliden entwickelt hat, dessen Blättchen bei *Ancistromesus* noch unregelmäßig geformt, bei *Nacella* nach B. Haller am Grunde eingeschnürt und dadurch selbständiger geworden sind, auch ein »Kiemenblattherz« erhalten haben. Ich finde sie bei einer *Helcioniscus*-Art verhältnismäßig bedeutend größer als bei *Ancistromesus*. An der Stelle, wo der Mantelrandsinus in das Herz mündet, hat sich dann bei den meistens bedeutend kleineren Acmäiden wahrscheinlich aus einer vom Mantel entspringenden Lamelle, die gefiederte Nackenkieme entwickelt und wiederum die Ringkieme entbehrlich gemacht, die bei manchen Arten noch in deutlichen Resten erhalten sein soll (Dall, Haller). Diese

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

Nackenkieme ist nur mit ihrer Basis dem Körper angeheftet und im Übrigen vollkommen frei, schräg nach rechts oder ziemlich gerade nach vorn gerichtet (Fig. 97), während die Kiemen der Zygobranchien nur an der Spitze frei sind. Auch im Querschnitt ist jene von diesen recht verschieden, mehr den Kiemen der Chitoniden ähnlich gebaut und im Ganzen primitiver als jene der Zygobranchien (Fig. 111). Kiemenstäbchen fehlen. Das Vas efferens ist nach Haller eine Abzweigung des Mantelsinus, was sehr für meine Auffassung spricht. Das am Grunde der Kieme gelegene Osphradium ist eben so beschaffen wie das der rechten Seite; Dall sagt von ihnen: They are not especially related to the Acmaean gill either in position or development (9, p. 410). In der That beweist das Vorhandensein zweier gleicher Hügel, dass sie von der Kieme unabhängig sind, wie denn auch eine freilich nur kleine Strecke des Mantels das linke von der Kieme trennt (Fig. 114), während bei Zygobranchien der Sinnesstreifen auf der Kiemenrhachis gelegen ist.

So scheint mir Alles dafür zu sprechen, dass die Nackenkieme der Acmäiden eine Bildung sui generis ist, nicht homolog der linken Kieme der Fissurelliden. Auch würde es kaum zu erklären sein, wenn man die ersteren von den letzteren herleiten will, warum in der genügend breiten Mantelhöhle die eine Kieme sich rückgebildet haben soll.

Die sehr kleinen Lepetiden haben die Kranzkieme verloren. Die Gegenwart zweier Kiemen bei *Propilidium* ist mehr als zweifelhaft. Ich halte es für wahrscheinlich, dass die Lepetiden aus derselben Wurzel wie die Acmäiden abgezweigt sind, bei der die Nackenkieme noch nicht zugegen war.

Während die Kieme der Trochiden durch theilweise Verwachsung mit dem Mantel unter Rückbildung der oberen Blättchenreihe sich weiter entwickelt hat, ist diejenige der Neritiden auffälliger Weise ähnlich der Acmäiden-Kieme beschaffen, so dass diese von jener nicht hergeleitet werden kann, da sie auf einer viel tieferen Entwicklungsstufe steht. Da ich ganz im Unklaren bin, an welche Rhipidoglossen sich die Neritiden zunächst anschließen, so fehlt mir jeder Anhalt zu einer Erklärung dieses Verhaltens. Sicherlich ist es höchst auffällig, dass die Kieme der Neritiden vom linken Mantelnerv innervirt wird, während dieser bei Trochiden keine Beziehung zur Kieme hat (5). Die landbewohnenden Helicinen haben die Kieme ganz verloren.

Eins der wichtigsten Organe der ältesten Gastropoden ist das

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

Epipodium, das bei *Haliotis* am vollständigsten entwickelt ist und sich bei den übrigen Rhipidoglossen schrittweise rückbildet, bei Docoglossen ganz fehlt, da die Falte am Fuße von *Patina pellucida* und einigen anderen Patelliden eine ganz andere Bedeutung hat (51[1], 6). Die gewaltige Entwicklung desselben bei der zweifellos höchst primitiven *Haliotis* zwingt zu der Annahme, dass hier ein von den Vorfahren ererbtes Organ vorliegt, das bei Gastropoden stark zur Rückbildung neigt; die Ansicht, dass erst die Gastropoden das Epipodium erworben haben, ist daher mit Entschiedenheit zurückzuweisen.

Ursprünglich ist das Epipodium eine starke seitliche Falte, die vom Kopfe bis zur Analgegend — vor der Drehung — hinzieht, am Rande mit zahlreichen Tentakeln und mit Sinneshügeln (Seitenorganen) in unregelmäßiger Anordnung besetzt ist und an deren Ansatz ein starkes Blutgefäß verläuft. Bei Fissurelliden sind nur die Tentakel erhalten, nachdem die Falte sich rückgebildet hat, während bei *Pleurotomaria* und Trochiden sich meist die Falten erhalten haben, die mit zum Tragen der Schale, gelegentlich auch zu anderen Zwecken verwendet werden, doch sind nicht selten auch Tentakel vorhanden, an deren Grunde die Seitenorgane, eben so wie bei Fissurelliden, lokalisirt sind. Bei Neritiden ist das Epipodium nur noch durch kleine Fältchen, die vom Kopf eine Strecke weit nach hinten ziehen, angedeutet. Ob ähnliche Falten bei höheren Gastropoden, z. B. bei *Ianthina*, überhaupt dem Epipodium homolog sind, erscheint mir keineswegs zweifellos.

Bei Patelliden findet sich jederseits ein Sinnesstreifen, der in der Nähe des Osphradiums entspringt und um das Vorderende des Fußretraktors herumzieht; ich hielt dieselben zuerst für Fortsetzungen der Osphradien, habe mich dann jedoch überzeugt, dass sie besondere Sinnesorgane darstellen, die ich als subpalliales Sinnesorgan bezeichne (Fig. 112), innervirt von einer Abzweigung des Mantelnervs (53). Da Boutan (6) erwogen hat, ob hier ein Rest des Epipodiums vorliegt, so ist es wichtig, dass bei *Haliotis* an ähnlicher Stelle, nur mehr dem Mantelansatz genähert, ein ganz ähnlicher Sinnesstreifen vorhanden ist (Fig. 86, 87), dessen Homologie mit dem der Patelliden kaum zweifelhaft sein kann.

Bei *Emarginula elongata* wird dieses Sinnesorgan jederseits durch einen rundlichen Sinneshügel dargestellt, der seitlich vom Hinterende des Osphradiums und des Kiemenganglions liegt, ohne Zusammenhang mit dem ersteren.

Da das subpalliale Sinnesorgan den Acmäiden fehlt, so erblicke

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

ich in seiner Anwesenheit bei Patelliden, die es von den Zygobranchien ererbt haben, einen starken Grund für die Ursprünglichkeit der Patelliden gegenüber den Acmäiden. Auch bei Lepetiden finde ich es nicht.

Bei *Patina pellucida*, eben so bei einigen Acmäiden und wahrscheinlich auch bei anderen Patelliden ist noch ein anderer Streifen eines sensiblen Epithels vorhanden, der von dem linken Osphradium ausgeht und an der Innenseite des Fußretraktors emporzieht, in den Mantel eintritt und an dessen Unterseite eine Strecke weit nach vorn und der Mitte hin zu verfolgen ist (Fig. 112). Bei *Acmaea* (*Collisella*) *viridula* hebt sich dieser Streifen durch seine weiße Farbe von der dunkelbraunen Umgebung ab, so dass sein Verlauf deutlich sichtbar ist. Er wird von einem gangliösen Nerven begleitet, auf dessen Bedeutung ich später eingehen werde.

Merkwürdigerweise geht auch von der Kieme der Neritiden ein Sinnesstreifen aus, der nach vorn bis über das Ende des Fußretraktors hinaus zieht und aus einem Fältchen in einer Einsenkung, die auch von dem sensiblen Epithel bekleidet wird, besteht (Fig. 117, 118), unter welchem ein starker, etwas gangliöser Nerv verläuft. Eine Homologie dieses Streifens mit dem der Docoglossen ist wegen der verschiedenen Innervirung auszuschließen, vielleicht ist er als das linke Subpallialorgan anzusehen, doch erscheint mir auch das recht zweifelhaft.

Dem, was wir über die Osphradien wissen, habe ich nichts von Belang hinzuzufügen. Ich will nur betonen, dass sie bei Zygobranchien durch je einen Streifen eines sehr hohen, charakteristischen Sinnesepithels über dem freien Theil des Vas efferens, also an der Außenseite der Kiemenrhachis dargestellt werden. Über dem Vas efferens der Acmäiden- und Neritidenkieme ist zwar auch ein höheres sensibles Epithel vorhanden, doch scheint mir dieses von den typischen Osphradien deutlich verschieden zu sein.

Die Nackenpapillen von *Patella*, *Patina* und Acmäiden sind schon beschrieben; die von *Ancistromesus* müssten an sorgfältig konservirtem Material, das mir nicht zu Gebote stand, näher untersucht werden. Die Lepetiden haben an ihrer Stelle nur ein paar unbedeutende Epithelhügel.

Die weit offenen Augenbecher der Patelliden halte ich gegenüber denen von *Haliotis* schon für rückgebildet in Folge der Lage unter der Schale, und diese Rückbildung ist bei Lepetiden vollständig geworden; *Cryptobranchia alba* hat an ihrer Stelle nur ein Paar enger pigmentloser Epitheleinstülpungen.

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

Die Kopftentakel von *Haliotis*, die am Vorderende der Epipodialfalten stehen, haben ganz denselben Bau wie die zahlreichen Epipodialtaster, so dass es nahe liegt, an einen genetischen Zusammenhang beider zu denken. Bei *Haliotis tuberculata* und bei manchen Trochiden sind sie mit sehr zahlreichen kleinen Zöttchen besetzt, doch habe ich bei *Haliotis iris* diese Zöttchen vermisst, hier sind die Tentakel wie die Epipodial- und Kopftaster bei Fissurelliden und die Mantel- und Kopffühler von Docoglossen glatt, doch in Folge der Kontraktion meist mit Querfalten versehen. Die bei *Haliotis* und Trochiden vorhandene Kopffalte zwischen den beiden Fühlern fehlt den Fissurelliden, den Docoglossen und Neritiden.

Dass die Seitenorgane bei *Haliotis* nicht nur auf dem Epipodium vorkommen, sondern auch an den Seitentheilen des Fußes und am Kopfe zerstreut sind, kann nur als primitives Verhalten gedeutet werden gegenüber der Lokalisirung derselben am Grunde der Epipodialtaster von Fissurelliden und Trochiden. Bei den letzteren scheinen die Sinnesorgane des Epipodiums manche besonderen Ausbildungen zu zeigen, doch kann ich wegen schlechter Konservirung des Materials keine näheren Angaben darüber machen.

Endlich ist hier zu erwähnen, dass ein deutlich ausgebildetes subradulares Sinnesorgan wie bei Chitonen und *Dentalium*, allen von mir untersuchten Gastropoden fehlt, wenngleich die von den Labialganglien entspringenden Nerven, die denen der Chitonen homolog sind, von mir nicht nur bei *Haliotis* (48) (Fig. 83), sondern auch bei *Emarginula* und Docoglossen aufgefunden sind. Die Beschaffenheit des subradularen Blindsackes werde ich weiterhin beschreiben.

Das Nervensystem der Rhipidoglossen und Docoglossen ist zwar in der Hauptsache bekannt, doch muss ich noch einige wichtige Punkte erörtern. Lacaze-Duthiers (27) hat das Nervensystem von *Haliotis* beschrieben, doch den histiologischen Bau zu wenig gekannt, so dass es ihm entgangen ist, dass das Ganze, besonders die Pedalstränge, gangliös ist. Seine Auffassung, dass die Pedalstränge auch die ursprünglichen Mantelnerven enthalten, ist von ihm und seiner Schule auch beibehalten worden, nachdem festgestellt worden ist, dass jeder Pedalstrang ein einheitliches Gebilde ist.

Den vorderen Theil des Nervensystems habe ich dann nach einer Schnittserie durch ein junges Thier untersucht und beschrieben (48, p. 398). Der Schlundring verhält sich ganz ähnlich wie bei Chitonen; von den seitlichen Anschwellungen, welche die Cerebralganglien darstellen, gehen die Augennerven, die Nerven zu den großen

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

Tentakeln und ein paar Epipodialnerven ab, außerdem noch ein solcher zur dorsalen Leibeswand, die Lippennerven dagegen entspringen von dem ventralen Abschnitt, welcher sich in die »Labialkommissur« fortsetzt. Hinter den Cerebralganglien entsendet die letztere das Buccalkonnektiv (Fig. 83 *bc*) und einen Subradularnerven (*nsr*) jederseits. Jedes der beiden Cerebropedalkonnektive — nicht, wie Lacaze-Duthiers angegeben hat, das dorsale Cerebropleuralkonnektiv — entsendet zwei Epipodialnerven und zwei dorsale Nerven (Fig. 83). Von den letzteren ist es mir sehr wahrscheinlich, dass sie zur dorsalen Leibeswand, nicht zu den Eingeweiden, gehen; ein entsprechender Nerv entspringt auch vom vordersten Theile der Pleuropedalganglien noch vor den Otocysten; darauf folgen die beiden Mantelnerven und die Ursprünge der Visceralkommissur (l. c., Taf. XVI, Fig. 3).

Die Pedalstränge, deren weiteres Verhalten ich damals nicht beschrieben habe, hängen durch zahlreiche Kommissuren, welche im Gegensatz zu der vordersten die ventralen Hälften mit einander verbinden, zusammen. Von diesen ventralen Hälften, und zwar sowohl von ihrer Innenseite als auch von der Außenseite, entspringen die eigentlichen Fußnerven (Fig. 84 n_1), die sich über der Sohle verzweigen. Von der dorsalen Hälfte gehen seitwärts die zahlreichen Nerven (n_2) zum Epipodium, außerdem aber von ihrer Innenseite zahlreiche dorsalwärts gerichtete Nerven, die im mittleren Theile den Spindelmuskel, weiter hinten den dorsalen Theil des Fußes innerviren (n_3), also die Theile, welche über dem Epipodium gelegen sind.

Diese dorsalen Nerven, die von Lacaze-Duthiers nicht beschrieben und bisher meines Wissens überhaupt nicht genügend beachtet sind, halte ich für außerordentlich wichtig. Zunächst ist hervorzuheben, dass sie mit dem dorsalen Nervenpaar von den Cerebralganglien und mit denen von den Cerebropedalkonnektiven, ferner mit dem von dem Pleuropedaltheil entspringenden Paar und mit den beiden Mantelnerven eine Folge dorsaler Nerven bilden, welche den oberhalb des Epipodiums gelegenen Theil der Leibeswand innerviren. Hinten ist in Folge der Drehung die Eingeweidemasse von der Muskulatur getrennt; ursprünglich sind die dorsal vom Epipodium gelegenen Theile der letzteren nicht Bestandtheile des Fußes gewesen, eben so der obere Theil des Spindelmuskels.

Gleichviel aber, ob man diese Theile noch zum Fuße rechnen will oder nicht, in jedem Fall beweisen diese Nerven unwiderleglich die Unhaltbarkeit der Ansicht Lacaze-Duthiers' und seiner Schule, dass der obere Theil der Pedalstränge, der sich in die Cerebro-

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

pleuralkonnektive fortsetzt, den Lateralsträngen der Chitonen homolog ist, denn wir haben gesehen, dass diese dorsalen Nerven und eben so die Epipodialnerven nicht von den Cerebropleural-, sondern von den Cerebropedalkonnektiven entspringen.

Es ist sicherlich die einzige Möglichkeit, diese Thatsachen richtig zu erklären, die, dass man annimmt, die Cerebropedalkonnektive sind die ursprünglich einzigen Verbindungen der Cerebral- und Pedalganglien gewesen wie bei Chitonen und die seitlichen und dorsalen Nerven sind von ihnen, als sie noch gangliöse Fortsetzungen der Pedalstränge waren, abgegangen, während die Cerebropleuralkonnektive erst später entstanden sind. Ferner beweisen diese Nerven, dass die Pedalstränge, wie ich schon früher betont habe, ursprünglich nicht rein pedaler Natur sind, sondern das Hauptcentrum des Leibes, und dass sie erst durch Rückbildung des Epipodiums mit seinen Nerven und eben so der Dorsalnerven sich allmählich mehr und mehr auf die Innervirung des Fußes beschränkt haben.

Endlich werfen diese dorsalen Nerven ein Licht auf die Entstehung der beiden Mantelnerven, die ursprünglich den übrigen gleichwerthig gewesen sein dürften und erst mit ihrer Verbreitung in dem sich allmählich entwickelnden Mantelrande eine größere Bedeutung erhielten; durch ihre Lage am Vorderende der Schalenmuskeln mögen sie vor den übrigen begünstigt gewesen sein.

Bei Fissurelliden und Docoglossen bilden sich die übrigen Dorsalnerven mehr und mehr zurück, während die beiden Mantelnerven durch die am Mantelrande entstandenen Sinnesorgane, besonders bei den letzteren, eine sehr viel stärkere Ausbildung erhalten.

Während also bei diesen Gruppen der Mantelrand sich weiter entwickelt, bildet sich das Epipodium zurück. Bei *Haliotis* ist sein Nervensystem noch sehr primitiv. Es stellt sich dar als ein sehr reiches Geflecht gangliöser Nerven, in welchem in Folge der Ausbildung der Tentakel sich von diesen zu den Konnektiven, welche den Plexus mit dem übrigen Nervensystem (Cerebralganglien, Cerebropedalkonnektive, Pedalstränge) verbinden, quere stärkere Markstränge herausgebildet haben. Über dem am Ansatz des Epipodiums verlaufenden Blutgefäß ist eine Längsverbindung vorhanden. Bei verschiedenen Arten scheint dieser Plexus im Einzelnen sich ziemlich verschieden zu verhalten. Da er, wie gesagt, durchaus gangliös ist, muss er in jedem Falle als Bestandtheil des centralen Nervensystems angesehen und bei Homologisirungsversuchen mit berück-

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

sichtigt werden; ihn hierbei ganz zu vernachlässigen ist vollkommen willkürlich, und falsche Resultate sind die Folge.

Mit der Falte bildet sich der Plexus bei Fissurelliden und einigen Trochiden zurück; wie sich das Nervensystem in den Falten von *Pleurotomaria* und manchen Trochiden verhält, ist mir nicht bekannt, doch scheinen die Sinnesorgane zuweilen sehr rückgebildet zu sein. Am Grunde der Epipodialtaster erhalten sich, wo solche vorkommen, kleine Ganglien, welche den Rest des Plexus darstellen; eine Längsverbindung dürfte ihnen stets verloren gegangen sein.

Die Visceralkommissur, die bei *Haliotis* von den durch eine sehr starke, gangliöse Kommissur zusammenhängenden Vorderenden der Pedalstränge entspringt, ist zunächst ein starker, gleichmäßiger Markstrang; bei *Haliotis* ist der Anfangstheil bis zu den Ecken, mit denen die Kiemenganglien verbunden sind, von gleichmäßiger Stärke, doch zeigen die Ganglienzellen bereits ein Bestreben, sich an diesen Ecken und am Anfangstheil zu koncentriren, was dann bei Fissurelliden und Docoglossen, sowie bei den höheren Gastropoden überhaupt, zur Ausbildung von Pleural- und Parietalganglien führt. Die Pleuralganglien enthalten auch die gangliösen Theile, von denen die Mantelnerven entspringen. Diese Ganglien zeigen bei den höheren Gastropoden — eben so auch bei anderen Mollusken — das Bestreben sich nach vorn zu verschieben und den Cerebralganglien zu nähern. Bei *Pleurotomaria* liegen die Anfänge der Visceralkommissur auch weiter vorn als bei *Haliotis*, und zwar auf beiden Seiten ungleich weit; hierin kann ich nur ein sekundäres Verhalten sehen, da es im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, dass diese Ursprünge zuerst von vorn nach hinten zu den Pedalsträngen, und dann wieder von hier nach vorn zu den Cerebralganglien gerückt sind. Außerdem weist der Umstand, dass die Pleuralganglien durch Faserstränge in der ersten Pedalkommissur unter einander verbunden sind, mit großer Deutlichkeit darauf hin, dass sie mit dieser ursprünglich in gleicher Höhe gelegen haben, wie es bei *Haliotis* der Fall ist. Die Asymmetrie bei *Pleurotomaria* dürfte darauf hinweisen, dass die hohe Schale mit den Verlagerungen, die sie zur Folge hat, in analoger Weise wie bei den höheren Gastropoden eine solche Verschiebung bewirkt hat, während die frühzeitig verflachte *Haliotis* die ursprüngliche Lage der Visceralkommissur beibehalten konnte.

Die Kiemenganglien sind bei *Haliotis* nicht der Visceralkommissur eingefügt, sondern stehen mit dieser durch kurze Konnektive in Zusammenhang; das muss durchaus als primitives Verhalten gelten.

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

Die Parietalganglien entstehen wie gesagt durch Koncentration der Ganglienzellen an den Ursprungsstellen dieser Konnektive und sind nicht mit den Kiemenganglien identisch, wie das von manchen Seiten aufgefasst worden ist. Die Kiemenganglien entsenden nach vorn den Nerv des Osphradiums und einen starken Kiemennerv, dagegen ist der Mantelnerv, der von jedem dieser Ganglien zu entspringen scheint, ihnen nur auf eine kurze Strecke angelagert und hat seinen eigentlichen Ursprung in der Visceralkommissur (Fig. 85, 86), was wieder ein ursprüngliches Verhalten darstellt. Diese Mantelnerven innerviren die Decke der Kiemenhöhle, und besonders den Rand des Mantelschlitzes mit den drei hier befindlichen Tentakeln. Sie sind schon von Lacaze-Duthiers beschrieben worden.

Mit der Rückbildung des Mantelschlitzes verlieren diese Nerven an Bedeutung. Bei Fissurelliden sind sie noch vorhanden. Wichtig ist ihr Verhalten bei den Docoglossen. Bei *Patina pellucida* — eben so dürfte es bei allen Patelliden sein — geht von dem linken Kiemenganglion ein von einem Streifen sensiblen Epithels begleiteter Nerv aus, der an der Unterseite des Mantels über einem großen Blutsinus schräg nach vorn und rechts hin verläuft und der sich demnach dem linken Mantelnerv von *Haliotis* so vollkommen ähnlich verhält, dass man an ihrer Homologie kaum zweifeln kann.

Bei Acmäiden, von denen ich daraufhin *Collisella digitalis* Esch. untersucht habe, ist dieser Nerv mit dem Sinnesepithel gleichfalls vorhanden. Bald nachdem er sich vom Osphradium getrennt hat, geht von ihm der Kiemennerv ab, der also hier eine Abzweigung des Mantelnervs ist, ähnlich wie die Kiemenvene vom Mantelsinus (Fig. 114). Das weist darauf hin, dass die Kieme der Acmäiden sich als eine Lamelle von dem großen Mantelsinus abgelöst hat und sekundär zu einem doppelt gefiederten Gebilde geworden ist, das den Ctenidien der Zygobranchien, besonders aber den Chitonidenkiemen ähnlich ist.

Die Kiemennerven sind bei Patelliden mit den Kiemen verschwunden, eben so auch der rechte innere Mantelnerv. Dass der linke mit dem Sinnesstreifen darüber erhalten geblieben ist, dürfte mit der Richtung der Wimperung in der Mantelhöhle zusammenhängen, die vielleicht von links nach rechts erfolgt, worauf die rechtsseitige Lage der After- und Nierenöffung hinweist. Dann könnte der Sinnesstreifen möglicherweise die Aufgabe haben, das einströmende Wasser zu prüfen.

Bei Neritiden ist, wie ich schon p. 325 erwähnt habe, der große

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

linke Mantelnerv, der vom linken Pleuralganglion entspringt, in Beziehung zur Kieme getreten. Bei *Nerita pica* tritt dieser Nerv, nachdem sich der vordere Mantelnerv abgezweigt hat, in den Mantel ein (Fig. 117) und theilt sich in zwei unmittelbar über einander liegende Äste, von denen der obere nach hinten verläuft und in die Kieme eintritt, in deren rechter vorderer Kante er bis zur Spitze zieht, während der untere theils nach hinten bis zum Anfang der Kieme, theils nach vorn bis über das Ende des Fußretraktors hinaus bis in die Nähe des Randes verläuft und von dem p. 327 erwähnten Sinnesorgan begleitet wird, ohne aber mit dem Mantelrandnerv in Verbindung zu treten. Ähnlich verhält es sich bei *Scutellina cinnamomea*, doch theilt sich der Mantelnerv, der weiter nach hinten liegt als bei *Nerita*, unmittelbar am Ansatz der Kieme in den Kiemennerv und den nach vorn verlaufenden Nerv des Sinnesorgans am Mantel.

Dass die Labialganglien bei Docoglossen, insbesondere bei Lepetiden, stärker entwickelt sind als bei *Haliotis*, ist nicht, wie Pelseneer (35) meint, ein primitives Verhalten, sondern die Folge der nur bei ihnen gut entwickelten Sinnesorgane in den Palpen, deren subepitheliale Ganglienmassen gleichzeitig bedeutend verstärkt sind.

Die ältesten Gastropoden dürften jederseits einen Komplex von Muskeln besessen haben, durch welche der Fuß mit der Schale verbunden wird, und von diesen ist der linke wegen seiner Insertion in der Nähe des Schalenrandes allmählich rückgebildet, während der rechte, welcher seinen Ansatz in der Nähe des Schwerpunktes der Schale erhält, eine sehr starke Weiterentwicklung zeigt und bald allein übrig bleibt. *Haliotis* besitzt den linken Schalenmuskel noch, wenn auch viel schwächer als der rechte ist. Von den Fissurelliden und Docoglossen ist anzunehmen, dass sie von Thieren abstammen, welche noch beide Muskeln besessen haben. In Folge der Symmetrie der Schale sind sie beiderseits gleich geworden und haben sich zu dem hufeisenförmigen Schalenmuskel ergänzt.

Wie verhält es sich nun aber mit dem Schalenmuskel solcher patellenförmiger Gastropoden, die von höheren Formen mit dem allein erhaltenen rechten Spindelmuskel herstammen? Das kann man bei Neritiden ganz gut verfolgen. Wenn man von einem solchen Spindelmuskel ausgeht, wie ihn die Trochiden haben (Fig. 92), der längs der Eingeweide sich bis neben die Nieren hinaufzieht, kann man den von *Nerita* hiervon ableiten, indem man annimmt, dass er sich mit der Verkürzung des Gewindes verbreitert und am Ende getheilt hat,

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

so dass die eine Hälfte nun links von den Eingeweiden und der Mantelhöhle sich der Schale anheftet (Fig. 115). Wenn sich die Eingeweidemasse noch mehr verkürzt und die Schale verflacht, nehmen diese Muskelzüge einen mehr senkrechten Verlauf an, wie bei *Navicella*, während schließlich *Scutellina* patellenförmig geworden ist, indem die Eingeweide sich ganz über dem Fuße zusammengezogen haben. In solchem Falle können die beiden Insertionen durch ihre hintere Vereinigung zu einem hufeisenförmigen Muskel zusamenfließen. Ähnlich dürfte es sich bei anderen Gastropoden verhalten, die ihre Schalenwindungen verlieren und sich mehr oder weniger der Patellenform nähern.

Es ist nun aber zu betonen, dass der Spindelmuskel phylogenetisch nicht als einheitliches Gebilde aufzufassen, sondern aus einer großen Zahl verschiedener Züge zusammengesetzt ist. Bei *Haliotis* sieht man deutlich die Fasern sich in verschiedenen Richtungen — es scheinen deren vier zu sein — kreuzen, doch ist es kaum möglich, hier die einzelnen Elemente zu unterscheiden, aus denen er besteht. Bei Fissurelliden kann man über den Pedalsträngen schwache Züge erkennen, die sich in der Mitte kreuzen und offenbar den Transversalmuskeln der Chitonen entsprechen; auch sonst sind verschiedene Faserrichtungen erkennbar, die es nahe legen, dass die Verbindungsmuskulatur des Fußes mit der Schale nicht nur aus Transversalmuskeln, sondern auch aus Theilen des ursprünglichen Hautmuskelschlauches zusammengesetzt ist. Dabei will ich noch erwähnen, dass die Dorsalwand des Kopfes, die von der Schalenbildung unberührt geblieben ist, bei *Haliotis* noch sehr deutlich eine Zusammensetzung aus vier Schichten verschieden gerichteter Muskelfasern erkennen lässt, wie sie dem ursprünglichen Hautmuskelschlauch eigenthümlich ist (Fig. 88); wie bei Solenogastren ist die äußerste Schicht eine Quermuskellage, der zwei Diagonalfaserschichten und zu innerst eine Längsmuskelschicht sich anschließen. Durch Beziehung einzelner Muskelzüge zum Pharynx verändert sich weiterhin der regelmäßige Verlauf der Schichten.

Indem ich zu einigen Bemerkungen über die Verdauungsorgane übergehe, habe ich zunächst der Sinnesorgane am Mundeingange zu gedenken. Die sensiblen Zellen im Epithel sind schon bei *Haliotis* gegen den Rand der Schnauzenfläche hin und jederseits in einem Wulst, der unterhalb des Kiefers gelegen ist und wohl als vordere Grenze der Mundhöhle aufgefasst werden kann, mehr angehäuft als in den Theilen dazwischen. Der Rand hat sich dann besonders bei

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

Acmäiden zu einem sensiblen Schnauzenlappen ausgezogen (Fig. 109) und ähnlich verhält er sich bei Neritiden.

Bei Fissurelliden sind in den unter dem Kiefer gelegenen Wülsten (Fig. 93) unter dem Epithel deutliche Ganglienmassen angehäuft (*g*), welche auf eine Weiterbildung der Sinnesorgane hinweisen. Bei Docoglossen verdienen ähnliche Wülste eine besondere Beachtung darum, weil sie nicht ventral vom Kiefer gelegen, sondern vermuthlich in Folge einer Verschiebung an dessen Innenseite gerückt sind (Fig. 106, 109, 110 *palp*). Die starken gangliösen Massen in diesen Palpen, wie man sie nennen kann, hängen mit den beiden Ganglien der Labialkommissur (Fig. 107, 109 a, *glab*) zusammen, von denen auch die Buccalkonnektive abgehen. Es ist zu betonen, dass diese Palpen nicht mit der Zunge zusammenhängen, sondern ihr gegenüber liegen, und dass eine Homologie mit dem Subradularorgan der Chitonen durch diese Lage, auch durch das Fehlen einer Kommissur zwischen den beiderseitigen Ganglien ausgeschlossen ist. Das Epithel im oberen Theile, der der Radula benachbart ist, ist deutlich drüsig, und diese subepithelialen Drüsenzellen setzen sich auch bis zum Ende des Subradularsackes fort, der hinten mehr oder weniger vollständig von ihnen umgeben wird. Bei *Patina pellucida* wird schon im hinteren Theile der Mundöffnung die Innenfläche der Palpen von einer starken Cuticula bekleidet (Fig. 107), und diese setzt sich nach der Vereinigung der beiden Wülste hinter der Mundöffnung als Auskleidung einer ventralen Rinne in den Subradularsack fort.

Die beiden Subradularnerven, die ich bereits erwähnt habe, verlaufen unter dem Epithel der Dorsalseite des Subradularsackes; bei *Haliotis*, wo diese Nerven am stärksten sind, scheinen hier auch ziemlich reichliche Sinneszellen vorhanden zu sein, doch fehlen besondere Sinneshügel eben so wie Ganglien, so dass eigentliche Sinnesorgane, die man denen von Chitonen homolog zu setzen hätte, nicht mehr vorhanden sind. Auch bei Fissurelliden und Docoglossen sind solche nicht erhalten.

Unter dem Vorderende der Radula, gegenüber der Mundöffnung findet sich besonders deutlich bei Fissurelliden ein kielartiger Vorsprung der Zunge. Dieser hat bei Docoglossen eine eigenartige Umbildung erfahren. Von *Patella vulgata* ist dieses Gebilde bereits von Wegmann (62, p. 273 Taf. XII, Fig. 4, 8) beschrieben und abgebildet worden. Es ist bei Patelliden ein vorspringender Wulst, der schon bei Lupenvergrößerung deutlich eine quere Furchung zeigt (Fig. 98 und 99); die Dimensionen sind verschieden, bald mehr verbreitert,

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

bald mehr verlängert, doch nach hinten vermuthlich immer zugespitzt. Fig. 99 lässt erkennen, dass die queren Wülste vorn hohl sind und jeder den vorhergehenden etwas überdeckt. In Sagittalschnitten (Fig. 101) findet man, dass die Vorderwand jedes Wulstes mit einer ziemlich kräftigen Cuticula bedeckt ist, die am Rande frei vorsteht und hier durch eine gewisse Menge von Cuticularsubstanz mit dem dahinter liegenden Epithel verbunden ist, wodurch dieser freie Rand wahrscheinlich gestützt wird. Bei *Acmaea* (*Tectura*) *testudinalis* ist dieses Gebilde eigenartig ausgebildet, nämlich zu einer einzigen, ziemlich großen, von einer starken Cuticula gebildeten Tasche, die nach vorn offen, nach hinten geschlossen ist (Fig. 106). Auf dieses Hinterende folgt dann wieder ein ziemlich starker kielartiger Vorsprung. Kürzlich hat Willcox (63) dieses Gebilde, dessen wahre Bedeutung ihm ganz unklar geblieben ist, als Homologon des subradularen Sinnesorgans gedeutet, obwohl er weder ein Ganglion, noch selbst Nerven davon gesehen hat.

Bei den meisten Acmäiden verhält sich indessen dieses Sublingualorgan wesentlich verschieden. In Fig. 100 habe ich es von der großen *Acmaea* (*Collisella*) *viridula* dargestellt; hier ist es rundlich dreieckig, auf jeder Seite mit sechs schrägen Furchen versehen, die nicht bis zur Mitte reichen. Bei kleineren Thieren ist es einfacher (Fig. 109). Das Epithel dieses Wulstes ist mit kleinen Cuticularzähnchen besetzt, deren Spitzen nach vorn gewendet (Fig. 102), und die in ziemlich regelmäßigen Querreihen angeordnet sind (Fig. 103).

In allen Fällen bildet dieses Organ eine gewisse Ergänzung der Radula, die es beim Ablecken der Nahrungstheile von den Uferfelsen unterstützt, bei Patelliden mehr nach Art eines Baggers, bei Acmäiden nach Art einer Raspel. Bei Lepetiden zeigt der Vorsprung der Zunge keine besondere Differenzirung.

Der sogenannte Kiefer bekleidet bei den Zygobranchien und Trochiden die vordere Wand der Mundhöhle, die er offenbar vor Verletzungen durch die Radulazähne zu schützen hat. Außer in der Mittellinie und am oberen Rande ist er aus deutlich getrennten Stäbchen zusammengesetzt, die zu den Epithelzellen, welche sie erzeugen, fast rechtwinkelig nach der Mundöffnung hin gerichtet sind. Sie werden von einem nach unten spitzwinkelig vorspringenden Wulst getragen (Fig. 93). Der dorsale Theil besteht aus einer einfachen Cuticula, die sich mehr oder weniger weit über die Stäbchenschicht nach unten hinüberzieht, und vom unteren Rande des Kieferwulstes

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

entspringt eine untere Cuticula, die in verschiedenem Maße die freie Außenseite der Stäbchenschicht bedeckt.

Auffallend verschieden ist der Kiefer der Docoglossen. Hier fehlt die Stäbchenschicht, die weder in den Schnitten noch im Flächenbilde sichtbar ist. Das letztere lässt vielmehr eine parallele Streifung erkennen, welche der Mittellinie parallel verläuft, mehr oder weniger deutlich auch eine Streifung parallel den Rändern. Das von Wegmann (62, p. 272) erwähnte Netzwerk, ähnlich wie in den Zungenknorpeln, ist in der That nicht eine dem Kiefer eigene Struktur, sondern Wegmann hat offenbar den Knorpel gesehen, welcher dem Kiefer angelagert ist, sich aber leicht von ihm trennen lässt.

Von dem Kiefer der Fissurelliden kann man den der Patelliden — abgesehen vom Verlust der Stäbchen, in der Weise herleiten, dass man eine stärkere Entwicklung der äußeren Cuticula annimmt, indem diese sich an der Außenseite der Kante des Kieferwulstes weiter hinaufgezogen hat. Dadurch ist am Kiefer ein ventraler schneidender Rand entstanden, so dass der Kiefer hier eher als sonst als solcher bezeichnet werden kann.

Endlich ist es sehr merkwürdig, dass nur die Medianlinie und der Schneiderand des Kiefers frei gegen die Mundhöhle hin liegt, der größte Theil desselben aber an der Innenseite überwachsen ist, so dass sich an ihn Knorpel und Muskeln anheften (Fig. 109, 110), auch die Palpen, wie ich bereits erwähnt habe, seiner Innenseite ansitzen. Diese Überwachsung dürfte sowohl von oben wie von hinten her erfolgt sein, indem besonders der bei Patellen vorhandene Knorpel von oben her, die Palpen aber von hinten her sich an ihm vorgeschoben haben.

Da der Kiefer nicht nothwendig eine Stäbchenschicht zu besitzen braucht, kann man auch den Neritiden einen, wenn auch ganz rudimentären Kiefer zuschreiben, da die Vorder- und Seitenwand der Mundhöhle, besonders auf einem Vorsprunge, welcher dem Kieferwulst anderer Rhipidoglossen homolog sein dürfte, von einer starken Cuticula bekleidet wird. Diese zieht sich hier allerdings bis zur Mundöffnung hin und zeigt hier in ihren äußeren Theilen die sehr merkwürdige Eigenthümlichkeit, dass sie zahlreiche kleine Zähnchen bildet (Fig. 116), deren Spitze nach innen gerichtet ist. Ihre Funktion dürfte ganz ähnlich sein, wie die des Sublingualorgans der Acmäiden, Nahrungstheile festzuhalten und mit Hilfe der Radula ins Innere zu befördern. Diese Zähnchen habe ich von *Nerita pica* und *Navicella suborbicularis* beobachtet, bei *Scutellina cinnamomea* fehlen sie indessen.

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

Außerhalb von diesen mit Zähnchen besetzten Theilen ist die Mundgegend papillös, und bei *Scutellina* haben sich diese Papillen zu keulenförmigen Fortsätzen, die vermuthlich sensible Funktion haben, ausgezogen. Auch der Schnauzenrand ist hier besonders entwickelt.

An der gewöhnlich glatten Cuticula, die bei Docoglossen die Umgebung des Mundes bekleidet, habe ich bei *Acmaea* (*Collisella*) *digitalis* kleine Zähnchen wahrgenommen, welche denen von Neritiden ziemlich ähnlich sind (Fig. 105), doch kann natürlich von einer Homologie keine Rede sein.

Eine Beschreibung der Radulaformen der Zygobranchien und Docoglossen habe ich früher gegeben (50). Hier sei nur bemerkt, dass ich als primitivste Radulaform der Mollusken eine mit zahlreichen, im Wesentlichen gleichartigen Zähnchen besetzte Membran ansehe. Bei den Rhipidoglossen ist bereits ein mittlerer Theil von den Seitentheilen differenzirt. Hierin mag *Pleurotomaria* am tiefsten stehen, da die Rhachis noch nicht so scharf wie gewöhnlich abgesetzt und mit zahlreichen Platten besetzt ist, doch sind die letzteren bereits zum Theil der Schneiden verlustig gegangen. Die eigenthümlichen Pinsel an den Seitenplatten scheinen ganz auf die Gattung beschränkt zu sein; es ist daher schwer zu entscheiden, ob die Ausgangsformen der übrigen Rhipidoglossen solche noch nicht besessen oder sämmtlich verloren haben.

Unter den Trochiden giebt es noch einige mit jederseits acht bis neun Zwischenplatten, so *Livona pica*, einige *Zizyphinus*- und *Photinula*-Arten, doch wird allmählich die Fünfzahl zur Regel, eben so bei *Haliotis* und Fissurelliden. Die Seitenplatten nehmen an Zahl ab; unter den Trochiden ist ihre Zahl am geringsten bei *Machaeroplax*, unter den Fissurelliden bei *Macrochisma*.

Ganz eigenartig ist die Radula der Docoglossen; die Seitenplatten sind im ursprünglichsten Falle, wie bei *Ancistromesus*, in Dreizahl vorhanden, während sie in der Reihe der Acmaeiden sich völlig rückbilden und bei Lepetiden stets in Zweizahl vorkommen. Hauptsächlich sind indessen die Zähne der Rhachis bemerkenswerth, indem sie je in einen Basaltheil und einen Zahn differenzirt sind, von denen der erstere fest mit der Basalmembran verbunden ist, während der letztere durch eine Kittsubstanz, die sich leicht in Kalilauge auflöst und in Fig. 104 als helle Zwischenschicht erscheint, dem Basaltheil angeheftet ist. Diesem Zahn ist ein gelbes Pigment und jedenfalls auch eine besondere Substanz eingelagert, die ihn viel härter und brüchiger macht, als sonst die Radulazähne sind.

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

Vergleicht man diese Zähne (Fig. 104) mit denen von *Haliotis* Fig. 82), so ist es am wahrscheinlichsten, dass der ablösbare Schneidentheil der Docoglossen nur dem stark glänzenden, durch Farbstoffe unfärbbaren Theil bei *Haliotis* entspricht und die gefärbten Basen einander homolog sind.

Die phyletische Entwicklung der Docoglossen-Radula geht mit größter Deutlichkeit von *Ancistromesus* aus und führt unter den Patelliden zu der Endform *Helcioniscus*, während die Acmäiden und Lepetiden von ähnlichen Formen, wie die letztgenannte ausgehen und sich verschieden weiter bilden — auf die Einzelheiten kann ich nicht nochmals eingehen; ich halte durchaus an der früher von mir geäußerten Ansicht fest, dass die Entwicklung nur in dieser Weise vor sich gegangen sein kann, und dass die Docoglossen-Radula um Vieles höher steht als die der Rhipidoglossen.

Die Pharyngealknorpel sind unlängst von Amaudrut (1) beschrieben, der indessen ohne Noth von *Patella* ausgeht. Ich finde außer den zwei Paaren von Zungenknorpeln, deren Gegenwart man als Regel ansehen kann, verschiedene accessorische Knorpel, die aber durchaus nicht, wie Amaudrut meint, immer einander homolog sind. Bei *Haliotis* bildet bei Weitem die Hauptmasse der Zungenknorpel das eine Paar, das den vorderen Knorpeln anderer Gruppen entspricht; ihm ist nur hinten an den Seiten ein zweites Paar angelagert, das jenes aber nicht nach hinten hin überragt, sondern mit ihm zugleich endet, und zwar, wie es auch sonst die Regel ist, über der Pleuropedalkommissur. Im vorderen Theile ist der Hauptknorpel eine Strecke weit zu einem kleinzelligen flachen Buckel differenzirt und ein ähnliches Gewebe liegt unter der Mitte der Radula und jederseits davon. Accessorische Knorpel fehlen sonst. Bei *Emarginula elongata* ist der hintere Zungenknorpel sehr vergrößert und überragt den vorderen bedeutend, er ist im Querschnitt halbmondförmig. Außerdem liegt ein kleiner accessorischer Knorpel von demselben großzelligen Bau unter einem Theil der Radulascheide. Vor demselben zieht sich zwischen den beiden Hauptknorpeln das Radulaepithel weit ventralwärts zu einem Säckchen aus (Fig. 94 *rdiv*). Unter dem Kieferepithel und unter dem Epithel in der darüberliegenden Falte (Fig. 93) ist das Bindegewebe sehr kompakt, doch kann man es nicht gut als Knorpel bezeichnen.

Unter den Docoglossen haben die Patelliden gleichfalls zwei Paare von Radulaknorpeln, von denen das vordere vorn zusammenfließt und bedeutend kleinzelliger und fester ist als das hintere

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

(Fig. 107). Bei *Patina pellucida* kommen außerdem vor: 1) ein Knorpel, der sich sowohl der Außenseite als auch der Innenseite des Kiefers anlegt und daher zweckmäßig als Kieferknorpel zu bezeichnen ist, er setzt sich ziemlich weit nach hinten als unregelmäßig umgrenzter Streifen fort und entspricht hier dem cartilage latéral inférieur Amaudrut's, der indessen die Haupteigenschaft, nämlich die Beziehung zu dem Kiefer, nicht erwähnt hat. Da ich auch bei *Ancistromesus* am Kiefer einen rundlichen Knorpel gefunden habe, so dürfte dieser den Patelliden allgemein zukommen.

2) Ein mehr dorsal gelegener, ziemlich großer Knorpel, Amaudrut's cartilage latéral supérieur.

3) Unmittelbar hinter den Labialganglien je ein kleiner, aber deutlicher Knorpel, der bei *Patella* auch vorliegt, aber von Amaudrut nicht gesehen ist.

Bei Acmäiden und Lepetiden ist dem gegenüber eine starke Koncentration eingetreten, denn ich finde bei einigen Arten nur ein Paar von Zungenknorpeln, das vorn zusammenhängt und außerdem einen ziemlich kleinen Knorpel über dem Kiefer (Fig. 109, 110), welcher dem cartilage latéral supérieur von Patelliden homolog ist. Es fehlt hier also der Kieferknorpel, und der hintere Zungenknorpel ist entweder rückgebildet oder mit dem vorderen verschmolzen. Endlich sind bei *Acmaea virginea* die beiden Zungenknorpel zum größten Theil mit einander zu einem einheitlichen Knorpel verschmolzen (Fig. 109), nur hinten sind sie noch deutlich getrennt (Fig. 109 *a*).

Die Neritiden sind im Verhalten der Knorpel wenig variabel. Bei *Nerita pica* ist der vordere Zungenknorpel vorn und ventral kleinzellig, mit reichlicher Zwischensubstanz und pigmentirt; in diesem Theile fällt ein Hohlraum auf. Der hintere Zungenknorpel ist ziemlich kurz. Außerdem kommt in einem Fältchen, das seitlich vom vorderen und dorsalen Theile der Zunge liegt, jederseits ein flaches Knorpelstück von geringer Ausdehnung vor, ferner ein größeres, unpaariges, mit reichlicher Zwischensubstanz zwischen den ventralen Theilen der vorderen Zungenknorpel über dem Verbindungsmuskel der letzteren, endlich ein kleineres zwischen diesem Muskel und dem Subradularsack. Ganz ähnlich verhält es sich bei *Navicella* und *Scutellina*, nur liegt der zuletzt erwähnte Knorpel hinter dem Subradularsack.

Die von Amaudrut als besondere Knorpel angesehenen seitlichen Zipfel der Zungenknorpel kann ich nur als Theile dieser Knorpel ansehen, da ich nichts finde, was auf eine einstige Trennung der-

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

selben hinweist. Eine nähere Verwandtschaft zwischen Patelliden und Neritiden besteht in keinem Fall und bei genauerer Berücksichtigung der Lagerungsverhältnisse kann ich eine Homologie der accessorischen Knorpelstücke in den genannten Gruppen der Rhipidoglossen und Docoglossen nicht anerkennen.

Die einfachsten Verhältnisse, wie wir sie bei *Haliotis* finden, wird man auch hier zum Ausgang zu nehmen haben; der hintere Zungenknorpel vergrößert sich zumeist, und an verschiedenen Stellen treten in den einzelnen Gruppen accessorische Knorpelstücke auf. Das kann um so leichter geschehen, wenn das Bindegewebe, wie es besonders bei Neritiden der Fall ist, ein großzelliges Parenchym ist, das dem Knorpel äußerst ähnlich sein kann.

Die beiden drüsigen Ausbuchtungen über der Radula kommen bei allen älteren Gastropoden vor (Fig. 80, 93, 107). Unter ihren Vorderenden münden bei *Haliotis* die Speicheldrüsen aus. Diese liegen über, zum Theil seitlich von der Buccalmuskulatur (Fig. 83, 93, 95 *gs*) und vor dem Kropf. Nun haben sowohl B. Haller (18, p. 131), als auch Amaudrut (1, p. 194) von Neritiden Speicheldrüsen beschrieben, die an ganz anderer Stelle, nämlich zwischen Kropf und Magen liegen, doch an derselben Stelle wie gewöhnlich ausmünden sollen; Amaudrut sagt dazu: je ne connais pas d'autre Prosobranche montrant cette relation des glandes salivaires avec les intestins. Ich finde nun zwar bei *Nerita pica* sehr mächtige drüsige Massen, die etwa an der bezeichneten Stelle, nämlich unterhalb der Verdauungsorgane von der Pleuropedalkommissur bis zur Magengegend gelegen sind, aber diese Drüsen haben nicht solche Ausführungsgänge, wie sie von den genannten Autoren dargestellt sind, sondern münden an der Ventralseite, dem Deckel gegenüber, nach außen (Fig. 115). Demnach kann ich nur annehmen, dass die Ausführungsgänge von Haller und von Amaudrut in der Annahme, dass sie bei der Präparation verloren gegangen seien, falsch ergänzt worden sind. *Navicella* und *Scutellina* haben an der bezeichneten Stelle überhaupt keine Drüsen und die Drüsen von *Nerita* stehen mit dem Vorderdarm in keiner Verbindung, sondern dürften bei der Erzeugung des Deckels eine Rolle spielen, daher will ich sie als Deckeldrüsen bezeichnen.

Von *Nerita* sei noch erwähnt, dass an dem Subradularsack seitlich sich ein paar drüsige Ausbuchtungen finden, die natürlich nichts mit Speicheldrüsen zu thun haben, sondern den drüsigen Bestandtheilen im Subradularsack anderer Rhipidoglossen entsprechen, und dass die

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

von Haller beschriebene unpaarige, cylindrische Vorderdarmdrüse nicht existirt, wie Amaudrut, der sie für die vordere Aorta erklärt, richtig angiebt (1, p. 192).

Dass die Radula ektodermaler Herkunft ist, scheint mir eben so zweifellos zu sein, wie die entodermale Natur des Kropfes, demnach muss zwischen beiden die Grenze der beiden Antheile zu suchen sein. Bei den ältesten Gastropoden scheint es mir nach dem histiologischen Verhalten ziemlich klar zu sein, wo diese Grenze liegt. Nach dem makroskopischen Bilde würde man die beiden zungenförmigen Klappen, die hinter der Radulascheide und den Buccaldrüsen sich nach hinten erstrecken (1, Taf. VIII, Fig. 63), für die Grenzen halten, indem ihre Innenseite ektodermal, die Außenseite entodermal wäre, doch ist Letzteres nicht richtig, vielmehr reicht das ektodermale Epithel noch etwas weiter. Die Innenseite der Klappen wird bei *Emarginula elongata* von einem ziemlich hohen Epithel mit gleichartigen, eiförmigen Kernen und mit einem bräunlichen Pigment in der äußeren Zellhälfte bekleidet (Fig. 95), an der Kante wird das Epithel äußerst flach, um alsdann wieder in ein hohes eigenartiges Epithel überzugehen. Dieses besteht sehr deutlich aus zwei Arten von Zellen, Stützzellen mit Kernen an der Oberfläche und wahrscheinlich drüsigen Zellen mit basalen Kernen, wie wir es nur bei ektodermalen Epithelien finden. Am Rande verändert sich dieses Epithel nochmals, indem es fast ausschließlich basale Kerne und ein dunkler gefärbtes, etwas körniges Plasma erhält, wodurch es dem Epithel unter der elastischen Membran der Radula (*rs*) sehr ähnlich wird. Dahinter nimmt das Epithel denselben Charakter an, wie in den Seitentheilen des Kropfes und ich zweifle nicht, dass das beschriebene hohe Epithel unter den zungenförmigen Klappen das Hinterende des ektodermalen Bestandtheiles des Darmtractus darstellt (vgl. Fig. 94).

Über den Mitteldarm will ich nur bemerken, das bei *Haliotis* der Mitteltheil des Kropfes, welcher durch je ein Paar ventraler und dorsaler Falten sich von den Seitentheilen absetzt und hinten zum Rohr schließt, sich vermuthlich nur darum allmählich nach der linken Seite biegt, weil auf der rechten sich die Darmschlinge nach vorn vorgedrängt hat. Eine direkte Beziehung dieser Verschiebung zur Herumdrehung des Analkomplexes kann ich nicht entdecken.

Wie Wegmann (61) richtig angegeben, Haller aber bestritten hat, besitzt *Haliotis tuberculata* in der Dorsalwand der linken Magenhälfte zwei Lebermündungen (Fig. 89). Ob der Theil der Leber, der

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

hier ausmündet, der ursprünglich linken Leberhälfte entspricht, scheint mir kaum sicher anzugeben zu sein.

Mit der Kiemenhöhle und dem Enddarm ist ursprünglich bei Prosobranchien das Herz stark nach der linken Seite hinübergedrängt, wie wir es bei *Haliotis* finden (Fig. 89), um dann bei der symmetrischen Lage der Kiemen bei Fissurelliden nach rechts in die Medianlinie zu rücken. Dass die beiden Vorhöfe und die Durchbohrung der Herzkammer durch den Enddarm ein primitiver Zustand sind, wird kaum zu bezweifeln sein; die Erhaltung des rechten Vorhofes bei Trochiden hängt mit der Erhaltung des Blutgefäßes zusammen, welches dem Vas efferens der rechten Kieme entspricht.

Da die Patelliden sich von fissurellidenähnlichen Zygobranchien herleiten dürften, wird bei ihnen das in der Medianlinie gelegene Herz zum Ausgang zu nehmen sein. Nach der Rückbildung der Kiemen trat der Vorhof in die engste Beziehung zu dem von links und vorn einmündenden Mantelsinus; dadurch mag es zu erklären sein, dass bei *Ancistromesus* (Fig. 96) der Vorhof zum größten Theil in die Decke der Kiemenhöhle zu liegen kommt. Bei der sehr bedeutenden Größe des Herzens reicht dieses ziemlich weit in die rechte Hälfte des Thieres hinüber. Während das Pericardium hier nach oben fast ganz frei liegt, ist es bei *Helcioniscus* beinahe völlig von anderen Eingeweiden überdeckt. Bei *Acmaea* (*Collisella*) *viridula* ist dasselbe weit nach links hin verlagert (Fig. 97). Dadurch ist die Trennung der Herzkammer vom Enddarm, die schon bei *Ancistromesus* besteht, bedeutend vergrößert, indem die Analöffnung mehr und mehr das Bestreben zeigt, nach rechts hinüber zu wandern, was besonders bei Lepetiden auffällt, wo die Analpapille stark nach rechts geneigt ist.

Über den Zusammenhang zwischen Pericardium und Nieren bei den primitivsten Formen mit zwei Nieren habe ich keine eigenen Beobachtungen gemacht. Falls wirklich bei *Pleurotomaria* (66) und *Haliotis* (12) der rechte Renopericardialgang nicht vorhanden ist, was indessen, nachdem Pelseneer (35) einen solchen bei Trochiden gefunden hat, sehr unwahrscheinlich ist, müsste man nothwendiger Weise annehmen, dass beide in dieser Hinsicht in der Richtung zu den höheren Rhipidoglossen hin weiter vorgeschritten sind, als die Stammform der Fissurelliden und Docoglossen gewesen ist, da bei Fissurelliden der rechte Verbindungsgang, bei Docoglossen beide erhalten sein sollen.

Die beiden Nieren verhalten sich schon bei *Haliotis* sehr ungleich, die linke ist der kleine »Papillarsack«, während die rechte um Vieles

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

ausgedehnter ist und mit zahlreichen Fortsätzen zwischen die Verdauungsorgane eindringt (Fig. 90). Ein solcher Schnitt macht die Verschiedenheit ohne Weiteres verständlich, denn nur die rechte Niere ist den anderen Eingeweiden benachbart, während die linke ganz zwischen Pericardium und Mantelhöhle eingeschlossen ist, darum konnte sie nicht äußere Fortsätze aussenden, sondern eine Vergrößerung der secernirenden Oberfläche war nur durch Fortsätze ins Lumen hinein möglich.

Die Fissurelliden und Docoglossen sind jedenfalls von Formen herzuleiten, bei denen bereits ein starkes Übergewicht der rechten Niere vorhanden war, und daraus ist bei den ersteren eine fast völlige Rückbildung der linken Niere entstanden, während die rechte eine ungeheure Ausdehnung erhielt, indem sie hinter dem Kropf zur Fußmuskulatur hinabzieht und über dieser bis zum Hinterende reicht, während dorsal vom Magen nur einige Fortsätze zu finden sind (Fig. 94). Bei Docoglossen ist — wenigstens ursprünglich — die linke Niere noch weniger rudimentär, während die rechte gleichfalls sehr ausgedehnt ist und bei mehreren von mir untersuchten Arten ventral etwa bis zur Mittellinie des Körpers zwischen Fuß und Eingeweiden hinabreicht; bei *Patina pellucida* haben beide einige dorsale Ausbuchtungen, bei *Cryptobranchia alba* biegt die rechte hinten noch nach links hinüber, umgiebt also die Eingeweidemasse von rechts, hinten und zum Theil ventral, Acini sind kaum vorhanden.

Während hier also die linke Niere zur Rückbildung hinneigt, tritt bei den monobranchen Rhipidoglossen, denen sich die höheren Gastropoden anschließen, der entgegengesetzte Fall ein: die linke Niere vergrößert sich und die rechte bildet sich zurück. Die Schicksale der letzteren sind bisher noch ganz unbekannt und durchaus strittig ist sogar, ob die einzige Niere der höheren Gastropoden der rechten oder der linken oder der Summe beider der Zygobranchien homolog ist. Nach Perrier (37) soll die rechte Niere der letzteren der Niere, die linke der »Nephridialdrüse« einiger Tänioglossen homolog sein, auch Haller (18) will eine Vereinigung der beiden ursprünglichen Nieren annehmen, von denen aber die rechte in der Hauptsache der einzigen höherer Prosobranchien entsprechen soll. Dagegen haben v. Erlanger (12) und Pelseneer die Überzeugung ausgesprochen, dass die linke Niere der Zygobranchien der einzigen von Tänioglossen homolog sei. Wir werden sehen, dass diese Auffassung allein den Thatsachen entspricht.

Schon bei Trochiden rückt mit dem Rudimentärwerden der rechten

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

Kieme der Enddarm nach rechts und giebt der linken Niere einen größeren Raum, als ihr bei *Haliotis* zustand, daher ist sie ganz bedeutend vergrößert (Fig. 91, 92), während die rechte eingeschränkt wird; nach Perrier nimmt auch die Blutmenge, welche die rechte Niere durchströmt, bei Trochiden bedeutend ab. Sehr wichtig ist nun, dass bei *Trochus* (*Gibbula*) *cinerarius* an der linken Niere bereits eine deutliche Nephridialdrüse entwickelt ist (Fig. 91 *ng*), die derjenigen von *Littorina* und *Natica* (37, Fig. 67, 77) recht ähnlich ist, so dass kaum an der Homologie mit dieser gezweifelt werden kann. Dadurch fällt die erwähnte Hypothese Perrier's ohne Weiteres.

Dass bei *Haliotis* und Trochiden durch Papillen, dagegen bei den höheren Formen durch ein ziemlich verschieden entwickeltes Netzwerk von Falten eine Vergrößerung der secernirenden Oberfläche bewirkt wird, kann nicht als Grund gegen die Homologie gelten, denn wir sehen ganz dasselbe beim Kropfe, in welchem bei Zygobranchien papillenförmige, bei Neritiden z. B. faltenförmige Vorsprünge zu finden sind. Die zunehmende Annäherung an die übrigen Eingeweide scheint mir das Hauptmoment zu sein, das die Weiterentwicklung der linken Niere bedingt hat.

Wenn man nun annimmt, die linke Niere der Trochiden entspräche der einzigen der höheren Gastropoden, so muss vor Allem die Frage: was wird aus der rechten Niere? wichtig erscheinen, doch hat noch Niemand diese Frage durch vergleichende Studien zu lösen versucht. Ich bin von der Ansicht ausgegangen, dass die Neritiden vermuthlich von trochidenähnlichen Rhipidoglossen abstammen und daher vielleicht am ehesten Aufschluss über den Verbleib der rechten Niere geben könnten. Im Ganzen hat sich diese Annahme als richtig herausgestellt, doch sind andererseits gerade bei Neritiden recht abweichende Verhältnisse aufgetreten, die bei anderen Mollusken nicht wiederkehren.

Es galt also die Gegend zu untersuchen, in welcher bei Trochiden die rechte Niere gelegen ist. Sowohl die Trochiden, als auch *Pleurotomaria* haben nach den neuesten Untersuchungen (66, 41) im Endtheil der rechten Niere die Mündung des Ausführungsganges der Keimdrüse und im weiblichen Geschlecht vor der Mündung der eigentlichen Niere ein drüsiges Rohr, das jedenfalls ektodermalen Ursprungs ist und vielleicht eine Schalendrüse darstellt, so dass hier die rechte Niere in Beziehung zur Keimdrüse steht, wie übrigens auch bei Fissurelliden und Docoglossen. Daher mussten die Geschlechtsorgane der Neritiden untersucht werden, und zwar durch Schnittserien, welche

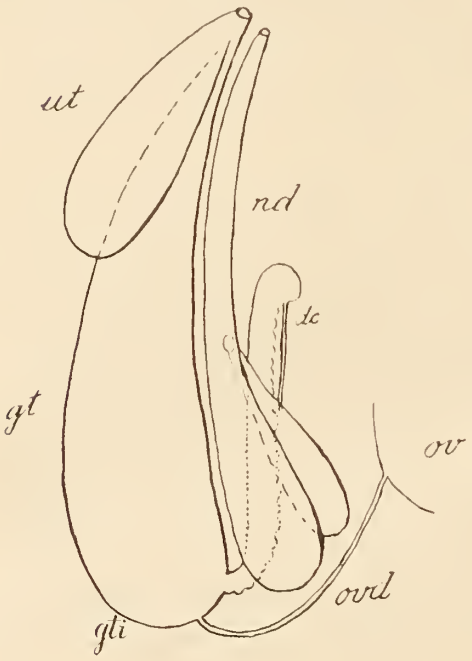
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allein die natürlichen Beziehungen der Organe in befriedigender Weise erkennen lassen. Bisher ist nur der weibliche Geschlechtsapparat von *Neritina fluviatilis* richtig und genügend beschrieben (15); die makroskopischen Präparationen von R. Bergh und Haller (18) sind für meine Zwecke nicht hinreichend brauchbar.

Ich habe drei Gattungen untersuchen können: *Nerita*, *Navicella* und *Scutellina*; die Verhältnisse sind bei ihnen noch so verschieden, dass es recht wünschenswerth wäre, dass auch die übrigen Gattungen der Neritiden: *Neritopsis*, *Titiscania*, *Helicina* ♀, *Proserpina* und *Hydrocena* in derselben Weise untersucht würden.

Ich habe die Verhältnisse, die ich gefunden, durch die schematischen Textfig. 9—11 und durch einige Querschnittsbilder verständlich zu machen versucht.

Bei *Nerita pica* ist der Eileiter (Fig. 122 *ovd*) ungemein eng und ziemlich lang, er mündet in den Anfangstheil eines stark drüsigen Ganges unweit *gti* (Fig. 123). Dieser verläuft etwas gebogen zunächst aufwärts, dann vorwärts und steht in der Nähe seiner Mündung mit einem ziemlich weiten Sack, der links von ihm gelegen ist (Fig. 119, 120 *ut*), in Verbindung.



Textfig. 9.
Weibliche Geschlechtsorgane von *Nerita pica*, schematisch. Dorsalansicht. (Buchstaben vgl. Tafelerklärung.)

So weit sind Haller's Angaben richtig; dieser Drüsengang mit dem Sack ist übrigens an dem von der Schale befreiten Thier ohne Weiteres sichtbar. Nun mündet aber auch in den Drüsengang in einiger Entfernung vom Eileiter ein anderer Gang (Fig. 123 *dc*), der von hier nach oben und vorn zieht und durch ein enges Rohr, das ventralwärts verläuft, mit einem sehr umfangreichen Sack (*nd*) in Verbindung steht. Dieser liegt rechts vom Drüsengange, mit den Endtheilen unmittelbar neben einander, er verschmälert sich nach vorn hin allmählich und hängt unweit vor seinem Endtheil mit einem anderen Sack (Fig. 122 *nd*,) zusammen, in welchen jenes Verbindungsrohr mit dem Drüsengange mündet. Der letztere endet vorn mit dem engen Enddarm (*i*) zusammen in einem papillenförmigen Vorsprunge und der hinten gegabelte Sack (*nd*) rechts davon in die äußerste rechte

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

Kante der Mantelhöhle (Fig. 119). Endlich ist noch eine Drüse (Fig. 122, 123 *gx*) zu erwähnen, welche freilich mit den Geschlechtsorganen in keiner Verbindung steht und in den rechts von diesen gelegenen hintersten Zipfel der Mantelhöhle (Fig. 122 *cavp*) mündet; sie umgiebt als eine gelappte Masse die hinteren Theile des Sackes *nd*.

Ehe ich daran gehe, über die Funktion der Bestandtheile dieses komplicirten Apparates Vermuthungen zu äußern, will ich ihres histiologischen Verhaltens gedenken. Dieses ist in dem Sack *nd* sehr einfach, da dieser in ganzer Ausdehnung von einem ziemlich hohen, größtentheils gefalteten Epithel bekleidet wird, dessen Zellen alle gleichartig, mit einem ziemlich homogenen Plasma und basalen länglichen Kernen von etwa 4 : 7 μ im Durchmesser. Die Enden der Zellen werden zum Theil in Form von Tröpfchen in das Lumen des Sackes hinein abgestoßen.

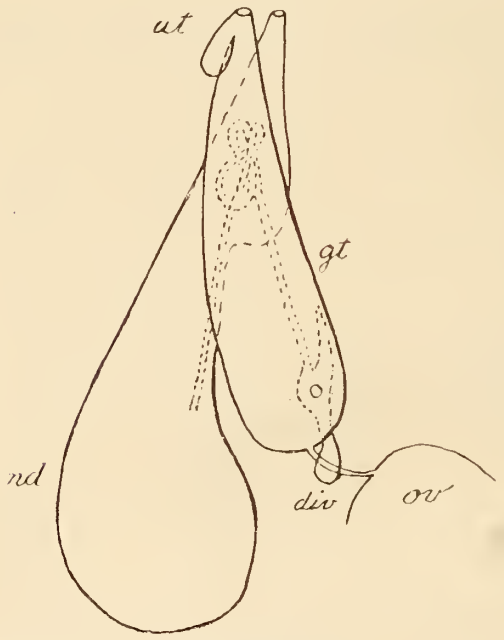
Der Verbindungsgang zu dem Drüsengang ist im Anfang sehr eng, mit einem ziemlich niedrigen Epithel, das von einer sehr starken Muskelscheide umgeben wird; die Epithelzellen sind mit ihren freien Enden nach dem Drüsengang hin schräg gestellt und enthalten basale Kerne. Weiterhin nimmt der Verbindungsgang ein sehr eigenthümliches Aussehen an, er ist hier ziemlich weit, in seinem Haupttheil an einer Seite mit einem ziemlich hohen, etwas gefalteten Epithel versehen, im Übrigen aber unregelmäßig gelappt, mit zahlreichen Ausbuchtungen und Falten, die ins Innere vorspringen, von einem niedrigen Epithel bekleidet (Fig. 125).

Der gegabelte Sack (*nd*) und dieser Verbindungsgang sind zum Theil von Sperma erfüllt.

Der Anfangstheil des Drüsenganges (*gti*) wird von wenig gefärbten, subepithelialen Zellmassen umgeben, die in rundlichen Nestern angeordnet sind. Daran schließt sich der Haupttheil der Drüse (*gt*) mit einem im Querschnitt hufeisenförmigen Lumen, unter dessen Epithel ziemlich ausgedehnte Gruppen von Drüsen liegen, deren Zellen ziemlich klein und mit hellen Kernen, die je einen deutlichen Nucleolus enthalten, ausgestattet sind; die Ausführungsgänge enthalten ein deutlich und ziemlich grobkörniges, von Eosin gefärbtes Sekret. Weiter vorn ist das Epithel der Dorsalwand verschieden, die Drüsenzellen liegen nicht subepithelial und enthalten in den äußeren Theilen ein dunkler gefärbtes, mehr feinkörniges Sekret. Auch im Verbindungstheil des Drüsenganges mit dem vorderen Sack (Fig. 120) ist das Epithel hoch und drüsig, die Kerne der Stützzellen liegen an der Oberfläche, während die feinkörnigen Drüsenzellen rundliche Kerne

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

in verschiedener Höhe enthalten; dieser Verbindungstheil setzt sich gegen das Lumen des Sackes durch eine Falte ab und endet nach hinten hin als flacher Blindsack. Das Epithel, das den links vom Drüsengang gelegenen Sack auskleidet, ist flach, nur aus einer Zellart gebildet; dieses Epithel bildet, besonders im hinteren Theile des Sackes sehr zahlreiche kleine Krypten, in denen eigenthümliche Konkretionen gebildet werden, welche das Lumen des Sackes erfüllen. Diese Konkretionen dürften aus einer organischen Substanz bestehen, sicher nicht aus Kalk, da das Thier mit Säure behandelt worden ist[1]; sie sind mehr oder weniger regelmäßig kugelförmig, bis etwa 50 μ im Durchmesser groß, von deutlich strahligem Bau (Fig. 121). Eine homogene Hülle, die ich manchmal gesehen habe, scheint den größten Kugeln meistens zu fehlen. Im hinteren Theile des Sackes lagen in den Krypten, sowie im Lumen nicht selten ziemlich helle Bläschen mit einem dunkeln Kern, die jedenfalls als Jugendstadien der Konkretionen anzusehen sind (Fig. 121 a).



Textfig. 10.
Weibl. Geschlechtsorgane von *Navicella parva*.

Wenngleich ich über die Bedeutung dieser Gebilde ganz im Unklaren bin, möchte ich doch den Sack, der sie enthält, einstweilen als Uterus[2] bezeichnen; sicher finde ich gar keinen Grund, ihn mit Haller als Receptaculum seminis zu bezeichnen, vielmehr ist als solches der gegabelte, rechts vom Drüsengang gelegene Sack aufzufassen, da in ihm Sperma vorhanden ist. Durch den Verbindungsgang steht diesem der Weg zum Anfangstheil des Drüsenganges offen, in welchem die Eier nach der Befruchtung zunächst wahrscheinlich von einem eiweißartigen Sekret, alsdann von einer Schale umgeben werden.

Bei *Navicella parva* (Textfig. 10) sind die weiblichen Geschlechts-

[1] Neuerdings habe ich diese Körnchen von einer *Nerita polita* untersucht; sie erreichen hier einen Durchmesser von über 100 μ. Obwohl sie bei einem Thier, dessen bekanntlich sehr starke Schale in verdünnter Salpetersäure entkalkt war, sich erhalten haben, wurden sie isolirt von starker Salpetersäure bis auf einen organischen Rest leicht und schnell aufgelöst, demnach bestehen sie doch größtentheils aus kohlensaurem Kalk.

[2] Kalkdrüse!

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

organe denen von *Nerita* ähnlich, verschieden verhält sich besonders der Verbindungsgang. Der Oviduct ist hier gleichfalls eng, dabei aber bedeutend kürzer als bei *Nerita*; der Drüsengang, in dessen Hinterende jener mündet, besteht auch hier aus einer kleineren Eiweißdrüse und einer größeren Schalendrüse. Der Uterus am Vorderende der letzteren ist sehr klein und von kleinen Fremdkörperchen (Spongiennadeln etc.) erfüllt und nur im Epithel der rechten Wand fallen einige rundliche Hohlräume auf, welche den Krypten bei *Nerita* entsprechen dürften. Auch hier ist der Verbindungstheil mit der Schalendrüse von einem hohen Drüsenepithel bekleidet.

In derselben Querebene mit der Schalendrüse und dem engen Enddarm mündet das Receptaculum seminis (Fig. 126 *nd*), eben so wie bei *Nerita* rechts von den beiden anderen Mündungen. Von hier zieht es nach hinten und theilt sich alsdann in einen ganz kurzen rechten und einen gewaltig großen linken Theil; der letztere liegt zunächst unter, dann links von der Schalendrüse, welche er hinten mit einem bedeutend erweiterten Endtheil überragt (Fig. 128). Er ist zum größten Theil von einer starken Muskelhülle umgeben. Der Verbindungsgang ist im Ganzen von gleichmäßiger Weite (Fig. 127 *dc*) und besonders in dem Theil, welcher dem Receptaculum seminis zunächst liegt, von einer kräftigen Muskulatur umschlossen, die sich im Anfangstheil mit der des bezeichneten Organs verbindet. An der Mündung in die Schalendrüse findet sich ein mit Sperma erfüllter Hohlraum (Fig. 127 *amp*), der nach vorn ein rohrförmiges, nach hinten ein keulenförmiges Divertikel entsendet. Das letztere wird vom Oviduct gekreuzt. Von beiden Mündungen zieht der Verbindungsgang nach vorn, wo er sich zwischen Schalendrüse und Receptaculum seminis etwas aufknäuelt. Die Drüse, welche bei *Nerita* rechts in die Mantelhöhle mündet, habe ich bei *Navicella parva* nicht gefunden.

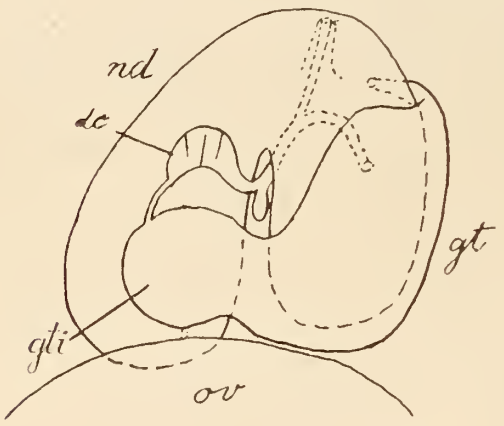
An *Nerita* und *Navicella* schließt sich die Gattung *Neritina*, deren Geschlechtsorgane zwischen jenen beiden in der Mitte stehen mögen. Gilson's (15) Deutungen stimmen nicht in allen Punkten mit den meinigen überein.

Bei *Scutellina cinnamomea* sind die Haupttheile zwar dieselben wie bei den beschriebenen Formen, doch ist ihr Zusammenhang ziemlich verschieden, so dass ich erst allmählich die Homologien erkannt habe. Auch hier ist ein sehr mächtiges Receptaculum seminis (Textfigur 11 und Fig. 133, 134) vorhanden, das nach hinten gegabelt ist, der rechte Ast ist der kürzere. Dieser liegt mit seinem hinteren Ende unter der Schalendrüse, deren Lumen dadurch ganz zusammen-

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

gedrückt wird (Fig. 133, 134 *gt*). Dieselbe geht nach links hin in die Eiweißdrüse (*gti*) über. Leider habe ich den Oviduct nicht erkannt: die Schalendrüse steht rechts zwar in unmittelbarer Berührung mit dem Ovarium, daher vermuthete ich hier einen Zusammenhang, doch lässt die Analogie mit den verwandten Formen vielmehr auf einen in die Eiweißdrüse führenden Oviduct schließen, den ich freilich nicht gesehen habe, doch liegen zwischen beiden nur wenige Schnitte, so dass doch vielleicht ein sehr zartwandiger Eileiter hier über dem linken Aste des Receptaculum seminis vorhanden sein mag.

Sehr eigenthümlich ist der Verbindungsgang, der durch den in Fig. 133 mit *dc*, bezeichneten, ziemlich engen Theil von der Eiweißdrüse entspringt und in eine gekammerte Erweiterung führt, die von niedrigem Epithel bekleidet ist. Von deren rechter Kammer aus führt dann ein mäßig weiter Gang, der mit einem nach hinten gerichteten Divertikel versehen ist, herab und nach vorn (Fig. 134 *dc*), theilt sich sodann und führt durch den Gang *dc*„ in das Receptaculum seminis, andererseits durch den ventralen Ast in ein freies, nach vorn gerichtetes Rohr (*vag*), das zur Aufnahme des Sperma dient, dessen sowohl im Receptaculum, wie im Divertikel und in der gekammerten Höhlung eine große Menge vorhanden ist. Die Schalendrüse mündet rechts vom Ursprunge des Vaginalrohres nach außen, ohne dass hier ein Homologon des Uterus von *Nerita* vorhanden wäre.



Textfig. 11.
Weibliche Geschlechtsorgane von *Scutellina cinnamomea*.

Auf den männlichen Geschlechtsapparat will ich nur in aller Kürze eingehen, um die Unterschiede gegen den weiblichen festzustellen. Ich habe den von *Navicella suborbicularis* und *Helicina japonica* untersucht. Bei der ersteren entspringt von dem gelappten Hoden ein enger, pigmentirter Samengang, der sich zu einem sehr starken Knäuel aufwickelt, gegen das Ende hin bedeutend weiter wird, um schließlich den Anfangstheil zu kreuzen und von der Seite her etwa in die Mitte eines starken drüsigen Organs, das ich als Prostata bezeichnen will (Fig. 132), einzutreten. Dieses ist dem Drüsengange des Weibchens sehr ähnlich und besteht auch hier aus zwei verschiedenen Drüsen. Die eine, welche der Schalendrüse des Weibchens entspricht, wird von subepithelialen, etwas körnigen Drüsen-

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

zellen gebildet, die nesterweise angeordnet unter dem Epithel liegen, welches die linke und untere Wand des im Querschnitt hufeisenförmigen Hohlraums bildet. In der Nähe der Ausmündung des Samenleiters mündet in den linken und ventralen Theil des Hohlraumes eine sehr starke acinöse Drüse aus, vielleicht der Eiweißdrüse des Weibchens entsprechend, deren drüsige Elemente epithelial zwischen den Stützzellen liegen.

Weiter vorn biegt der Drüsengang, der bisher rechts vom Enddarm verlief, über diesem nach links herüber, um schließlich durch einen etwas abgesetzten Theil links vom Enddarm auszumünden. Hinter dem Drüsengange mündet eine etwas verzweigte Drüse in die Mantelhöhle, die sehr wahrscheinlich ein Homologon der Drüse *gx* ist, die ich beim Weibchen von *Nerita pica* gefunden habe und die bei *Helicina* ♂ bedeutend mächtiger entwickelt ist.

Das Sperma gelangt wahrscheinlich durch Wimperung an der rechten Seite der Mantelhöhle nach vorn und wird hier von einem Kopulationsorgan, das an der rechten Seite des Kopfes mit seinem vorderen Theil unter und vor dem Fühler befestigt ist (Fig. 130), aufgenommen. In der Ruhe liegt dieses Organ mit seinem hinteren, mit einer Rinne versehenen Theil in einem durch zwei Falten gebildeten Kanal (Fig. 131); beim Gebrauche wird vielleicht dieser Theil nach vorn geschlagen.

Bei *Helicina* ist der männliche Geschlechtsapparat merklich einfacher, der Samengang ist nur sehr wenig aufgeknäuelt und weiter, er mündet (Fig. 135) in den Drüsengang von unten und rechts nicht weit vor seinem Hinterende. Der letztere ist bedeutend einfacher als bei *Navicella*, durch Falten streckenweise etwas zertheilt, doch scheint das drüsige Epithel trotz geringer Verschiedenheiten an manchen Stellen im Wesentlichen gleichartig zu sein. Die Drüsenzellen liegen durchweg zwischen den Stützzellen. Dieser Gang reicht weit nach vorn in der Mantelhöhle, doch habe ich ein besonderes Kopulationsorgan nicht wahrgenommen. Die ektodermale Drüse, welche rechts vom Hinterende des Drüsenganges (Prostata) in die Mantelhöhle ausmündet (Fig. 135 *gx*), erstreckt sich, indem sie allmählich größer wird, weit nach hinten, wo sie neben dem Hinterende der Niere aufhört. Nach ihrem Bau ist an ihrer ektodermalen Herkunft nicht zu zweifeln, da sie zwischen den grobkörnigen Drüsenzellen deutliche Stützzellen enthält. Sie mag als eine Art von Manteldrüse ähnlich der Hypobranchialdrüse anzusehen sein; ihre Funktion ist unbekannt.

Nunmehr will ich auf die vorher aufgeworfene Frage zurückkommen: ist hier ein Homologon der rechten Niere von Trochiden

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

vorhanden? Während bei diesen der Eileiter durch den Endtheil der Niere mit dem Drüsengang zusammenhängt, mündet derselbe bei Neritiden direkt in den letzteren, indessen steht mit dem Anfangstheil dieses Drüsenganges, wo sonst die Nierenmündung liegt, der Gang in Verbindung, der zum Receptaculum seminis führt. Ich halte das letztere für ein Homologon der rechten Niere, wahrscheinlich einschließlich des Verbindungsganges, welcher der Urinkammer vergleichbar ist; dieses Organ ist konstant bei allen von mir untersuchten Neritiden vorhanden und es ist so gewaltig ausgedehnt, dass seine Neubildung allein für den Zweck der Aufnahme des Samens unverständlich erscheinen muss. Nun liegt hier freilich die Schwierigkeit vor, dass dasselbe eine eigene Ausmündung besitzt, indessen scheint es mir wohl möglich, dass die Niere beim Funktionswechsel eine solche erlangen konnte, während sie durch den Verbindungsgang mit der Eiweiß- und Schalendrüse an der Stelle in Zusammenhang blieb, wo früher ihre Mündung sich befand. Das Epithel ist bei *Scutellina* von dem der Niere kaum zu unterscheiden; bei den beiden anderen Formen ist es zwar höher, vermuthlich in Zusammenhang mit der Muskelscheide, doch besteht es überall aus einer Zellart wie das Nierenepithel.

Da im männlichen Geschlecht ein Homologon des Receptaculum seminis völlig fehlt, so kann man annehmen, dass die rechte Niere der Trochiden bei Neritiden zu einem Nebenorgan des weiblichen Geschlechtsapparates geworden ist.

Zum Vergleich will ich noch auf das von mir schon früher (51[III], p. 667) kurz berührte Verhalten bei *Ianthina* eingehen. Hier mündet der weibliche Geschlechtsapparat durch einen Drüsengang, der auch hier aus einer äußeren Schalendrüse und einer inneren Eiweißdrüse zusammengesetzt wird. Vom Beginn der letzteren geht nun einerseits der weite Eileiter (Fig. 136 *dg*) ab, andererseits steht damit ein Sack (*nd*) in Verbindung, der sich dadurch auszeichnet, dass er zahlreiche größere und kleinere Fortsätze von unregelmäßiger Form und ein stark pigmentirtes Epithel besitzt. Diese beiden Eigenschaften sind auch für die rechte Niere der ältesten Gastropoden charakteristisch, und da dieser Sack, der als Receptaculum seminis fungirt, an ganz derselben Stelle wie die rechte Niere der ältesten Gastropoden liegt, so sind die geringere Größe und die veränderte Funktion die einzigen Unterschiede. Daher spricht Alles dafür, dass die rechte Niere der Trochiden bei den höheren Gastropoden zu einem Anhang des weiblichen Geschlechtsapparates, dem Receptaculum seminis, wird, also nicht sich zu einem Theil

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

der Ausführwege umbildet, wie gelegentlich angenommen worden ist, dem männlichen Geschlecht dagegen völlig verloren geht. Ich behaupte nicht, dass alle Receptacula seminis bei höheren Gastropoden der rechten Niere von Trochiden homolog sind, weil jene wahrscheinlich unter einander nicht immer homolog sind, doch bedarf diese Frage noch sehr der Klärung und des vergleichenden Studiums einer möglichst großen und zusammenhängenden Formenreihe.

Die Niere von *Nerita ornata* ist zwar von Haller (18) und Anderen beschrieben worden, doch finde ich dieselbe bei *Nerita pica* von Haller's Darstellung ganz verschieden, so dass ich eine Beschreibung derselben und ihrer Mündungsverhältnisse nach dem Studium einer Schnittserie geben will. Das Pericardium liegt ganz unter der Kiemenhöhle in der linken Seite des Thieres; es ist ziemlich weit und entsendet von seinem Hinterende, das mit der Niere in Berührung steht, den ziemlich engen, nach hinten allmählich noch weiter verjüngten Renopericardialgang, der unter dem Boden der Kiemenhöhle befestigt ist; in Fig. 122 *drp* ist er kurz vor der Ausmündung in die Niere dargestellt, während diese Mündung in Fig. 124 sichtbar ist. Neben dieser Mündung liegt der Ureter, sich von hier aus nicht sehr weit nach hinten ausdehnend, und derselbe Schnitt hat die äußere Mündung (*nso*) unterhalb der Kieme getroffen, während der Ureter fast in ganzer Länge ventralwärts gegen die Nierenhöhle geöffnet ist (*nsi*). Dass der Ureter eine ektodermale Einstülpung ist, geht aus seinem Bau sehr klar hervor, da sein Epithel aus Stütz- und Drüsenzellen besteht, welche letzteren zum Theil ganz ähnlich wie in der Eiweißdrüse subepitheliale Nester bilden (Fig. 124). Doch geht aus der Beschaffenheit des Epithels weiter hervor, dass der ektodermale Antheil sich noch weiter fortsetzt, indem derselbe bis zu der in Fig. 122 und 124 mit * bezeichneten Stelle und von hier nach vorn als ein unter und links vom Renopericardialgange gelegener Streifen reicht; dieser setzt sich vom Nierenepithel scharf ab und besteht deutlich aus Stütz- und Becherzellen. Eine besondere Urinkammer scheint mir hier kaum abgetrennt zu sein; der Hohlraum der Niere erweitert sich vorn, wo er an das Pericardium stößt, stark und umgiebt das Hinterende der Radulascheide. Durch gebogene Falten, die nicht sehr stark entwickelt sind, wird die secernirende Oberfläche vergrößert. Das Hinterende der Niere (Fig. 123) liegt links vom Darm und dem Anfange der Schalendrüse. Vom Darm wird nicht nur das Herz, sondern auch die Niere durchsetzt (Fig. 122).

Ziemlich verschieden, besonders hinsichtlich der Ausdehnung und

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

Lage, verhalten sich Pericard und Niere von *Navicella parva*. Das Pericardium hat hier eine sehr bedeutende Ausdehnung erlangt, indem es vom Hinterende des Eingeweidesackes beginnt und von hier an nicht nur an der linken Seite nach vorn bis unter die Kiemenhöhle reicht, sondern sich auch im hinteren Theile des Thieres zwischen dem Receptaculum seminis einerseits und dem Ovarium und der Leber andererseits ganz bis zur rechten Seite hinüberzieht (Fig. 128). Diese rechte Erweiterung reicht nach vorn etwa bis zum Anfang der Schalendrüse und sie wird an der Radulascheide (*rs*) nach vorn hin von dem Haupttheil, welcher das vom Darm durchsetzte Herz enthält, und durch die Urinkammer der Niere abgetrennt.

Durch einen ziemlich kurzen und engen Gang, der aus dem secernirenden Theil der Niere unmittelbar neben der äußeren Öffnung des Ureters entspringt und von hier nach hinten zieht (Fig. 127 *drp*), um sich gerade am Hinterrande der Kiemenhöhle zu öffnen, hängt das Pericardium mit der Niere zusammen. Dieser Gang, der also an der Dorsalwand der Kiemenhöhle verläuft, ist mit einem sehr merkwürdigen Geißelepithel ausgekleidet, von dem ich ein paar Zellen in Fig. 129 dargestellt habe. Es ist hieran nicht nur die gewaltige Stärke der Geißeln, die in geringer Zahl dem meist konkaven Zellende aufsitzen, bemerkenswerth, sondern auch das Verhalten des Zellplasmas, das sich ähnlich verhält wie in dem Epithel, welches sich an den Ansätzen der Muskulatur an die Schale vorfindet (51[II]), indem neben dem länglichen blassen Kern, der meist dem Seitenrande genähert ist, die Zelle von einem ziemlich kompakten Inhalt erfüllt ist, der sich ähnlich wie die Muskeln färbt und wahrscheinlich in der That durch die Bewegung der Geißeln eine ähnliche Kontraktilität erlangt hat. Bei *Nerita* bekleidet ein ähnliches Epithel nur den ventralen Theil des Renopericardialganges.

Die Niere, deren vorderer Theil über der Kiemenhöhle liegt, mündet durch einen sehr engen Porus rechts vom Hinterende der Kieme nach außen. Der ektodermale Bestandtheil ist hier nur sehr eng und ziemlich kurz, doch deutlich drüsig; an der rechten Wand der Urinkammer erstreckt sich eine kurze Strecke weit ein Fortsatz des ektodermalen Epithels nach hinten. Die Urinkammer ist hier sehr deutlich vom secernirenden Theil der Niere gesondert und liegt als ein weiter, aber von oben nach unten zusammengedrückter Raum unter jenem und grenzt nach unten an das Pericardium. Sie ist von einem niedrigen, vermuthlich nicht secernirenden Epithel bekleidet und steht mit der Niere hinten in Verbindung.

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

Bei *Helicina japonica* ist die Niere ziemlich klein, sie liegt mit ihrem Vorderende unter, im Übrigen rechts von dem bedeutend größeren, aber ganz auf die linke Seite des Thieres beschränkten Pericardium. Von ihrem vorderen Theil entspringt eine Urinkammer, die links von der Niere und ventral vom Pericardium nach hinten zieht, um neben dem Hinterende des letzteren emporzusteigen und in die Mantelhöhle auszumünden. Neben diesem Endtheil findet sich ein äußerst enger und sehr kurzer Renopericardialgang.

In völliger Übereinstimmung mit Pelseneer (35), bezüglich der Docoglossen auch mit Willcox (63), im Gegensatz jedoch zu Haller muss ich nach meinen Studien an Gastropoden behaupten, dass eine sekundäre Leibeshöhle als ein von Nieren, Pericardium und den Blutgefäßen getrennter Raum durchweg fehlt. Nur Studium vollständiger Schnittserien kann über diese Frage entscheiden; einzelne Schnitte, wie z. B. die in Fig. 94 und 128 dargestellten, können wohl zu der Ansicht führen, dass hier eine sekundäre Leibeshöhle vorhanden ist, doch beweist die weitere Serie, dass der fragliche Raum in dem einen Falle die rechte Niere, in dem anderen das Pericardium darstellt. Die Eingeweide und die Muskulatur können wohl gelegentlich von Bindegewebszellen mehr oder weniger vollständig bekleidet werden, doch liegt niemals ein Grund vor, dieses für eine Auskleidung einer sekundären Leibeshöhle zu erklären. Die Existenz einer solchen bei Gastropoden ist theoretisch durchaus unwahrscheinlich und durch Beobachtung nicht zu erweisen.

Wenn man sich vorstellt, das Pericardium von *Naricella* würde sich noch weiter nach rechts und vorn ausdehnen, so dass es sich zwischen das Ovarium und den drüsigen Ausführungsgang einschöbe, so wäre denkbar, dass es mit dem Oviduct verschmölze und den Ausführungsgang vom Ovarium trennte. In einem solchen Falle würde ein Verhalten zu Stande kommen, welches demjenigen, das von den Cephalopoden bekannt ist, außerordentlich ähnlich wäre, und nach meiner Ansicht ist deren »Leibeshöhle« in der That in ähnlicher Weise durch starke Erweiterung des Pericardiums und Verschmelzung desselben mit den inneren Theilen der Ausführungsgänge der Keimdrüsen entstanden.

Nach diesen Darlegungen komme ich darauf zurück, dass die Zygobranchien mit Spiralschale durchaus als die primitivsten Gastropoden anzusehen sind. Bei Fissurelliden sind besonders als Kennzeichen einer abweichenden Entwicklung anzuführen: die flache, symmetrische Körperform, die Rückbildung der linken und die ungeheure

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

Ausdehnung der rechten Niere, die Rückbildung der Epipodialfalten und eine stärkere Koncentration des Nervensystems.

Die besonderen Eigenthümlichkeiten der Docoglossen sind durchweg als Merkmale einer höheren, abweichenden Entwicklungsrichtung anzusehen, so insbesondere die Rückbildung der ursprünglichen Kiemen und die Entwicklung besonderer sekundärer Kiemen theils ringsum unter dem Mantelrande, theils an der Decke der Mantelhöhle, die sich stark verflacht hat, sodann die Rückbildung des Schalen- und Mantelschlitzes und die Ausbildung retraktiler Mantelfühler, die gänzliche Rückbildung des Epipodiums, die Ausbildung der Mundpalpen und Schnauzenlappen, der Schneiderand des Kiefers, dem durch eine Überwachsung an seiner Innenseite die Palpen, sowie Knorpel und Zungenmuskeln angeheftet sind, ferner die eigenthümliche, häufig wunderbar lange Radula mit ablösbaren Schneiden, die starke Ausbildung des Kropfes und von Darmschlingen, die Lage der Keimdrüse, die sehr ungleiche Größe der Nieren, die Stärke der Mantelnerven und der Labialganglien, die Eigenthümlichkeiten des Herzens und dessen Trennung vom Darm. Auch das Fehlen eines Entwicklungsstadiums mit Spiralschale kann nur als sekundäres Verhalten angesehen werden. Demnach ist ein direkter Vergleich von Docoglossen mit Chitonen durchaus unstatthaft und kann nur zu falschen Resultaten führen, einige oberflächliche Ähnlichkeiten wie in der Radula, den Mantelkiemen und Mantelnerven sind bei eingehenderem Vergleich leicht als bloße physiologische Analogien klarzustellen und ihre Homologie kann mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Es ist am wahrscheinlichsten, dass Docoglossen und Fissurelliden von denselben Ausgangsformen mit symmetrischer Mantelhöhle und sehr ungleich großen Nieren abstammen, doch sind die ersteren sehr viel weiter abseits entwickelt als die letzteren, die nur durch weitergehende Reduktion der linken Niere wesentlich von dieser Ausgangsform abweichen.

Die Trochiden führen durch die Reduktion der rechten Kieme zu den Tänioglossen hin und stellen somit den phyletischen Hauptstamm unter den Rhipidoglossen dar. Von ihnen dürften auch die Neritiden abzuleiten sein, die in mehreren Organen sich sehr abweichend differenzirt haben; ich habe auf das Fehlen von Speicheldrüsen und auf die Eigenthümlichkeiten von Pericardium, Niere und Geschlechtsorganen hingewiesen. Ich will einige Ähnlichkeiten mit Docoglossen (Acmäiden) nicht unerwähnt lassen, so im Bau der Kieme und der Gegenwart des Sinnesstreifens am Mantel, die Annäherung an eine symmetrische Körperform, die Lippenzähnchen, die accesso-

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

rischen Zungenknorpel, doch wird kaum ernstlich in Frage kommen können, ob hier Homologien oder Analogien vorliegen, denn besonders die Radula und der Geschlechtsapparat beweisen zur Genüge, dass zwischen beiden Gruppen keine nähere Verwandtschaft besteht.

Vergleich zwischen Gastropoden und Chitonen.

Nach diesen Erörterungen über die Ausgangsform der Gastropoden gehe ich dazu über, den wichtigen Vergleich derselben mit den Chitonen durchzuführen. Beide sind durch den Besitz eines söhligen Kriechfußes ausgezeichnet, dessen Muskulatur an der Schale den erforderlichen festen Anhalt findet. Hier wie dort ist seine Länge größer als seine Breite, doch wird der Unterschied bei Gastropoden nie so groß wie bei manchen Chitonen, z. B. Cryptoplax.

Während bei Chitonen das Notäum den ganzen Körper einschließlich des Kopfes ringförmig umzieht und sonst keine vortretende Falte vorhanden ist, haben die ältesten Gastropoden zwei über einander liegende Falten, das Epipodium und den Mantel, so dass die Frage entsteht, welche von beiden dem Notäum der Chitonen homolog ist.

Der Mantel ist bei *Haliotis* an den Seiten des Körpers ein ziemlich schmales Fältchen, das dem Schalenrande anliegt und diesen nebst dem Periostracum erzeugt. Denkt man sich die Mantelfalte abgeschnitten, so ist — von der sekundär, d. h. nach der Drehung, entstandenen Kiemenhöhle abgesehen — der von der Schale bedeckte Körpertheil rundlich, der Kopf wird nicht von der Schale bedeckt, während bei Chitonen die Schale im Ganzen mehr länglich ist und auch den Kopf bedeckt — ein sehr wichtiger Unterschied. Ein fernerer äußerst wichtiger Unterschied besteht darin, dass die Schale der Chitonen, wenn man sie als Ganzes betrachtet und von den Hinterrändern des ersten bis siebenten Stückes, die erst durch den Zerfall entstanden sind, absieht, ringsum keinen frei vortretenden Rand hat, während sie bei den ältesten Gastropoden ringsum mehr oder weniger weit übersteht, am weitesten über den beiden Kiemen, die durch lappenförmige Fortsätze überdeckt werden.

Da der Mantelrand durchaus dem Schalenrande entspricht, so muss auch er eine in zwei Lappen auslaufende Ringfalte bilden, dagegen wird bei Chitonen, weil der Schalenrand nicht übersteht, auch keine vortretende Mantelfalte vorhanden sein können. In der That wird bei ihnen der Schalenrand nebst dem Periostracum von einem kleinen, im Inneren verborgenen Fältchen, der sog. Mantelkante, erzeugt; demnach ist es zweifellos, dass

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

dieses Fältchen, und nur dieses allein, dem Mantelrande der Gastropoden homologisirt werden darf, wenn überhaupt ein vollkommenes Äquivalent des letzteren bei Chitonen vorliegt. Ich halte diese Auffassung für so einleuchtend, ja selbstverständlich, dass ich nicht begreife, dass sie, die von mir schon früher vertreten ist (51[II] und 54), überhaupt Widerspruch finden konnte; solchen kann ich nur durch Unkenntnis der Verhältnisse oder mangelhafte Überlegung erklärlich finden.

Bei Gastropoden, z. B. *Lamellaria*, *Philine* etc. kann die Schale völlig vom Mantel überwachsen werden, was man mit dem Verhalten bei *Cryptochiton* vergleichen kann; die ältesten Gastropoden haben eben so wie die Lepidopleuriden, wenn man von den Apophysen absieht, rein äußere Schalen.

Da also der Mantel von Gastropoden der Mantelkante der Chitonen homolog ist, kann er dem Notäum nicht homolog sein, daher will ich nunmehr untersuchen, ob das Epipodium dem letzteren entsprechen kann.

Zunächst will ich darauf hinweisen, dass beide nicht nur an den Seiten des Körpers oberhalb des Fußes verlaufen, sondern auch, worauf ich sehr großes Gewicht lege, an den Seiten des Kopfes (vgl. Fig. 80 und 39[1], Fig. 16). Der Mantel der Conchiferen zeigt nie ein solches Verhalten, sondern er bedeckt nur den Kopf von oben her mehr oder minder weit. Darum sehe ich in diesem Umstande einen sehr gewichtigen Grund für die Homologie des Epipodiums mit dem Notäum. Man stelle sich vor, dass die Seitenränder der Chitonschale frei würden und sich nebst einem für ihre Erzeugung dienenden Fältchen verbreiterten, so würde dieses zum Notäum genau dieselbe Lage haben, wie der Mantelrand zum Epipodium von *Haliotis*.

Wie das Epipodium zeigt das Notäum am Rande und an der Unterseite Hautsinnesorgane, unter denen die sog. Seitenorgane von *Haliotis* und Lepidopleuriden besonders auffällige Übereinstimmung zeigen, während die häufig am Rande des Epipodiums stehenden Tentakel und die Stacheln am Rande des Notäums sich in jeder Gruppe sekundär ausgebildet haben. Auch die Kiemen der Chitonen haben sich erst sekundär entwickelt; die Gastropoden besitzen eben so wenig ein Äquivalent derselben wie die Chitonen etwas, das den Kiemen der Conchiferen entspricht. Ähnlich wie die Lateralfalte und der Rand des Notäums bei Chitonen hat sich bei *Haliotis* eine untere sensible Falte des Epipodiums von einer oberen abgetrennt, die analog dem Mantel mancher höheren Gastropoden zur Stütze und theilweisen Bedeckung der Schale dient; freilich findet sich darauf keine stärkere

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

Cuticularisirung oder gar Stachelbildung, wie denn überhaupt bei Gastropoden und allen anderen Conchiferen jede Andeutung von Spicula fehlt. Das scheint mir der einzige wesentliche Unterschied des Notäums und des Epipodiums zu sein.

Von größter Wichtigkeit für deren Homologie ist das Nervensystem. Wie das Epipodium ursprünglich zweifellos eine zusammenhängende Falte ist, an welcher sich erst weiterhin Tentakel ausbilden können, die sodann häufig, wie bei Fissurelliden und manchen Trochiden, ohne Zusammenhang vom Körper entspringen, wird sich höchst wahrscheinlich auch das epipodiale Nervensystem entwickelt haben, indem zuerst ein zusammenhängender Längsstrang vorhanden war, der durch zahlreiche Konnektive mit dem Schlundringe und den Pedalsträngen verbunden war, worauf mit der Ausbildung der Tentakel die von diesen ausgehenden queren Nervenzüge das Übergewicht über den Längsstrang erhielten und schließlich sich der letztere ganz rückbildete, so dass nur eine Reihe von Tentakelganglien übrig blieb, deren jedes durch ein Konnektiv mit den Pedalsträngen verbunden war.

In der ursprünglichen Form, wie ich sie annehme, entspricht das epipodiale Nervensystem so vollkommen den Lateralsträngen der Chitonen, dass wohl Niemand an deren Homologie zweifeln würde, wenn es in dieser Form bei Gastropoden vorläge, was allerdings, so weit die Verhältnisse bisher bekannt sind, nicht mehr der Fall ist, sondern nur das zweite Stadium, das aber im Grunde nur durch die Verstärkung der queren Nerven in Folge der Ausbildung der Tentakel unterschieden ist. Im Übrigen will ich auf das Nervensystem weiterhin noch zurückkommen.

Dass schließlich auch die Kiemenarterie von Chitonen, die am Grunde des Notäums verläuft, ähnliche Beziehungen zum Gefäßsystem des Fußes zeigt, wie das am Grunde des Epipodiums verlaufende Gefäß von *Haliotis*, sei hier nur kurz erwähnt. Demnach stimmen diese beiden Gebilde, das Notäum der Chitonen und das Epipodium der ältesten Gastropoden, so vollkommen mit einander überein, dass ihre Homologie völlig sicher feststeht.

Das erscheint mir sehr wichtig und ist unbedingt festzuhalten.

Plate's Ausspruch: »der Mantel der Chitonen ist eben so wie derjenige der Schnecken und Muskeln eine Duplikatur der Rückenhaut und himmelweit verschieden von dem Epipodium« ist eine Behauptung, die nur den Unkundigen irre zu führen vermag. Plate hat vergessen anzugeben, worin dieser »himmelweite« Unterschied

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

liegt, und ich meinerseits finde das Notäum der Chitonen dem Epipodium in jeder Hinsicht weit ähnlicher als dem Mantel von *Haliotis*.

Wie ich schon früher (p. 313) erwähnte, ist die ringförmige Ausbildung des Notäums, das nicht nur vor dem Kopfe, sondern auch hinter dem After zusammenhängt, sehr wahrscheinlich nicht ursprünglich, sondern die Falte dürfte vorn am Kopfe und hinten in der Analgegend sich verschmälert und aufgehört haben, so dass sie sich darin ganz ähnlich verhielt, wie das Epipodium von *Haliotis*, denn die Kopffalte der letzteren gehört sehr wahrscheinlich nicht mit dazu, sondern ist der Kopffalte der Chitonen homolog, wenngleich sie höher und weiter von der Mundöffnung entfernt liegt als bei Chitonen. Ob die Ommatophoren von *Haliotis* noch mit zur Kopffalte gehören und den Enden der Kopffalte von Chitonen entsprechen oder mit den Augen entstandene Neubildungen sind, vermag ich nicht zu entscheiden.

Der Deckel der Gastropoden ist erst nach der Drehung entstanden, durch welche die über dem Hinterende des Fußes liegenden Eingeweidetheile nach vorn verlagert wurden, so dass der hintere Abschnitt des Fußes ein rein muskulöses, weit über die Eingeweide hinausragendes Gebilde wurde, dessen große Dorsalfläche beim Zurückziehen in die Schale nach außen gewendet wurde, indem der Fuß sich ganz ähnlich wie beim Einrollen der Chitonen zusammenkrümmte. Diese große Dorsalfläche des hinteren Fußendes, welche eben darum, weil sie erst durch die Drehung entstanden ist, bei anderen Mollusken kein Äquivalent hat, bedeckte sich zum Schutze des zurückgezogenen Thieres mit einem dünnen, spiralgewundenen Conchinblättchen, das bei *Haliotis*, Fissurelliden und zahlreichen anderen Gastropoden wieder verloren gegangen ist.

Die Schale der Gastropoden ist in der ersten Anlage als ein rundliches, nur hinten in zwei Lappen verlängertes, wenig verkalktes Gebilde zu denken, das zunächst nur die Eingeweide bedeckte und den Kopf frei ließ. Mit dieser rundlichen Form hängt es zusammen, dass sie sich nicht wie die längliche Schale der Chitonen in quere Stücke zertheilte, denn die hinteren Lappen stehen ja frei über und dienen keinem Körpermuskel zur Insertion.

Demnach sind, wenn man von der erst später erfolgten Aufthürmung absieht, die Unterschiede der Gastropoden- und Chitonenschale diese: jene einheitlich, diese in acht Folgestücke zerfallen, jene mit zwei, durch einen Schlitz getrennten, hinteren Lappen, diese länglich, ohne Schlitz, jene mit einem mittleren Centrum, diese mit acht Wachsthumscentren, die bei den sieben vorderen Stücken am Hinter-

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

rande, nur bei dem hintersten in der Mitte liegen, jene vollkommen äußerlich, diese mit vorderen Apophysen, die im Inneren der Haut stecken, jene am Rande über den Körper vorragend, diese bis zum Rande dem Körper unmittelbar aufliegend. Auch in der Struktur ist durch die Ausbildung des Articulamentums der Chitonen eine bedeutende Differenz gegen die Schalen der übrigen Mollusken bedingt und endlich enthalten diese niemals Epithelfortsätze wie bei Chitonen.

Diese sehr bedeutenden Unterschiede scheinen mir eine Homologie auszuschließen und sie mögen es wünschenswerth erscheinen lassen, die Schale der Gastropoden, die sich im Wesentlichen eben so wie bei den übrigen Mollusken verhält, auch anders zu benennen als die der Chitonen. Ich schlage daher vor, alle Molluskenschalen als Testa zu bezeichnen, dagegen die Schalen der eigentlichen Mollusken, mit Ausschluss der Chitonen, als Concha. Das scheint mir dem Sprachgebrauch vollkommen zu entsprechen; alle Mollusken sind Testacea, die mit Ausschluss der Chitonen dagegen Conchifera.

Von größter Wichtigkeit ist der Vergleich der Kiemen von Chitonen und Gastropoden, ein bisher noch ganz unklares Gebiet. Ich glaube zuerst behauptet zu haben, dass dieselben nicht homolog sind (48), und Plate hat dann die gleiche Ansicht ausgesprochen, während z. B. Pelseneer glaubt, eine der zahlreichen Kiemen von Chitonen mit der der Gastropoden homologisiren zu dürfen.

Was zunächst die Kiemenhöhle anlangt, so folgt aus der Homologie des Notäums mit dem Epipodium, dass der Kiemenhöhle der Chitonen der Raum zwischen dem Epipodium und dem Fuße bei Gastropoden entspricht, in diesem liegen aber keineswegs deren Kiemen, sondern unmittelbar unter den beiden Mantellappen, mit denen sie in jeder Beziehung aufs engste verbunden sind, demnach müssen sie schon in der ursprünglichen hinteren Lage zwischen Mantel und Epipodium, also über diesem gelegen haben.

Sodann sind die beiden Gastropodenkiemen in ihrer ursprünglichen Lage nach hinten gerichtet zu denken, indem ihre Dorsalseite, welche dem Mantel zugewendet ist, das Vas efferens enthält und an der Oberfläche einen Streifen sensiblen Epithels, das »Osphradium«, trägt, wobei ich davon absehe, dass die Kiemenblätter bei den jetzt bekannten Zygobranchien sich über das untere Ende der Rhachis hinaus immer weit auf den Mantel fortsetzen, was man als sekundäre Erwerbung ansehen kann; damit hängt wohl auch die dreikantige Form der Kieme zusammen; dagegen stehen die im Querschnitt ovalen Kiemen der Chitonen stets frei nach unten, die äußere, dem Notäum

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

zugewendete Seite enthält freilich gleichfalls das Vas efferens, zuweilen auch einen Streifen sensiblen Epithels. Auch im feineren Bau der Kiemen giebt es wichtige Unterschiede, wie den medianen Spaltraum und das Fehlen der subepithelialen Kiemenstäbchen bei Chitonen.

Von größter Wichtigkeit ist die verschiedene Innervirung, bei Chitonen von den Lateralsträngen, bei Gastropoden von der diesen Strängen nicht homologen Visceralkommissur; darauf will ich beim Nervensystem näher eingehen (vgl. 39[III], p. 409 ff.).

Auch die Beziehung der Arteria branchialis zum übrigen Gefäßsystem ist zwar in beiden Gruppen ähnlich, doch scheint mir das mehr auf Analogie zu beruhen und kein Grund gegen meine Annahme zu sein, dass die Kiemen von *Haliotis* weder der Gesammtheit der Chitonkiemen, noch einer derselben homolog sind. Es könnte wohl überhaupt nur die letztere Annahme ernstlich in Betracht kommen, da jede einzelne Chitonkieme dem Ctenidium von Rhipidoglossen ähnlich beschaffen ist, wenngleich natürlich physiologisch die ganze Reihe dem letzteren entspricht.

Ein Äquivalent der Ctenidien giebt es bei Chitonen ganz gewiss nicht, auch kein vollkommenes Homologon der Chitonkiemen bei Rhipidoglossen, doch dürften die am Rande des Epipodiums von *Haliotis* außer den Tentakeln befindlichen Fortsätze sehr wohl im Stande sein, die Athmung zu unterstützen. Ihre Lage ist freilich nicht dieselbe wie die der Chitonkiemen, weil diese ja am Grunde des Notäums, nicht am Rande stehen. In dieser Hinsicht haben sie eine gewisse Ähnlichkeit mit einigen Läppchen, die ich am Grunde des Epipodiums von *Trochus tenebricus* Rv. beobachtet habe, ohne deren Bau und Funktion näher erforschen zu können.

Interessant ist ein Vergleich der Sinnesorgane von *Haliotis* und Chitonen; ich stelle sie zunächst in folgender Weise neben einander:

Haliotis	*Lepidopleurus*
Tentakel am Epipodium, Kopf und Mantel	—
Augen	—
Kopffalte	Kopffalte
Seitenorgane am Epipodium und Fuß	Seitenorgane und andere Sinnesorgane der Kiemenhöhle (PLATE's »Osphradien«)
—	sensible Streifen an den Kiemen
Osphradium	—

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

Haliotis	*Lepidopleurus*
sensibles Epithel am Rüssel und in der Fußsohle	sensibles Epithel am Rüssel und in der Fußsohle
—	Subradularorgan.
Otocysten.	—

Die auffälligste Erscheinung ist die ungemein reiche Ausstattung mit Tentakeln bei *Haliotis* einerseits und ihr gänzliches Fehlen bei Chitonen andererseits. Da bei letzteren nichts auf einen Verlust solcher Organe hinweist, muss man annehmen, dass ihre Entwicklung bei *Haliotis* eine höhere Organisationsstufe gegenüber den Chitonen darstellt. Da also ihre Neubildung bei Gastropoden erfolgt ist, hat man zu überlegen, wie sich die an den verschiedenen Orten stehenden Tentakel zu einander verhalten. Die wenigen am Mantelschlitz von *Haliotis* stehenden dürften unabhängig von den übrigen entstanden sein, dagegen verhalten sich die beiden Kopftentakel in jeder Hinsicht denen am Rande des Epipodiums so vollkommen ähnlich, dass ich es für überaus wahrscheinlich halte, dass sie ihnen morphologisch gleichwerthig und als Endtentakel des Epipodiums anzusehen sind, welches an ihnen endigt und in seinem vorderen Theile von den seitlichen Anschwellungen des Schlundringes innervirt wird. Das Verhältnis würde hier ganz ähnlich sein, wie bei Polychäten, bei denen häufig Parapodialcirren als Kopftentakel fungiren, während ihre Primärtentakel höchst wahrscheinlich der Kopffalte von *Haliotis* entsprechen.

Da bei Chitonlarven Augen angelegt werden, so ist es wahrscheinlich, dass diese denen von *Haliotis* homolog und in Folge der vorderen Verlängerung des Notäums über dem Kopfe rückgebildet worden sind. Man dürfte sie dann entweder in den Enden der Kopffalte erwarten, die ja von den Lateralsträngen innervirt werden, oder neben diesen Endzipfeln. Für die letztere Annahme könnte der Umstand sprechen, dass bei *Lepidopleurus cajetanus* und *asellus* in konstanter Lage neben diesen Zipfeln unter den Lateralsträngen in einem mit zahlreichen Sinneszellen ausgestatteten Felde ein paar kleine Einsenkungen bemerkbar sind, in deren Grunde die Zellen etwas pigmentirt sind; es wäre recht möglich, dass hier Überreste der Larvenaugen vorliegen. In diesem mir wahrscheinlicheren Falle würden die Ommatophoren von *Haliotis* im Vergleich mit den Chitonen als Neubildung anzusehen sein.

Aus diesen Erwägungen geht weiter hervor, dass ich die Kopffalten von *Haliotis* und Chitonen für homolog und, da sie bei letzteren

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

das einzige differenzirte Sinnesorgan am Kopfe sind, für das primäre Sinnesorgan des Molluskenkopfes halte, das bei Gastropoden durch die sekundär entstandenen Tentakel überflügelt wird und sich schon bei manchen Rhipidoglossen rückgebildet hat.

Die bei *Haliotis* hauptsächlich an der Unterseite des Epipodiums in großer Zahl zerstreuten Sinneshügel, die ich mit Béla Haller als Seitenorgane bezeichnet habe, sind denen an der Unterseite des Notäums von Lepidopleuriden nach Lage und Innervirung so vollkommen ähnlich, dass man keinen Grund hat, an ihrer Homologie zu zweifeln. Auf Grund meiner Homologisirung des Notäums mit dem Epipodium hatte ich schon längst erwartet, bei Chitonen solche Sinnesorgane zu finden, und da ich sie endlich wirklich gefunden habe, kann ich in ihrem Vorkommen nur eine Bestätigung meiner Ansicht erblicken.

Die Chitonen haben auch in der Nähe der Lateralstränge verschiedene mehr oder minder deutlich ausgebildete Hautsinnesorgane, unter denen ein Paar, das hinten neben dem After gelegen ist, von Plate sehr mit Unrecht als Homologon des »Osphradiums« von *Haliotis* etc. angesehen wird.

Es deutet bei Chitonen nichts darauf hin, dass sie die Ctenidien der Conchiferen verloren haben, sondern im Gegentheil ist es, wie ich noch nachweisen werde, im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die gemeinsame Urform dieselben noch nicht besessen hat. Diese hinteren Sinneshügel sind morphologisch denen, die sich gelegentlich vor den Kiemen finden, durchaus gleichwerthig und vielleicht Reste eines sensiblen Streifens am Grunde des Notäums unterhalb von den Lateralsträngen. In dieser Linie liegen auch die Kiemen; vielleicht sind auch sie Anfangs mehr sensible Fortsätze gewesen, worauf die Streifen von Sinnesepithel an ihrer Außenseite hinweisen könnten, die bei Lepidopleuriden von besonderen kleinen Ganglien innervirt werden.

Was die Homologie dieser Streifen mit den Osphradien von *Haliotis* anlangt, so ist durch die Erörterung über die Homologie der Kiemen auch diese Frage erledigt, denn natürlich können diese Sinnesorgane nicht homolog sein, wenn die Kiemen es nicht sind. Im Übrigen sind sie einander sicherlich sehr ähnlich, in beiden Fällen Streifen von Sinnesepithel über dem Vas efferens, also an der Außenseite der Kiemen, was jedenfalls mit ihrer Funktion, das von außen zuströmende Athemwasser zu prüfen, in Beziehung zu bringen ist. Plate scheint nach seinen Erörterungen über diese Sinnesorgane

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

(39[III], p. 428 ff.) zu schließen, von der ursprünglichen Form der Osphradien keine richtige Vorstellung zu haben, da er schreibt, sie lägen auf der Seite des Vas afferens neben, nicht auf der Kieme. Das ist falsch, denn wie ich nochmals hervorhebe, liegen sie ursprünglich auf der Kiemenrhachis an der Seite des Vas efferens, so dass ihre Ähnlichkeit mit den Streifen auf den Kiemen der Lepidopleuriden um vieles größer ist als mit den hinteren Sinneshügeln. Wenn man für die letzteren nach homologen Gebilden sucht, so mögen eher die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchien in Betracht kommen.

Dass das sensible Epithel in der Fußsohle von Chitonen und *Haliotis* und eben so das neben der Mundöffnung homolog ist, braucht kaum erwähnt zu werden. Bei Patelliden haben sich, wie ich p. 335 beschrieben habe, ein paar — nach ihrer Innervirung zu schließen — höchst empfindliche Palpen ausgebildet, offenbar aus dem sensiblen Epithel an der Mundöffnung. Da ihre gangliösen Bestandtheile mit der hier besonders stark entwickelten unteren Hälfte des Schlundringes in Verbindung stehen, könnte man an eine Homologie mit dem Subradularorgan der Chitonen denken, doch kann das mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Ihre Lage ist verschieden, nicht in dem Subradularsacke, sondern neben der Mundöffnung, ihre Form ist verschieden, die Ganglien sind nicht ein paar rundliche Knoten, die durch eine Kommissur verbunden sind, sondern unregelmäßige Massen, ohne Verbindung mit der anderen Seite.

Demnach hat das Subradularorgan der Chitonen bei Patelliden kein Homologon, wie Haller meinte, und eben so wenig bei irgend einem mir bekannten Gastropoden, es ist hier offenbar rückgebildet, hat aber bei der Ausgangsform der Conchiferen noch bestanden, wie aus seinem Vorkommen bei Dentalien hervorgeht.

Otocysten fehlen den Chitonen ganz und sind sicher erst von den Conchiferen erworben. Sie werden ursprünglich von der ihnen zunächst liegenden Stelle der Pleuropedalganglien innervirt.

Ziemlich einfach gestaltet sich ein Vergleich der Hautdrüsen von Chitonen und *Haliotis*, wobei ich von den zerstreuten Becherzellen absehe, die überall das Material für besondere Drüsenbildungen liefern. Im Fuße von *Haliotis* habe ich unterschieden die kleine »vordere Fußdrüse«, die muköse »Lippendrüse« und die Sohlendrüse, die noch vollkommen epithelial ist. Wahrscheinlich werden die beiden letzteren in den epithelialen Drüsenzellen der Sohle des Chitonenfußes ihr Homologon finden, von denen sich die vorderen mukösen ausnahms-

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

weise, wie bei *Trachydermon marginatus*, zu großen subepithelialen Massen umbilden können. Für die vordere Fußdrüse, die ich nur an einem noch recht jugendlichen Exemplar von *Haliotis tuberculata* gesehen habe, finde ich bei erwachsenen Chitonen kein Äquivalent, indessen halte ich es für höchst wahrscheinlich, dass ihr die große eingestülpte Drüse der Chitonenlarven homolog ist.

Dass die Hypobranchialdrüse von *Haliotis* bei Chitonen ohne Äquivalent ist, geht aus dem, was ich über den Mantel gesagt habe, zur Genüge hervor. Andererseits ist auch bei Gastropoden kein Homologon der drüsigen Bildungen an der Innen- und Außenseite der Kiemenhöhle von Chitonen vorhanden, denn die drüsigen Streifen am Fuße einiger Patelliden sind den pedalen Streifen mancher Chitonen eben so wenig homolog wie die mancher Dorididen, sondern nur analoge Bildungen, unter ähnlichen Verhältnissen entstanden.

Ein Vergleich der Muskulatur von *Haliotis* und Chitonen ist darum schwer durchzuführen, weil durch die Aufthürmung und die Drehung der Gastropoden gerade die Muskeln sehr stark verändert sind. Man hat bei ihnen ursprünglich offenbar zwischen Fuß und Schale jederseits eine Muskelmasse anzunehmen, die aber durchaus nicht einem einzigen Muskel entspricht, sondern einer Mehrzahl von solchen, indem sie nicht nur Homologa der Transversalmuskeln von Chitonen, sondern höchst wahrscheinlich auch Theile des ursprünglichen Hautmuskelschlauches enthält. Diese Verhältnisse sind bei Lamellibranchien besser erkennbar, da die Bestandtheile deutlich gesondert sind.

Im Gegensatz zu dieser weitgehenden Umwandlung der Fußmuskulatur zeigt die im Kopfe von *Haliotis* sehr primitive Verhältnisse, was damit zusammenhängt, dass hier durch die Ausbildung der Schale keine Veränderungen hervorgerufen sind. Demnach steht nichts der Ansicht entgegen, dass im Kopfe und Nacken der ältesten Gastropoden die dorsale Leibeswand mit ihren vier Schichten, welche dem Hautmuskelschlauch der Solenogastren so auffällig ähnlich erscheint, thatsächlich ein Rest des primitiven Hautmuskelschlauches ist.

Von großer Wichtigkeit ist ein Vergleich des Nervensystems von *Haliotis* und Chitonen; ich habe einen solchen schon früher (48 und 51[1]) durchgeführt und will hier nochmals im Zusammenhang meine Ansicht darlegen, da weder die deutschen Zoologen und Pelseneer, welche das Epipodium für eine zum Fuße gehörige Bildung ansehen, noch die französischen Forscher, welchen dasselbe als eine Mantelbildung erscheint, sich meiner Ansicht angeschlossen haben, obwohl

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

diese zwischen beiden vermittelt und, wie ich glaube, den richtigen Gedanken beider Rechnung trägt.

Die Schlundringe beider Thiergruppen stimmen so vollkommen überein, dass ihre Homologie im Ganzen kaum bezweifelt werden kann. Die Veränderungen sind die folgenden:

1) Da das Epipodium sich nicht wie das Notäum der Chitonen bis über den Kopf fortsetzt, sondern an dessen Seiten endigt, giebt der mittlere Theil des oberen Schlundringes keine Nerven ab, welche den vorderen Nerven des Notäums von Chitonen entsprechen.

2) Das Subradularorgan ist bei *Haliotis* rückgebildet, demnach fehlen auch die dazu gehörenden Ganglien; doch geht von der entsprechenden Stelle des unteren Schlundringes ein Nervenpaar ab, das über dem subradularen Blindsack verläuft und jedenfalls den Konnektiven entspricht, durch welche bei Chitonen der Schlundring mit den Subradularganglien verbunden wird.

3) Die vorderen Eingeweideganglien sind bei *Haliotis* hufeisenförmig, ohne vordere Kommissur; die vorderen und hinteren Knoten der Chitonen dürften mit einander verschmolzen sein. Hier sei erwähnt, dass bei den ältesten Gastropoden am Mundeingange der p. 334 beschriebene sensible Wulst gelegen ist, der bei Chitonen nicht vorhanden ist, doch verläuft in derselben Gegend bei ihnen das Konnektiv zwischen Schlundring und vorderem Buccalganglion unter dem Epithel, das vielleicht hier ursprünglich gleichfalls sensibel gewesen ist und möglicherweise mit der Entstehung dieser Konnektive in Verbindung gebracht werden kann. Bei Rhipidoglossen dürfte der Verlauf dieser Konnektive mit der Vereinigung der vorderen und hinteren Buccalganglien sekundär verändert sein.

Von den ventralen Theilen des Schlundringes gehen mehrere Lippennerven ab, die offenbar vollkommen homolog sind. Im Übrigen versorgt der Schlundring die Kopffalte, die Augen und die vorderen Theile des Epipodiums sammt den großen Endtentakeln. Hierbei ist das zu berücksichtigen, was ich p. 363 über diese Sinnesorgane gesagt habe: die Tentakel von *Haliotis* sind Neubildungen, die Augen wahrscheinlich bei Chitonen rückgebildet, dagegen sind die Kopffalten homolog.

Während die Chitonen zwischen dem Schlundringe und den Pedalsträngen jederseits nur ein Konnektiv besitzen, sind deren bei *Haliotis* zwei vorhanden, so dass eins davon als Neubildung anzusehen ist. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass das obere »Cerebropleuralkonnektiv« eine Neubildung ist, dafür spricht vor Allem der

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

Umstand, dass die Epipodialnerven und auch die Nerven der dorsalen Leibeswand nicht von ihm, wie man nach der Theorie Lacaze-Duthiers' annehmen müsste, sondern von den Cerebropedalkonnektiven abgehen. Die letzteren sind also, wie auch sonst meist angenommen wird, denen der Chitonen homolog, dessgleichen sind in der Hauptsache die Pedalstränge homolog. Dabei ist indessen Folgendes zu berücksichtigen:

Während die Pedalstränge der Chitonen außer den Konnektiven zu den Seitensträngen nur den Fuß, und zwar dessen Muskulatur und sensible Sohle innerviren, treten von den Pedalsträngen bei *Haliotis* außer den Nerven zum Epipodium nicht nur ganz ähnliche und sicher homologe Fußnerven ab, sondern auch solche zur dorsalen Leibeswand, welche bei Chitonen von den Lateralsträngen aus innervirt wird. Die hinteren dorsalen Nerven innerviren zwar bei *Haliotis* nur den Fuß, sind aber doch ursprünglich jedenfalls Nerven der dorsalen Leibeswand gewesen und erst nach der Drehung zu reinen Fußnerven geworden (vgl. p. 329).

Diese Nerven mögen nun wohl auf den ersten Blick zu Gunsten der Ansicht von Lacaze-Duthiers und seiner Schule sprechen, wonach die Lateralstränge der Chitonen dem oberen Theile der Pedalstränge von *Haliotis* sammt den Cerebropleuralkonnektiven homolog sind. Ich habe schon gesagt, dass die vordersten dieser Nerven nicht von den Cerebropleural-, sondern von den Cerebropedalkonnektiven abgehen, womit für diese die Ansicht der französischen Forscher hinfällig wird. Schwieriger ist der Beweis, dass die weiteren Nerven nicht im Sinne der bezeichneten Auffassung zu deuten sind. Meines Erachtens wird man zugeben müssen, dass gewisse Bestandtheile der Lateralstränge von Chitonen in den Pedalsträngen von *Haliotis* enthalten sind, ohne dass darum jene als Ganzes in diesen aufgegangen sind. Die Bauchstränge dürften vielmehr schon von vorn herein solche dorsale Nerven abgegeben haben, und erst durch Annäherung der Seitenstränge an die Bauchstränge kamen jene in die Nähe der bezeichneten Nerven, und dadurch vereinigten sich die letzteren mit den Konnektiven und treten danach von den Lateralsträngen ab, so dass ihr Verhalten bei *Haliotis* das primitivere ist.

Zu diesen dorsalen Nerven rechne ich auch die beiden vom Vorderende der Pedalstränge abgehenden Mantelnerven, da der Mantel ja doch ein Derivat der dorsalen Körperwand ist und diese Nerven sich im Wesentlichen so wie die übrigen Dorsalnerven verhalten. Nur bei der Annahme erscheint mir ihr Abgang von den

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

Pedalsträngen verständlich, dass hier primitive Verhältnisse vorliegen und die Bauchstränge der Gastropoden ursprünglich nicht allein den Fuß innerviren, sondern das Hauptcentrum des ganzen Körpers mit Ausnahme des Kopfes darstellen.

Erst durch Abtrennung der Pleuralganglien mit den Mantelnerven und Rückbildung des Epipodiums werden die Pedalstränge auf die Innervirung des Fußes beschränkt.

In ganz derselben Weise wie die Konnektive zu den Lateralsträngen der Chitonen gehen bei *Haliotis* von den Seitentheilen des Schlundringes, den Cerebropedalkonnektiven und den Pedalsträngen zahlreiche Nerven zum Epipodium. Ich habe schon p. 359 ausgeführt, dass ich einen der äußeren Erscheinungsform des Epipodiums parallelen Entwicklungsgang des dazu gehörenden Nervensystems annehme, zuerst einen Längsstrang am Grunde des Epipodiums mit zahlreichen Konnektiven, dann eine stärkere Ausbildung der letzteren in Folge der Entwicklung der Tentakel und schließlich völlige Trennung der Tentakelganglien von einander.

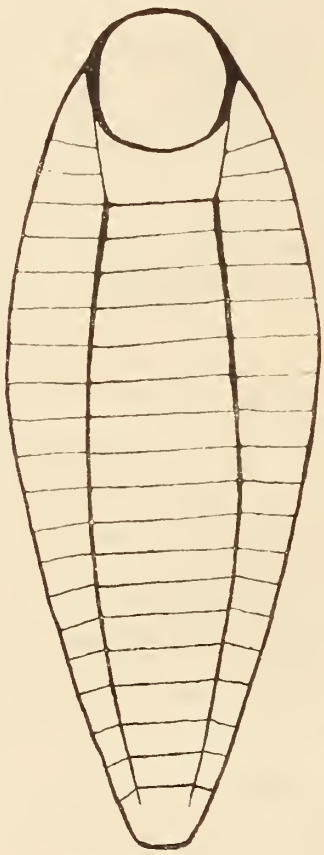
Es ist gegenwärtig kaum mehr zweifelhaft, dass die zahlreichen Konnektive zu den Lateralsträngen bei Chitonen das ursprüngliche Verhalten darstellen, und in dieser Form ist ihre Übereinstimmung mit den Epipodialnerven von *Haliotis* eine ganz vollkommene, so dass es mir einfach absurd erscheint, sie als nicht homolog anzusehen. Dass überhaupt das Epipodium nur dem Notäum der Chitonen homologisirt werden kann, habe ich p. 358, 359 nachgewiesen. Das epipodiale Nervensystem, das bei der so primitiven *Haliotis* einen recht bedeutenden Theil des Gesammtnervensystems ausmacht und reichliche Ganglienzellen enthält, bei Homologisirungsversuchen einfach unberücksichtigt zu lassen, ist die größtmögliche Willkürlichkeit.

Dass das überhaupt möglich gewesen ist, erklärt sich aus der historischen Entwicklung der Frage, indem man weder über die Ausgangsform der Gastropoden im Klaren war, was hier gerade von größter Bedeutung ist, noch über die Homologie des Notäums und der Kiemen von Chitonen etwas eingehender nachgedacht hatte, auch die Lateropedalkonnektive bei Chitonen nicht kannte. Zudem kommt noch, dass sich bei Gastropoden ein anderer Bestandtheil des Nervensystems findet, der bei oberflächlicher Betrachtung den Lateralsträngen der Chitonen vergleichbar schien: die Visceralkommissur. Innerviren diese beiden doch die Kiemen und den »Mantel« und sind sie doch in ihrer Lage und Beziehung zum übrigen Nervensystem häufig recht ähnlich. Hier ist es unbedingt erforderlich, nur die primitivsten

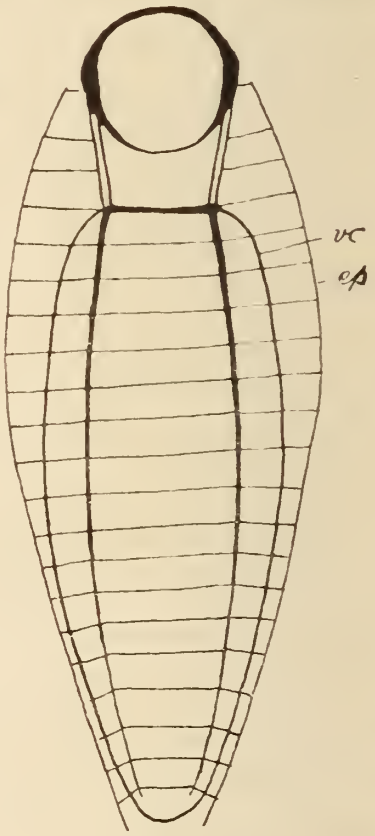
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gastropoden zum Vergleich mit den Chitonen heranzuziehen (Textfig. 12 und 13).

Da meines Erachtens *Haliotis* durchaus die primitivsten Verhältnisse in der Ausbildung der Visceralkommissur zeigt, lege ich sie dem Vergleich zu Grunde, wobei ich nur von der Drehung absehe. Hier ist die Visceralkommissur ein im Wesentlichen gleichmäßig starker, größtentheils gangliöser Strang, der vom Vorderende der Pedalstränge entspringt, hinten unter dem Enddarm zusammenhängt und hauptsächlich die beiden Mantellappen



Textfig. 12.



Textfig. 13.

Textfig. 12. Schema des Nervensystems der Chitonen (ohne die Buccalganglien). Textfig. 13. Dasselbe von der Urconchifere.

innervirt, während er zu den Ganglien der beiden Kiemen in nächster Beziehung steht. Mantellappen und Kiemen sind nun aber, wie ich p. 358, 361 nachgewiesen habe, dem Notäum und den Kiemen der Chitonen sicher nicht homolog, dazu kommt, dass die Lateralstränge der letzteren stets vom Schlundring abgehen und mit ihm in engster Beziehung stehen, was sich besonders in der Innervirung der Kopffalte, auch in den vorderen Nerven des Notäums ausdrückt, die man aufs beste den vorderen Epipodialnerven von *Haliotis*, aber ganz gewiss keinem Nerven der Visceralkommissur homologisiren kann.

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

Ferner giebt es zwischen den Pedalsträngen und der Visceralkommissur niemals Konnektive, die sich den Lateropedalkonnektiven von Chitonen homologisiren ließen.

Am wenigsten Gewicht lege ich auf den Umstand, dass die Visceralkommissur hinten unter, die Lateralstränge über dem Enddarm zusammenhängen, obwohl dieser Unterschied ganz konstant ist, denn, wie ich früher angegeben habe, ist es mir nicht unwahrscheinlich, dass das Notäum ursprünglich hinten unterbrochen war und dem entsprechend könnten auch die Lateralstränge hinten ohne Zusammenhang gewesen sein.

Es fällt hiernach jeder Grund fort, die Visceralkommissur von *Haliotis* mit den Lateralsträngen der Chitonen zu homologisiren, da 1) ihre Verbindung mit dem übrigen Nervensystem wesentlich verschieden ist, da 2) die von ihnen innervirten Organe nicht homolog sind und da 3) bei *Haliotis* ein anderer Bestandtheil des Nervensystems, die Epipodialganglien, mit sehr viel größerer Berechtigung den Lateralsträngen homolog zu setzen ist.

Es ist bei *Haliotis* also in jedem Falle ein Bestandtheil des Nervensystems mehr vorhanden als bei Chitonen, der als Neubildung anzusehen ist; diese Neubildung ist nach meiner Ansicht die Visceralkommissur, und sie ist bedingt durch die Entstehung der beiden Ctenidien und der sie bedeckenden Mantellappen. Da bei Chitonen jede Andeutung der Visceralkommissur fehlt, wird man annehmen müssen, dass die Ausgangsform, von der sie sich abtrennten, auch die Ctenidien noch nicht besessen hat, wie denn überhaupt jeder Rest von solchen fehlt, auch die »Osphradien« Plate's haben mit denen von *Haliotis* nicht das Geringste gemeinsam als eine entfernte Ähnlichkeit in der Lage neben dem After.

Sehr schwierig erscheint mir eine Beantwortung der Frage, in welcher Weise die Visceralkommissur sich gebildet habe, und ich muss bekennen, dafür keine plausible Erklärung abgeben zu können, wie denn auch Alles, was sonst darüber geschrieben ist, nach meiner Ansicht völlig in der Luft schwebt. Es mag sein, dass der Plexus zwischen Bauch- und Seitensträngen irgendwie dabei betheiligt gewesen ist, oder dass ein Streifen sensiblen Epithels den Ausgang für den Nervenstrang gebildet hat oder sonst etwas Ähnliches; weder das vergleichend-anatomische Verhalten, noch die ontogenetische Entstehung der Visceralkommissur scheint mir darauf Licht zu werfen.

Sicherlich ist es höchst beachtenswerth, dass sich die Visceral-

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

kommissur bei Gastropoden und besonders bei Lamellibranchien in hohem Maße weiter entwickelt hat und zuweilen zum Hauptbestandtheil des Nervensystems geworden ist, während das Epipodium mit seinem Nervensystem sich nur bei Rhipidoglossen erhalten hat, allen anderen Conchiferen aber verloren gegangen ist.

Der Darmtrakt ist in seiner ganzen Gestaltung bei *Haliotis* und Chitonen so ähnlich, dass an einer Homologie der Haupttheile: ektodermaler Pharynx mit Radula, entodermaler Mitteldarm mit Kropf, Magen und paariger Leber, sowie gewundenem Enddarm nicht zu zweifeln ist. Dabei sind aber doch einige Punkte zu erörtern.

Die Radula der Rhipidoglossen ist zwar immer schon in einen Mitteltheil und zwei Seitentheile mit verschieden geformten Platten differenzirt, trotzdem steht sie der hypothetischen Ausgangsform bedeutend näher als die Radula der Chitonen, denn dort finden sich noch häufig Schneiden an allen Platten, diese sind von gleichartigem Stoff und in einer Vielzahl in jeder Querreihe, während bei Chitonen von den Seitenplatten nur eine mit einer Schneide versehen ist, die nur ausnahmsweise fehlt, ferner die große »Hakenplatte« eine pigmentirte, ablösbare Schneide von größerer Härte trägt und die Zahl der Platten eines Gliedes kleiner ist als bei irgend einem Rhipidoglossen — das scheinen mir durchweg sekundäre Veränderungen zu sein.

Vielleicht hat man auch die eigenthümlichen Gasblasen in den Knorpeln der Zunge von Chitonen als sekundäre Erwerbung anzusehen, da solche sonst nirgend vorkommen.

Dagegen findet sich bei Rhipidoglossen der sog. Kiefer, der den Chitonen noch fehlt und durch eine einfache Cuticula ersetzt wird; er dient in der Hauptsache nur dazu, die der Radula gegenüberliegende Wand der Mundhöhle vor Verletzungen durch die großen Zahnplatten zu schützen, und da die Zunge zwischen den Knorpeln in der Mitte eine Rinne zeigt, erklärt sich durch die beiden hierdurch bewirkten Wülste die Paarigkeit des Kiefers, sowie die Ausbildung einer häufig mit kleineren Zähnchen besetzten Rhachispartie der Radula.

Was die Drüsen der Mundhöhle anlangt, so habe ich (51 III, p. 663) bei Gastropoden »Buccal- und Speicheldrüsen« unterschieden und kurz erwähnt, dass bei Chitonen nur die ersteren vorkommen. Nach ihrem Verhalten bei Gastropoden ist anzunehmen, dass diese drüsigen Säcke gegenüber der Radula nur die physiologische Aufgabe haben, mit ihrem wahrscheinlich mukösen Sekret das Epithel der dorsalen Schlundwand hinter dem Kiefer vor Verletzungen durch die Radula-

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

zähne zu schützen. Sie entsprechen in jeder Hinsicht vollkommen den bei Chitonen allein vorkommenden Buccaldrüsen und ich zweifle nicht an ihrer Homologie. Demnach fehlen den Chitonen die Speicheldrüsen, welche bei *Haliotis* vor und unter diesen Säcken ausmünden, vollkommen, und ich kann sie nur als Neubildung im Vergleich mit den Chitonen ansehen, zumal da sie auch bei Scaphopoden fehlen.

Die Grenze zwischen dem ektodermalen Vorderdarm und dem entodermalen Mitteldarm wird bei *Haliotis* ziemlich sicher durch ein Paar klappenähnlicher Falten zwischen den Buccaldrüsen und dem Kropf dargestellt (vgl. p. 342), so dass der letztere hier kaum als entodermale Bildung anzuzweifeln ist. Ganz hypothetisch hat Plate (39[III], p. 575) sich geäußert, dass »die Seitentaschen des Ösophagus der Rhipidoglossen — vielleicht den Pharynxdivertikeln plus Zuckerdrüsen der Chitonen entsprechen«. Da ich die »Pharynxdivertikel« nur als Theil der Zuckerdrüsen ansehen kann und da die letzteren nach ihrer Lage und ihrem Bau ganz vollkommen den drüsigen Seitentheilen des »Kropfes« von *Haliotis* entsprechen, so halte ich in der That deren Homologie für zweifellos. Der einzig wesentliche Unterschied ist der, dass diese Säcke bei Chitonen durch die zur Schale emporziehenden Muskeln, welche bei *Haliotis* fehlen, mehr vom Schlunde abgetrennt sind, und eine vordere Ausmündung erhalten haben, während sie bei *Haliotis* in ganzer Länge sich in denselben öffnen. Von einer Homologie der Zuckerdrüsen mit den Speicheldrüsen von *Haliotis* kann keine Rede sein.

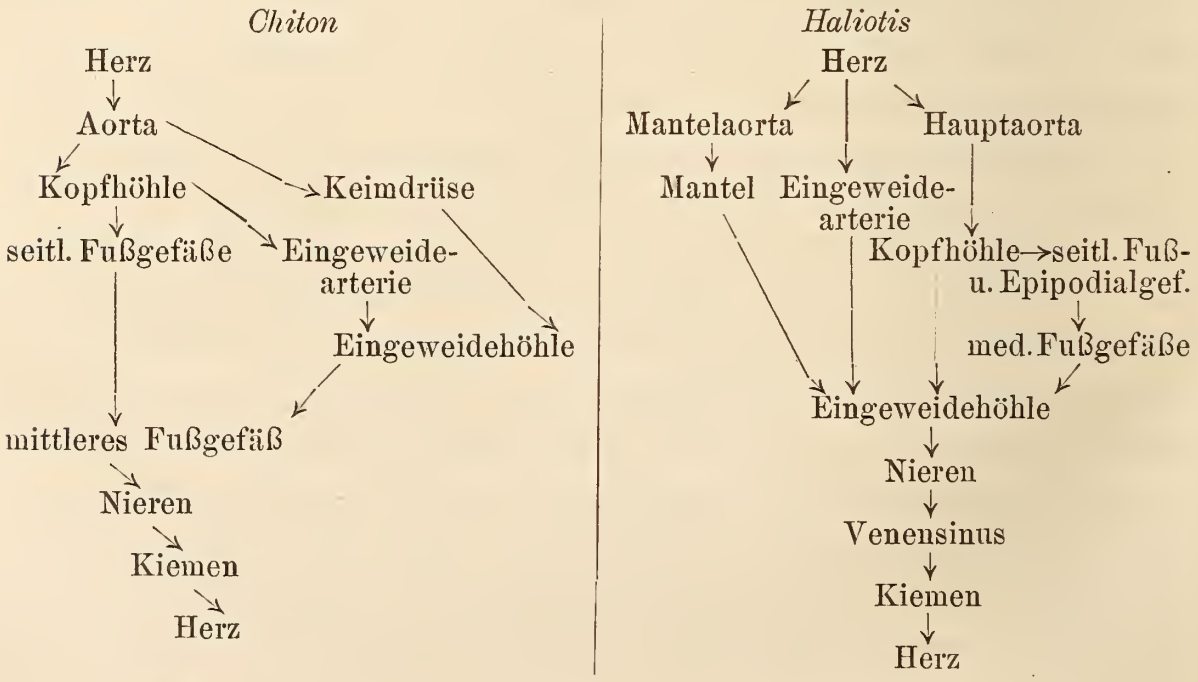
An einer Homologie des Magens mit der sowohl bei Chitonen wie bei *Haliotis* paarigen Leber wird wohl Niemand zweifeln, darum will ich nur erwähnen, dass die beiden Leberhälften durch die Drehung der Gastropoden eine veränderte Lage erhalten haben. Auch der Enddarm ist durch die Drehung verlagert, davon abgesehen ist er aber bei *Haliotis* einfacher als bei Lepidopleuriden, wo er schon zwei Schlingen bildet, während er dort nur eine Schlinge bildet. Es erscheint mir möglich, dass die gemeinsame Ausgangsform nur eine Schlinge besessen hat, da diese sich auch bei *Arca* wiederfindet, freilich ändern sich die Verhältnisse des Dünndarmes vielfach bei nahen Verwandten, so dass man ihnen wenig Gewicht beilegen kann.

Das Blutgefäßsystem von *Haliotis* ist von dem der Chitonen in sehr wesentlichen Punkten verschieden. Schon das Herz zeigt dadurch, dass es vom Dünndarm durchbohrt wird, dass die Vasa efferentia der Kiemen direkt in die Vorhöfe ausmünden, und durch das

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

Vorhandensein der ursprünglich nach hinten gerichteten Mantelaorta höchst auffällige Unterschiede von dem der Chitonen, das ohne Beziehung zum Darm an der Dorsalwand des Pericardiums hängt, dessen Vorhöfe mit den Vasa efferentia durch mehrere seitliche Löcher in Verbindung stehen, und dem eine hintere Aorta vollkommen fehlt. Auf eine Erörterung dieser Differenzen will ich erst bei den Lamellibranchien eingehen aus Gründen, die sich dort ergeben werden. Hier sei nur bemerkt, dass ich doch eine Homologie des Pericardiums, des Herzens mit den beiden seitlichen Vorhöfen und der Hauptaorten, sowie des Kopfsinus annehme.

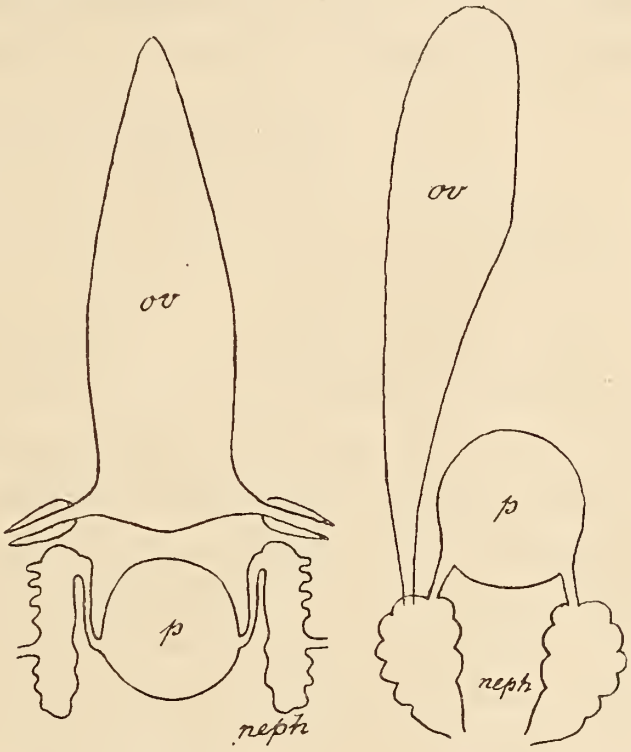
Ferner sind jedenfalls homolog die neuralen Fußarterien, die Kiemenarterie von Chitonen mit dem Epipodialgefäß von *Haliotis*, die medianen Fußgefäße und die Eingeweidehöhlen beider. Dagegen verhalten sich verschieden die Eingeweidearterien, die Mantelgefäße, die Nierengefäße und natürlich sind auch die Kiemengefäße nicht homolog. Manche Differenzen ergeben sich aus der Drehung der Gastropoden, so die frühe Abtrennung der Visceralarterie von der großen Aorta, vielleicht auch die Art der Einmündung der letzteren in den Kopfsinus, im Übrigen ist wahrscheinlich der Hauptgrund der Unterschiede darin zu suchen, dass die Kiemen beider Gruppen nicht homolog sind, damit hängt wohl auch das verschiedene Verhalten der Fußgefäße zusammen, da das mediane bei *Haliotis* das Blut nicht dem Epipodialgefäß zuführt, sondern es aus diesem erhält und es vorn in die Eingeweidehöhle überführt. Im Übrigen ergeben sich die Unterschiede aus folgendem Schema, das die Hauptbahn des Blutes nach Plate's und Wegmann's Untersuchungen darstellt:



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

Man muss, um diese Unterschiede erklären zu können, auf sehr primitive Ausgangsformen zurückgehen, was ich später ausführlich erörtern werde.

Auch die Urogenitalorgane der ältesten Gastropoden und Chitonen sind sehr verschieden (Textfig. 14, 15). Wenngleich die letzteren in der Regel nur eine Keimdrüse haben, ist es doch sicher, dass diese aus der Verschmelzung zweier solchen entstanden ist, und dem entsprechend hat sie zwei Ausführungsgänge, die nach ihrem Bau im weiblichen Geschlecht und nach ihrer Ontogenie ektodermaler Herkunft sind. Diese Gänge führen direkt nach außen und es fehlt überhaupt jeder Zusammenhang der Genitalorgane mit dem Pericardium und den Nieren. Dagegen ist bei den Urgastropoden nur eine Keimdrüse mit einer Ausmündung vorhanden; da diese linksseitig war, ist anzunehmen, dass sich die rechte Keimdrüse rückgebildet hat. Demnach entspricht die Keimdrüse der Gastropoden nur der linken Hälfte der von Chitonen. Dieselbe mündet durch einen Gang in die ursprüngliche linke Niere und durch diese nach außen. Das Pericardium steht zwar schon bei einigen sehr alten Gastropoden nur mit der ursprünglich rechten Niere in Verbindung, doch müssen die Ausgangsformen zweifellos Verbindungen desselben mit beiden Nieren gehabt haben, so dass die Verhältnisse so gewesen sind, wie ich es in Fig. 15 schematisch dargestellt habe.



Textfig. 14. Textfig. 15.

Textfig. 14. Urogenitalorgane von Chitonen.
Textfig. 15. Dieselben vom Urgastropod (ungedreht).

Auf eine Ableitung dieses Verhaltens von dem beim Urmollusk und eine Erörterung der Beziehungen zu dem anderer Mollusken werde ich später zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, dass ich die Nieren der Chitonen und der ältesten Rhipidoglossen für homolog halte, da sie das Pericardium mit der Außenwelt verbinden, doch ist ihr Verlauf nicht unwesentlich verschieden: bei Chitonen nach Plate

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

ursprünglich je eine nach vorn gewendete Schlinge, bei Gastropoden jedenfalls ursprünglich sackförmig, mit einer in der Nähe des Afters gelegenen Öffnung, also weiter hinten als bei Chitonen. Bei diesen ist der Hauptkanal mit zahlreichen Divertikeln versehen und ähnlich verhält sich die rechte Gastropodenniere, während die linke nach innen vorragende Zotten enthält, was damit zusammenhängen dürfte, dass sie nach der Drehung zunächst zwischen Kiemenhöhle, Leibeswand und Pericardium so eingeengt war, dass sie für äußere Fortsätze keinen Raum hatte und auch selbst kleiner wurde als die rechte, deren Fortsätze sich zwischen den Eingeweiden ausbreiten.

Die primitivsten Lamellibranchien.

Da gewisse Lamellibranchien in mancher Hinsicht sehr primitive Zustände zeigen, ist es für die Kenntnis der Ausgangsform der Mollusken erforderlich, auch ihnen eine Betrachtung zu widmen.

Da meiner Ansicht nach die Frage, welche Lamellibranchien die primitivsten Verhältnisse zeigen, noch keineswegs genügend geklärt ist, so will ich hier meinen Standpunkt darlegen. Es ist neuerdings ziemlich allgemein die Gruppe der Nuculiden als die in jeder Hinsicht ursprünglichste angesehen worden; ich will nun zwar nicht bestreiten, dass das für manche Organe mehr oder minder berechtigt ist, aber doch bei Weitem nicht für alle. Neumayr hat schon geäußert (32), dass die Arciden und Nuculiden von einer gemeinsamen Ausgangsform herzuleiten seien; dieser Ansicht schließe ich mich durchaus an und füge hinzu, dass diese Ausgangsform die der Lamellibranchien überhaupt sein dürfte und dass sie in vielen Punkten der Gattung *Arca* näher steht als den Nuculiden.

Was zunächst die Schale anlangt, so hat man sich diese bei der Urform dorsal als breit und ganz flach vorzustellen, also mit einer vollkommen geradlinigen Schlosslinie, wie sie *Arca* mit den Anisomyariern gemeinsam hat. In Bezug auf die Breite der Dorsalfläche wird *Arca* s. str. von keiner anderen Lamellibranchien-Gattung erreicht; die Breite ist allerdings nach Arten und Individuen sehr verschieden, *Arca noae* erreicht zuweilen eine Breite, die etwa doppelt so groß ist wie die Entfernung des Schlossrandes vom ventralen Schalenrande.

Eine Aufthürmung der beiden Schalenwirbel dürfte bei der Ausgangsform noch nicht vorhanden gewesen sein, aber sich bald nach dem Zerfall der Schale in zwei Hälften ausgebildet haben, da diese Wirbel Raum für die sich zusammenziehende Keimdrüse gewährten und es für sie als Mittelpunkte der Verkalkung und des

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

Wachsthums der beiden Schalentheile vortheilhaft war, sich über ihre Umgebung zu erheben. Diese Wirbel lagen ganz am Rande der ursprünglichen dorsalen Schale, wurden indessen durch die Ausbildung des breiten Mantels mit den seitlichen, den Körper umschließenden Fortsetzungen der Schale sekundär weit vom Rande entfernt und haben sich in der Folge einander genähert, wodurch die Dorsalfläche sich verschmälerte und die gerade Schlosslinie sich knickte, wie es bei Nuculiden der Fall ist.

Das die beiden Schalenhälften verbindende Schlossband dürfte ursprünglich die ganze Länge der Schlosslinie eingenommen haben und ohne Verdickungsbänder überall von gleicher Stärke und rein äußerlich gewesen sein, wenigstens ohne zwischen die Schlosszähne einzudringen. Man wird es als unverkalkten Theil des Ostracums der Schale, nicht als lokale Verdickung des Periostracums aufzufassen haben.

Bei *Arca* finden sich schon einige Veränderungen dieser Ausgangsform, indem das Ligament nicht mehr die ganze Länge des Schlossrandes einnimmt, doch sind die Formen desselben bei den Arten ziemlich verschieden; ich habe in Fig. 138 das Ligament einer jungen (etwa 2 cm langen) *Arca noae*, in Fig. 139 das einer *Arca lactea* und in Fig. 140 eine *Arca tetragona* dargestellt. Das erste ist schildförmig, mit zwei Verstärkungsbändern, die sich bei weiterem Wachsthum vermehren, das letzte besteht aus drei Bändern, die von den Wirbeln theils schräg nach vorn, theils nach hinten zur Mittellinie verlaufen und jedenfalls nur durch das Periostracum verbunden sind, während das von *Arca lactea* bedeutend schmaler und mit zahlreichen queren Bändern ausgestattet ist.

Solche zahlreichen Verstärkungsbänder mögen den viel stärkeren der Gattung *Perna* entsprechen, während sonst nur eins davon erhalten zu sein pflegt, das etwa in der Mitte des Schlossrandes und, wenn dieser wie bei Nuculiden geknickt ist, in der Spitze des Winkels liegt und sich mehr oder weniger verstärkt, bald durch Verdickung nach innen hin, bald durch Verbreiterung dem Schlossrande entlang.

Unter dem Ligament haben sich, um eine Verschiebung der beiden Schalenhälften gegen einander zu verhindern, zuerst wahrscheinlich alternirende Knötchen ausgebildet, die bald höher und schmaler und so zahnförmig wurden. Die zahlreichen — bei *Arca noae* über 100 — gleichartigen Zähnchen stellen jedenfalls die ursprünglichste Form des Schalenschlosses dar. Sie den Rippen am übrigen Schalenrande für gleichwerthig zu halten, scheint mir nicht

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

richtig zu sein, da der Schlossrand dem ursprünglichen Schalenrande sicherlich ungleichwerthig und ihm gegenüber etwas sekundär Entstandenes ist.

Demnach steht *Arca* sowohl in der Schalenform, wie im Verhalten des Ligamentes und Schlosses der Ausgangsform näher als *Nucula*. In seitlicher Ansicht hat eine *Arca* eine unzweifelhafte Ähnlichkeit mit *Meleagrina*- und *Avicula*-Arten, die freilich bedeutend höher und schmaler geworden sind (Fig. 141*a*, *b*). Für die Aviculiden eine »nuculoide« Ausgangsform anzunehmen, wie es Jackson (24) gethan hat, scheint mir vollkommen ungerechtfertigt zu sein, nicht nur in Anbetracht der Schalenform, sondern auch in der Organisation.

Eins freilich mag bei Nuculiden primitiver sein als bei *Arca*, nämlich die Perlmutterstruktur der Schale. Das Verhalten des Periostracums mag mit der Lebensweise in Zusammenhang stehen, wenigstens liegt es nahe, die glatte Oberfläche der Nuculiden mit deren Graben in Verbindung zu bringen; freilich kann ich für den Borstenbesatz der Arciden keinen plausiblen Erklärungsgrund angeben.

Die eigenthümliche Form einer Arche (= *Arca*) kommt durch die vordere Abrundung und die hintere Zuschärfung zu Stande; der Hinterrand ist vom unteren durch eine Ecke getrennt, von welcher zum Wirbel eine Kante verläuft, diese entspricht der Kiemenrhachis und kann daher als Kiemenkante bezeichnet werden. In Fig. 142 ist die Kiemenrhachis zusammengezogen und liegt daher weiter vorn als im Leben. Von diesen Verhältnissen ist bei Nuculiden wenig zu sehen.

Mit dem Fuße und dessen Drüsen von *Arca* und *Nucula* habe ich mich schon früher beschäftigt und meine Ansicht darüber mitgetheilt (51 III, p. 651 ff.); ich brauche daher jetzt nur zu betonen, dass ich das Resultat vollkommen aufrecht halte, »dass von den beiden Gattungen der Taxodonten *Arca* die ursprünglichere Ausbildung der Fußdrüsen aufweist«. Bei ihr steht die ganze Fußsohle in Beziehung zur Byssuserzeugung, während bei *Nucula* nur eine enge Röhre als Rudiment des Byssusorgans übrig geblieben ist, das nun und nimmermehr als erste Entwicklungsstufe desselben angesehen werden kann, wie Pelseneer (34) und Stempell (45) meinen. Wenn der Letztere nach meinen Ausführungen noch nicht überzeugt ist, gebe ich die Hoffnung auf, ihn zu meiner Ansicht zu bekehren.

Bei *Arca*-Arten kann nach Abstoßung des Byssus der Fuß zum Kriechen verwendet werden, während *Nucula*, *Leda* etc., eben so *Solemya* einen typischen Grabfuß haben. Natürlich ist nicht zu be-

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

streiten, dass die Rinne im Ganzen morphologisch als Sohle aufzufassen ist, aber sie ist bei *Nucula* schon ein wenig und bei den übrigen Nuculiden stark nach vorn gerichtet, so dass sie schon darum nicht als Kriechfläche verwendbar ist.

In der Ausbildung der Kiemen ist *Arca* wohl jedenfalls weniger primitiv als die Nuculiden, aber doch nur dadurch unterschieden, dass die Blätter sich bedeutend verlängert und nach außen umgeknickt haben, so dass jede Reihe zu einem Doppelblatt geworden ist, wie es bei fast allen übrigen Lamellibranchien der Fall ist. Somit entspricht *Arca* hierin offenbar der Ausgangsform der letzteren. Hervorheben will ich auch, dass die Ausbildung des Mantelrandes zu der Kiemenform in engster Beziehung zu stehen pflegt, darum bringe ich die starke Verbreiterung desselben, welche für die Lamellibranchien charakteristisch ist, vor Allem mit der Verbreiterung der Kiemen in Verbindung und die Nuculiden besitzen doch gleichfalls den breiten Mantel. Dieser Umstand und der weitere, dass die im Ganzen primitivere *Nucula* in der Kiemenform scheinbar höher steht als die im Ganzen weiter entwickelten anderen Nuculiden (*Leda*, *Malletia* etc.) sind immerhin beachtenswerth und legen den Gedanken nahe, dass die Nuculidenkieme vielleicht durch sekundäre Vorgänge zur primitiven Form der Ctenidien zurückgekehrt ist.

Der Mantel von *Arca* verhält sich so einfach wie möglich, er ist vollkommen offen bis zu den Ecken des Dorsalrandes. Auch die Falten des Randes: eine äußere am Rande des Hypostracums und zwei innere, zwischen denen das Periostracum entspringt, sind ganz einfach; ich verweise auf meine frühere Beschreibung (51[II], p. 224 ff.). Zwischen den Schlosszähnen liegt ein Fältchen, dessen Rand mit einem hohen Epithel bekleidet ist. Schon bei *Nucula* und noch mehr bei anderen Nuculiden finden sich Komplikationen, die von Stempell (45) näher beschrieben sind; ich will nur erwähnen, dass die Innenfalte von *Malletia chilensis* (45, Taf. XXII, Fig. 3), dessgleichen die von *Solemya togata* (46, Taf. VIII, Fig. 3) bei *Arca* noch kein Äquivalent hat.

Bei *Arca*-Arten ist das Epithel in der Gegend der Kiemenrhachis und am After mehr oder weniger reich von Drüsenzellen durchsetzt. Ob die »Hypobranchialdrüse« von *Nucula* und *Solemya*, die jedenfalls viel stärker entwickelt ist, der von Gastropoden homolog und somit ererbt (Pelseneer) oder eine specielle Erwerbung ist (Stempell), ist vielleicht nicht sicher zu entscheiden, doch ist die erstere Annahme kaum auszuschließen (vgl. 51[III], p. 658).

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

Über Sinnesorgane will ich Folgendes bemerken. Die Otokrypten von *Nucula* finden sich zwar bei *Arca* nicht mehr, aber doch gehen hier von den Otocysten Röhrchen ab, zunächst mit deutlichem Lumen, das aber allmählich verschwindet, während sich der Gang zu einem Strange auszieht, der bis zu einer trichterförmigen Einsenkung an der Oberfläche verfolgt werden kann (*Arca tetragona*).

Von *Solemya togata* beschreibt Stempell (46, p. 153) ein paar »adorale Sinnesorgane« mit folgenden Worten: »Schon vor der Mundöffnung erhebt sich an der ventralen Körperwand jederseits neben der Medianlinie ein kleiner Wulst, welcher nach hinten lateralwärts an der Mundöffnung vorbeizieht und schließlich noch eine Strecke weit der Mundlappenachse lateralwärts anliegt.« Danach dürften diesen Sinneshügeln die von mir bei *Nucula* und *Arca* beobachteten homolog sein. Bei ersterer findet sich vorn oberhalb des äußeren Mundlappens jederseits ein Streifen von Sinnesepithel und darunter ein kleiner Ganglienknoten, der mit dem Cerebralganglion durch ein kurzes Konnektiv verbunden ist (Fig. 143). Ähnlich liegt bei *Arca* jederseits ein Sinneshügel unweit der Medianlinie über dem vorderen Mundlappen und wird vom Cerebralganglion innervirt (Fig. 144).

Über die weitere Verbreitung dieser adoralen Sinnesorgane bei Lamellibranchien kann ich nichts angeben; jedenfalls dürften sie schon bei der Ausgangsform zugegen gewesen sein.

Pelseneer hat unlängst bei einigen Lamellibranchien ein paar rudimentäre Augen beschrieben (36). Ich habe diese längst von *Arca*-Arten und *Avicula tarentina* gekannt. Bei ersteren sind sie noch bei großen Thieren mehr oder weniger deutlich erhalten und liegen am Ende des inneren Mundlappens (Fig. 145). Sie stellen pigmentirte rundliche Einstülpungen des Epithels dar (Fig. 146), die seitwärts gerichtet sind. Jugendstadien von *Avicula* haben so dünne Schalen, dass diese Augen deutlich durchscheinen und daher vielleicht für Lichtperception einige Empfindlichkeit besitzen mögen, was bei *Arca*-Arten jedenfalls auszuschließen ist. Bei Nuculiden habe ich sie nicht wahrgenommen.

Die Mundlappen selbst sind kaum als Sinnesorgan zu bezeichnen, denn das Epithel der gerieften Seiten ist drüsig, aber kaum wesentlich sensibel, dagegen ist der den Nuculiden eigenthümliche Mundlappenanhang wohl eher den Sinnesorganen zuzurechnen, Stempell nennt ihn »Mundtentakel« und giebt an, dass sein starker gangliöser Nerv zahlreiche Äste zu dem hohen Epithel der rinnenförmigen Seite abgiebt.

Bei *Arca* und allen übrigen Lamellibranchien fehlt dieser Anhang,

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

dessen Aufgabe wie ich glaube darin liegt, dass er sich der Kieme anlegt, so dass seine Rinne mit der zwischen den beiden Reihen der Kiemenblätter befindlichen zusammen ein vom Wimperepithel bekleidetes Rohr bildet, durch welches die Nahrungstheilchen zwischen die Mundlappen und weiter dem Munde zugeführt werden. Bei *Arca noae* habe ich beobachtet, dass in der Rinne zwischen den beiden Fadenreihen der Kieme, die hier sich nicht wie bei den meisten Lamellibranchien an einander legen, eine Wimperung nach vorn hin stattfindet; da bei Nuculiden diese Rinne wohl zu flach ist, wird der Mundlappenanhang jedenfalls als Hilfsorgan verwendet. Über seine morphologische Bedeutung werde ich mich später auslassen.

Spengel'sche Sinnesorgane kommen den Nuculiden sowie *Arca* zu, dagegen dürften die abdominalen Sinnesorgane, die bei *Arca* sehr deutlich sind, den Nuculiden fehlen, denn die von Pelseneer beschriebenen Epithelhügel von *Leda* (34, p. 169, 270; vgl. 45, p. 409) sind mehr drüsig als sensibel und ihre Lage ventral vom Retraktor der Siphonen ist von der der abdominalen Sinnesorgane neben dem After doch zu verschieden, um eine Homologisirung möglich zu machen. Ich bin der Ansicht, dass die abdominalen Sinnesorgane schon der Ausgangsform der Lamellibranchien zukamen, während die von Pelseneer bei *Leda* und einigen Siphoniaten gefundenen Organe specielle Erwerbungen sein dürften.

Dagegen sind die »Fächeraugen« von *Arca* und *Pectunculus* sonst nirgends vorhanden und sicher eine besondere Erwerbung dieser Gattungen, die auch durchaus nicht bei allen Arten vorkommt. Ich habe früher (48, p. 395, Taf. XVI, Fig. 10) erwähnt, dass bei einer *Arca*, die aber jedenfalls nicht eine junge *Arca noae*, sondern *Arca lactea* war, zwei große Pigmentbecher vorn am Mantelrande vorkommen. Diese sind von den »Augen« der anderen *Arca*-Arten ganz verschieden. Ob die letzteren wirkliche Sehorgane sind, scheint mir zwar nicht unmöglich, aber sie können jedenfalls nur schwache Eindrücke von Hell und Dunkel wahrnehmen, schon darum, weil sie zwischen Schale und Periostracum liegen, so dass das Licht nur durch das letztere zu ihnen gelangt.

In Sagittalschnitten von *Arca* erkennt man, dass die Leibeswand über dem Fuße aus vier Faserschichten besteht (Fig. 147); wenngleich diese nach ihrer Richtung denen im Hautmuskelschlauche der Solenogastren nicht entsprechen, so ist vielleicht doch nicht ausgeschlossen, dass an dieser Stelle noch der primitive Hautmuskelschlauch erhalten ist.

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

Von den Fußretraktoren ist das hintere Paar bei *Arca noae* bekanntlich ganz gewaltig stark (Fig. 142, 149), während es bei *Nucula* nur etwa dieselbe Stärke hat, wie das vordere Paar. Diese Muskeln sind für die Gestaltung des Körpers und die Lage der Eingeweide von großer Bedeutung. Der hintere Schalenschließer von *Arca* ist bedeutend größer als der vordere, während beide bei *Nucula* gleichgroß sind. Die Retraktoren der Kiemenrhachis heften sich seitlich von den Nieren an die Schale (Fig. 148). Unter der Leber und im Fuße findet sich eine Anzahl querer Muskelzüge.

Im Nervensystem verhält sich *Nucula* darin ursprünglicher als *Arca*, dass die Konnektive von den Cerebropleural- zu den Pedalganglien vorn noch gespalten sind, ähnlich wie bei *Dentalium*, was bei *Arca* nicht der Fall ist. Die Cerebralganglien liegen bei letzterer seitlich von den vorderen Fußretraktoren, bei *Nucula* unmittelbar am Ösophagus, daher ist bei *Arca* die Cerebralkommissur länger als bei *Nucula*, aber nicht wie bei dieser gangliös. Die Konnektive zu den Pedalganglien verlaufen ungleich, indem sie bei *Arca* seitlich und hinter den Fußretraktoren und weit von einander getrennt, bei *Nucula* dagegen zwischen diesen Muskeln unmittelbar an einander liegen. Pelseneer (35, p. 61, Taf. XXIV, Fig. 196) behauptet, bei *Leda pella* eine Labialkommissur gefunden zu haben, wovon Stempell nichts gesehen hat; Pelseneer's Figur scheint aber doch einen vor der Mundöffnung gelegenen Querschnitt darzustellen und jedenfalls kann ich in einer Querschnittsserie dieser Art nichts von einer solchen Kommissur entdecken, neben der Mundöffnung fangen schon die Pedalkonnektive an. Daher muss ich die Existenz einer Labialkommissur bestreiten.

Der vordere Theil der Visceralkommissur ist bei *Arca* etwa bis über den Pedalganglien und ähnlich bei *Nucula* deutlich gangliös, jedenfalls ein primitives Verhalten (Pleuralganglien).

Die hintere Ganglienmasse besteht bei *Arca noae* ziemlich deutlich aus fünf Theilen: den beiden Hauptanschwellungen, welche die Mantelnerven und den hinteren Schalenschließer innerviren, einem schwächeren mittleren Knoten, der einen Mittelnerv, wahrscheinlich zu den hinteren Fußretraktoren, und ein paar kleinere Nerven in die Gegend der Nieren entsendet, endlich den beiden strangförmigen Kiemenganglien (Fig. 150).

Diese Nerven habe ich früher (47, Taf. IV, Fig. 10) dargestellt.

Die Pedalganglien von *Arca* und *Nucula* sind nicht wesentlich verschieden; ihre Kommissur ist einfach.

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

Die Verdauungsorgane vereinigen gleichfalls ursprüngliche Züge und sekundäre Erwerbungen. Bei *Nucula* rechne ich zu ersteren die bedeutendere Länge des Vorderdarmes und besonders die beiden seitlichen unbewimperten Rinnen, die ich mit Pelseneer für einen Rest der Seitentaschen des Kropfes halte, wenngleich die Angabe dieses Zoologen, dass das eine Pharyngealhöhle (oder Buccalhöhle) sei, unrichtig ist. Bei *Arca* ist der Vorderdarm kürzer, wenig gebogen (Fig. 142) und hat einen dorsoventral zusammengedrückten Hohlraum, indem sich das Epithel von der Mitte nach den Seiten hin stark verflacht (*Arca tetragona*), auch der äußere Umfang in demselben Sinne zusammengedrückt ist (*Arca noae*).

Die Leber mündet am äußersten Vorderende des Magens durch zwei Gänge, die aber bei *Arca* so kurz und weit sein können, dass mehrere der sekundären Gänge sich fast unmittelbar in den Magen öffnen. Letzterer ist bei den Arten etwas verschieden geformt, bei *Arca noae* mehr lang und niedrig, dicht unter der dorsalen Körperwand gelegen, bei *Arca tetragona* mehr kurz und hoch, ähnlich wie bei *Nucula*. Der Darm bildet bei *Arca* eine einfache Schlinge, indem er in einiger Entfernung vom Hinterende des Magens, das demnach einen Blindsack darstellt, entspringt und schräg nach links herabzieht, sich dann nach vorn wendet, weiterhin nach rechts und hinten, dann nach oben und etwas nach links, so dass er am Ende des Magens in der Mittellinie des Thieres die Leber verlässt und zwischen die hinteren Fußretraktoren tritt (Fig. 151*a*, *b*). Hier verläuft er ganz geradlinig und biegt endlich hinter dem Adductor herab, um mit einer Analpapille auszumünden.

Im größten Theil seines Verlaufes hat das Epithel unregelmäßige Längsfalten, nur im ventralwärts gerichteten Endtheile sind an der Vorderseite (das ist die morphologische Ventralseite) zwei größere, auch von leistenförmigen Erhebungen des Bindegewebes getragene Falten, die bis zur Öffnung reichen.

Demnach ist der Darm von *Arca* viel kürzer und einfacher als bei *Nucula*, und hierin wohl sicher primitiver, zumal da auch andere Nuculiden einen ähnlichen kurzen Darm haben.

Warum Stempell das äußere drüsige Epithel der Analpapille von *Leda* als »Analdrüse« bezeichnet (45, p. 389, Taf. XXIV, Fig. 30), ist mir nicht recht verständlich, noch viel weniger, wie er an eine Homologie derselben mit den abdominalen Sinnesorganen denken kann, wie überhaupt das gänzlich ungerechtfertigte Zusammenwerfen drüsiger und sensibler Epithelbildungen neuerdings an der Tages-

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

ordnung ist, so gehören die »pallialen Organe« der Nuculiden lediglich zu ersteren und haben nichts mit Sinnesorganen zu thun.

Von größter Wichtigkeit ist das Verhalten der Urogenitalorgane von *Arca*. Die paarige Keimdrüse liegt jederseits hinter dem vorderen Adductor, seitlich von der Leber, von ihr durch die Visceralkommissur getrennt, und reicht mit dem hinteren Theile noch zwischen die Leibeswand und den hinteren Fußretraktor. Der Ausführungsgang ist nach hinten gerichtet, er durchsetzt die Leibeswand und mündet zwischen Fuß und Kieme nach außen (Fig. 152).

Schon seit Poli ist bekannt, dass *Arca noae* zwei symmetrische Pericardien besitzt, deren jedes ein Herz enthält; ihre Form ist langgestreckt, an der Aorta nach der Mitte hin eine Ecke bildend (Fig. 148).

Grobben (17) hat diese Verhältnisse, insbesondere die Pericardialdrüse eingehend beschrieben[1]. Über die Niere hat er nichts angegeben, aber den Pericardialtrichter und ihre äußere Mündung gezeichnet (l. c., Fig. 2).

Die Niere ist jederseits ein neben den hinteren Fußretraktoren gelegener Sack, dessen Wandung je nach der Größe der Arten mehr oder weniger stark eingefaltet ist, bei *Arca noae* sind die Falten sehr entwickelt, bei *Arca tetragona* und *lactea* nur in geringer Zahl vorhanden. Das Vorderende reicht ziemlich weit unter das Pericardium, so dass hier beide Höhlen über einander liegen; das ist darum erwähnenswerth, weil v. Haren-Noman (19) nach Querschnitten von *Arca glacialis* wahrscheinlich fälschlich eine obere »Vorhöhle« beschrieben hat, die vermuthlich nichts Anderes ist als das Pericardium.

Sehr wichtig ist das Verhalten des Pericardialganges, dieser führt nämlich gar nicht in die Niere, sondern in den Ausführungsgang derselben, so dass er mit ihr nur die Ausmündung gemeinsam hat, wie aus Fig. 152, 153 vollkommen zweifellos hervorgeht. Diese liegt am hinteren Ende der Rinne, welche durch die schräge Ausmündung des Keimdrüsenganges bewirkt wird; eine besondere gemeinsame Einstülpung (Urogenitalkloake) ist nicht vorhanden.

Bei *Nucula nucleus* finde ich die Verhältnisse in der Hauptsache ähnlich; Pelseneer's Darstellung (34) ist unrichtig. Die Lage der Nieren ist durch die Verkleinerung der Fußretraktoren verändert, sie

[1] Wie Stempell dazu kommt, die Paarigkeit des Herzens anzuzweifeln, was doch wohl sein Fragezeichen (45, p. 393) ausdrücken soll, ist nicht zu verstehen.

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

haben sich einander und dem Darm genähert und stehen am Hinterende mit einander in offener Verbindung. Jede ist ein Sack mit zahlreichen Ausstülpungen, ähnlich wie bei den kleinen *Arca*-Arten. Zwei besondere Schenkel, einen dorsalen und einen ventralen, kann ich nicht erkennen. Die rechte ist im vorderen Theil durch die Darmwindungen beschränkt. Das Pericardium, das über ihnen gelegen ist, steht auch hier durch zwei unter der Leibeswand liegende kurze Gänge mit den Nierenöffnungen in Verbindung (Fig. 154). Mit diesen münden auch die Keimdrüsengänge zwischen Fuß und Kiemen nach außen, während Pelseneer fälschlich sowohl diese wie die Pericardialgänge in das Innenende der Niere münden lässt, so dass die von ihnen producirten Stoffe durch die ganze Niere hindurchgelangen müssten, was bestimmt unrichtig ist; bei einem männlichen Exemplar, das ich untersucht habe, sind die Keimstoffe zum Theil entleert und liegen außerhalb der äußeren Mündung, aber nicht in der Niere, die doch nach Pelseneer von ihnen erfüllt sein müsste.

Auffällig ist hiernach die sehr große Verschiedenheit, welche nach Stempell's Darstellung (45, p. 398 ff., Taf. XXV, Fig. 34) die Niere von *Leda* zeigen würde.

Das Pericardium der Nuculiden ist, wie durch mehrere Untersucher richtig dargestellt ist, eine einheitliche Höhle (Fig. 154), die aber sowohl durch die seitlichen Erweiterungen, als auch durch die paarigen Ausführungsgänge Spuren einer ursprünglichen Duplicität zeigt. Jedenfalls halte ich das paarige Pericardium von *Arca*, das nur hier im ganzen Kreise der Mollusken erhalten ist, zweifellos für eine ursprüngliche Bildung, da es ein Theil der Urogenitalorgane ist und diese sicher von vorn herein paarig sind, womit ja auch die ontogenetischen Befunde übereinstimmen. Dass die Pericardien sich nicht mit einander vereinigt haben, ist durch die gewaltigen hinteren Fußretraktoren bewirkt, wie diese ja auch die Nieren von einander getrennt halten.

Mit dieser Paarigkeit des Pericardiums hängt natürlich die der Herzkammer zusammen, die gleichfalls allein von *Arca* unter allen Mollusken bekannt ist. Poli hat schon recht gute Bilder von den Arterien der *Arca noae* gegeben, die von Ménegaux (30) und durch von mir gemachte Injektionen vollkommen bestätigt sind. Aus jeder Herzkammer entspringt ein nach der Mittellinie des Thieres hin gerichteter Aortenstamm, der sich sogleich in einen vorderen und einen hinteren Ast theilt.

Die beiden vorderen liegen dicht unter der Körperwand, sie ver-

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

einigen sich etwas rechts von der Mittellinie zu einer vorderen Aorta, welche um den Magen rechts einen Bogen beschreibt und durch ihre Zweige die Leber, dann die Keimdrüse, den Fuß und den vorderen Theil des Mantels versorgt. Die beiden hinteren Aorten ziehen um die Vorderenden der hinteren Fußretraktoren herum und vereinigen sich unter dem Darm zu einer medianen Aorta, die hauptsächlich die hintere Hälfte des Mantels versorgt. Der Darm zieht demnach zwischen der vorderen und der hinteren Aorta hindurch.

Bei Nuculiden ist das Herz merkwürdig variabel, so weit seine Lage zum Darm in Betracht kommt, bei *Nucula nucleus* liegt die Kammer über dem Darm (Fig. 154), bei *Malletia chilensis* unter ihm, bei *Leda* wird sie von ihm durchbohrt.

Ich halte es für ganz verfehlt, einen dieser Fälle vom anderen ableiten zu wollen; wie wäre es wohl möglich, dass das über oder unter dem Darm gelegene Pericardium sich so verlagern kann, dass es entgegengesetzt zu ihm zu liegen kommt, zumal da die Arten doch nahe mit einander verwandt sind.

Dagegen macht es kaum Schwierigkeit, diese Fälle einzeln von dem Verhalten bei *Arca* abzuleiten: nähern sich die beiden Herzkammern einander, so kann das entweder auf dem Wege, den die vordere Aorta angiebt, oder der hinteren Aorta entlang oder auch ihnen beiden gemeinsam folgend geschehen, im ersten Falle kommt die Herzkammer über den Darm, im zweiten unter denselben zu liegen, während sie im dritten ihn umgiebt. Von der dorsalen Kammer geht die hintere Aorta natürlich zunächst über dem Darm ab, kreuzt diesen aber bald und verläuft schließlich unter ihm, von der ventralen Kammer entspringt die vordere Aorta etwas links und verläuft wie gewöhnlich über dem Magen nach vorn. Vom Herzen der *Nucula* kann man eben so wenig das Verhalten von *Arca* wie das durchbohrte Herz von zahlreichen Lamellibranchien ableiten, unter denen *Trigonia* noch ziemlich primitive Zustände zeigt, denen von *Arca scapha* ähnlich.

Wenn Grobben (17) die Paarigkeit des Pericardiums für primitiv hält, die des Herzens aber nicht, so erscheint mir das schon an und für sich ganz unwahrscheinlich; wäre das Herz ein einfaches Rohr, etwa wie bei *Neomenia*, so könnte man wohl annehmen, dass es einheitlich angelegt und von zwei Pericardialhälften umgeben sein könnte, aber nicht bei der Form und der Lage, welche das Herz der Lamellibranchien im Pericardium hat, an dessen Seitenwänden die Vorhöfe liegen, während die Aorten vorn und hinten austreten. Das Herz

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

der Mollusken ist ein muskulöser Abschnitt des arteriellen Gefäßsystems, das ist die einzige Auffassung, die sich mit den Thatsachen verträgt, mit einem Darmsinus hat es gar nichts zu thun, das kann man mit aller Bestimmtheit aussprechen. Zum Arteriensystem muss man die Vasa efferentia der Kiemen und zunächst die vordere Aorta bis zum Kopfe rechnen; die hintere ist erst sekundär mit dem Mantel entstanden und zwar, wie das Verhalten von *Arca* zeigt, zunächst als Abzweigung der vorderen. Bei dieser Auffassung macht das Doppelherz gar keine Schwierigkeit, jedes liegt vor einer Kieme und treibt deren arterielles Blut nach vorn, wo sich schon frühe die beiden Aorten vereinigten, was dann nach hinten fortschreitend bis zu den Herzkammern hin vor sich ging. Da die Vorkammern immer paarig sind, ist es ohnehin schon wahrscheinlich, dass zu jeder ursprünglich auch eine Kammer gehörte.

Stempell's Ansichten (45, p. 393 ff.) sind in keiner Weise mit den Verhältnissen anderer Mollusken in Einklang zu bringen und Grobben's Begründung mit dem Verhalten bei Anneliden zu weit herbeigeholt, um beweisend zu sein; darauf werde ich weiterhin noch zurückkommen.

Hiernach wird man sich die Ausgangsform der Lamellibranchien vorstellen können als ein breites, niedriges, flaches Thier mit gerader Dorsallinie, äußerem Ligament und taxodontem Schloss, dorsal vorn rundlich, hinten zugespitzt, mit einer Kiemenkante; Mantel ganz offen, am Rande mit drei Falten wie bei *Arca*, doch ohne besondere Sinnesorgane.

Die Fußsohle zeigte eine »vordere Fußdrüse«, eine Mucusdrüse dahinter, dann eine visköse (Byssus-) Drüse und hinten noch eine muköse Drüse; sie war noch zum Kriechen verwendbar, doch hauptsächlich zur Anheftung des Thieres an einer festen Unterlage. Die Kiemen mögen ähnlich wie bei *Nucula* gewesen sein und die Mundlappen einen Anhang gehabt haben, wie ihn die Nuculiden besitzen. Von Sinnesorganen waren außer diesem Anhang vorhanden: ein paar »adorale« Sinnesorgane, ein paar Otokrypten, ein paar Augenrudimente, ein paar Osphradien und ein paar abdominale Sinnesorgane. Die Konnektive zu den Pedalganglien waren vorn gespalten. Die Muskulatur dürfte wie bei *Arca* gewesen sein. Der Vorderdarm zeigt eine Andeutung zweier Seitentaschen, der Magen erhält das Lebersekret durch zwei sehr kurze, weite Gänge, der Hinterdarm war in eine ventrale Schlinge gelegt. Die Urogenitalorgane einschließlich der Pericardien waren vollkommen paarig, die Keimdrüsen

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

münden unmittelbar vor den Nierenöffnungen aus und die Pericardialgänge mit diesen zusammen. Die Nieren sind Säcke mit gefalteten Wänden und vorderen Mündungen.

In jedem Pericardium liegt ein Herz, der Vorhof seitlich, die Kammer median; jeder Aortenstamm theilt sich in einen vorderen und einen hinteren Ast, von denen der erstere sich mit dem der Gegenseite über dem Verdauungstrakt, der letztere unter ihm vereinigt, so dass um den Darm ein Aortenring gebildet ist.

Vergleich zwischen Gastropoden und Lamellibranchien.

Ein Vergleich der ältesten Gastropoden und Lamellibranchien führt zu einigen interessanten Fragen, von denen ich eine der wichtigsten: die Entstehung der Spiralschale und die Herumdrehung der einen Körperhälfte gegen die andere bei Gastropoden kürzlich schon erörtert habe (57 und 58). Die folgenden Ausführungen werden dazu in mancher Hinsicht Ergänzungen enthalten.

Die Ausgangsform der Lamellibranchien steht in der Anordnung der meisten Organe, sowie in der allgemeinen Körperform der Urconchifere unter allen Mollusken am nächsten. Die primitive Concha muss man sich als vollkommen flach und rundlich vorstellen, hinten mit zwei lappenförmigen Fortsätzen über den beiden Kiemen, noch wenig verkalkt und etwas biegsam, wahrscheinlich von Perlmutterstruktur. Daraus ist die Schale der Lamellibranchien in folgender Weise entstanden zu denken. Die beiden Schalenlappen entsprechen der hinteren Hälfte der Lamellibranchienschale, der Schalenschlitz der Hinterseite vom Dorsalrande bis zur Kiemenkante. Ein schmaler Mantelrand war als vordere Fortsetzung der Mantellappen schon vorhanden und wurde von der entsprechend überstehenden Schale bedeckt. Dieser vordere Theil hat sich bei den Lamellibranchien sehr stark verbreitert, wie ich vermuthe, gleichzeitig mit einer Verlängerung der Kiemenblätter nach vorn, so dass er den ganzen Fuß einschließt. Gleichzeitig dürften sich einige Quermuskeln, die als schwächere Züge vielleicht schon vorhanden waren und sich an der Schale anhefteten, verstärkt und durch ihren Zug bewirkt haben, dass die noch schwach verkalkte Schale in der Mitte weiterhin unverkalkt blieb, so dass ihre beiden Hälften gegen einander beweglich wurden und im Stande waren, das ganze Thier in sich aufzunehmen. Jedenfalls müssen die Adduktoren vorhanden gewesen sein, ehe noch die Schale in ihre beiden Hälften getheilt war.

Dagegen thürmte sich bei Gastropoden die Schale stark asymme-

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

trisch auf, ähnlich den Wirbeln von *Arca*, und erhielt durch die Asymmetrie den Anstoß zum spiraligen Weiterwachsen (58). Der Mantel- und Schalenschlitz ist bei den zygobranchen Gastropoden häufig deutlich erhalten oder theilweise durch Verschluss der Schale allein (*Haliotis*) oder der Schale und des Mantels (*Fissurella*) in eine Reihe von Löchern oder ein Loch umgewandelt, ähnlich wie bei Lamellibranchien der Mantelrand streckenweise verwächst. Demnach ist der Mantelschlitz von *Pleurotomaria*, *Haliotis* etc. dem hinteren Mantelrande von *Arca* homolog, das Loch von *Fissurella* dem Analsipho der siphoniaten Lamellibranchien analog.

Der Mantelrand von *Haliotis* zeigt dieselben Falten wie bei *Arca*: eine am Rande des Hypostracums und zwei am eigentlichen Rande, zwischen denen das Periostracum gebildet wird, während die Außenseite der Mittelfalte das Ostracum erzeugt (vgl. 51[II] Taf. XI, Fig. 7 und 21, 21 *a*). Die Hypostracumfalte ist eigentlich die innere Grenze des Mantelrandes; dann entspricht der Haupttheil des Mantels der Lamellibranchien seitlich von den Wirbeln nicht dem Mantelrande von *Haliotis*, sondern dem Scheibentheil desselben, der hier sehr schmal ist.

Ich habe früher (48) die Ansicht geäußert, dass der Mantel der Lamellibranchien der Summe des Mantels und des Epipodiums von *Haliotis* entspräche; das ist nicht aufrecht zu halten, der Mantel der ersteren entspricht allein dem Gastropodenmantel und das Epipodium ist dort rückgebildet, wie es scheint ohne Rest.

Die beiden Kiemen der Lamellibranchien und Gastropoden sind ohne Zweifel homolog. Bei *Haliotis* liegen sie so in der Mantelhöhle, dass die Vasa afferentia einander gegenüber, die Vasa efferentia seitlich von ihnen verlaufen, über diesen liegen die sensiblen Epithelstreifen (Osphradien) mit ihren Nerven und mit dieser Seite sind die Kiemen am Mantel angewachsen. Merkwürdigerweise ist das Verhalten der beiden Gefäße in den Kiemen der Nuculiden noch nicht geklärt, denn Pelseneer (34) und Stempell (45) erklären das Dorsalgefäß, mit welchem die Kieme angewachsen ist, für das Vas afferens, dagegen sagt Drew (10, p. 360): »The suspensory membrane contains between its walls a large blood-space that communicates near its anterior end with the auricles of the heart« und bei *Arca* ist gleichfalls das dorsale Gefäß das Vas efferens (4), das auch mit dem Kiemennerv und dem Osphradium zusammenhängt.

Da das Verhalten der Kiemen bei *Haliotis* den letzteren Angaben entspricht, so dürften Pelseneer und Stempell mit ihrer Ansicht

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

im Irrthum sein; ich habe leider nach meinen Präparaten von Nuculiden diesen Punkt nicht klarstellen können. Wenn das Dorsalgefäß das Vas afferens wäre, würde die Lage der Kiemen von *Solemya* ähnlich wie bei *Haliotis* sein, doch ist bei *Solemya* die Kieme mit der ursprünglich unteren Seite seitwärts gewendet, bei *Haliotis* dagegen medianwärts gegen den Enddarm hin.

Nach den Kiemenquerschnitten, welche Drew (10) abbildet, ist die Form der Kieme von *Nucula* mit der etwas rinnenförmigen Ventralseite der von *Haliotis* ähnlicher, als die von *Yoldia*, bei welcher die Kanten der Blättchen dorsalwärts gewendet sind.

Die Kiemenstäbchen unter dem Epithel der Blättchen finden sich bei Nuculiden und *Arca* an der Ventralseite, bei *Haliotis* dagegen an der äußeren, dem Vas efferens entsprechenden Seite. Das ist zweifellos ein Unterschied, doch wird man ihm kein großes Gewicht beilegen dürfen; er ist jedenfalls dadurch bedingt, dass bei der verschiedenen Lage der Kiemen das Bedürfnis nach einer Festigung der Blättchen sich an den exponirtesten Stellen bemerkbar machte. Jedenfalls aber sind diese Stäbchen in beiden Molluskengruppen nicht einander homolog.

Der hintere Theil des Körpers von *Arca* dürfte in der Hauptsache die ursprüngliche Lage der Organe: der Kiemenrhachis, des hinteren Theiles der Visceralkommissur, des Afters und vermuthlich auch der abdominalen Sinnesorgane beibehalten haben, ist indessen durch den Schalenmuskel bedeutend vergrößert. Nur die Nierenöffnungen sind, wie ich noch weiterhin aus einander setzen werde, verlagert.

Man kann sich jedenfalls nach diesem Verhalten ein Bild von der ursprünglichen Kiemenhöhle machen, während die der Gastropoden durch ihre Verlagerung nach vorn und ihre Einsenkung in den Körper sehr verändert worden ist. Ursprünglich hat sie mit einer Einsenkung gar nichts zu thun, sondern ist lediglich durch Fortsatzbildungen: die zwei Kiemen und die zwei Mantellappen gebildet.

Im Gegensatz dazu ist der Kopftheil der Lamellibranchien gegenüber dem der Gastropoden sehr verändert, beeinflusst durch die Schale, welche den Körper auch vorn einschließt, und durch die Festheftung mittels des Byssus, welche den Anlass zu der sehr eigenthümlichen Art der Nahrungsaufnahme durch die Flimmerung der Kiemen und Mundlappen gegeben hat, ähnlich wie bei den Ascidien. Wenn Stempell (45) nicht einsehen kann, dass die Ausbildung einer solchen Nahrungszuführung nur für ursprünglich festsitzende Thiere verständ-

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

lich ist, kann ich mit ihm nicht streiten; die Bewegung von Lamellibranchien hat zumeist nur den Zweck, sich einen anderen Platz für erneute Festsetzung oder längeren Aufenthalt zu suchen.

In welcher Weise hat sich der ursprünglich vorhandene Kopf um- und rückgebildet? Für die Beantwortung dieser Frage sind die Theile desselben einzeln zu berücksichtigen; es sind, wenn ich vom vorderen Theile der Epipodialfalten absehe, die folgenden: der Schnauzentheil, etwa bis zur Kopffalte, diese letztere, die Augen, die Tentakel, der Pharynx mit dem Radulaapparat, den Drüsen und dem Kiefer, endlich die Cerebral- und Buccalganglien.

Wenn man nun berücksichtigt, dass die Augen, die bei *Haliotis* an den Enden der Kopffalte liegen, sich bei *Arca* an den Enden der Mundlappen befinden, so wird es sehr wahrscheinlich, dass die Kopffalte und die vorderen Mundlappen homologe Gebilde sind; die Riefen, welche die letzteren an den dem Munde zugekehrten Seiten zeigen, mögen vielleicht schon durch parallele Furchen, welche an der Kopffalte von *Haliotis* wahrzunehmen sind, angedeutet sein. Das hintere Paar der Mundlappen ist jedenfalls eine Neubildung.

In der Augengegend von *Haliotis* liegen ferner die großen Kopftentakel; da nun bei *Nucula*, wo freilich die Augen ganz verschwunden zu sein scheinen, in ähnlicher Lage, wie sie die Augen von *Arca* zeigen, am Ende der Mundlappen die »Mundtentakel« sich befinden, ist es wohl möglich, dass sie den Tentakeln von *Haliotis* homolog sind, womit ihre Innervirung von den Cerebralganglien aus vollkommen in Einklang steht.

Hält man die Homologie der Kopffalte mit dem vorderen Mundlappenpaar fest, so ist die darüber hinausragende Schnauze von *Haliotis* vollständig rückgebildet und ganz verschwunden ist der Pharynx mit der Radula, den Knorpeln und Muskeln, mit den Drüsen und dem Kiefer, sowie dem ganzen ektodermalen Antheil des Schlundes, verschwunden ist auch das Buccalnervensystem.

Das am Schlunde gelegene Ganglienpaar der Lamellibranchien ist als die Cerebropleuralganglien anzusehen, daher entspricht nur ein Theil von ihm den Cerebralganglien oder vielmehr dem Schlundringe von *Haliotis*, aber auch nur in so weit dieser nicht mit den Theilen des Kopfes (Lippen, Augen etc.) rückgebildet ist.

Mit der Rückbildung dieser Theile ist eine Umformung in so fern eingetreten, als sich der vor dem Fuße gelegene Abschnitt sehr verkürzt hat und die Mundlappen sich an den Seiten des Körpers über dem Fuße stark verlängerten bis zur Berührung mit dem Vorderende

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

der Kiemen, wobei auch die Augenreste und die Tentakel nach hinten verschoben wurden. Diese beiden Organe bilden sich bei den meisten Lamellibranchien völlig zurück, wie ja *Arca* schon die Tentakel und *Nucula* die Augen verloren hat.

Der primitive Kriechfuß ist mit seiner Sohle der Mittellinie der Schale parallel und so auch bei *Arca*, wo nur der Vorderrand sich etwas ausgezogen hat, während die Sohle sich sowohl bei Nuculiden als auch bei Aviculiden mehr oder weniger nach vorn wendet. Seine Retraktoren dürften ursprünglich wenig stark und in Mehrzahl vorhanden gewesen sein, und es erscheint mir wohl möglich, dass die großen hinteren »Byssusmuskeln« von *Arca* aus einer Reihe solcher Einzelmuskeln entstanden sind (Fig. 149).

Die Seitenwand des Körpers wie auch die Dorsalwand des Kopfes sind aus vier Schichten von verschieden gerichteten Muskelfasern zusammengesetzt und aus dem ursprünglichen Hautmuskelschlauch hervorgegangen; diese Schichten sind an der zuerst bezeichneten Stelle bei *Arca*, an der anderen bei *Haliotis* erhalten, während bei letzterer die seitliche Körperwand mit ihren verschieden gerichteten Faserzügen aus den Fußretraktoren und dem Hautmuskelschlauch zusammen entstanden ist; die Herumdrehung und die Spiralform der Schale haben diese Muskulatur stark beeinflusst und ihre bedeutende Asymmetrie veranlasst.

In der Fußsohle von *Haliotis* sind drei Drüsen zu unterscheiden: die vordere Fußdrüse, die muköse Drüse am Vorderrande und die visköse, epitheliale Sohlendrüse; dieselben finden sich bei *Arca* meist nur stärker entwickelt und es scheint noch eine hintere Mucusdrüse, die ich bei *Haliotis* nicht gesehen habe, dazu gekommen zu sein (51 III, p. 653). Die »Byssusdrüse« von *Nucula* ist von den Drüsen der Gastropoden unmittelbar gar nicht abzuleiten, sie ist zweifellos ein ganz rückgebildetes Organ, wie es sich ähnlich bei manchen anderen Lamellibranchien, z. B. *Trigonia*, wiederfindet. Sie ist nicht der ganzen Byssushöhle von *Arca*, sondern wahrscheinlich nur einem kleinen Theile desselben homolog zu setzen. Die vordere Fußdrüse von *Haliotis* besteht aus einer nach hinten blindsackförmig ausgebauchten Rinne mit den umgebenden großen Drüsenzellen; diese Rinne ist dem vorderen Theil der Fußrinne von *Arca* homolog zu setzen, so weit die vordere Fußdrüse reicht.

Das Hinterende der Rinne und die Byssushöhle sind der Fußsohle von *Haliotis* homolog zu setzen. Ob sie bei *Arca*-Arten als Kriechsohle verwendet werden können, vermag ich leider nicht an-

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

zugeben; unzweifelhaft kann *Arca noae* kriechen, wenn sie den Byssus abgeworfen hat.

So entsprechen die Fußdrüsen von *Haliotis* recht gut der Ausgangsform der Byssusdrüsen von Lamellibranchien. Wahrscheinlich sind die Hypobranchialdrüsen in der Nähe der Kiemen bei Nuculiden und *Haliotis* aus einer gemeinsamen Anlage hervorgegangen, demnach homolog.

Über die Sinnesorgane des Kopfes und die Osphradien habe ich mich schon ausgelassen; die Otocysten von *Haliotis* verhalten sich in so weit primitiv, als sie von den Pleuropedalganglien her innervirt werden, während andererseits *Nucula* durch den offenen Zusammenhang derselben mit der Oberfläche des Körpers einen ursprünglichen Zustand bewahrt hat.

Homologa der abdominalen und adoralen Sinnesorgane von *Arca* kenne ich bei *Haliotis* nicht; da die letzteren vor und über den Mundlappen liegen, können sie den Sinneshügeln nicht entsprechen, die ich an der Unterseite der Kopffalte einer jungen *Haliotis tuberculata* beobachtet habe. Andererseits scheinen die Lamellibranchien kein Homologon der subpallialen Sinnesstreifen von *Haliotis* und Patelliden zu besitzen und sicher fehlen ihnen die Tentakel und Seitenorgane des Epipodiums.

Das Nervensystem von *Haliotis* und den Lamellibranchien ist auffällig verschieden; früher bin ich durch einen direkten Vergleich der letzteren mit Chitonen irregeführt worden (48). Es verhalten sich vielmehr die Lamellibranchien im Nervensystem ähnlich den höheren Gastropoden und vor Allem erscheint mir das Nervensystem von *Dentalium* ein wichtiges Übergangsstadium darzustellen.

Die vorderen Ganglien der Lamellibranchien sind die cerebropleuralen. Ihr erster Bestandtheil, die Cerebralknoten, liegt zunächst der Mitte; er entspricht dem Schlundringe von *Haliotis*, der durch die Rückbildung des Rüssels und der Sinnesorgane des Kopfes sehr reducirt ist, von ihm werden wahrscheinlich nur die Mundlappen mit den adoralen Sinnesorganen und bei *Nucula* die »Mundtentakel« vielleicht innervirt. Der andere Bestandtheil, die Pleuralganglien, stellt das gangliöse Vorderende der Visceralkommissur dar; von ihnen wird hauptsächlich der vordere Theil des Mantels, vermuthlich auch der vordere Adductor und die Otocysten innervirt.

Die Pedalganglien entsprechen den Pedalsträngen von *Haliotis*, doch unter Abzug des Pleuraltheiles und aller Bestandtheile, welche mit der Innervirung außerhalb des Fußes gelegener Körperabschnitte,

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

besonders der dorsalen Leibeswand und des Epipodiums, in Zusammenhang stehen.

Die hinteren Ganglien der Visceralkommissur von *Arca* entsprechen den gangliösen Bestandtheilen der Visceralkommissur von *Haliotis*, die noch nicht zu abgesetzten Knoten zusammengezogen sind, mit Ausschluss des Vorderendes, dessen Ganglien bei Lamellibranchien mit den Cerebralganglien vereinigt sind, wie bereits erwähnt ist. Die beiden Hauptknoten von *Arca*, welche den hinteren Theil des Mantels innerviren und von denen die gangliösen Kiemennerven abgehen, sind den Stellen bei *Haliotis* homolog, an denen sich bei höheren Gastropoden die »Parietalganglien«, das supra- und subintestinale Ganglion bilden, da auch von hier die Nerven zu den Mantellappen und die Verbindungen mit den gangliösen Bestandtheilen der Kiemen abgehen; die mittlere Anschwellung von *Arca* entspricht dagegen dem »Visceralganglion« von Gastropoden. Babor (2) hat jederseits in der Mitte der Visceralkommissur von *Dreissensia* eine gangliöse Anschwellung gefunden und sie den Parietalganglien der Gastropoden verglichen, meiner Ansicht nach mit Unrecht, dieselben sind nur accessorische Gebilde, wie sie sich bei Gastropoden, z. B. bei *Actaeon*, gleichfalls nicht selten finden; *Dreissensia* ist eine so modificirte Form, dass man sie nicht unmittelbar mit Thieren einer anderen Klasse vergleichen darf.

Im Ganzen entspricht das Nervensystem von *Haliotis* völlig der Ausgangsform aller Conchiferen, nur war bei dieser die Visceralkommissur nicht gedreht und es waren ein paar Subradularganglien vorhanden, wie bei Chitonen und *Dentalium*. Wegen der Drehung ist es schwierig, sich die ursprüngliche Lage der Visceralkommissur genau vorzustellen, jedenfalls hat sie über den Pedalsträngen gelegen. Bei *Arca* verläuft sie vorn zwischen Leber und Keimdrüse, dann zwischen Fußretraktoren und Leibeswand, umgiebt also die Leber und die Fußretraktoren; da hier die Epipodialnerven ganz fehlen, so ist ihre Beziehung zur Visceralkommissur unklar.

Die Buccalganglien und die Lippenkommissur von *Haliotis* fehlen den Lamellibranchien.

Der Darmtractus der ältesten Gastropoden und Lamellibranchien unterscheidet sich hauptsächlich dadurch, dass den letzteren, wie ich schon erwähnt habe (p. 391), der ektodermale Bestandtheil des Vorderdarmes mit den dazu gehörenden Muskeln und Nerven, d. h. der Schlundkopf mit der Zunge und Radula, dem »Kiefer« und den Buccal- und Speicheldrüsen ganz verloren gegangen ist. Es sei hier erwähnt, dass physiologisch diese Drüsen wahrscheinlich bei Lamellibranchien

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

durch die Schleimdrüsen der Mundlappen und häufig auch der Kiemen und der Innenfläche des Mantels ersetzt werden, indem deren Sekret die zum Munde gewimperten Nahrungstheile umhüllt.

Der ektodermale Darm der Lamellibranchien beginnt jedenfalls unmittelbar an der Mundöffnung und der Anfangstheil entspricht dem Kropf von *Haliotis*, die beiden unbewimperten Rinnen den Seitentaschen desselben. Der Vorderdarm ist im Ganzen im Vergleich zu den ältesten Gastropoden bedeutend vereinfacht und verkürzt.

Der Magen und die Leber zeigen zwar Formunterschiede in beiden Gruppen, sind aber im Ganzen homolog. Wie bei *Arca* die Hauptlebergänge sehr kurz und weit sind, ist es ähnlich bei *Haliotis*, die linke Leberhälfte mündet sogar durch zwei getrennte Gänge in den Magen. Wahrscheinlich ist hier der Magen mit der Leber herumgedreht, so dass die rechte Hälfte, die in der Nähe des Blindsackes mündet, der linken Hälfte von *Arca* entspricht und die linke Hälfte der rechten von *Arca*. Dementsprechend dürfte die über dem Vorderdarm liegende Hinterdarmschlinge ursprünglich ventral gelegen haben, wie es bei *Arca* der Fall ist. Ob der hintere Blindsack des Magens von *Arca noae* dem spiraligen Blindsack von *Haliotis* entspricht, ist wohl nicht sicher zu entscheiden.

Der letzte Theil des Darmes, so weit er aus der Leber heraustritt, ist bei den Gastropoden nach vorn herumgedreht. Die zwei ventralen Falten, welche bei *Arca* nur in seinem Endtheil deutlich sind, durchziehen bei *Haliotis* den größten Theil des Darmes.

Die Urogenitalorgane von *Arca* entsprechen durch ihre vollkommene Paarigkeit und ihre Lage in den Seitentheilen des Körpers mehr als bei irgend einem anderen Mollusk der gemeinsamen Ausgangsform. Sekundäre Veränderungen sind 1) die direkte Ausmündung der Keimdrüsengänge in die Mantelhöhle, 2) die Verlagerung der äußeren Nierenöffnung vom Hinterende der Nieren in der Nähe des Afters nach vorn in die Nähe der Keimdrüsenmündung. Die Pericardialgänge können allein durch diese Verlagerung zu den Nierenöffnungen in Beziehung getreten sein, ursprünglich mögen sie am Vorderende, die Ausführungsgänge am Hinterende der Nieren gelegen haben.

Die Ausgangsform der Gastropoden entspricht danach durch die Ausmündung der Nieren dem ursprünglichen Verhalten, ist aber in folgenden Punkten verändert:

1) Das Pericardium ist, wie auch bei den höheren Lamellibranchien, unpaarig geworden; seine beiden Ausführungsgänge sind

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

noch erhalten, doch geht der ursprünglich linksseitige den höheren Gastropoden verloren.

2) Die beiden Nieren sind verschieden ausgebildet, offenbar in Folge ihrer Lage, indem nur die nach der Drehung rechtsseitige im Stande ist, Läppchen zwischen die Eingeweide auszusenden, während die linke eine Vergrößerung ihrer Oberfläche aus Mangel an Raum nur durch zottenförmige Einstülpungen zu erreichen vermag. Während diese Asymmetrie einerseits bei Fissurelliden zu der riesigen Erweiterung der rechten und zur Verkümmerung der linken Niere führt, wird andererseits bei den übrigen Gastropoden durch eine Verschiebung des Enddarmes nach rechts die rechte ungünstig beeinflusst und bildet sich allmählich zurück, während die linke sich vergrößert und schließlich allein übrig bleibt.

3) Die ursprünglich rechte Keimdrüse hat sich völlig rückgebildet, während die einzig erhaltene in die ursprünglich linke Niere ausmündet, worin sich ein primitiveres Verhalten als bei Lamellibranchien erhalten hat. Diese Asymmetrie ist nach meiner Ansicht die Veranlassung zur Ausbildung der Spiralschale geworden (57, 58). Die Ausgangsform hat wohl zweifellos Kopulationsorgane nicht besessen, so dass solche für die Entstehung der Asymmetrie nicht verantwortlich gemacht werden können.

Wie das vom Darm durchbohrte Herz der meisten Lamellibranchien sich von dem Doppelherz der *Arca* ableiten lässt, kann von diesem auch das durchbohrte Herz der Zygobranchien hergeleitet werden, denn auch hier sind eine ursprünglich vordere und eine hintere Aorta vorhanden, die ja nach meiner Ansicht einen Ring um den Darm gebildet haben. Die letztere von beiden versorgt hier ganz ähnlich wie bei Lamellibranchien die beiden Mantellappen. Die Hauptaorta theilt sich sogleich in zwei Äste, die Kopf- und Visceralarterie; das ist offenbar eine Folge der Verlagerung der Leber und Keimdrüse nach der Drehung, und mit dieser dürfte auch der Umstand zusammenhängen, dass die Kopfarterie den Vorderdarm kreuzt, während sie ursprünglich vermuthlich ganz dorsal von ihm gelegen war.

Das Verhalten der medianen Fußgefäße von *Haliotis* scheint mir auch sekundär verändert zu sein, indem sie ursprünglich nicht so von der Darmhöhle abgeschlossen waren. Der venöse Theil der Gefäße ist bei *Haliotis* und *Arca* in der Hauptsache sehr ähnlich.

Hiernach zeigt die gemeinsame Ausgangsform der Gastropoden und Lamellibranchien eine eigenthümliche Mischung von Merkmalen beider Gruppen; ich will versuchen, in Folgendem diese Thierform,

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

das »Pro- oder Prärhipidoglossum« mehrerer Zoologen, die ich aber lieber als Urconchifere bezeichne, zu charakterisiren.

Der Körper war niedrig und breit, mit einem Kriech- und Saugfuß wie bei *Haliotis* und mit einer dünnen, völlig flachen, länglichen Perlmutterschale mit einem hinteren Einschnitt, ähnlich einer niedergedrückten *Emarginula*-Schale, die den Kopf- und die Seitenränder des Körpers freiließ, so dass hauptsächlich die Eingeweide geschützt waren.

Der Mantel war vorn und seitlich sehr schmal, nur hinten in zwei Lappen ausgezogen, welche die beiden gefiederten Kiemen bedeckten. Die Fußdrüsen verhielten sich wie bei *Haliotis*, nur war die »vordere Fußdrüse« stärker entwickelt. Von Sinnesorganen waren vorhanden: ein paar becherförmige Augen wie bei *Haliotis* und eine Kopffalte zwischen ihnen, zahlreiche Taster an den Seitenrändern, deren vorderster neben den Augen am Kopfe stand, und zahlreiche, auf den Seitentheilen des Körpers zerstreute Sinneshügel, ferner ein paar Sinnesstreifen über dem Vas efferens der Kiemen (Osphradien), vermuthlich auch ein paar Sinneshügel neben dem After (abdominale Sinnesorgane), vielleicht auch vorn unter dem Mantel ein sensibler Streifen (subpalliales Sinnesorgan), sodann ein paar Otokrypten, endlich unter der Radula ein subradulares Sinnesorgan, das freilich allen Gastropoden verloren gegangen ist. Neben den Kiemen an der Unterseite der Mantellappen lag eine epitheliale Drüse, die Hypobranchialdrüse. Der Hautmuskelschlauch bildete sich unter der Schale zurück, auch im Fuße, erhielt sich aber an den Seiten des Körpers über dem Fuße und in der Dorsalwand des Kopfes. Das Nervensystem war ganz ähnlich wie bei *Haliotis*, nur war die Visceralkommissur ungedreht; es bestand also aus folgenden Theilen: ein Schlundring, von dessen verdickten Seitentheilen jederseits zwei Konnektive zu den Pedalsträngen gehen; von dem Vorderende der letzteren entspringt die Visceralkommissur und die Mantelnerven, sowie die Nerven der Otokrypten. Die jederseits unter einander zusammenhängenden Ganglien des Epipodiums sind durch zahlreiche Konnektive mit den Verdickungen des Schlundringes, den Cerebropedalkonnektiven und den Pedalsträngen verbunden. Die Kiemenganglien hängen mit der Visceralkommissur zusammen. Das Buccalnervensystem besteht aus zwei Ganglien oder Ganglienpaaren, deren kurze hintere Kommissur zwischen Schlund und Radulascheide liegt, doch dürfte auch eine vordere Schlundkommissur, wie bei Chitonen, vorgelegen haben.

Die Mundöffnung liegt am Ende eines kurzen Rüssels. Auf einen

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

kurzen Lippentheil folgt eine weite Mundhöhle, in welcher ventral eine von der Radula bedeckte muskulöse und durch paarige Knorpel gestützte Zunge und darunter noch das subradulare Sinnesorgan liegt, gegenüber ein »Kiefer« und ein paar drüsige Säcke.

Die Radulaplatten dürften noch ziemlich gleichförmig gewesen sein, also nicht »rhipidogloss«. Der entodermale Vorderdarm ist mit einem Paar drüsiger Säcke (Kropf) ausgestattet, der Magen mit einer paarigen Leber, deren Endgänge sehr kurz und weit sind, und mit einem hinteren Blindsack; der Enddarm bildet eine ventrale, nach vorn gerichtete Schlinge und enthält im Inneren (vielleicht nur im hinteren Ende) zwei ventrale Längswülste. Der After liegt unter dem Mantel, hinter dem Fuß, zwischen den Kiemen. Ein ektodermaler Abschnitt des Enddarmes dürfte nicht existirt haben.

Die Urogenitalorgane lagen in den Seitentheilen des Körpers, d. h. lateral, nicht dorsal vom Darmtractus, die lappigen Keimdrüsen neben der Leber, ihre Ausführungsgänge führten in die Nieren; Begattungsorgane fehlten. Jedes Pericardium stand gleichfalls durch einen Gang mit dem Vorderende der betreffenden Niere in Verbindung und war zum Theil von exkretorischem Epithel bekleidet, besonders auf dem Vorhof des Herzens. Die Nieren waren sackförmig, mit gefalteter Wandung und mit einer hinteren Mündung in der Nähe des Afters, zwischen den Kiemen. Jedes der beiden Pericardien enthielt ein aus der seitlichen Vorkammer und der medianwärts gerichteten Kammer bestehendes Herz, von dem eine vordere Aorta über und eine hintere unter den Darm ging, wo sich die beiden entsprechenden vereinigten. Die vordere Aorta versorgte den ganzen Körper mit Ausnahme der hinteren Mantellappen.

Das Blut sammelt sich dann in einem Venensinus und geht durch die Nieren zu den Kiemen, deren zuführendes Gefäß ventral vom abführenden verläuft.

Von dieser Urconchifere müssen, wie der Name sagt, alle Conchiferen, also auch die Scaphopoden und Cephalopoden, hergeleitet werden. Auf eine Durchführung dieser Herleitung in allen Einzelheiten will ich hier nicht eingehen, zumal da eine solche im Ganzen wenig Schwierigkeiten bereitet, und mich mit folgenden Bemerkungen begnügen.

Die Scaphopoden stimmen in ihrer grabenden Lebensweise mit den Nuculiden, *Solemya* und manchen anderen Lamellibranchien, z. B. *Solen*, überein und ihr Körper ist eben so wie bei diesen zu orien-

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

tiren: die Schale ist von vorn nach hinten verlängert, ventral zu einem Rohr verwachsen, so dass das hintere Loch dem hinteren Schalenrande von *Arca* homolog ist, und der Fuß ist mit der Sohle nach vorn gewendet. Bei *Cadulus propinquus* G. O. Sars, den mir Herr Dr. Hennings gütigst überlassen hat, finde ich den Fuß vom *Dentalium*-Fuße sehr verschieden, er ist röhrenförmig, in ganzer Länge von einem Hohlraum durchzogen (Fig. 137), in welchem hinten eine am Rande mit Papillen besetzte, ringförmige Falte und ganz im Grunde ein Haufen drüsiger Zellen liegt. Man kann diesen röhrenartigen Hohlraum kaum anders deuten, als ein Homologon der Byssushöhle, die Falte vielleicht als Homologon des Byssuswulstes von Lamellibranchien (*Arca*); der Fuß der Scaphopodeu scheint danach recht verschieden ausgebildet und der hier beschriebene wohl am meisten primitiv zu sein, was zu meiner Vermuthung (57) passt, dass *Cadulus* auch in der Schalenform am primitivsten sein dürfte. Bei der ungemeinen Kleinheit der untersuchten Art sind die Organe meist schwer zu untersuchen, zumal da die Konservirung nicht ganz genügend ist, daher gehe ich auf eine nähere Beschreibung nicht weiter ein.

Der Schlundring mit der Labialkommissur, die Buccal- und Subradularganglien von *Dentalium* sind ganz ähnlich wie bei Chitonen, wie ich (48) nachgewiesen habe; Pelseneer (35) hat das von Neuem beschrieben, ohne meine Arbeit zu erwähnen, hat diese also wohl nicht gekannt. Im Übrigen ist das Nervensystem dem von *Nucula* sehr ähnlich und spricht nachdrücklich für eine Orientirung des Thieres in meinem Sinne.

Ich habe früher (48) die Annahme ausgesprochen, dass der Cirrenapparat von *Dentalium* den beiden Kopffühlern von *Haliotis* homolog sei; nach dem Verhalten bei *Cadulus* halte ich die Ansicht Pelseneer's (35), dass jener ein Homologon der Kopffalte ist, für wahrscheinlicher. Dann ist er dem vorderen Mundlappen der Lamellibranchien homolog und, wie bei diesen, mit Ausnahme der Nuculiden, sind die Kopffühler, wie auch das ganze Epipodium und die Kopfaugen völlig rückgebildet. Eben so sind die Kiemen verschwunden, und in Folge dessen das Herz rudimentär geworden. Die nach hinten verlagerte Keimdrüse scheint unpaarig zu sein, und nach ihrer Öffnung in die rechte Niere der rechten von Lamellibranchien, also nicht der von Gastropoden zu entsprechen. Endlich sei noch erwähnt, dass der Darmtractus sich leicht von dem der Urconchifere herleiten lässt; Speicheldrüsen fehlen, doch sind drüsige Säcke,

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

welche den »Buccaldrüsen« von *Haliotis* homolog sind, vorhanden, dessgleichen ein Kropf.

Die Cephalopoden haben den söhlichen Kriechfuß in ähnlicher Weise umgebildet, wie es bei manchen Tectibranchien und Pteropoden der Fall ist, indem die Seitenlappen sich verbreiterten; diese legen sich aber hier rohrartig zusammen und verwachsen meistens mit ihren Rändern zu dem »Trichter«. Ihn allein kann ich für das Homologon des Gastropodenfußes halten, während die Arme eine Neubildung sind, analog den Greiforganen der Pneumodermatiden, allerdings nicht wie bei diesen morphologisch als Anhänge des Kopfes, sondern als solche des Fußes, wie aus ihrer Innervirung hervorgeht. Die Annahme einer schwimmenden Lebensweise hat in beiden Fällen die Veranlassung zu diesen Umbildungen gegeben. Die Arme für ein Homologon des Gastropodenfußes und den Trichter für ein Äquivalent des Epipodiums zu erklären (Pelseneer) scheint mir ein bedauerlicher Missgriff zu sein, der in keiner Weise den Thatsachen entspricht (vgl. 51[1], p. 583, 584) und der zu der merkwürdigen Orientirung der Cephalopoden mit dem Kopfe nach unten geführt hat. Die Fußsohle der Mollusken bezeichnet unstreitig die Ventralfläche, daher giebt die Mittellinie des Trichters von *Nautilus* die Ventrallinie der Cephalopoden an, der Mund liegt wie sonst vor und über dem Fuße, der After und die Kiemen dahinter — wie will man all diese Verhältnisse auf die Arme beziehen?

Da bei dieser Umbildung des Kriechfußes in den Trichter letzterer weit kleiner geworden ist, hat sich die Ventralseite im Ganzen bedeutend verkürzt und die Dorsalseite emporgewölbt, darum ist die ursprünglich flache Schale kappenförmig geworden und hat sich weiterhin zu der gekammerten, mit Gas erfüllten Schale umgebildet, wie sie allen älteren, jetzt meist ausgestorbenen Cephalopoden zukam. Dabei sind die beiden hinteren Mantel- und Schalenlappen mit einander verwachsen und haben sich so weit nach vorn ausgedehnt, dass sie den Trichter zum Theil überdecken.

Das Nervensystem von *Nautilus* scheint mir nur mit meiner Auffassung der Arme und des Trichters vereinbar zu sein; es ist mit dem von *Dentalium* und *Arca* verglichen, besonders durch die Kürze der Visceralkommissur ausgezeichnet, was durch die Umbildung der Fußretraktoren verständlich wird, welche ja von ihr sonst umschlossen werden.

Die oberen Buccalganglien von Dibranchien scheinen mir denen von Chitonen homolog zu sein, während sie bei Gastropoden

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

vermuthlich mit den unteren verschmolzen sind und ihre Kommissur sich rückgebildet hat. Möglicherweise ist das Buccalnervensystem von *Nautilus* so zu deuten, dass die vordere untere Kommissur mit den »Pharyngealganglien«, wie Pelseneer (35) meint, der Labialkommissur von Chitonen, *Dentalium* etc. homolog ist und die Buccalganglien der Summe der oberen und unteren entsprechen, wobei indessen das doppelte Konnektiv zwischen Pharyngeal- und Cerebralganglion noch räthselhaft bleibt.

Die beiden Kiemen der Dibranchien sind den Ctenidien der Urconchifere homolog, das zweite Paar von *Nautilus* ist eine Neubildung; von einer Homologie mit den Kiemen der Chitonen kann nicht die Rede sein, da diese den Ctenidien nicht homolog sind.

Auf die übrigen Organe will ich nicht eingehen; durchweg müssen die der Cephalopoden von denen der Urconchifere abgeleitet werden, so auch die Urogenitalorgane mit ihrer merkwürdigen Erweiterung des Pericardiums zu einer »Leibeshöhle«. Ich betone das mit dem größten Nachdruck, da wohl alle Zoologen, die neuerdings sich über die Verwandtschaft der Cephalopoden ausgelassen haben, sich hiermit in Widerspruch befinden und meist eine nähere Beziehung zu den Chitonen vertreten (z. B. 25).

Wenn Plate der Ansicht von Kerr entgegentritt, so ist doch seine eigene Auffassung, dass Cephalopoden und Chitonen sich auf dieselbe Wurzel zurückführen lassen, im Grunde nicht verschieden. Der hintere Nervenring von *Nautilus* ist nicht den Lateralsträngen der Chitonen, sondern der Visceralkommissur der Conchiferen homolog, die Schale ist gleichfalls durchaus derjenigen der letzteren homolog, eben so der Mantel und dessen Blutgefäß: die hintere Aorta.

Dass die Urogenitalorgane nicht primitive Verhältnisse zeigen und etwa wegen des Zusammenhanges zwischen Pericardium und Keimdrüse unmittelbar auf die von Solenogastren zurückgeführt werden können, geht mit völliger Sicherheit aus dem Verhalten der Ausführungsgänge hervor, die mit denen der Solenogastren gar nicht vergleichbar sind (vgl. p. 355), sondern am ehesten neben die der ältesten Lamellibranchien gestellt werden können. Die Cephalopoden erreichen bei Weitem die höchste Organisationsstufe unter den Mollusken und entfernen sich daher am weitesten von den Urformen, sind aber durchaus zu den Conchiferen zu rechnen und nur den Chitonen gegenüber zu stellen, welche von der Urconchifere nicht abgeleitet werden können, wie ich nunmehr zeigen will.

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

Die Beziehungen der Chitonen zur Urconchifere.

Aus dem bereits durchgeführten Vergleich von Chitonen und Gastropoden folgen zumeist die verwandtschaftlichen Beziehungen der ersteren mit der Urconchifere ohne Weiteres, daher kann ich mich hier darauf beschränken, einige Punkte hervorzuheben.

Unter der Concha bildet sich der dorsale Theil des Hautmuskelschlauches zurück, unter der Chitonenschale als Ganzes betrachtet aber nicht, denn von den meisten Verbindungsmuskeln der Schalenstücke ist es kaum zweifelhaft, dass sie aus dem ursprünglichen Hautmuskelschlauch hervorgegangen sind. Da ferner ontogenetisch ein Zusammenhang der Schalenstücke von Chitonen und eine entsprechende Entwicklung wie bei Conchiferen nicht stattfindet, so scheint mir geschlossen werden zu müssen, dass die Chitonenschale der einheitlichen Schale der Conchiferen überhaupt nicht homolog ist, sondern sich nur in analoger Weise aus einer noch unverkalkten Cuticula gebildet hat, zumal da ja die Zusammensetzung in beiden Fällen nicht unwesentlich verschieden ist (Fehlen des Articulamentums bei Conchiferen) und auch das Vorkommen epithelialer Fortsätze in der Schale der Chitonen einen recht wesentlichen Unterschied gegenüber den Conchiferen darstellt. Dann würde die Mantelkante der Chitonen dem Mantelrande der Conchiferen auch nur analog sein. Dass aus der Cuticula die verkalkte Schale in beiden Fällen hervorging, ist jedenfalls dadurch bedingt, dass die Retraktoren des Fußes bei ihrer Verstärkung eines festen Ansatzes bedurften; an ihren Anheftungsstellen wird die Verkalkung ihren Anfang genommen haben.

Ob die gemeinsamen Stammformen Kalkspicula besessen haben, ist recht schwierig zu entscheiden, jedenfalls finde ich bei Conchiferen nichts Entsprechendes, denn die Kalknädelchen, welche die Concha zuweilen zusammensetzen, kann ich den Stacheln und Schuppen der Chitonen nicht für gleichwerthig halten und die Oberseite des Epipodiums, die ja meiner Ansicht nach der stacheltragenden Fläche des Notäums homolog ist, trägt weder Stacheln noch eine stärkere Cuticula.

Der Urconchifere gegenüber ist die Eingeweidemasse der Chitonen im Querschnitt bedeutend abgerundet und der Körper im Ganzen mehr verlängert und verschmälert.

Da die Kiemen der Chitonen den Ctenidien der Conchiferen nicht homolog sind und da jeder der beiden Gruppen Homologa der Kiemen der anderen Gruppe fehlen, hat die gemeinsame Ausgangsform weder

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

die einen, noch die anderen besessen. Dass sie darum noch nicht ganz kiemenlos gewesen zu sein braucht, will ich weiterhin besprechen.

Von den Sinnesorganen hat die Ausgangsform eine Kopffalte, das Subradularorgan, jedenfalls auch ein paar Augen, zahlreiche Seitenorgane und ein sensibles Epithel am Körperrande, sowie vielleicht neben dem After ein paar Sinneshügel besessen. Tentakel, Otokrypten, Spengel'sche Organe etc. fehlten noch.

Das Nervensystem war dem der Chitonen sehr ähnlich, doch waren die Konnektive zwischen Pedal- und Lateralsträngen eben so gangliös wie die Längsstränge und bildeten somit nicht bloße Verbindungen centraler Theile, sondern gehörten mit zu diesen; da das Thier breiter war, als die Chitonen (ohne die Ränder des Notäums), so waren die Lateralstränge weiter von den pedalen entfernt und die letzteren haben wahrscheinlich Nerven zur dorsalen Körperwand emporgesandt. Die Visceralkommissur der Urconchifere mag sich aus diesem gangliösen Plexus mit den Mantellappen und Kiemen entwickelt haben.

In den Verdauungsorganen stimmen die Chitonen im Ganzen mit der Urconchifere überein, haben aber noch keinen Kiefer, dafür eine hoch differenzirte Radula mit sehr ungleichartigen Platten und die Gasblasen in den Knorpeln erworben, weiterhin ist bei ihnen die Anheftung zweier Bündel von Zungenmuskeln an der Schale eingetreten und durch sie sind die Säcke des Kropfes so umgeformt, dass nur ihr Vorderende mit dem Schlund in Zusammenhang geblieben ist, endlich ist der Darm stärker gewunden und häufig die Leber unsymmetrisch geworden.

Die völlige Trennung der Keimdrüsen von den Pericardien und den Nieren und die Ausbildung ektodermaler, im weiblichen Geschlecht drüsiger Ausführungsgänge unterscheidet die Chitonen von der Urconchifere, ferner sind die beiden Pericardien und Herzkammern, eben so die beiden Keimdrüsen über dem Darm mit einander fast immer verschmolzen, schließlich haben die Nieren eine nach vorn gerichtete Schleifenform angenommen und ihre Mündung hat sich weiter nach vorn verschoben.

Da die Kiemen der Chitonen andersartige Bildungen als bei Conchiferen sind, verhält sich auch das Blutgefäßsystem verschieden und die auffälligste Differenz ist das Fehlen der hinteren Aorta bei den ersteren, was mit dem Fehlen des Mantels in Zusammenhang steht.

Man wird danach für die gemeinsame Ausgangsform der Chitonen und Conchiferen folgende Organisation anzunehmen haben: es

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

war ein dorsal ganz flaches Thier, dessen Ventralseite zum großen Theil in eine Kriechsohle umgewandelt war, doch war vorn ein mit einer hufeisenförmigen sensiblen Falte und einem Paar becherförmiger Augen ausgestatteter Kopf abgesetzt und hinten eine Analregion mit den Nierenmündungen und wahrscheinlich mit respiratorischen Fältchen, die den After im Halbkreis strahlig umgeben, daneben vielleicht mit einem Paar von Sinneshügeln. Von Fußdrüsen war eine vordere mit einer Einstülpung und zahlreiche Schleimdrüsenzellen im Epithel vorhanden, und zwar muköse am Vorderrande, visköse im größten Theil der Sohle. Der Rücken war zum großen Theil von einer Cuticula bedeckt, möglicherweise in Verbindung mit mehr oder weniger verkalkten Stacheln. Die Seitentheile waren unbedeckt und trugen am Rande ein sensibles Epithel und darunter zahlreiche Sinneshügel, die vielleicht ursprünglich denen neben dem After gleichwerthig waren.

Es war ein vollständiger, aus vier Schichten zusammengesetzter Hautmuskelschlauch vorhanden, nur über der Sohle unterbrochen; von dieser zogen zahlreiche Transversalmuskeln zum Rücken empor; der Darmtrakt ruhte auf einer Reihe ventraler Quermuskeln. Unter dem Hautmuskelschlauch verliefen zwei dorsale Längsmuskelbänder. Das Nervensystem war durchaus gangliös und bestand aus einem Schlundring, zwei Paaren von Buccal- und einem Paar Subradularganglien im Kopfe, zwei Längsstämmen im Fuße und zwei solchen in den Seitentheilen, von den Seitentheilen des Schlundringes ausgehend und durch einen gangliösen Plexus mit einander verbunden.

Auf einen Lippentheil folgte eine geräumige Buccalhöhle mit einer aus zahlreichen gleichartigen Platten und einer Grundmembran bestehenden Radula auf einem zungenförmigen ventralen Vorsprunge, der von paarigen Knorpelmassen gestützt und durch eine sehr komplicirte Muskulatur bewegt wurde; unter seinem Vorderende lag das ausstülpbare Subradularorgan, eine Art sensibler Unterzunge. Der Radula gegenüber fanden sich dorsal ein paar muköse Drüsensäcke, davor aber kein Kiefer, auch waren Speicheldrüsen nicht vorhanden. Der entodermale Darm besaß zunächst ein Paar von weiten Drüsensäcken, weiterhin einen sackförmigen Magen mit einer paarigen, symmetrischen Leber, im Übrigen war er eng und bildete hinter dem Magen eine nach vorn gewendete Schlinge; der After lag hinter dem Fuß.

Die paarigen Urogenitalorgane lagen seitlich vom Darmtractus, zuvorderst die getrennt-geschlechtlichen Keimdrüsen, deren Ausführungsgänge in die Vorderenden der Nieren führten, dahinter die

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

Pericardien, die gleichfalls mit den Vorderenden der Nieren in Zusammenhang standen; die letzteren waren Säcke mit gefalteter Wand und hinterer Mündung in der Nähe des Afters. Jedes Pericardium enthielt ein aus einer weiten seitlichen Vorkammer und einer medianwärts gelegenen muskulösen Kammer bestehendes Herz; die beiden Aorten dürften sich vorn in der Mitte mit einander vereinigt haben. Im Fuß und seitlich von ihm verliefen je zwei Gefäße, der mediane Fußsinus war von der Eingeweidehöhle nur unvollkommen durch die ventralen Quermuskeln getrennt.

Diese hypothetische Thierform bezeichne ich als Urmollusk. Vergleicht man sie mit den ursprünglichsten Chitonen, so wird man im Ganzen zugeben können, dass diese jener im Ganzen unter allen Mollusken am nächsten stehen. Sie sind von ihr hauptsächlich in folgenden Punkten unterschieden:

1) Durch Verkalken der Cuticula haben sich acht dorsale Schalenstücke, die vorn bis über den Kopf reichen, gebildet; ob die kleinen Kalkschuppen in der Cuticula schon vorhanden waren oder sich bei Chitonen besonders ausgebildet haben, erscheint mir nicht ganz klar. Jedenfalls aber hat sich die Cuticula bis zum Rande ausgedehnt und hier ist eine sekundäre Kante entstanden, indem sich der ursprüngliche Rand nach unten herabbog. Diese ganze Randpartie hat sich vorn über dem Kopf und hinten über dem After zu einem Ringe geschlossen.

2) Im Anschluss an die respiratorischen Fältchen am After, vielleicht zum Theil aus diesen, sind neben dem After und dem hinteren Theil des Fußes doppelfiedrige Kiemen in Mehrzahl entstanden, die von den herabgebogenen Seitentheilen des Körpers eingeschlossen werden.

3) Die Augen sind rückgebildet.

4) Die vordere Fußdrüse ist verschwunden und nur bei den Larven erhalten.

5) Der Hautmuskelschlauch ist in Folge der Schalenentwicklung theils um-, theils rückgebildet.

6) Die Radulaplatten haben sich sehr verschieden entwickelt und zum Theil ihre Schneiden verloren; in den Zungenknorpeln sind Gasblasen entstanden. Zwei Bündel von Zungenmuskeln haben sich an der Schale angeheftet und die Schlundsäcke eingeschnürt. Der Darm hat eine zweite Schlinge gebildet.

7) In der Regel sind die beiden Keimdrüsen über dem Darm verschmolzen und haben immer besondere Ausführungsgänge erhalten. Die beiden Pericardien und Herzkammern sind stets mit einander

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

vereinigt. Die Nieren haben sich verlängert und eine nach vorn gerichtete Schleife gebildet; ihre Mündungen sind etwas nach vorn verlagert.

8) Mit den Kiemen hat sich das Vas efferens, vielleicht durch Trennung vom Vas afferens entwickelt.

Andererseits ist die Urconchifere, die Ausgangsform aller übrigen Mollusken, aus dem skizzirten Urmollusk in folgender Weise hervorgegangen:

1) Die Cuticula hat sich in eine einheitliche Kalkschale mit hinterem Einschnitt und überstehenden Rändern, welche von einer Hautfalte, dem Mantel, gebildet werden, umgewandelt. Der Kopf und die Seitenränder bleiben unbedeckt.

2) Unter den hinteren Mantellappen sind zwei doppelfiedrige Kiemen entstanden, über deren ausführendem Gefäß ein sensibler Epithelstreifen, das Osphradium, liegt.

3) An den Seitenrändern sind zahlreiche Tentakel entstanden und im Fuße ein Paar von Otokrypten.

4) An der Unterseite des Mantels ist die »Hypobranchialdrüse« entstanden.

5) Der Hautmuskelschlauch hat sich unter der Schale zurückgebildet; sonst ist er theilweise in der ursprünglichen Zusammensetzung erhalten, zum großen Theil aber umgebildet.

6) An der Vorderwand der Mundhöhle ist eine cuticulare Bildung, der »Kiefer«, entstanden.

7) Als Abzweigungen vom Anfangstheil der Aorten hat sich ein Paar hinterer Aorten gebildet, die sich unter dem Darm mit einander vereinigten und die beiden Mantellappen versorgten.

8) Mit den Kiemen, Osphradien und Mantellappen hat sich für ihre Innervirung ein gangliöser Ring gebildet: die Visceralkommissur.

Die Beziehungen der Solenogastren zum Urmollusk.

Der Kernpunkt meiner Erörterungen ist nun das Verhältnis der Solenogastren zu der soeben dargestellten Ausgangsform der Mollusken; nur mit ihr wird man einen unmittelbaren Vergleich durchführen und sie von einer gemeinsamen Stammform ableiten dürfen. Wir werden sehen, dass die Solenogastren in einigen Punkten sich selbständig weiter entwickelt haben, im Ganzen aber nicht unwesentlich tiefer stehen als dieses Urmollusk. Im Grunde sind freilich die eigenen Erwerbungen der ältesten Solenogastren nur geringfügig und fast sämmtlich durch einen Vorgang bedingt: die Umwandlung des

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

flachen, scheibenförmigen Körpers in einen drehrunden, gestreckten, jedenfalls in Folge einer veränderten Lebensweise, indem die Thiere vielleicht sich in den Boden einwühlten, wie es *Neomenia* thut. Dadurch ist zunächst die Fortsetzung der dorsalen Cuticula über die Ventralseite bedingt, sodann die Zurückziehung folgender Organe in besondere Gruben: 1) der Sinnesorgane am Vorderende, 2) der sohlenartigen Flimmerrinne, 3) der Analgegend mit den Kiemenfalten und der Genitalöffnung, 4) der hinteren Sinnesgrube; ferner die Verlagerung der Genitalorgane aus den Seitentheilen dorsalwärts, welche zur Verschmelzung der beiden ursprünglich getrennten Pericardien führte, und damit in Zusammenhang die Verschmelzung zweier ursprünglich getrennten Längsgefäße zu einem dorsomedianen.

Außerdem ist die Komplikation des vorderen Sinnesorgans und vielleicht die Erwerbung der hinteren Grube von den Solenogastren erworben, auch dürften ursprünglich die seitlichen Säcke des Mitteldarmes tiefer gewesen sein. Ob die Kalkspicula von ihnen erworben sind, halte ich für etwas zweifelhaft, doch spricht Manches dafür, dass sie der mit den Mollusken gemeinsamen Stammform, wenigstens in schwächerer Entwicklung, bereits zukamen.

Im Übrigen entsprechen die ältesten Solenogastren, welchen die Gattung *Neomenia* am meisten nahe kommt, der Ausgangsform, von der sich auch das Urmollusk ableiten lässt.

Demnach lässt sich diese Ausgangsform in folgender Weise andeuten:

Es war ein flaches, scheibenförmiges Thier mit einer dorsalen Cuticula, aus welcher vielleicht Stacheln hervorragten, ventral mit Wimperepithel bekleidet, ohne abgesetzten Kopf und Fuß, doch mit einer Kriechsohle, in deren Epithel sich zahlreiche Drüsenzellen fanden.

Die Mundöffnung wurde von einer hufeisenförmigen Sinnesfalte umgeben und die Analöffnung wahrscheinlich von einer Anzahl strahliger Fältchen, die eine respiratorische Funktion hatten. Ob Augen vorhanden waren, ist ungewiss; wahrscheinlich aber war der Körperrand mit einem sensiblen Epithel bekleidet, und unter dem Rande fanden sich vielleicht schon Sinneshügel.

Die Muskulatur bestand aus einem vierschichtigen Hautmuskelschlauch, zahlreichen Transversal- und ventralen Quermuskeln, von denen die ersteren zwischen den Säcken des Mitteldarmes dorsoventral verliefen.

Das Nervensystem bestand aus einem paarigen oberen Schlund-

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

ganglion, einem Paar von Buccalganglien und zwei Paaren von Längsstämmen, deren seitliche hauptsächlich die sensiblen Ränder innervirten; dazwischen war ein gangliöser Plexus vorhanden.

Der Darmtractus begann mit einem aus zwei Abschnitten bestehenden Vorderdarm; der vordere Abschnitt war vielleicht schon vorstülpbar, er umfasste mit seinem Hinterende den Vordertheil des hinteren Abschnittes, in welchen vermuthlich subepitheliale Drüsenzellen mündeten. Es mag in diesem Abschnitt eine kleine, aus spitzen Chitinzähnchen bestehende Radula vorhanden gewesen sein. Der Vorderdarm mündete von unten in den Mitteldarm von dessen Vorderende entfernt, so dass sich dieser blindsackförmig über jenem fortsetzte. Der Mitteldarm besaß zahlreiche seitliche Drüsensäcke, die nach hinten hin allmählich verschwanden, so dass ein kurzer einfacher Enddarm gebildet wurde, der in der Nähe des Hinterendes ausmündete.

In den Seitentheilen des Körpers lag jederseits eine zwittrige Keimdrüse, vermuthlich aus einer Reihe von Säcken und einem Längsgange bestehend; am Hinterende, wo diese Säcke aufhörten, erweiterte sich der Ausführungsgang zu einer Art von Uterus oder Vesicula seminalis, um sich dann wieder zu verengen. Der Endtheil, wahrscheinlich von ektodermaler Herkunft, war eine Schalendrüse. Ob Kopulationsorgane (Begattungstasche, zwei Penisstacheln) vorhanden waren, ist etwas zweifelhaft. Von den Kiemenfältchen verlief jederseits zwischen Enddarm und Uterus ein Blutgefäß, wahrscheinlich dem letzteren rinnenförmig eingesenkt, zunächst schräg nach oben, dann nach vorn bis in die Nähe der oberen Schlundganglien, wo es in die allgemeine Leibeshöhle auslief. Besondere Exkretionsorgane fehlten vielleicht, wenn nicht etwa Reste von »Protonephridien« erhalten waren.

Während sich aus dieser Thierform die Solenogastren in der angegebenen Weise leicht herleiten lassen und ihr im Ganzen recht nahe stehen, ist der Schritt zu dem Urmollusk ein sehr großer, besonders die Differenz in den inneren Organen. Die Ventralseite hat sich zu einem deutlichen Kriechfuß umgebildet, dessen Retraktoren sich dorsal inseriren. Das Nervensystem des Kopfes ist bedeutend verändert durch Ausbildung eines Ringes um den Schlund, durch Entstehung eines vorderen Paares von Buccalganglien und des Subradularorgans mit seinen Ganglien.

Der ektodermale Schlund ist in der Weise umgebildet, dass der vordere Abschnitt zu einem kurzen, sehr erweiterungsfähigen und

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

sensiblen Lippentheil wurde, während der hintere den umfangreichen Radula-Apparat mit seinen Knorpeln und Muskeln, sowie die Buccaldrüsen erhielt und dadurch sich erst zu dem starken Pharynx der Mollusken entwickelte. Die Radula selbst erhielt die charakteristische Grundmembran. Der Vorderdarm führt in das Vorderende des Mitteldarmes, der sich in zwei verschiedene, erweiterte drüsige Abschnitte, den Kropf und den Magen mit der Leber, und im Übrigen in einen engen, resorbirenden, durch eine Schleife verlängerten Darm umgewandelt hat.

Die hermaphroditischen Keimdrüsen wurden getrennt-geschlechtlich; ihre Ausführungsgänge verloren den direkten Zusammenhang mit den Pericardien und wandelten sich in weite, faltige Säcke um, welche eine exkretorische Funktion erhielten, ohne zunächst noch den Zusammenhang mit der Keimdrüse zu verlieren. Ihr ektodermaler Endtheil (Schalendrüse) mit der medianen Ausmündung vor dem After bildete sich zurück, auch die Kopulationsorgane, so weit solche vorhanden waren. Endlich bildeten sich ventral Blutgefäße aus, welche Fuß und Seitentheile versorgten.

Mit diesen Veränderungen hat die Thierform meiner Ansicht nach erst den Schritt in den Formenkreis der Mollusken gethan, worauf ich noch zurückkommen werde.

Verwandtschaftliche Beziehungen der Solenogastren zu den »Würmern«.

Weiter komme ich nun zu der wichtigen Frage, aus welchem Thierkreise kann man die soeben dargestellte Stammform der Solenogastren und Mollusken herleiten? Meines Erachtens ist das nur möglich aus dem Kreise der Turbellarien, nur sie stehen tiefer und nur sie zeigen ein Verhalten der Organe, das dem geschilderten direkt vergleichbar ist.

Die Unterschiede sind die folgenden:

1) Die Ausbildung der dorsalen Cuticula und Stacheln, im Gegensatz zum dorsalen Flimmerepithel der Turbellarien;

2) der Durchbruch des hinteren Darmendes nach außen;

3) die Entstehung der Kiemenfältchen;

4) die Entwicklung der Radula;

5) die Verschmelzung der männlichen und weiblichen Keimdrüsen mit einander;

6) die Entstehung der Blutgefäße;

7) die Rückbildung der Protonephridien.

Hierbei ist nun aber zu berücksichtigen, dass die 2. und 6.

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

dieser Weiterbildungen sich bei Nemertinen wiederfinden, welche doch wohl zweifellos von Turbellarien abstammen, und daher wird man annehmen können, dass derselbe Zweig der Turbellarien, der zu den Nemertinen hinführt, auch unserer hypothetischen Übergangsform nahe steht. Während die Turbellarien und Nemertinen durchweg von Flimmerepithel, das eine respiratorische Funktion der Epidermis ermöglicht, bekleidet werden, dürfte die Ausbildung der dorsalen Cuticula den Anstoß zur Entstehung von Kiemen gegeben haben, und so nehme ich an, dass solche sich in der sehr einfachen Form eines Halbkreises radiärer Fältchen am After entwickelt haben, woraus dann unmittelbar durch Einziehung der Analgegend die Kiemenhöhle von *Neomenia* hervorgegangen sein würde.

Die Entstehung der Blutgefäße scheint mir mit der Kiemenbildung zusammenzuhängen und ihre Bedeutung in erster Linie eine Vertheilung des sauerstoffreicheren Blutes an diejenigen Organe zu sein, die des Sauerstoffs bedürfen, wozu vor Allem die vorderen Ganglien und wahrscheinlich die Keimdrüsen gehören dürften. Bei Nemertinen mögen die Gefäße besonders aus der Haut am Hinterende Sauerstoff aufnehmen und ihn nach vorn leiten.

Wegen des gänzlichen Fehlens einer Radula bei der so primitiven *Neomenia* ist die Annahme einer solchen bei unserer Zwischenform hypothetisch; wenn eine Radula schon zugegen war, so stand sie sicherlich auf der denkbar niedrigsten Stufe: wahrscheinlich ein etwas stärker vorspringendes Fältchen der ventralen Schlundwand, dessen Epithel mit einigen kleinen, spitzen Chitinkappen besetzt war.

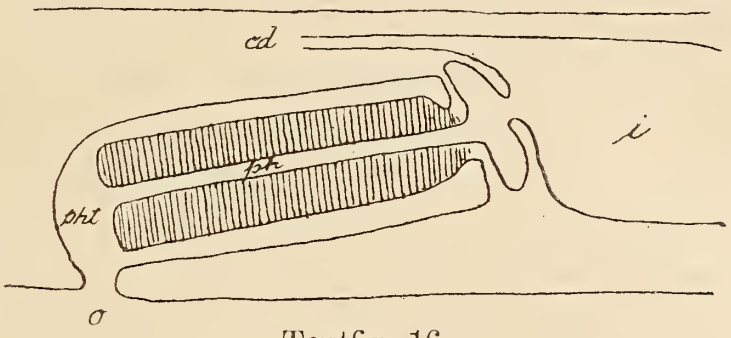
Im Ganzen scheint mir der Vorderdarm von *Neomenia* leicht vom Pharyngealapparat der Turbellarien ableitbar zu sein, indem der hintere Theil desselben, in welchen bei *Neomenia grandis* die subepithelialen Drüsen einmünden, dem Pharynx, der vordere Theil der Pharyngealtasche entspricht (Textfig. 16, 17); die Drüsen sind bei gewissen Turbellarien ganz ähnlich (Lang, 28, Taf. XI, Fig. 9). Dass der vordere Theil bei *Neomenia* hervorgestreckt werden kann, ist vielleicht nur eine besondere Erwerbung der Gattung, da *Proneomenia*-Arten, wie es scheint, diese Fähigkeit meistens nicht besitzen.

Auffallend ähnlich ist ferner die Einmündung des Vorderdarmes in den Mitteldarm an dessen Unterseite bei Turbellarien und Solenogastren, wodurch der vordere mehr oder weniger große Blindsack des Mitteldarmes entsteht, der sich bis über die Cerebralganglien nach vorn erstrecken kann; auch die Seitentaschen des Mitteldarmes der meisten Solenogastren entsprechen sehr gut den Ästen von Turbellarien.

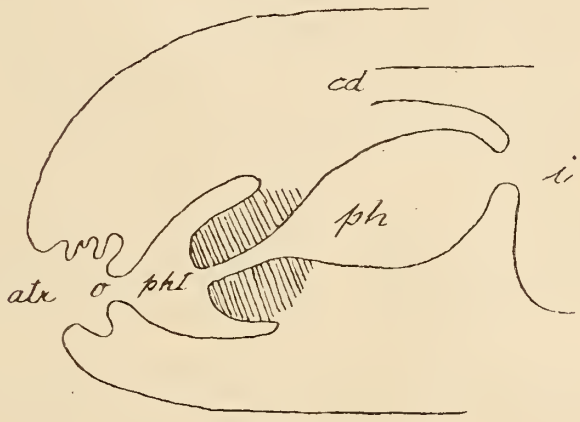
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das drüsige Epithel dieser Seitentaschen ist bei Solenogastren recht ähnlich wie ich es bei *Thysanozoon brocchii* sehe, während der mittlere Hauptdarm diese Drüsen nicht enthält. Demnach ist die hintere Öffnung des Hauptdarmes wohl der Hauptunterschied in den Verdauungsorganen der beiden Thiergruppen.

Die Geschlechtsorgane der Turbellarien sind bekanntlich ungemein mannigfaltig; sie stimmen mit denen der Solenogastren darin überein, dass sie proterandrisch zwittrig sind, indessen werden die männlichen und weiblichen Keimstoffe bei jenen stets von verschiedenen Drüsen erzeugt und münden auch meistens von einander getrennt in besondere Kopulationsorgane aus, während bei Solenogastren dieselben Drüsen die männlichen und weiblichen Stoffe erzeugen und auch dieselben Ausführungsgänge besitzen. Diese wird man von jenen doch wohl in der Weise ableiten können, dass man ein Zusammenfließen der Ovarien und Hoden annimmt. Vergleicht man diejenige Form der weiblichen Keimdrüsen von Polycladen, die aus zahlreichen Ovarien und jederseits einem Längsgange, dem »Uterus« besteht, in den die Ovarien sich entleeren, mit den Zwitterdrüsen von *Neomenia*, so wird man die Längsgänge den Uteri recht wohl vergleichen können. Im Bereiche der Keimdrüsen sind diese Gänge bei *Neomenia* ziemlich eng und erweitern sich erst dahinter zu einer Art von Uterus, der bei den Solenogastren zwar durchweg mit dem der Gegenseite zu einem medianen Sacke verschmolzen, aber ursprünglich zweifellos paarig gewesen ist. Die Ausführungsgänge bilden an ihrem Ende eine Anfangs paarige, an der Mündung unpaarige Schalendrüse; eine solche ist auch bei Polycladen vorhanden, aber ganz unpaarig —



Textfig. 16.



Textfig. 17.

Textfig. 16. Schemat. Medianschnitt des Pharynx von Turbellarien (nach Arn. Lang). Textfig. 17. Dasselbe von *Neomenia*.

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

demnach kann man annehmen, dass dieser drüsige Theil der Ausführungsgänge sich bei Solenogastren weiter nach innen erstreckt als bei Polycladen, wie er denn wohl auch relativ größer ist als bei diesen. Bei solcher Ableitung wird es verständlich, dass eine völlige Trennung der beiden Ausführungsgänge, wie wir sie bei *Notomenia* und *Chaetoderma* finden, durchaus kein Zeichen einer niederen Organisationsstufe zu sein braucht, als das gewöhnliche Verhalten, auch wird dadurch die Annahme gerechtfertigt, dass die einfachen sackförmigen Gonaden der meisten Solenogastren gegenüber dem Verhalten von *Neomenia* einen sekundär veränderten Zustand darstellen.

Ob auch die Kopulationsorgane von *Neomenia* auf die von Polycladen bezogen werden können, mag etwas zweifelhaft sein, unmöglich erscheint es mir nicht. In beiden Fällen ist eine Tasche zur Aufnahme des männlichen Begattungsorgans vorhanden; das letztere ist bei *Neomenia* wie bei manchen Polycladen mit eigenthümlichen Papillen besetzt, es mag aber doch vielleicht bei *Neomenia* eine eigene Erwerbung sein. Merkwürdig ist auch die Ähnlichkeit der »Penisstacheln« von *Neomenia* mit den paarigen Stiletten mancher Polycladen (z. B. *Pseudoceros*); allerdings stehen jene nicht mit den Samengängen in Verbindung; vielleicht kann man annehmen, dass diese Verbindung durch das Zusammenfließen der männlichen und weiblichen Organe verloren gegangen ist, aber die Stilette als Reiz- oder Hilfsorgane bei der Begattung erhalten geblieben sind. Möglicherweise kann auch die Drüse, mit der jeder Stachel von *Neomenia* in Verbindung steht, mit der »Körnerdrüse« von Polycladen in Beziehung gebracht werden. Im Ganzen scheinen mir die Unterschiede nicht so groß zu sein, dass man nicht recht wohl die Geschlechtsorgane der *Neomenia* auf die der Turbellarien beziehen könnte.

Exkretionsorgane fehlen nach unserer jetzigen Kenntnis den Solenogastren, das mag mit der Schwäche ihrer Muskulatur und ihrer meist sehr großen Trägheit zusammenhängen. Die im Hämocöl zerstreuten Chloragogenzellen dürften die Exkretstoffe aufnehmen und vielleicht alsdann den Körper durch die Kloakenwand verlassen (»Präanaldrüse«). Bei der Schwierigkeit, die Protonephridien in Schnitten zu erkennen, erscheint es mir nicht ausgeschlossen, dass Reste von solchen bei Solenogastren vorhanden sind. Von der Zwischenform ist ihre Existenz nicht unwahrscheinlich.

Ob die Rhabditen der Turbellarien etwa sich in stachelförmige Gebilde umwandeln können, während das Epithel eine Cuticula erzeugt, ist vielleicht nicht unmöglich; dazu würde die von mir beob-

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

achtete Thatsache stimmen, dass bei jungen *Thysanozoon* die Rhabditen fast ausschließlich dorsal vorkommen.

Die Polycladen besitzen theils ein paar Tentakel auf der Oberseite (Nackententakel), theils vorn ein paar zunächst faltenförmige Randtentakel. Lang hält jene für homolog mit den Tentakeln der *Coeloplana* und der Ctenophoren, diese dagegen für eine Neubildung gewisser cotyler Polycladen (Pseudoceriden und Euryleptiden). Ersteres ist nach Willey (64) unrichtig, indessen ist die Sinnesfalte unserer zu den Solenogastren und Mollusken hinführenden Zwischenform wohl sicher den Randtentakeln homolog. Dagegen dürften die beiden becherförmigen Augen der Mollusken den Polycladenaugen kaum homolog sein, da ihr Bau recht verschieden ist.

Auffallend ähnlich ist der Hautmuskelschlauch der Solenogastren und Polycladen. Lang bildet (28, Taf. XII, Fig. 7, 8) Schnitte durch den von *Stylochus* ab, der genau wie ich es bei verschiedenen Solenogastren gesehen habe, aus einer äußeren Quer-, einer inneren Längs- und dazwischen einer gekreuzten Diagonalfaserschicht besteht, wozu ventral noch eine äußere Längsmuskelschicht kommt. Dass die dorsoventralen, zwischen den Darmästen hindurchziehenden Muskelzüge homolog sind, ist kaum zu bezweifeln.

Das Nervensystem ist auch sehr ähnlich, nur fehlen den Solenogastren die dorsalen Längsstränge, die auch bei Turbellarien nicht immer vorkommen.

Im Ganzen dürften die cotylen Polycladen die meisten Beziehungen zu den Solenogastren zeigen. Das habe ich schon früher angenommen (49), indessen dabei ihrem Saugnapf eine Rolle zuertheilt, die er wohl kaum besitzt, nämlich ihn zu dem Fuße der Mollusken in Beziehung gebracht; schon wegen seiner Lage hinter den Geschlechtsöffnungen scheint mir das jetzt unwahrscheinlich zu sein, vielmehr ist jedenfalls der mittlere Theil der Bauchfläche zwischen Mund und Geschlechtsöffnungen in den Molluskenfuß umgewandelt.

Schließlich ist noch zu bemerken, dass sich das parenchymatöse Gewebe der Turbellarien zum großen Theil in Blut umgewandelt hat durch Verflüssigung der Intercellularsubstanz, in welcher nun die Zellen flottiren. Dadurch sind zwischen den Organen Hohlräume entstanden: das Hämocöl, von welchem sich die beiden erwähnten Gefäße abgetrennt haben. In ihnen wird durch Muskelkontraktionen die Blutflüssigkeit von hinten nach vorn getrieben.

So bin ich überzeugt, dass in allen Organen der Organismus

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

der Solenogastren und Mollusken sich von dem der Polycladen — und nur von ihm — ableiten lässt.

Um das zu begründen, muss ich auch das Verhältnis erörtern, in welchem die von mir angenommene Übergangsform zu einigen anderen Würmergruppen steht.

Von den Nemertinen habe ich schon angegeben, dass sie durch ihre Abstammung von den Turbellarien einige Übereinstimmungen mit der bezeichneten Zwischenform besitzen, doch können sie als deren Vorfahren nicht in Betracht kommen, da ihr merkwürdiger Rüssel bei dieser kein Äquivalent hat und da sie durch die völlige Trennung der Keimdrüsen von einander und die Trennung der Geschlechter höher stehen als sie. Auch das Verhalten des Nervensystems spricht entschieden dagegen. Die beiden Blutgefäße mögen in beiden Gruppen homolog sein, doch ist mir nicht bekannt, ob die Richtung der Strömung bei Nemertinen von hinten nach vorn geht, wie es mir freilich am wahrscheinlichsten ist. Der Hautmuskelschlauch beider Gruppen ist sehr ähnlich, kann auch bei Nemertinen ähnlich modificirt werden wie bei *Neomenia*.

Ähnlich unserer Übergangsform besitzen die Gastrotrichen dorsale Cuticulargebilde, die zum Theil den Stacheln von Solenogastren auffallend ähnlich sind (vgl. *Macellomenia*), und ventral zwei Wimperstreifen. Dieser Gegensatz zwischen Dorsal- und Ventralseite dürfte ganz wohl ein Zeichen von Verwandtschaft sein. Die Organisation der Gastrotrichen ist in Folge der sehr geringen Größe bedeutend vereinfacht, einzelne Zellen vertreten die Gewebe. Der Hautmuskelschlauch ist rückgebildet, nur einzelne Muskelzellen sind erhalten, die natürlich auch von einzelnen Ganglienzellen innervirt werden. Daher ist der Nervenplexus äußerst reducirt und nur die Cerebralganglien, welche die vorderen Sinnesorgane innerviren, sind stärker entwickelt. Auch der Darm und das einfache Ovarium sind ungemein vereinfacht.

Meiner Ansicht nach können die Gastrotrichen nur von Turbellarien hergeleitet werden, mit denen sie durch den Besitz von Protonephridien und durch die Art ihrer Fortbewegung verwandt sind. Sie stehen höher als diese durch die Ausbildung der Cuticulargebilde und die Reduktion der Wimperung, die Wimperbüschel am Kopfe, durch die hinteren Haftzacken, die Greifborsten am Munde, die Entstehung des Afters, die Ausbildung eines Hämocöls, die Koncentration des Nervensystems, die unpaarige Keimdrüse; sie sind vereinfacht durch die Größenabnahme, die Rückbildung des Haut-

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

muskelschlauches und des motorischen Nervenplexus, des ausstülpbaren Pharynx, der Darmanhänge und der Begattungsorgane.

Durch diese Vereinfachung ist die Übereinstimmung mit der Übergangsform zu den Mollusken zum Theil verwischt, doch nehme ich an, dass beide sich von einer gemeinsamen Ausgangsform abgezweigt haben, die schon über den Turbellarien stand und besonders durch den Besitz dorsaler Cuticulargebilde, eines Afters, eines Hämocöls von diesen unterschieden war.

Mit den Gastrotrichen sind offenbar nahe verwandt die Rotatorien, aber im Ganzen weiter von der gemeinsamen Ausgangsform entfernt. Ich habe schon früher (49, p. 526—528) darauf hingewiesen, dass die Eigenthümlichkeiten der Räderthiere nur dadurch verständlich werden, dass sie zunächst sich an eine vorübergehend festsitzende Lebensweise angepasst haben, insbesondere der rückziehbare Strudelapparat, der vor Allem und jedenfalls ursprünglich die Aufgabe hat, dem angehefteten Thier die Nahrung herbeizuschaffen, sodann der »Fuß«, eine Weiterbildung der Endzacken von Gastrotrichen, und die häufig starke Kontraktilität des Leibes. Das ist Alles den Vorticellen höchst ähnlich, die ja zweifellos an die festsitzende Lebensweise angepasst sind. Diejenigen Formen, welche nicht festsitzen, sind zum Theil ganz sicher sekundär modificirt; dahin gehören auch die beiden Gattungen, die wegen einer gewissen Ähnlichkeit mit Larven anderer Thiergruppen als besonders wichtige phylogenetische Ausgangsformen angesehen worden sind, *Trochosphaera* und *Hexarthra*. Betrachten wir diese Thiere einmal näher im Vergleich mit der Trochophora und dem Nauplius!

Es ist nicht zu leugnen, dass zwischen der *Trochosphaera* und manchen Trochophora-Larven eine auffallende Ähnlichkeit besteht, und diese Ähnlichkeit mag in erster Reihe Hatschek zu seiner berühmten, aber doch verfehlten »Trochophora-Theorie« Anlass gegeben haben, wonach die Rotatorien der Ausgangsform der Anneliden und Mollusken, d. h. der Trochophora, sehr nahe stehen und die am wenigsten veränderten Nachkommen derselben sind. Noch in seinem Lehrbuch stellt Hatschek die *Trochosphaera* neben der Trochophora von *Polygordius* dar (p. 312), indessen sagt er (ibid. p. 365): »Wenn auch diese Körpergestalt (der *Trochosphaera*) derjenigen der Trochophora-Form sehr ähnlich erscheint, so dürfen wir dies doch nicht ohne Weiteres für ein ursprüngliches Verhalten erklären, sondern wir müssen an die Möglichkeit einer sekundären Vereinfachung denken; denn es sind in dem Besitz der Magenkiefer und der Kloake schon

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

ganz typische Rotiferencharaktere vorhanden, ja es finden sich hier sogar manche Eigenthümlichkeiten, die weniger ursprünglich erscheinen als bei anderen Rotiferen, so der Mangel des postoralen Wimperkranzes, der unpaare dorsale Taster, das unpaare Ovarium.« In der That ist es nicht eine Möglichkeit, sondern eine Nothwendigkeit, die *Trochosphaera* für eine sekundär modificirte Form zu erklären, die nichts weiter als eine äußerliche Ähnlichkeit mit den Trochophora-Larven erlangt hat, was sich besonders in der Kugelform mit dem äquatorialen Wimperstreifen und der Lage von Mund und After ausspricht. Nicht nur die von Hatschek angegebenen Merkmale, sondern vor Allem auch die gänzlich verschiedene Lage des centralen Nervensystems und der Sinnesorgane — bei der Trochophora am oberen Pol, bei *Trochosphaera* unter dem Wimperreifen — schließen eine direkte Beziehung beider Formen zu einander völlig aus, dagegen lassen sich die Ähnlichkeiten ganz befriedigend in anderer Weise erklären, wie ich weiterhin noch zeigen werde.

Noch viel weniger kann ich eine phylogenetische Beziehung zwischen *Hexarthra* und den Nauplius-Larven erkennen; nach der Beschreibung Daday's (8) hat jene nur dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit diesen, dass der Körper ähnlich geformt ist und sechs Anhänge hat, doch ist deren Lage ganz verschieden, und im Übrigen ist überhaupt kaum eine Übereinstimmung vorhanden, die irgend für eine Verwandtschaft mit Crustaceen spräche. Darum sind Daday's phylogenetische Spekulationen völlig verfehlt, wie z. B. aus seinem Vergleich zwischen dem »Kaumagen« von Rotiferen und den Kiefern von Cladoceren sich entnehmen lässt. Auch Hatschek (20, p. 365) sagt: »Wir betrachten diese Ähnlichkeit nur als Konvergenzerscheinung.«

Der Strudelapparat der Rotiferen ist durch die Wimperbüschel von Gastrotrichen schon angedeutet, aber viel weiter entwickelt und retraktil geworden, eine Eigenschaft, die mir vor Allem den Gedanken nahe legt, dass dieser Apparat zunächst die Herbeischaffung von Nahrungstheilen zu bewirken hat und erst sekundär auch zur Ortsbewegung benutzt wird.

Im Übrigen ist die Haut cuticularisirt und der Hautmuskelschlauch rückgebildet, wie bei Gastrotrichen sind nur einzelne Muskelzellen vorhanden und wie bei diesen besteht das Nervensystem hauptsächlich aus einem oberen Schlundganglion, das die verschiedenen Sinnesorgane innervirt; über deren Homologien ist eine bestimmte Anschauung

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

zur Zeit kaum möglich, vielleicht entsprechen die paarigen Stirntaster den Randtentakeln von Polycladen und vielleicht sind die Augen solchen von Turbellarien homolog. Möglich ist die Homologie der Kiefer im Kaumagen mit der Radula unserer Zwischenform zu den Mollusken und nicht unwahrscheinlich die der Mitteldarmdrüsen mit Darmsäcken der letzteren, dann würden diese beiden Organe den Gastrotrichen verloren gegangen sein. Es könnte die Mundhöhle der Rotatorien der Pharyngealtasche der Polycladen und der Kaumagen dem Pharynx homolog gesetzt werden. Die Kloake indessen und die kontraktile Blase sind besondere Erwerbungen der ersteren. Die Trennung und ganz besonders die verschiedene Ausbildung der beiden Geschlechter sind ein Beweis für die hohe Stellung der Rotiferen im System. Die direkte Entwicklung mag durch das Leben im Süßwasser bedingt sein.

Ich nehme demnach an, dass die Rotatorien wie die Gastrotrichen von einer über den Turbellarien stehenden, vielleicht im Süßwasser lebenden Ausgangsform mit großentheils cuticularisirtem Epithel, mit After und Hämocöl, vermuthlich mit getrennten Geschlechtern und direkter Entwicklung, abgezweigt sind; diese Ausgangsform mag auch schon die geringe Größe und die damit zusammenhängende Reduktion der Gewebe, ferner die drüsigen Endzacken und Wimperbüschel am Kopfe gezeigt haben, auch mag der Kieferapparat, sowie die Mitteldarmdrüse vorhanden gewesen sein. Specielle Erwerbungen der Rotatorien sind der retraktile Strudelapparat, wahrscheinlich auch die dorsalen und ventralen Taster, der lang ausgezogene Fuß, die Kloake und die kontraktile Blase, sowie der Dimorphismus der Geschlechter. Diese Eigenthümlichkeiten sind daher bei der Ausgangsform der Mollusken nicht vorhanden gewesen, insbesondere muss ich die Homologie des Wimperapparates von Rotatorien und der Trochophora mit Entschiedenheit bestreiten (vgl. 49, p. 532—534). Ich möchte hier noch erwähnen, dass Hatschek (20, p. 363) die recht plausible Ansicht ausspricht, die Wimperbüschel von Gastrotrichen möchten vielleicht »den cerebralen Wimpergruben des Zygoneurentypus entsprechen«. Wenn aus diesen Büscheln oder doch im Anschluss an sie sich nun der Strudelapparat (Trochus) der Rotatorien entwickelt hat, so würde sich hieraus eine völlig verschiedene Beziehung des letzteren zu den Organen der Trochophora ergeben.

Bezüglich der Nematoden ist zu bemerken, dass auch sie sich von ähnlichen Thierformen ableiten, wie die Solenogastren und Gastrotrichen. Mit der Abrundung des Körpers sind die paarigen

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

Organe nach der Mitte hin verschoben und hier verschmolzen, so verhält es sich mit den dorsalen und ventralen Längsnerven und eben so mit den Keimdrüsen, auch mit den hinteren Endzacken.

Die Nerven der Nematoden machen es wahrscheinlich, dass ihre Ausgangsform zwei ventrale, zwei seitliche und zwei dorsale Nerven wie die Polycladen besessen hat.

Vom Hautmuskelschlauch sind nur die Längsfasern erhalten; Transversalmuskeln von der Bauchlinie sind wie bei Solenogastren vorhanden. Die »Ventraldrüse« von Meeresnematoden ist vielleicht der Drüse in der Bauchgrube von *Neomenia* an die Seite zu stellen. Wie bei manchen Turbellarien und den Nemertinen giebt es auch bei manchen Nematoden seitliche Gruben am Kopfe. Während der Darm dem von Gastrotrichen sehr ähnlich ist, sind die beiden Spicula des Männchens denen von *Neomenia* merkwürdig ähnlich.

Durch die vollkommene Unterdrückung jeder Wimperung und die specielle Ausbildung der Geschlechtsorgane und des Nervensystems haben die Nematoden sich hauptsächlich von der Ausgangsform entfernt, welche jedenfalls zwischen derjenigen der Gastrotrichen und der der Solenogastren gestanden hat. Jedenfalls hat sie ein Hämocöl und Protonephridien besessen.

In einer ausführlicheren Erörterung wende ich mich nun zu den Anneliden, die des öftern und bis in die neueste Zeit für die Vorfahren der Mollusken erklärt worden sind. Ihre Phylogenie ist noch keineswegs geklärt; besonders ist die Frage, ob die »Archianneliden« ursprüngliche Formen sind oder nicht, häufig diskutirt worden. Ich glaube, dass im Vergleich mit den Thiergruppen, von denen ich die Anneliden herleiten möchte, Hatschek's Gattung *Protodrilus* in mehreren Organen wohl zweifellos sehr primitive Zustände zeigt, während er in anderen vielleicht Rückbildungserscheinungen erkennen lässt; andererseits scheinen mir bei Euniciden recht ursprüngliche Verhältnisse vorzuliegen, vielleicht besonders bei *Ophryotrocha*. Daher möchte ich annehmen, dass diese beiden Gruppen sich von der Ausgangsform abgezweigt haben und jede in anderen Organen ursprüngliche Zustände bewahrt hat. Auf die Einzelheiten werde ich im Folgenden eingehen.

Zu den interessantesten Punkten in dem Organismus der Anneliden gehört sicherlich ihr »Cölom« mit dem Nephridialapparat, über dessen Bedeutung schon viel geschrieben worden ist. Ich habe mich früher (49, p. 523) der Ansicht Hatschek's und Grobben's angeschlossen, dass es »dem Tractus urogenitalis mit dem Pericard von

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

Mollusken entspricht«. Jetzt habe ich mich indessen überzeugt, dass diese Auffassung, obwohl noch neuerdings gute Kenner der Anneliden (Wirén [65], Ed. Meyer [31]) sich dafür verwendet haben, ganz und gar unwahrscheinlich ist, so dass ich mich entschieden dagegen erklären muss, und zwar aus folgenden Gründen:

1) Es ist wohl zweifellos, um mit Arn. Lang zu sprechen (29, p. 246), »dass die ursprüngliche Funktion der Annulatennephridien eine exkretorische ist und dass erst sekundär ein Theil der Nephridien die Aufgabe der Ausleitung der Geschlechtsprodukte übernimmt«; damit stimmt Goodrich (16) vollkommen überein, indem er annimmt, dass erst sekundär durch Verbindung der Nephridien mit Genitaltrichtern für die Keimstoffe Ausführungsgänge gebildet werden. Ist doch zudem durch Fraipont (14, p. 41) festgestellt, dass bei *Polygordius* die Nephridien so vollkommen unfähig sind, die Keimstoffe auszuleiten, dass diesen beim Mangel anderer Wege nichts übrig bleibt, als durch die sich auflösende Körperwand auszutreten. Wie verträgt sich das mit der Ansicht, dass das Cölom von vorn herein eine erweiterte Keimdrüse und die Nephridien deren Ausführungsgänge sind?

2) Wie ist es denkbar, dass eine Gonadenhöhle solche Umbildungen erleiden kann, wie die Leibeshöhle der Anneliden in vielen Fällen, wie z. B. bei Capitelliden oder bei Hirudineen? Hier stehen Leibeshöhle und Blutgefäßsystem »mit einander derart in Verbindung, dass es schwer fällt, sie von einander zu trennen« (29, p. 250). Ähnlich ist es bei Crustaceen, wo man außer den beiden Drüsenpaaren, die als Homologa von Nephridien gedeutet werden, nichts als ein Hämocöl kennt, mit welchem die Geschlechtsdrüsen nichts zu schaffen haben.

3) Von dem Epithel der Cölomsäcke werden nach übereinstimmenden Angaben die Längsmuskeln des Körpers erzeugt. Man hat sich das durch die Hypothese zu erklären versucht, dass ursprüngliche Keimzellen ihrer Aufgabe untreu geworden sind und sich in Muskelelemente umgewandelt haben, indessen ist diese Hypothese schon an und für sich durchaus unwahrscheinlich und außerdem würde daraus folgen, dass die Längsmuskulatur der Anneliden nicht derjenigen verwandter Gruppen homolog, sondern eine vollkommene Neubildung ist, während jene sich rückgebildet hat. Kann man eine solche Annahme für wahrscheinlich erklären? Ich glaube nicht.

Für meine Annahme gehe ich aus von folgenden Sätzen Lang's (29, p. 243), denen ich vollkommen beistimme. »Für die Homologie zwischen provisorischen Rumpfnephridien und bleibenden Nephridien

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

spricht der Umstand, dass bis jetzt kein Fall bekannt ist, wo in den nämlichen Segmenten, in welchen provisorische Nephridien auftreten und später verschwinden, später bleibende Nephridien zur Entwicklung gelangen. — Ich halte es für wahrscheinlich, dass auch die embryonalen Kopfnephridien den Rumpfnephridien (provisorischen und bleibenden) homolog sind. — Ursprünglich kommt jedem Segment des segmentirten Annulatenkörpers, auch dem Kopfsegment, ein Nephridienpaar zu.« In Bezug auf die Ausbildung der Nephridien dürfte *Protodrilus* ziemlich primitive Zustände zeigen; ein paar Kopfnephridien und alle übrigen Nephridien ganz gleichartig und zwar am offenen Innenende mit einer Geißel versehen. Zunächst von den Kopfnephridien, sodann aber auch von den Rumpfnephridien bin ich nach ihrem Bau bei *Protodrilus* völlig überzeugt, dass sie den Exkretionsröhren der Platoden homolog sind und dass sie aus diesen dadurch entstanden sind, dass sie sich in eine Reihe von Folgestücken zertheilten, deren jedes an dem ursprünglich geschlossenen, mit einer Wimperflamme versehenen Innenende eine Durchbohrung erhielt. Auch Goodrich (16) ist nach seinen Untersuchungen der Nephridien von Polychäten zu dieser Anschauung gelangt, zumal es solche ohne innere Mündung giebt.

Wenn die Exkretionsröhren homolog sind, muss aber auch, wie mir scheint, die Leibeshöhle homolog sein; bei Platoden ist zwar eine solche noch nicht entwickelt, aber doch bei anderen Würmern mit »Protonephridien«, von denen auf den vorhergehenden Seiten die Rede war, demnach halte ich das Cölom der Anneliden für nichts principiell Verschiedenes von dem der Gastrotrichen, Rotatorien etc.

Ich nehme daher an, dass die Epithelzellen der ontogenetisch angelegten »Cölomsäcke« hauptsächlich die Mutterzellen der Körpermuskulatur sind, die hier nur im Anschluss an die Segmentirung des übrigen Körpers diese regelmäßige Anordnung angenommen haben.

Phylogenetisch aber halte ich die Zellen, welche das Cölom auskleiden, für gleichwerthig mit den Endothelzellen, welche auch bei anderen Thieren mesodermale Organe bekleiden können, wie solche z. B. auch bei Solenogastren an einigen Orten vorkommen (vgl. 52, p. 293, Taf. XIII, Fig. 47).

Zunächst ist jedenfalls das Hämocöl durch diese von Endothel bekleideten Räume eingeschränkt worden, indem sich das Blutgefäßsystem mehr differenzirte, so dass der ursprünglich einheitliche Hohlraum in diese beiden zerfiel; sekundär können beide aber wieder

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

mit einander zusammenfließen, was bei dieser Annahme nichts Befremdliches hat; beide sind von gleichwerthigem Endothel bekleidet. Hauptsächlich in der Nähe der Blutgefäße können dann die Endothelzellen Exkretstoffe übernehmen und sie dem Hohlraum und durch ihn den Nephridien zuführen; sodann aber werden die zunächst unter dem Endothel gelegenen Keimstoffe leicht durch dieses hindurch in den Hohlraum gelangt sein, ohne indessen von hier einen natürlichen Ausweg zu finden, so dass wie bei *Polygordius* nur durch Platzen der Körperwand eine Entleerung stattfinden kann. Erst sekundär können Nephridien sich zur Ausleitung der Keimstoffe umbilden.

Sicherlich ist der Aufenthalt der Keimstoffe »in einem von Exkretionsprodukten inficirten Medium« (31, p. 571), wie es hiernach bei Anneliden ursprünglich zweifellos der Fall ist, für jene nicht günstig und so erklärt sich das Bestreben nach einer Trennung beider, wie es bei höheren Anneliden deutlich genug hervortritt.

Die Kammerung der Leibeshöhle kann offenbar nur durch die Muskeln und Bänder bewirkt worden sein, welche den Hohlraum durchziehen, vor Allem durch diejenigen, die den Darmtractus tragen, das sind stärkere dorsoventrale Züge zwischen den seitlichen Säcken des Mitteldarmes und ursprünglich strahlige, von hier zur Leibeswand verlaufende Bänder, welche in Folge der Umbildung der Körpermuskulatur sich zum Theil in bindegewebige Häute umgewandelt haben, die bekanntlich sehr häufig unvollständig oder umgebildet sind, wobei wahrscheinlich die Gestaltung des Mitteldarmes einen wesentlichen Faktor bildet. Daher rührt natürlich auch die Unregelmäßigkeit der Kammerung im Bereiche des Vorderdarmes.

Um nochmals meine Auffassung, die mit allen mir bekannten Thatsachen in Einklang steht, mit wenig Worten zu wiederholen, stelle ich folgende Sätze auf:

1) Leibeshöhle und Nephridien der Anneliden sind denen der »Scoleciden« Hatschek's homolog;

2) die Gonaden haben weder einen Hohlraum, noch eigene Ausführungsgänge, sondern werden in die Leibeshöhle entleert;

3) die Längsmuskulatur ist derjenigen der Scoleciden homolog.

Die Auffassung Hatschek's, dass die »Cephalidier oder Aposcoleciden« »sekundäre Organsysteme« haben (20), welche denen der Scoleciden nicht homolog sind, scheint mir ein recht unglücklicher Schematismus zu sein, der nur geeignet ist, eine einheitliche Auffassung der Thiere ohne Noth zu erschweren.

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

Ich will nun weiter den Organismus der Anneliden mit demjenigen der Übergangsform zwischen Turbellarien und Mollusken zu vergleichen versuchen.

In Bezug auf Cuticularbildungen verhalten sich einige Anneliden noch sehr primitiv, indem die Wimperung zum Theil, besonders in Form von Kränzen erhalten ist, wie bei *Protodrilus* und *Ophryotrocha*; außerdem ist eine flimmernde Bauchfurche vorhanden (*Protodrilus*, Serpuliden), welche wohl sicher der von Solenogastren homolog ist.

Die Borsten der Chätopoden sind bei *Protodrilus* zwar nicht vorhanden, doch halte ich es für möglich, dass hierin die »Archianneliden« weniger primitiv sind als die Polychäten. Die borstentragenden Parapodien könnte man sich als Reste der Seitentheile einer flachen, turbellarienförmigen Ausgangsform denken, welche durch regelmäßige Einschnürungen zertheilt worden sind. Dass diese segmentalen Fortsätze mit der inneren Segmentirung übereinstimmen, ist wahrscheinlich dadurch bedingt, dass ein Theil ihrer Muskeln, wie die ventralen Quermuskeln und die von der ventralen Mittellinie zu ihnen ziehenden Transversalmuskeln, schon eine entsprechende Anordnung zeigte. Die Einschnürungen entsprechen bei *Diopatra* denen des Mitteldarmes und beide sind durch die Dissepimente mit einander verbunden, daher wird man diesen wahrscheinlich auch einen Einfluss bei der Ausbildung der äußeren Segmentirung zugestehen dürfen; bei anderen Anneliden (*Nereis*) gehen die Dissepimente zu den Darmsäcken, aber zu den äußeren Einschnürungen. Wie ich schon angab, sind die Dissepimente vermuthlich ursprünglich radiäre Muskelbänder gewesen, die vom Mitteldarm zwischen den seitlichen Taschen oder von ihrem Umfange zur Leibeswand ausstrahlten.

Die parapodialen Borsten mögen mit den Stacheln unserer Übergangsform und vielleicht auch mit denen der Gastrotrichen auf dieselbe Anlage zurückführbar sein, indem sie wohl gegen den Rand hin stärker oder im Anfange ausschließlich vorhanden waren, wie etwa bei *Enantia* unter den Polycladen.

Hatschek betrachtet die beiden Tentakel von *Protodrilus* als »Primärtentakel«, also wohl als ursprünglichstes Tastorgan, von dem sich annehmen lässt, dass es auch den Vorfahren der Anneliden schon eigen gewesen ist, und in der That sehe ich keinen Grund, warum ich diese Tentakel nicht als Homologon der Enden der Kopffalte von unserer Zwischenform und der Randtentakel von Turbellarien ansehen sollte.

Hatschek hat sich mit der Homologie dieser Primärtentakel

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

beschäftigt (20, p. 421, 422), indessen ist er bezüglich der Euniciden wie mir scheint, in einen Irrthum verfallen. Er schreibt (p. 421) »bei den Rapacien werden die von uns als Primärtentakeln bezeichneten Gebilde als »Palpen«, die von uns als Cerebralcirren bezeichneten Anhänge dagegen als »Tentakeln« unterschieden« — und (p. 422) »bei den Rapacien sind sie (die Primärtentakel) in den meisten Fällen vorhanden, doch sind sie hier kurz stummelförmig (»Palpen«) und sind an die Ventralseite des Protomiums gerückt«. Dabei giebt er (Fig. 397) eine Abbildung von *Diopatra*, in welcher die beiden »Stummelfühler« (Ehlers) als Primärtentakel bezeichnet werden, diese sind aber doch keineswegs mit den »Palpen« identisch.

Bei *Ophryotrocha* finden sich zwei dorsale und zwei ventrale Tentakel und wahrscheinlich werden die ersteren als die Primärtentakel, die letzteren als Palpentaster anzusehen sein. Bei den meisten Euniciden fehlen nun aber die »Stummelfühler«, welche den dorsalen Tentakeln von *Ophryotrocha* nach ihrer Lage wohl am besten entsprechen und daher wohl die Primärtentakel darstellen, und demnach sind diese wahrscheinlich bei den Rapacien häufig rückgebildet (bei *Nereis* sind aber doch wohl die beiden vorderen Tentakel die Primärtentakel und nicht Cerebralcirren, wie Hatschek anzunehmen scheint) und jedenfalls nicht mit den Palpen identisch, auf deren morphologische Bedeutung ich noch zurückkommen werde.

Die Cerebralcirren werden als Äquivalent der Parapodialcirren angesehen, sind demnach ein Derivat der Seitenlinie, gerade so wie die Kopftentakel der Gastropoden nach meiner Auffassung. Eine Homologie freilich zwischen den Tentakeln des Epipodiums und den Parapodialcirren nehme ich nicht an, sie sind nur analog.

Ob die Augen von Anneliden denen der Mollusken homolog sind, erscheint mir zweifelhaft; *Ophryotrocha* besitzt deren zwei dorsal hinter den Flimmergruben, *Protodrilus schneideri* und ein von mir untersuchter *Saccocirrus* dagegen zwei solche vor dem Cerebralganglion, so dass jene diesen nicht homolog sein können. Von den Flimmergruben der Polychäten ist es mehr als wahrscheinlich, dass sie mit denen der Nemertinen homolog und von einer gemeinsamen Stammform ererbt sind. Dagegen sind die bei Polychäten vereinzelt auftretenden Otocysten oder Otokrypten wohl sicher denen der Mollusken nicht homolog, da solche bei Solenogastren und Chitonen fehlen.

Bei *Eunice auriculata* sind an der Basis der Rückencirren ähnliche Seitenorgane wie bei Capitelliden beschrieben, bei *Saccocirrus* finden sich Sinneshügel in der Nähe der Borstenbündel, daher kann

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

man annehmen, dass solche Hautsinnesorgane schon von vorn herein im Bereiche der Seitenlinie vorhanden waren und dass sie denen von Lepidopleuriden und *Haliotis* homolog sind.

Die Parapodien dürften sich in ihrer einfachsten Form bei *Ophryotrocha* vorfinden. Ich möchte sie, wie bereits erwähnt, auf die Seitentheile der flachen Ausgangsform zurückführen. Die ursprünglich jedenfalls ganz äußerlichen Borsten sind meist stark nach innen verlängert und aus dem Hautmuskelschlauch haben sich im Anschluss daran die an ihrer Basis inserirenden Züge herausgebildet, die zu ihrer Bewegung dienen. An der Ventralseite der Parapodien münden häufig starke Drüsenmassen aus.

Die hinteren Endzacken von *Protodrilus* sind wohl zweifellos denen der Gastrotrichen etc. homolog. Wie sich die hinteren Cirren der Polychäten dazu verhalten, ist mir nicht klar geworden, ich vermuthe, dass sie sich ähnlich zu ihnen verhalten, wie die Cerebralcirren zu den Primärtentakeln.

Besonders wichtig scheint mir ein Vergleich der Muskulatur von Anneliden mit derjenigen der Turbellarien und Solenogastren zu sein. Wir finden bei *Diopatra*, die ich daraufhin untersucht habe, unter der Hypodermis eine durch die Parapodien unterbrochene Ringmuskelschicht, unter ihr jederseits einen dorsalen und einen ventralen Längsmuskel (Fig. 159, 160). Bei Solenogastren besteht dagegen, wenn ich von den ventralen äußeren Längsmuskeln absehe, die schon manchmal rückgebildet sind, der Hautmuskelschlauch aus der äußeren Ringfaserschicht, einer inneren Längsmuskulatur und einer mittleren Diagonalfaserschicht. Berücksichtigen wir nun, dass die Ausbildung der Parapodien sowie die Ringelung des Körpers den zusammenhängenden Hautmuskelschlauch unterbrochen hat, so wird es verständlich, dass die Diagonalfasern, die nun doch nicht mehr eine zusammenhängende Lage bilden konnten, sich rückgebildet haben, und andererseits muss die größere Beweglichkeit der Anneliden mit ihrer schlängelnden Bewegung eine Verstärkung der Längsmuskeln, die gleichfalls durch die Parapodien in eine dorsale und eine ventrale Hälfte getheilt wurden und die schon von vorn herein in der ventralen Mittellinie unterbrochen waren, eben so wie bei *Chaetoderma* herbeigeführt haben. Dorsal hängt die Längsmuskulatur zuweilen zusammen, wie ich es bei Serpuliden gesehen habe; bei *Diopatra* ist sie dagegen durch Transversalmuskeln in der Mitte unterbrochen. Die ventralen Längsmuskeln werden jederseits durch einen Transversalmuskel unvollständig getheilt (Fig. 160), worin ich einen Grund sehe, dass sie von vorn herein nicht als einheitliche Muskeln angelegt, sondern erst durch Kon-

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

centration dazu geworden sind. Ich sehe nicht den geringsten Grund, warum die Ring- und Längsmuskeln von Anneliden und Solenogastren nicht homolog sein sollten. Die epitheliale Anordnung der die Längsmuskeln erzeugenden Zellen bei Anneliden kann ich unmöglich als Gegengrund gelten lassen.

Außer dem Hautmuskelschlauch fanden wir bei Solenogastren Transversalmuskeln, welche von der Ventralseite zwischen den Mitteldarmsäcken zur dorsalen Körperwand und zur Seitenwand ziehen, ganz ähnlich bei Anneliden; die ersteren entspringen bei *Diopatra* zwischen Bauchmark und ventralem Längsmuskel, verlaufen zwischen den Darmsäcken und inseriren dorsal innerhalb von den Längsmuskeln (Fig. 160 trm_1); die letzteren ziehen von eben dort schräg nach außen und schmiegen sich der Seitenfläche des dorsalen Längsmuskels an (Fig. 160 trm_2). Von hier ziehen außerdem noch Muskelzüge herab, die den ventralen Längsmuskel durchsetzen (Fig. 160 trm_3); für diese kenne ich bei Solenogastren kein Äquivalent, sie mögen den weiter seitwärts gelegenen Dorsoventralzügen von Turbellarien entsprechen. Ganz wie bei Solenogastren giebt es auch bei *Diopatra* ventrale Quermuskeln, die unter dem Darm und über dem Bauchmark liegen und in den Parapodien endigen (Fig. 160 *s*). So ist die Übereinstimmung in der Muskulatur von Anneliden und Solenogastren sehr groß, zweifellos ist die der ersteren bedeutend höher entwickelt. Die seitlichen Theile des Hautmuskelschlauches sind durch die tief ins Innere, zum Theil fast bis an den Mitteldarm reichenden Borsten modificirt, indem sich einzelne Züge von der Oberhaut abgehoben haben und zu den Bewegungsmuskeln der Borsten geworden sind. Endlich sind, wie erwähnt, die radiären Aufhängebänder des Mitteldarmes mit Resten des parenchymatischen Gewebes in die Dissepimente übergegangen, denen ich lediglich die mechanische Aufgabe zuertheile, den Darm und auch einige andere Organe, wie besonders die zu den Parapodien gehenden Blutgefäße zu tragen.

Die Cerebralganglien sind in Zusammenhang mit den Sinnesorganen des Kopfes bei Polychäten recht verschieden gestaltet, bei den mit Cerebralcirren ausgestatteten Euniciden sehr komplicirt. Von dem vorn und ventral gelegenen Theil gehen bei *Diopatra* die kurzen Konnektive zu den Buccalganglien, welche vorn stark gangliös sind, hier dicht an einander liegen und durch eine Kommissur verbunden sind (Fig. 155). Von hier verlaufen unter dem Epithel des dorsalen Abschnittes der Mundhöhle, aber außerhalb von der Basalmembran, zwei Stränge nach hinten und hängen in der Falte, welche den

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

Schlund vom Kiefersack trennt, mit einander zusammen. Von der Mitte dieser hinteren Verbindung entspringt ein starker Nerv, der sich dann theilt und die Kiefermuskulatur versorgt, während unter dem Schlundepithel zwei Nerven (Fig. 159 *n*) noch weiter nach hinten verlaufen, um schließlich zu verschwinden.

Von den Konnektiven zum Bauchmark (Fig. 158) entspringt je ein dorsaler Nerv (*n*) zum Cirrus des ersten Segments und ein ventraler zur Unterlippe (n_1), welche von demselben Segment gebildet wird. Sollte das nicht bei *Lysidice*, wo der Lippennerv vom Buccalkonnektiv entspringen soll (35, p. 85, Fig. 207), eben so sein?

Die vorderen Bauchmarkganglien sind durch drei Konnektive mit einander verbunden (Fig. 159), von denen weiter hinten das mittlere fehlt. Auch bei anderen Anneliden hat man diese drei Längskonnektive gesehen und dem mittelsten die nervösen Bestandtheile der Bauchrinne von *Protodrilus* homologisirt, wie ich glaube mit Recht. Außerdem sei noch erwähnt, dass das Bauchmark von Anneliden zuweilen noch aus gleichartigen Längsstämmen ohne segmentale Knoten besteht, und dass die Parapodien deutliche Ganglien enthalten, die mit dem Bauchmark verbunden sind.

Hiernach ist die Übereinstimmung mit dem Nervensystem der Solenogastren recht bedeutend: die Cerebralganglien sind vollkommen ähnlich, wenn man von den Komplikationen durch die Cirren bei Anneliden absieht, die beiden seitlichen Stränge des Bauchmarks und die sensitive Flimmerrinne sind ganz übereinstimmend, ferner halte ich es für wahrscheinlich, dass mit der Zertheilung des seitlichen Körperrandes in die Parapodien auch die ursprünglich vorhandenen lateralen Längsstämme in einzelne Parapodialganglien zerfallen sind, womit die Entwicklungsgeschichte (31) recht gut übereinstimmt; endlich hängen die Buccalganglien hinten zwischen Schlund und Kiefer- bezüglich Radulasack zusammen, freilich kommt dazu bei Euniciden noch die vordere Kommissur, welche der von Chitonen auffallend ähnlich, aber trotzdem wahrscheinlich nicht eigentlich homolog, sondern nur in analoger Weise gebildet ist.

Bei dieser Übereinstimmung ist wohl ein Zweifel an der vollkommenen Homologie des Nervensystems von Solenogastren und Polychäten ausgeschlossen; die vordere Buccalkommissur, der Zerfall der Seitenstränge und die Bauchmarkknoten der meisten Anneliden stellen gegenüber den Solenogastren den höheren Zustand dar. Die Annäherung an das Epithel dürfte wie bei Nematoden ein sekundäres Verhalten sein.

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

Pruvot (40) und Pelseneer (35) haben auf die Ähnlichkeit der Zähne von Euniciden mit Radulazähnen hingewiesen, Ersterer besonders die bei Solenogastren wiederholt beobachteten zwei Zahnreihen mit denen von *Halla* verglichen; Pelseneer hat auch das Buccalnervensystem von *Lysidice* und *Chiton* verglichen. Da ich vermuthe, dass Pelseneer's Angabe über den Zusammenhang der Lippennerven mit den Buccalkonnektiven irrthümlich ist, scheint mir die Art der Verbindung der Buccalganglien mit den Cerebralganglien von Euniciden mehr dem Verhalten bei Solenogastren ähnlich zu sein. Auch mir waren diese Ähnlichkeiten schon längst aufgefallen, besonders die Lage der hinteren Buccalkommissur zwischen Schlund und Pharynx (= Radulascheide), und darum habe ich den Pharynx von *Diopatra* auf Schnitten untersucht, um die Wahrscheinlichkeit einer Homologie mit dem Radulaapparat der Mollusken feststellen zu können.

Die beiden vor der Mundöffnung gelegenen Palpen, die mit einem hohen, drüsigen Epithel bekleidet sind, nähern sich nach hinten einander bis zur Berührung (Fig. 156), so dass sie wie ein paar seitliche Lippen den vorderen spaltförmigen Eingang in den Mund begrenzen. Während dann hinter und seitlich von ihnen ein zweites Paar von Wülsten auftritt (Fig. 157 *li*), zieht sich die Fortsetzung der Palpen (*lr*) allmählich ins Innere hinauf und setzt sich durch einen Einschnitt vom dorsalen Theil *oe*, dessen Epithel Drüsenzellen enthält, ab (Fig. 157). Alsdann schließt sich die Mundöffnung durch die mit drüsigem Epithel bekleidete Unterlippe und über dieser tritt jederseits eine seitliche Falte auf, welche an ihrer Kante sich mit einer starken Cuticularbildung, dem »Unterkiefer«, bedeckt (Fig. 158 *mx*). Die Fortsetzung der Palpen (Fig. 158 *lr*) hat sich schon vorher an ihrer mittleren und dorsalen Seite mit einer Cuticula bedeckt, die durch Faltenbildung mit mehreren zahnartigen Spitzen dorsalwärts vorspringt: der »Oberkiefer«, und darüber haben sich zwei Falten (Fig. 158 *ls*) entwickelt, deren dorsales Epithel zu zahlreichen Papillen geordnet ist. Es sind also zwischen Unterlippe und Ösophagealtheil jederseits vier Falten vorhanden, deren unterste den Unterkiefer und deren dritte — von unten gezählt — den Oberkiefer trägt, so dass dieser sowohl vom Ösophagealtheil als auch vom Unterkiefer durch je ein Faltenpaar getrennt ist. Unter dem dorsalen Epithel der Unterlippe liegt ein mittlerer Streifen einer drüsigen Zellenmasse (Fig. 158 *g*).

Die Unterkieferfalten verwachsen dann mit einander, während die Hälften des Unterkiefers ihrem dorsalen Epithel anliegen; der durch die Verwachsung entstehende ventrale Spalt verschwindet bald. Weiter-

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

hin werden die Falten zwischen den beiden Kieferpaaren kleiner und der Unterkiefer nähert sich dem oberen; der Ösophagealtheil wird durch eine über den papillösen Falten auftretende Querfalte vom Kiefersack getrennt und die letzteren verschwinden bald dahinter. Der Unterkiefer hört auf und der Hohlraum, in dem er liegt, setzt sich nach hinten dann noch weiter fort. Die Oberkiefer laufen hinten in zwei Cuticulaplatten aus, welche durch eine wahrscheinlich sekundäre, dünnere Brücke verbunden sind (Fig. 159). Diese hinteren blinden Enden der Kiefersäcke sind von einer starken Muskulatur umgeben. Auch der Ösophagus ist besonders seitlich von einer sehr starken Muskulatur umgeben, wodurch sein Lumen X-förmig gestaltet wird; schließlich geht er in den seitlich zusammengedrückten Mitteldarm über, dessen weiterhin auftretende segmentale Säcke ich in Fig. 161 abgebildet habe.

Zum Vergleich will ich noch kurz angeben, wie sich der Vorderdarm eines von mir untersuchten *Saccocirrus* verhält.

Die Mundöffnung wird seitlich von zwei wenig nach außen vorspringenden Wülsten (Fig. 164 *palp*) begrenzt, die sich eine kurze Strecke zwischen dem Ösophagealtheil *oe* und einer ziemlich weiten darunter liegenden Höhle in die Mundhöhle hinauf ziehen (Fig. 165), um dann zu verschwinden (Fig. 166). Die ventrale Höhle hört weiterhin auch bald auf und hinter ihr vereinigen sich die beiden Äste des Buccalnervensystems. Der Ösophagus hat dahinter einen dreistrahligen Hohlraum, die beiden dorsalen Schenkel sind am Ende gegabelt; die Ähnlichkeit mit dem dreikantigen Schlunde von Hirudineen, Nematoden und Gastrotrichen ist aber wohl nur zufällig. Die Wülste neben dem Mundeingange halte ich für homolog mit den Oberkieferfalten nebst den Palpen von *Diopatra*, die ventrale Höhle für ein Äquivalent der Kiefersäcke. Vielleicht sind hier die chitinösen Oberkiefer rückgebildet.

Hiernach scheint es mir ziemlich klar zu sein, dass die Palpen von Euniciden nur eine sekundäre Aufwulstung der vorderen Lippen darstellen, die in Zusammenhang mit den Oberkieferwülsten stehen können; mit den Primärtentakeln haben sie gar nichts zu thun.

Was nun die Frage nach einer Homologie der Kiefer von Euniciden mit der Radula von Mollusken anlangt, so ist zu betonen, dass eine echte Molluskenradula mit ihrer Zusammensetzung aus einer Grundmembran und den Platten (Fig. 82) und mit den Knorpeln dem Kieferapparat der Euniciden direkt kaum zu vergleichen ist, indessen halte ich es für nicht unwahrscheinlich, dass beide von einer

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

gemeinsamen Ausgangsform herzuleiten sind, wie sie sich etwa bei Solenogastren findet. Hier ist die Radula nicht selten zweireihig; zwar sind die Zähne hier solid, bei Euniciden im Oberkiefer meistens hohl, doch beweist das Vorkommen solider Kieferzähne bei *Oligognathus bonelliae* Spengel zur Genüge, dass hierin kein principieller Unterschied liegt. Die Zähnchen der Solenogastren sind gleichartig, die von Euniciden in jeder Längsreihe sekundär differenzirt, während sie bei Mollusken sich in den Querreihen differenziren.

Ich halte nur eine Homologie des Oberkiefers mit der Radula von Solenogastren für möglich, dann ist aber einer Erklärung bedürftig, was der Unterkiefer zu bedeuten hat, da er doch in der Ventralseite des Pharynx liegt, ähnlich der Radula. Man wird wohl annehmen können, dass die beiden Zahnreihen sich in ihrer ursprünglich ventralen Lage allmählich je auf einer Längsfalte erhoben, damit sie besser gegen einander beweglich wurden. Dadurch entstand zwischen ihnen eine mittlere Rinne und diese dürfte sich weiterhin auf Kosten der ursprünglichen Mundhöhle stark vergrößert haben, wodurch die beiden Kieferwülste sich dorsalwärts emporschoben. In dieser ventralen Höhle ist schließlich sekundär der Unterkiefer entstanden, der zwar nicht nach der Lage, aber nach seiner Struktur und seiner sekundären Entstehung dem Kiefer von Mollusken vergleichbar ist.

Nach der Verbreitung, welche dieser ventrale Pharynx bei Polychäten hat, kann man ihn recht wohl für ein ursprüngliches Gebilde halten, denn er findet sich außer bei den genannten Gruppen auch sonst noch mehr oder weniger deutlich ausgebildet.

Vergleicht man hiernach den Darmtractus von Solenogastren und Polychäten (Euniciden), so ist der Hauptunterschied die starke Entwicklung des Kieferapparates bei letzteren, dadurch ist ähnlich wie bei Mollusken der Pharynx auf Kosten des vorderen Abschnittes sehr vergrößert, die Radula würde dem Oberkiefer entsprechen, über dessen blindsackförmigem Hinterende die Buccalkommissur verläuft. Das blindsackförmige Vorderende des Mitteldarmes kann bei Polychäten (*Ophryotrocha*, Larvenstadium von Capitelliden) noch angedeutet sein; die seitlichen Blindsäcke fehlen häufig (*Protodrilus*, *Ophryotrocha*), zuweilen wohl in Zusammenhang mit der Kleinheit der Thiere, oder der Mitteldarm kann sich in anderer Weise sekundär umgestalten.

Nach dem, was ich vorher über die Segmentalorgane der Anneliden gesagt, giebt es bei Mollusken kein Homologon derselben, da deren Nieren nichts mit Protonephridien gemeinsam haben, sondern aus den Ausführungsgängen der Gonaden entstanden sind. Auch

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

die »Leibeshöhle« von Cephalopoden ist der von Anneliden nicht homolog.

Die Gonaden von Anneliden haben ihre Ausführungsgänge verloren, offenbar dadurch, dass sie in Folge einer Resorption oder Zerreißung der trennenden Wand in die Leibeshöhle geriethen und dadurch den Zusammenhang mit den Ausführungsgängen verloren, so dass diese funktionslos wurden. Wie bei den nächstverwandten Thiergruppen mögen diese am Hinterende ausmündende Längsgänge gewesen sein. Aus diesem Grunde sei auf die von Uljanin (s. diese Zeitschr., Bd. 28 p. 389—392) gemachte Angabe hingewiesen, dass bei *Protodrilus flavocapitatus* die Eier »durch eine besondere an der Bauchseite des letzten Körpersegmentes befindliche Öffnung« nach außen treten. Es wäre wichtig, das näher zu untersuchen. Die Zwittrigkeit von *Protodrilus*-Arten und mancher Exemplare von *Ophryotrocha* erinnert an die von Solenogastren.

Zum Vergleich mit den von mir für das Urmollusk angenommenen paarigen Aorten ist es sehr interessant, dass solche auch bei Euniciden erhalten sind. Sie liegen bei *Diopatra* (Fig. 160 und 162) vorn zwischen den dorsalen Längsmuskeln und dem Darm, umgeben von einem lockeren Bindegewebe, weiter hinten mehr dorsal neben dem Mesenterium. Hier sind sie nur an den Dissepimenten muskulös, so dass das Blut die segmentalen muskelfreien Theile bei den konservirten Thieren aufgetrieben hat (Fig. 163); zwischen diesen sind quere Verbindungen vorhanden und in jedem Segment jedenfalls eine Klappe am Anfang des muskulösen Abschnittes. Die kontraktilen Theile sind von zahlreichen Ringmuskelfasern umgeben und von einem deutlichen Endothel bekleidet (Fig. 162). Die kontraktilen »Bulbillen« liegen seitlich vom Darm und treiben das aus dem ventralen Längsgefäß kommende Blut in je ein seitwärts gerichtetes Gefäß, dessen Hauptast schräg nach außen am dorsalen Längsmuskel vorbei zur Kieme verläuft, von wo es durch ein unter diesem Muskel hinziehendes Gefäß zum dorsalen Längsgefäß gelangt. Das von der Bulbille entspringende Gefäß wird jedenfalls hauptsächlich vom Dissepiment in seiner Lage erhalten.

Hiernach sind die Polychäten jedenfalls mit der Zwischenform zwischen Turbellarien und Solenogastren ziemlich nahe verwandt. Nur durch die theilweise erhaltene Flimmerung der Oberhaut stehen sie den ersteren etwas näher als die letzteren, im Übrigen sind sie mehr oder weniger höher differenzirt als die Solenogastren, besonders durch die äußere Segmentirung, den Zerfall der Seitenfalten in die

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

segmentalen Parapodien, die Verlängerung der Borsten nach innen, die Rückbildung der Diagonalmuskeln und die Koncentration und Verstärkung der Längsmuskeln, den Zerfall der lateralen Nervenstränge in segmentale Ganglien, die starke Ausbildung der Kiefer, die Rückbildung des vorderen Fortsatzes am Mitteldarm, die Ausbildung einer weiten, vom Hämocöl getrennten Leibeshöhle und segmentaler Nephridien, den Verlust der Ausführungsgänge der Keimdrüsen und die Ausbildung ventraler und quer verlaufender Blutgefäße. Jedenfalls kann gar nicht die Rede davon sein, dass die Solenogastren von Anneliden ableitbar sind, da diese theils bedeutend höher als jene stehen, theils eine ganz abweichende Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben.

Schließlich nun noch einige Worte über zwei kleine Würmergruppen, die wohl unstreitig die nächsten Verwandten der Anneliden sind: die Gordiiden und Dinophiliden.

Die ersteren sind freilich in manchen Organen durch den Parasitismus modificirt, besonders im Darmtractus und in dem Blutgefäßsystem, haben auch die Nephridien verloren, indessen ist besonders das Nervensystem mit dem Schlundringe und dem dreitheiligen Bauchmark dem von »Archianneliden« so vollkommen ähnlich, dass es nur als Zeichen naher Verwandtschaft gedeutet werden kann. Nach Vejdovský zeigt das Bauchmark in regelmäßigen Abständen Andeutungen von Querkommissuren. Wie bei Archianneliden ist nur die Längsmuskulatur erhalten.

Besonders wichtig sind mir die Geschlechtsorgane, denn sie zeigen, obwohl ich sie bei den obigen Erörterungen gar nicht berücksichtigt habe, ein solches Verhalten, wie es zu dem der Anneliden nach meiner Auffassung hinführt. Die weiblichen Organe sind denen von Solenogastren ganz auffallend ähnlich: zwei Längsgänge (Uteri) mit zahlreichen Ovarien ganz wie bei *Neomenia*, auch eben so wie hier über dem Darm gelegen, hinten zwei Oviducte, welche in ein drüsiges, vorn zweilappiges Atrium münden, entsprechend der Schalendrüse der Solenogastren, daran vorn ein medianes Receptaculum seminis, als Fortsatz des Atriums, schließlich die Ausmündung in eine Kloake, die nach Ansicht Vejdovský's eben so wie das Atrium, das Receptaculum seminis, und vielleicht ein Theil der Eileiter eine ektodermale Bildung ist, wie ich es auch von der Kloake und Schalendrüse, allerdings nicht vom Receptaculum seminis der Solenogastren annehme.

Auf der andern Seite führt nun aber das Verhalten der Keimstoffe zu Anneliden hinüber, indem sie in solcher Menge erzeugt werden,

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

dass sie in den Uteri keinen Raum mehr haben und nach Erfüllung derselben durch die Wand der Ovarien theilweise in die Leibeshöhle fallen. Ob sie hier degeneriren oder irgendwie abgelegt werden, konnte Vejdovský nicht feststellen.

Daraus ist nun das Verhalten bei Anneliden abzuleiten, indem die Keimstoffe schon frühzeitig in die Leibeshöhle gelangten und die Ausführungsgänge der Rückbildung anheimfielen. Die Leibeshöhle ist zunächst ganz von einem zelligen Gewebe erfüllt, das vor Eintritt der Geschlechtsreife resorbirt wird und von Vejdovský wohl zutreffend den Lymphzellen der Annulaten verglichen wird, während es andererseits dem Parenchym der Turbellarien entspricht. Bei meiner Auffassung der Leibeshöhle von Anneliden ist es für die Homologie mit derjenigen der Gordiiden von geringem Belang, ob hier ein zusammenhängender Zellbelag vorhanden ist oder nicht.

Auch *Dinophilus* zeigt interessante Beziehungen zu den Anneliden: besonders wichtig scheint mir der Zerfall der Protonephridien in segmentale Stücke und der ventrale Pharynx ohne Kieferbildungen zu sein, beide Organe dürften denen der Anneliden entschieden homolog sein. Andererseits finden wir hier wichtige Reste des Turbellarienorganismus, so den Hautmuskelschlauch mit Ring-, Diagonal- und Längsfasern, ein vacuolenhaltiges Parenchym, das um den Mitteldarm eine größere Höhlung, welche dem Darmsinus der Anneliden entspricht, frei lässt, sodann Kopfdrüsen und stäbchenförmige Organe in der Haut. Die Leibeshöhle ist ein Hämocöl und hängt mit den Keimdrüsen nicht zusammen.

Wie bei *Protodrilus* und *Ophryotrocha* ist der Körper von mehreren Wimperkränzen umgeben und die Bauchfläche ist bewimpert wie bei Gastrotrichen. Das ventrale Nervensystem ist schon in fünf den Protonephridien entsprechende Knotenpaare differenzirt, deren jedes durch eine Kommissur zusammenhängt. Die Keimdrüsen sind nicht segmental; es sind zwei Paare von Ovarien vorhanden und eine ventrale, jedenfalls aus der Verschmelzung der beiden Uteri entstandene Höhle, in welche die reifen Eier gelangen; ob diese durch eine paarige oder medioventrale Öffnung abgelegt werden, erscheint zweifelhaft; die Begattungsfähigkeit scheint mir für letztere zu sprechen, die auch dem Verhalten bei Turbellarien, Gordiiden und Solenogastren ähnlicher wäre. Dass die männlichen Ausführungsgänge aus Protonephridien entstanden sein sollen, ist mir unwahrscheinlich, da nach meiner Auffassung die Hoden nichts mit der Leibeshöhle gemeinsam

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

haben; warum soll das eine Paar der Nephridien im Männchen nicht einfach rückgebildet sein?

So sind hier neben zahlreichen Zügen, welche der Zwischenform zwischen Turbellarien und Anneliden zukamen, einige eigene Erwerbungen vorhanden, wie besonders die deutlichen Ganglienknoten, die Ausbildung der Geschlechtsorgane und der Dimorphismus der Geschlechter. Durch den letzteren nähern sie sich etwas den Rotatorien, welche eben so wie die Gastrotrichen sich von einer Form abgezweigt haben, die von den Dinophiliden nur in wenigen Organen, besonders den ventralen Nervensträngen und den Protonephridien, verschieden war, indem diese noch unsegmentirt gewesen sind.

Die Phylogenie des Molluskenstammes.

Nachdem ich bisher fast ausschließlich auf Grund der vergleichenden Anatomie der geschlechtsreifen Thiere die Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken und der ihnen verwandten Würmergruppen analytisch untersucht habe, will ich nun synthetisch den phyletischen Entwicklungsgang derselben darzustellen versuchen und dabei, so weit es mir erforderlich scheint, auch ihre Ontogenie berücksichtigen. Mit diesem Kapitel gebe ich auch eine Zusammenfassung der Ergebnisse.

Wie ich schon früher angegeben habe (49, p. 501), halte ich auch jetzt die einfachsten Ctenophoren aus dem Kreise der Cydippiden für diejenigen Metazoen, die sich am direktesten aus den durch Thätigkeit von Cilien schwimmenden Urmetazoen entwickelt haben; die Cydippiden sind dasjenige phyletische Stadium, das den Flimmerlarven der höheren Thiere entspricht.

Sowohl die Cnidarier, als auch die Spongien haben sich frühzeitig durch Annahme der festsitzenden Lebensweise von ähnlichen Thierformen abgezweigt und kommen als Vorfahren der Bilateralthiere nicht in Betracht.

Durch Annahme einer kriechenden Lebensweise, in ganz ähnlicher Weise wie *Coeloplana* und *Ctenoplana*, sind aus den schwimmenden Ctenophoren die Turbellarien hervorgegangen. Von ihnen sind die Acölen jedenfalls schon frühzeitig abgezweigt und haben durch die eigenthümliche Degeneration der inneren Gewebe, insbesondere des Darmes, vermuthlich in Folge der Vergesellschaftung mit Algen, sich vom Hauptstamme der Turbellarien, der zu den höheren Thieren hinführt, entfernt. Ich kann nicht zugeben, dass die Acölie ein primitiver Zustand ist, sondern erkläre sie für eine Rückbildungserscheinung ähnlich wie bei den Cestoden; dem Parasitismus der letzteren ent-

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

spricht die Verbindung der Acölen mit den Zoochlorellen, welche die Aufnahme von Nahrung mehr oder weniger überflüssig machten und so zur Rückbildung des Darmes führten.

Den Hauptstamm der zu höheren Thieren hinführenden Turbellarien dürften die Polycladen darstellen, von denen sich wohl alle übrigen Platoden, auf die ich nicht eingehe, werden ableiten lassen. Jedenfalls zeigen sie sowohl nach unten zu den Ctenophoren, als auch nach oben zu den anderen Würmern die nächsten Beziehungen.

Die Rhabdocölen dürften eher durch eine parallele Entwicklung aus ähnlichen Stammformen manche Analogieen mit höheren Würmern angenommen haben, wie ich es auch von den Nemertinen annehme, welche besonders durch ihren Rüssel und durch die zahlreichen Ausführungsgänge der Keimdrüsen eine isolirte Stellung einnehmen, doch mögen sie mit den höheren Würmern eine gemeinsame Ausgangsform gehabt haben, welche schon einen After und zwei Blutgefäße besaß.

In systematischer Hinsicht möchte ich die Plathelminthen nicht mit den Cölenteraten vereinigen, da sie von diesen durch die kriechende Lebensweise, den Hautmuskelschlauch, die Protonephridien und die Ausführungsgänge der Keimdrüsen unterschieden sind und hierin sich den anderen Würmern anschließen.

Aus Turbellarien hat sich nun weiter jene Gruppe von Würmern entwickelt, welche die Gastrotrichen und Rotatorien, die Dinophiliden und Gordiiden, die Nematoden und Anneliden, endlich die Solenogastren umfasst. Sie alle besitzen mehr oder weniger deutliche Kennzeichen, welche auf eine Abstammung von Turbellarien hinweisen. Kennzeichen einer ursprünglich flachen Körperform sind die dorsalen Cuticulargebilde, welche die Gastrotrichen sowie die gemeinsame Stammform der Solenogastren und Mollusken besitzen, sodann die Lateralstränge der letzteren. Ferner ist der Hautmuskelschlauch der Solenogastren und Dinophiliden, der Vorderdarm und der vordere Blindsack des Mitteldarmes der ersteren, die seitlichen Darmtaschen derselben und der Anneliden, die Nephridien der Gastrotrichen, Rotatorien, Dinophiliden und Anneliden und manches Andere Grund genug, um eine Verwandtschaft mit Turbellarien anzunehmen.

Indessen kann man sie alle von einer ausgestorbenen Form herleiten, welche durch den Besitz eines Afters, eines zusammenhängenden Hohlraumes um den Mitteldarm, durch Cuticularisirung des dorsalen Epithels, wenn auch wahrscheinlich nicht in ganzer Ausdehnung, und vermuthlich durch Stachelbildungen, besonders an den Seiten des

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

Körpers, durch ein paar drüsige Zacken am Hinterende, vielleicht auch durch den Besitz zweier Längsgefäße, die in einigen der genannten Gruppen rückgebildet sein könnten, sich über den Kreis der Turbellarien erhoben hatte.

Im Ganzen scheinen mir die Dinophiliden noch am meisten den Turbellarien nahe zu stehen durch die nicht nur ventral, sondern auch in dorsalen Reifen erhaltene Flimmerung der Haut, durch die Kopfdrüsen und stäbchenförmigen Organe, durch den Hautmuskelschlauch und das theilweise vorhandene Parenchym, sowie durch die Protonephridien, welche andererseits durch ihre Segmentirung zu den Anneliden hinführen. Sicherlich können die Dinophiliden systematisch weder mit Anneliden noch mit einer anderen Würmergruppe vereinigt werden, da sie von jeder so verschieden sind, dass sie ihnen als gleichwerthige Gruppe an die Seite gestellt werden müssen. Ihre nächsten Verwandten dürften — wenn ich von den eigenthümlichen Histriobdelliden absehe, deren Stellung noch etwas unsicher ist — die Gastrotrichen sein, welche durch weitere Cuticularisirung, durch Rückbildung des Hautmuskelschlauches und des ventralen Nervensystems höher, durch die einfachen Nephridien dagegen tiefer stehen. Ihnen schließen sich die ursprünglich vermuthlich festsitzenden Rotatorien an, welche besonders durch den lang ausgezogenen Fuß und das meist retraktile Räderorgan weiter entwickelt sind und zu denen als extreme Formen die kugelförmig aufgequollene *Trochosphaera* und die mit sechs Fortsätzen versehene *Hexarthra* gehören.

Mehr isolirt stehen die Nematoden da, zeigen aber in ihren Organen deutliche Hinweise auf eine Abstammung von Turbellarien, besonders im Nervensystem, und auf eine Verwandtschaft mit einigen anderen der hier besprochenen Würmergruppen.

Den Anneliden stehen am nächsten die Gordiiden, besonders durch ihr Nervensystem und durch die Beziehung der Keimstoffe zur Leibeshöhle, während sie in anderer Hinsicht durch den Parasitismus rückgebildet sind.

Diesen beiden Gruppen ist nächstverwandt die Ausgangsform der Solenogastren und Mollusken, aus welcher die ersteren durch Abrundung des Leibes und einige damit mittelbar und unmittelbar zusammenhängende Veränderungen: die ventrale Fortsetzung der Cuticula, Einziehung des vorderen Atriums und der Analgegend, Zusammenrücken der Keimdrüsen und Verschmelzung der Pericardien und Längsgefäße hervorgegangen sind. Besonders auffällig ist die große Ähnlichkeit des weiblichen Geschlechtsapparates der Gordiiden

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

mit dem der Solenogastren. Auch sonst stehen diese mit ihrer ganzen Organisation vollkommen im Kreise der Würmer, der Hautmuskelschlauch hat noch ganz das Verhalten der Turbellarien beibehalten, die Cuticula um den ganzen Leib herum ist ein Merkmal von Würmern, nicht von Mollusken, das Nervensystem entspricht aufs beste dem anderer Würmer, bei denen nur häufig die Lateralstränge rückgebildet sind, der Darmtractus ist durchaus der von Würmern und von dem der Mollusken außerordentlich verschieden, das — ursprünglich paarige — Dorsalgefäß ist eben sowohl den Würmern (Anneliden) als den Mollusken eigen. Während ursprünglich die Längsgänge, in welche die Keimdrüsen sich entleerten, in ganzer Länge erweitert waren und als Uteri fungirten, sind sie bei *Neomenia* vorn verengt und fungiren nur im hinteren Theile als Uterus; das Verhalten der Ausführungsgänge mit der Schalendrüse und mit einem solchen Kopulationsapparat, wie ihn *Neomenia* besitzt, ist durchaus das von Würmern, nicht von Mollusken, bei denen diese Gänge vielmehr in Nieren umgebildet sind, während der Uterus durch Abtrennung vom Geschlechtsapparat seine ursprüngliche Bedeutung verloren und nur seine sekundäre als Pericardium beibehalten hat. Es ist meines Erachtens völlig verfehlt, alle diese Übereinstimmungen zu leugnen und die Solenogastren für sekundär modificirte, von echten Mollusken herzuleitende Thiere zu erklären, wie es besonders Pelseneer und Wirén gethan haben, denen andere Zoologen gefolgt sind.

Erst über die Solenogastren hinaus ist der Schritt in den Formenkreis der Mollusken hinein geschehen durch Ausbildung eines Fußes und einer Kalkschale, eines Labialringes, einer zusammenhängenden Radula und einer paarigen Knorpelmasse darunter, sowie eines subradularen Sinnesorgans, eines Kropfes, des Magens mit der Leber und des gewundenen, engen Enddarmes, durch Abtrennung des Pericardiums von der getrennt geschlechtlichen Keimdrüse und Umbildung der Geschlechtsgänge in die Nieren.

Von dem noch schalenlosen »Urmollusk« haben sich zunächst die Chitonen abgezweigt und ihre besonderen Eigenthümlichkeiten erworben, so die achttheilige Schale mit den Ästheten, die Kante und die ringförmige Ausbildung des Notäums, die Ausbildung zahlreicher lateraler Kiemen, die eigenartige Umbildung der Radula und die Entwicklung von Gasblasen in den Knorpeln, die Verschmelzung der beiden Keimdrüsen und eben so der Pericardien mit einander, und die Ausbildung besonderer Ausführungsgänge, die völlig von den Nieren getrennt sind.

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

Andererseits entstand die »Urconchifere« durch Ausbildung einer einheitlichen, hinten gespaltenen, am Rande überstehenden, flachen Schale mit den Mantelfalten, eines Paares von Kiemen mit Osphradien neben dem After, durch Rückbildung des dorsalen Hautmuskelschlauches, Entwicklung hinterer Mantelarterien als Zweige der Aorten, Entstehung zweier Otokrypten, Ausbildung zahlreicher Tentakel am Seitenrande, durch Ausbildung eines Kiefers vor der Radula, endlich durch Entstehung der Visceralkommissur.

Von dieser Urconchifere sind sämmtliche Mollusken mit Ausnahme der Chitonen herzuleiten. Am nächsten stehen ihr die ältesten Gastropoden, nur sie haben noch den primitiven Kriechfuß, das strickleiterförmige Nervensystem und den seitlichen Körperrand (Epipodium) beibehalten, dagegen haben sie, während sich ihre Schale aufthürmte, ihre rechte Keimdrüse verloren, und die hierdurch veranlasste Asymmetrie führte zunächst zur Ausbildung der Spiralschale und dann durch deren Übergewicht nach der linken Seite zu ihrer Umdrehung gegen den Fuß, wie ich das (57, 58) aus einander gesetzt habe, weiterhin zur Rückbildung der nunmehr rechten Kieme und der rechten Niere, sowie zu weiterer Asymmetrie der Leber, der Muskulatur etc. Auf die übrigen Umbildungen bei höheren Gastropoden will ich nicht eingehen, sie sind zum Theil denjenigen analog, die sich in den anderen Molluskenklassen abgespielt haben.

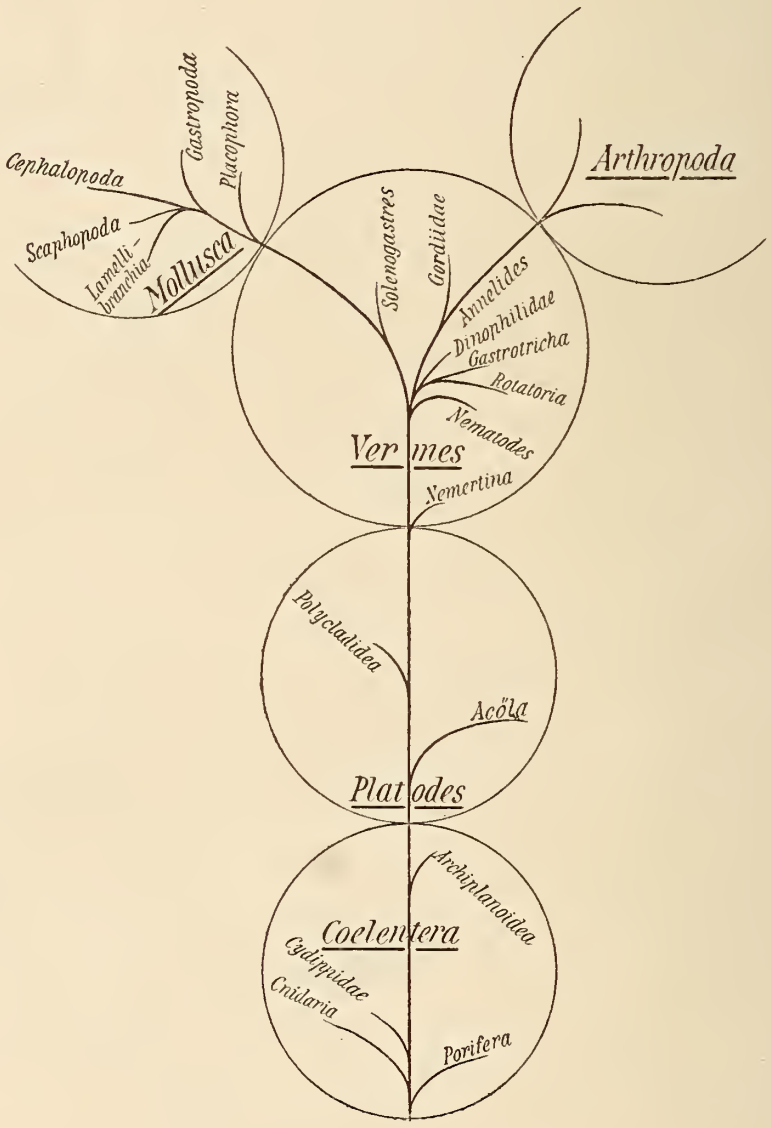
Die Scaphopoden haben den Schlundring mit dem Subradularorgan beibehalten, aber im Übrigen ist ihr Nervensystem durch Ausbildung knotenförmiger Pedalganglien, Vereinigung der Pleural- und Cerebralganglien und Rückbildung des Epipodiums ähnlich verändert wie bei höheren Gastropoden und den Lamellibranchien, ihre Schale ist ventral zu einem Rohr geschlossen, der Fuß hat sich mit der Sohle nach vorn gerichtet und lang ausgezogen, die Kiemen sind verschwunden und das Blutgefäßsystem rudimentär geworden.

Auch die ältesten Lamellibranchien haben einige Merkmale der Urconchifere beibehalten, so die vollkommene Paarigkeit der Urogenitalorgane und des Herzens, die gerade Dorsallinie, die Lage der Kiemen, die Otokrypten, während sie durch die Zertheilung der Schale, die starke Verbreiterung der Mantel- und Schalenränder, die Rückbildung des Kopfes und des ektodermalen Vorderdarmes nebst der Labialkommissur und den Buccalganglien, die Umbildung des Fußes, die Entwicklung der Schalenschließmuskeln sich abweichend differenzirt haben.

Am höchsten haben sich die Cephalopoden entwickelt, haupt-

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

sächlich durch die Ausbildung der lufterfüllten, gekammerten Schale, Umbildung des Kriechfußes in den Trichter und Verkürzung der Ventrallinie, verbunden mit einer dorsalen Aufwölbung, Entwicklung der Greifarme, starke Koncentration des Nervensystems, Erweiterung des Pericardiums und Verschmelzung desselben mit der Keimdrüsenhöhle, endlich durch den Dotterreichthum der Eier.



Sehr interessant ist es, durch all diese Thiergruppen die Umbildungen der Organe zu verfolgen.

Der primitive lokomotorische Apparat wird durch die Cilien der Oberfläche dargestellt, so finden wir es schon bei volvoxartigen Flagellatenkolonien, welche vermuthlich den Übergang von den Protozoen zu den Metazoen vermitteln. Wie bei ihnen dient der Cilienapparat auch bei den Ctenophoren zur Schwimmbewegung, ist aber bei ihnen durch Entwicklung der »Rippen« weiter differenzirt. Bei den »Archiplanoidea« übernimmt er alsdann eine Fortbewegung auf

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

dem Boden und behält diese Aufgabe bei den Turbellarien, Nemertinen, Gastrotrichen, und wahrscheinlich bei Dinophiliden, bei *Protodrilus* und bei vielen Solenogastren. Dagegen halte ich den meist retraktilen Strudelapparat der Rotatorien zunächst für ein Zuleitungsorgan der Nahrungstheile, ähnlich wie bei Lamellibranchien, und erst sekundär für ein Lokomotionsorgan nach Art der Ctenophorenrippen; eine Homologie mit diesen ist ausgeschlossen. Wie die Ctenophoren schwimmen auch die Flimmerlarven verschiedener höherer Thiere, so besonders die Trochophora; ihren Wimperapparat kann man vielleicht als homolog mit dem der Ctenophoren ansehen trotz verschiedener Anordnung der Bänder, denn auch bei Ctenophoren haben diese ja recht verschiedenen Verlauf.

Demnach sind die Metazoen ursprünglich mit einem Flimmerepithel bekleidet. Erst oberhalb der Turbellarien wird dieses theilweise oder gänzlich durch ein cuticularisirtes Epithel ersetzt, das den Körper besser gegen ungünstige äußere Einflüsse schützt, und aus dieser Cuticula kann sich eine Kalkschale entwickeln.

Die Cuticula ist durch eine Verstärkung des die Cilien tragenden Häutchens entstanden, nicht ein Drüsensekret, wie man an theilweise bewimperten Thieren feststellen kann.

Schon bei Turbellarien können stachelartige Gebilde von einzelnen Epithelzellen erzeugt werden, wie bei *Enantia* am Körperrande. Solche Stacheln finden sich bei mehreren höheren Würmergruppen, wie bei Gastrotrichen, Anneliden, Solenogastren und bei Chitonen.

Die primitive Körperform ist die einer Kugel, so bei *Volvox* und Cydippiden; beim Übergang zur kriechenden Lebensweise geht daraus eine Scheibe hervor, so bei den primitiven Turbellarien. Diese rundliche Scheibe streckt sich allmählich in der Bewegungsrichtung, so entstehen die bandförmigen höheren Turbellarien und Nemertinen, endlich rundet sich das Band ab zu einer Walze oder Schnur, so bei Nematoden, Gordiiden, Anneliden, Solenogastren. Andererseits entstehen Fortsatzbildungen, so die beiden drüsigen Endzacken der Gastrotrichen, die sich bei Gordiiden und *Protodrilus* wiederfinden und zum »Fuß« der Rotatorien und der hinteren Spitze der Nematoden hinführen. Auf die Fortsätze mancher Rotatorien will ich nicht eingehen und die sensibeln Anhänge bei den Sinnesorganen erörtern. Die Parapodien der Polychäten halte ich nicht für Auswüchse sekundärer Art, sondern für Reste der Seitentheile eines ursprünglich bandförmigen Körpers, ähnlich dem Notäum der Chitonen und dem Epipodium von Gastropoden, während der Molluskenmantel zu den

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

Fortsatzbildungen gehört. Als solche sind auch die Kiemen anzusehen, die bei Euniciden und bei Chitonen im Bereich der Seitenlinie, bei Conchiferen am Mantel gelegen sind. Die der Solenogastren sind ursprünglich radiäre Fältchen der Analgegend, sekundär bei *Chaetoderma* zwei gefiederte Gebilde.

Bei Mollusken wird der ursprünglich kurz bandförmige Körper durch den muskulösen Fuß massig, und weiterhin zeigt sich immer mehr das Bestreben nach einer Verkürzung und Aufthürmung, die bei manchen Gastropoden (z. B. *Turritella*) ihr Maximum erreicht; doch fehlt es auch nicht an Umwandlungen anderer Art, von denen ich nur auf die ganz turbellarienähnliche *Limapontia* hinweise.

Bei den primitiven Ctenophoren wird eine Muskulatur nur zu geringen Formveränderungen und zu Bewegungen der Senkfäden und des Schlundes benutzt. Auch bei den Turbellarien und den anderen Würmern, die sich durch ventrale Cilien fortbewegen, ist die Muskulatur noch kaum als Lokomotionsorgan in Verwendung, mehr zum Wenden, zu Tastbewegungen u. dergl. Erst allmählich wird dann die Muskulatur zum einzigen Bewegungsapparat, ursprünglich zum Kriechen, dann aber auch zum Schwimmen verwendet.

Der Hautmuskelschlauch wird zuerst bei scheibenförmigen Thieren ausgebildet, dadurch erklärt sich die Entwicklung von vier Faserrichtungen, die Anfangs wohl ziemlich gleichwerthig gewesen ist, während mit der Streckung die Diagonalfasern an Bedeutung gegenüber den Ringfasern und besonders den Längsfasern verlieren und zur Rückbildung neigen, wie es bei den höheren Würmern sehr deutlich hervortritt.

Die Transversalmuskulatur ist schon bei Ctenophoren angedeutet und bei Turbellarien verstärkt. Sie erhält durch die Darmäste eine gleichmäßigere Anordnung und bildet dadurch meiner Ansicht nach die erste und wichtigste Veranlassung zu einer mehr oder weniger weitgehenden Metamerie.

Mit der Umbildung des Mitteldarmes kann auch eine Umbildung dieser Transversalmuskulatur Hand in Hand gehen, so besonders bei Mollusken (Lamellibranchien), wo dem langen Hinterdarm entsprechend die Züge sich mit einander vereinigt haben zu den großen hinteren Retraktoren des Fußes. Die Verstärkung dieser Muskulatur hat hauptsächlich die Umbildung der ventralen Körperhälfte in den Kriechfuß bewirkt, während der Hautmuskelschlauch daran weniger Theil nimmt, sich sogar größtentheils rückbildet. Andererseits trat mit der Verstärkung der Transversalmuskulatur das Bedürfnis nach einem

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

festen dorsalen Ansatz hervor, welcher durch Kalkeinlagerung in die Cuticula geschaffen wurde; das halte ich für den wichtigsten Anstoß zur Ausbildung der Kalkschale, und das Vorhandensein dieser Muskeln macht es verständlich, dass sich aus der noch unverkalkten Cuticula in verschiedener Weise Kalkschalen bilden konnten: bei Chitonen und bei Conchiferen.

Der Molluskenfuß kann sich in so mannigfacher Weise umbilden, dass seine Entstehung aus der ventralen Körpermuskulatur völlig unkenntlich wird, doch würde es mich zu weit führen, diese Umwandlungen hier darzustellen; er wird bald zum Graben, bald zum Hüpfen, bald zum Schwimmen verwendet oder zur Anheftung durch Erzeugung des Byssus, eines Drüsensekretes.

Bei Ctenophoren ist der schwachen Muskulatur entsprechend ein motorisches Nervensystem noch wenig entwickelt, erst bei Turbellarien entsteht mit dem Hautmuskelschlauch ein deutlicher gangliöser Plexus [1], der sich allmählich durch Koncentration weiterbildet, indem hauptsächlich drei Paare von Längssträngen entstehen, von denen weiterhin die beiden ventralen mehr und mehr das Übergewicht erlangen. Sie sind sicherlich dem ventralen Nervensystem der Dinophiliden, Gordiiden, Anneliden, Solenogastren und den Pedalganglien der Mollusken homolog, nur muss man dabei berücksichtigen, dass mit den Umbildungen der Muskulatur und der Sinnesorgane Veränderungen im Bau dieser Nerven verbunden sind, die aber durchaus nicht genügen, um eine Homologie auszuschließen.

Dagegen bilden sich die dorsalen Längsnerven frühzeitig zurück, indem die ventralen auch die Innervirung der dorsalen Leibeswand übernehmen; nur bei Nematoden und in der Entwicklung von Anneliden (31) sind sie noch angedeutet. Länger erhalten sich die ursprünglich am Seitenrande gelegenen Stränge, so bei Solenogastren und Chitonen, wo sie sich den Ventralsträngen ziemlich genähert und die Innervirung der dorsalen Leibeswand übernommen haben, und bei Polychäten und Rhipidoglossen, bei denen die Längsverbindung mehr oder weniger vollständig verloren geht.

Eine Neubildung tritt nur bei Conchiferen auf: die Visceralkommissur, im Anschluss an die Entstehung der Mantellappen und der

---

[1] Ich sehe keinen Grund für die Annahme, dass dieser motorische Plexus von vorn herein deutlich radial angelegt wird (Hatschek, 20, p. 383), denn zu den Rippennerven der Ctenophoren steht er in keiner Beziehung; ich meine vielmehr, dass sich erst allmählich vom Cerebralganglion her die radiären Züge aus dem gleichmäßigen Plexus herausgebildet haben.

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

Kiemen; dieser Theil kann bei einigen Lamellibranchien (Pectiniden), wo noch der hintere Schalenschließmuskel von ihm innervirt wird, zum Hauptcentrum des ganzen Nervensystems werden.

Man kann nun aber das motorische Nervensystem der meisten, wahrscheinlich aller hier berücksichtigten Thiergruppen nicht scharf vom sensiblen scheiden, es dürften alle Ganglien beide Bestandtheile enthalten, trotzdem wird man die ventralen als motorisches Hauptcentrum, die oberen Schlundganglien als sensibles Hauptcentrum bezeichnen dürfen, da jene die Muskulatur des Körpers, diese die Sinnesorgane des Kopfes innerviren. Daher will ich, ehe ich zu den Cerebralganglien übergehe, die Umbildungen der Sinnesorgane verfolgen.

Nach der Ansicht Willey's (64), dem man jedenfalls wird beistimmen müssen, sind die Nackententakel einiger Polycladen den Tentakelgruppen von *Ctenoplana* und den Polfeldern der Ctenophoren homolog; sie gehen aber schon im Kreise der Polycladen verloren und werden durch die vorderen Randtentakel ersetzt. So können wir die ersteren als die eigentlichen Primärtentakel der Metazoen bezeichnen, die letzteren sind schon eine sekundäre Bildung. Diese werden nun weiter von einigen höheren Thiergruppen beibehalten, so die »Primärtentakel« der Polychäten, der Cirrenapparat der Solenogastren, die Kopffalte der Chitonen und Rhipidoglossen, die Falte mit den Cirren von *Dentalium*, das vordere Mundlappenpaar der Lamellibranchien. Dazu kann sich weiterhin eine tertiäre Bildung gesellen und schließlich allein übrig bleiben, so die aus dem Bereiche der Seitenlinie stammenden Cirren der Polychäten und ganz ähnlich die Tentakel der Prosobranchien. In ganz anderer Weise entstehen die Arme der Cephalopoden, die man als quartäre Bildung ansehen kann, da sich hier die ursprünglich neben ihnen vorhandenen Tentakel rückbilden. Auch die Fühler der Opisthobranchien und Pulmonaten dürften quartäre Bildungen sein.

Bei einigen Turbellarien treten zwei Wimpergruben auf, die von Nemertinen, einigen Nematoden, von Dinophiliden und Polychäten beibehalten werden, während sie bei Solenogastren und Mollusken rückgebildet sind, sich aber in ihrer Ontogenie als Cerebraltuben deutlich erkennen lassen. Vielleicht sind die seitlichen Wimperbüschel am Kopfe der Gastrotrichen auf diese Wimpergruben zu beziehen, dann könnte möglicherweise auch der Strudelapparat der Rotatorien als eine Weiterbildung derselben anzusehen sein.

Die »Hörblase« der Ctenophoren ist noch bei einigen Turbellarien erhalten, bildet sich dann aber zurück und erst bei einigen höheren

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

Thiergruppen, so den Conchiferen und einigen Polychäten, entstehen an anderer Stelle ähnliche aber paarige Organe, offenbar von jener ganz unabhängig, auch sind die von Polychäten denen von Mollusken nicht homolog.

Die Homologie der Augen in den verschiedenen Gruppen scheint mir noch ziemlich unklar zu sein. Jedenfalls dürfte schon bei den ältesten Turbellarien ein Paar vorhanden gewesen sein, das vielleicht denen von Dinophilus und »Archianneliden« homolog ist. Durch Theilung kann daraus möglicherweise die Vierzahl hervorgegangen sein, die sich bei Turbellarien, Nemertinen und Anneliden nicht selten findet. Freilich spricht Mancherlei dafür, dass nicht die Zweizahl, sondern die Vierzahl der Augen den primitiven Zustand darstellt.

Recht zweifelhaft ist mir die Homologie dieser Augen mit denen der Mollusken, die doch einen von denen der Turbellarien recht verschiedenen Bau haben, auch die Augen von Alciopiden und anderer Polychäten (Euniciden) dürften den Augen der Mollusken weit eher als denen der Turbellarien vergleichbar sein. Dass sich Augen an beliebigen Körperstellen unschwer bilden können, geht aus dem Vorkommen solcher bei verschiedenen Polychäten und Mollusken deutlich hervor.

Neben diesen Sinnesorganen des Kopfes sind meistens auch solche am Rumpf vorhanden und zwar entweder am Körperrande wie bei Polycladen und dementsprechend in der Seitenlinie von Polychäten, am Notäum der Chitonen, am Epipodium von Gastropoden, oder im Bereiche der ventralen Längsstämme, so in der Flimmerrinne von Solenogastren und Polychäten und in der Fußsohle der Chitonen und Gastropoden. Diese Rinne mag die bei Turbellarien zerstreuten Sinneszellen des ventralen Epithels mehr koncentrirt enthalten. Sekundäre Bildungen sind die Sinnesorgane am Mantelrande von Gastropoden und Lamellibranchien, jedenfalls auch die subpallialen Sinnesstreifen einiger Prosobranchien.

Mit diesen Sinnesorganen haben sich natürlich die nervösen Centren umgebildet, und wenn die letzteren auch sicherlich in den verschiedenen Thiergruppen als homolog angesehen werden dürfen, muss man doch immer im Auge behalten, dass auf der homologen Grundlage sich mannigfache Differenzirungen herausgebildet haben, die in der ontogenetischen Entwicklung zum Ausdruck gelangen müssen; so wird die Entwicklung des Bauchmarks der Anneliden natürlich etwas anders vor sich gehen als die der ventralen Längsnerven der Polycladen, jene enthalten mehr Bestandtheile als diese, aber soll

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

man darum ihre Homologie ausschließen? Die Cerebralganglien der Polychäten sind den Sinnesorganen entsprechend sehr verschieden gebaut, bei *Protodrilus*, *Ophelia*, *Rhynchobolus* ganz ungleich einfacher als bei *Eunice*, sind sie darum nicht homolog?

Dass das Nervencentrum bei Turbellarien im Anfang eben so wie bei Ctenophoren am aboralen Pol, d. h. in der Mitte der Dorsalfläche gelegen hat und sich erst mit der Streckung des Leibes allmählich dem Vorderende genähert hat, halte ich für überaus wahrscheinlich. Damit rückten sie an das Vorderende des Plexus und gestalteten diesen um, dessen hintere Längsnerven mehr und mehr an Bedeutung gewannen, während die vorderen dementsprechend sich rückbildeten. Nach Ausbildung der vorderen Randtentakel wurden diese gewissermaßen das Ziel, dem die Cerebralganglien zustrebten, und sie bleiben auch ziemlich hoch hinauf das Haupttastorgan des Kopfes.

Das Centrum für die Flimmerung der Ctenophoren muss eine wesentlich andere Zusammensetzung haben, als das Centrum eines stark muskulösen Körpers, und so muss es sich schon bei Turbellarien bedeutend verändern, um seiner neuen Aufgabe zu entsprechen, es wird zu einer Vereinigung sensibler und motorischer Elemente, doch bleiben die letzteren zum größten Theil in der Nähe der von ihnen innervirten Muskulatur und koncentriren sich hier allmählich zu einer ventralen Ganglienmasse. Diese Koncentration kann man am besten bei Gastropoden verfolgen. Die Annahme, dass die Längsstämme von einem ursprünglich vorhandenen vorderen Ganglion sekundär ausgewachsen sind (11), ist durchaus unwahrscheinlich und mit den vergleichend-anatomischen Thatsachen in Widerspruch.

Das Cerebralganglion der Turbellarien dürfte mit den durch die Sinnesorgane bedingten Veränderungen sich bei allen hier berücksichtigten Würmergruppen, einschließlich der Solenogastren erhalten haben. Erst bei Mollusken wird es wesentlich umgewandelt, indem sich ein mit ihm verschmelzender Labialring ausbildet, so dass das ursprüngliche Ganglion nur die vordere Verdickung dieses Ringes bildet. Auch dürfte der Anfangstheil der Lateralstränge und der Pedalkonnektive mit dem Schlundring verschmelzen, so dass beide nun von den Seitentheilen des letzteren abgehen.

Da diese Seitentheile sich bei Gastropoden zu den Cerebralganglien entwickeln, so sind diese im Grunde denen der Solenogastren nicht homolog, wenn sie auch durch Umlagerung Bestandtheile von ihnen übernommen haben. Die Cerebralganglien der übrigen Conchiferen entsprechen denen der Gastropoden, denen sich die Pleural-

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

ganglien angeschlossen haben. Erst sekundär nähern sich die beiden Knoten einander über dem Schlunde und nehmen dann eine ähnliche Lage ein wie bei Polycladen und Solenogastren.

Unter den hier berücksichtigten Würmern ist das Nervensystem der Gastrotrichen und Rotatorien am meisten koncentrirt, wobei freilich die Rückbildung des motorischen Theiles mit in Betracht gezogen werden muss, und unter den Mollusken ist das höchst entwickelte Nervensystem das der Cephalopoden, in welchem nicht viele der ursprünglichen Bestandtheile, die noch das Nervensystem der Solenogastren zusammensetzten, erhalten sind, denn die Lateralstränge sind rückgebildet, die Kopffalte ist verschwunden, dafür sind die Visceralkommissur, die Armganglien und noch manche anderen Theile entstanden.

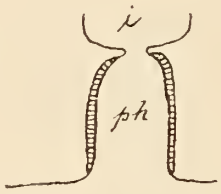
Die gangliösen Bestandtheile des Turbellarienpharynx sind häufig als Buccalganglien erhalten, so bei Polychäten und Solenogastren; bei den letzteren dürfte der vorderste Theil der Schlundmuskulatur (vgl. p. 258) von dem Cerebralganglion innervirt werden. Bei Chitonen und den anderen Mollusken hat sich dann wahrscheinlich der Theil, welcher diese Nerven und die Konnektive zu den Buccalganglien entsendet, vom Cerebalganglion abgelöst, um ein Paar vorderer Buccalganglien zu bilden, welche durch zwei neu entstandene Konnektive sich mit dem hinteren Theil des Labialringes in Verbindung setzten; diese Konnektive verlaufen unter dem Epithel an der Grenze zwischen Lippentheil und Mundhöhle und mögen aus diesem Epithel entstanden sein. Die vorderen Buccalganglien sind ursprünglich durch eine Kommissur verbunden; weiterhin verschmelzen sie mit den hinteren und ihre Kommissur verschwindet.

Die phyletische Entwicklung des Vorderdarmes scheint mir leicht verständlich zu sein. Zunächst ist er ein einfaches, von ektodermalem Epithel bekleidetes Rohr, welches sich von der äußeren Mundöffnung zum entodermalen Mitteldarm erstreckt, so ist es nicht nur bei Ctenophoren, sondern auch bei manchen Turbellarien, wo subepitheliale Drüsenzellen hineinmünden (Textfig. 18).

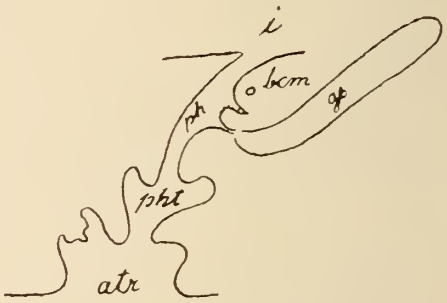
Sodann bildet sich, vielleicht durch weitere Einziehung, die Schlundtasche aus, wie man bei Turbellarien verfolgen kann (Textfig. 19); über dieses Entwicklungsstadium geht *Neomenia* eigentlich nur durch die Ausbildung des sensiblen Atriums hinaus, das sich außer den Solenogastren nirgends wiederfindet. Bei *Proneomenia* hat sich ein ventrales Fältchen mit chitinösen Zähnchen ausgebildet und ein Paar vor ihm ausmündende schlauchförmige Drüsen (Textfig. 20), und

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

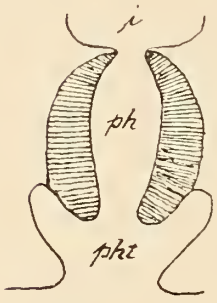
zwar in demjenigen Theil, welcher dem Pharynx der Turbellarien homolog ist. Endlich bei Chitonen (Textfig. 21) hat sich die Radula sehr vergrößert, eine zusammenhängende Grundmembran erhalten und auf großen Knorpeln zungenartig erhoben, welche durch eine komplicirte Muskulatur bewegt werden; die Speicheldrüsen von *Proneomenia* fehlen, doch liegen der Radula gegenüber zwei muköse Drüsensäcke; endlich hat sich unter dem Vorderende der Radula ein ausstülpbares Sinnes-



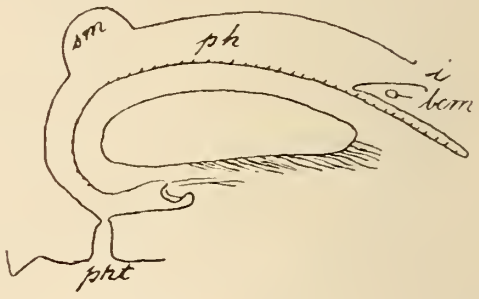
Textfig. 18.



Textfig. 20.



Textfig. 19.



Textfig. 21.

organ entwickelt, eine Art von Unterzunge, während der vordere der Pharyngealtasche entsprechende Abschnitt sehr verkleinert ist.

Bei einem direkten Vergleich des Vorderdarmes von Euniciden mit dem der Polycladen würde man vielleicht zunächst daran denken, dass der von kräftiger Muskulatur umgebene Ösophagus dem Pharynx, dagegen der Kiefersack der Pharyngealtasche entspräche, doch halte ich eine solche Homologisirung für unzutreffend, vielmehr dürfte der Kiefersack eben so wie die Molluskenradula dem hinteren Abschnitt des Vorderdarmes, dem Homologon des eigentlichen Pharynx der Turbellarien, angehören und der vordere Abschnitt wie bei Mollusken rückgebildet sein. Dafür spricht unter Anderem der Verlauf der Buccalkommissur.

Bezeichnet man den Schlund der Ctenophoren als primären Vorderdarmtheil, die Pharyngealtasche der Turbellarien als sekundären, so würden alle wesentlichen Differenzirungen, die ich erwähnt habe,

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

sich in dem ersteren abgespielt haben. Dagegen ist die letztere weniger konstant, bei Mollusken Anfangs reducirt, sekundär indessen kann besonders bei Gastropoden sich an ihrer Stelle ein großer vorstülpbarer Vorderdarmtheil ausbilden, während bei Lamellibranchien der ganze Vorderdarm verschwunden ist.

Wie das Cerebralganglion hat sich auch der Mund nach vorn verlagert; bei Ctenophoren und einigen Polycladen liegt er in der Mitte der Unterseite, während er bei Cotyleen sich mehr und mehr dem Vorderrande nähert, wo er bei allen höheren Würmern und den Mollusken gelegen ist. Wenn also der »Urmund« der Larven am unteren Pol angelegt wird, so kann das offenbar phylogenetisch nur das eine bedeuten, dass er dem Munde der Ctenophoren entsprechend ursprünglich hier gelegen hat. Mit dem After, der nachher in der Nähe des unteren Pols entsteht, hat der Urmund phylogenetisch nichts zu schaffen, eben so wenig wie die ventrale Flimmerrinne.

Auf die Umwandlung des cölenterischen Systems der Ctenophoren in das der Turbellarien will ich nicht näher eingehen, jedenfalls ist seine Form bei *Ctenoplana* ein wichtiges Übergangsglied. Ich halte sowohl die Ausbildung desselben bei Tricladen, als auch die von Rhabdocölen und Acölen für sekundär gegenüber den Polycladen, welche durch einen mit vorderem Fortsatz versehenen Hauptdarm, in dessen Mitte bei den ältesten Formen der Schlund mündet, und zahlreiche verzweigte Seitenäste ausgezeichnet sind. Bei Nemertinen, Polychäten und Solenogastren sind aus diesen Ästen einfache Säcke geworden; der vordere, über dem Cerebralganglion hinziehende Fortsatz ist am deutlichsten bei den Solenogastren erhalten. Von sekundären Bildungen sei nur der »Nebendarm« einiger Polychäten erwähnt, welchem die hinten geschlossene Drüse von *Chaetoderma* morphologisch ziemlich ähnlich und vermuthlich in ähnlicher Weise durch Abschnürung einer Rinne entstanden ist.

Die Stammform der Mollusken mag noch verzweigte Darmäste besessen haben, die sich weiterhin in der Mitte koncentrirt haben und hauptsächlich in die Leber übergegangen sind. Im vorderen Theil ist der Hauptdarm der Mollusken eine Strecke weit durch ein Paar drüsiger Säcke erweitert, die vermuthlich auch aus Anhangsgebilden hervorgegangen sind. Zum größeren Theil aber hat der Darm seine Anhänge verloren, sich verengt und durch eine Schlingenbildung verlängert.

Durch die Art der Ernährung ist die weitere Umgestaltung bedingt, bei Pflanzenfressern (z. B. Patelliden) wird der Darm verlängert, bei

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

Thierfressern verkürzt. Ähnlich wie die Molluskenleber mögen die Mitteldarmdrüsen von Rotatorien auf Darmäste von Turbellarien zurückführbar sein.

Der bei Turbellarien noch fehlende After ist bei den höheren Würmern durch Verbindung des Hauptdarmendes mit dem Epithel der Oberfläche zu Stande gekommen, ursprünglich vermuthlich ohne Einziehung eines ektodermalen Theiles. Erst weiterhin ist die Umgebung grubenartig eingezogen worden und sie enthält dann häufig nicht nur die Ausmündung der Geschlechtsorgane, sondern auch die der Exkretionsorgane, so bei den meisten Solenogastren, bei Gordiiden, Nematoden (♂) und Rotatorien. Bei Solenogastren enthält diese Höhle zuweilen auch Kiemen.

Die Ausbildungsart der letzteren bei *Neomenia* halte ich für die primitivste unter allen Kiemenformen; im Anschluss an sie haben sich die gefiederten Kiemen der Chitonen entwickelt und von der Analgegend allmählich nach vorn hin vermehrt.

In anderer Art sind die beiden Ctenidien der Conchiferen entstanden, die sich in sehr verschiedener Weise weiterbilden oder auch verschwinden und durch Neubildungen ersetzt werden können, wie bei Patelliden, Acmäiden und manchen Opisthobranchien. Auch die Parapodialkiemen und Kopfkiemen von Polychäten sind offenbar sekundäre Erwerbungen.

Dass sich doppelfiedrige Kiemen wiederholt unabhängig von einander entwickelt haben, wie bei *Chaetoderma*, Chitonen, der Urconchifere, bei Acmäiden und einigen Tectibranchien, mag merkwürdig erscheinen, doch glaube ich, dass die Erscheinung leichter dadurch verständlich wird, dass man sie alle auf eine gestauchte Lamelle zurückführen kann. Ein blattförmiger Fortsatz, in dessen beiden Seiten kontraktile Elemente vorhanden sind, wird durch diese wellenförmig gefaltet, und damit ist bereits die Grundform der zweifiedrigen Kieme gegeben, denn die Blättchen stehen, so viel ich gesehen habe, stets alternirend zur Rhachis, und bei Tectibranchien entwickelt sich die gefiederte Kieme sehr deutlich aus einer gefalteten Lamelle.

Das parenchymatöse Bindegewebe, das bei Turbellarien den Raum zwischen den Eingeweiden erfüllt, verflüssigt sich bei höheren Würmern mehr oder weniger und seine Zellen gehen in die Leukocyten und Blutkörperchen, sowie in »Lymphzellen« und »Chloragogenzellen« über, die nun in den Räumen zwischen dem netzartigen Bindegewebe und den Muskelzügen umherschwimmen. Diese Räume bilden das Hämocöl, das von der Blutflüssigkeit mit ihren geformten

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

Bestandtheilen erfüllt wird. Indessen können sich vom Hämocöl oder von den Gefäßen Räume abtrennen, welche nicht vom Blute erfüllt sind, wie der bei *Neomenia* zwischen dem Darm und der Vagina, und der große, gekammerte Hohlraum, welcher bei Anneliden als Cölom bezeichnet wird, eben so das ungekammerte »Cölom« der Gordiiden. Das letztere kann in verschiedenem Maße von Lymphzellen erfüllt werden, welche eben so wie das den Raum auskleidende, mehr oder weniger epithelartig angeordnete Gewebe phylogenetisch aus dem Parenchym der Turbellarien hervorgegangen sind; daher ist das Cölom der Gordiiden und Anneliden eben so wie der Hohlraum der Blutgefäße von dem ursprünglich einheitlichen Hämocöl abzuleiten. Da es mit den Bluträumen sekundär wieder verschmelzen kann, so dürfte daraus schon folgen, dass es von diesen nicht principiell verschieden ist; ob man es vom Hämocöl als Schizocöl (in etwas anderem Sinne als bisher) unterscheiden will, gebe ich zu bedenken; sicher ist es vom »Gonocöl« verschieden.

Mit der Entstehung des Blutes trat die Möglichkeit ein, den besonders wichtigen Organen, als welche besonders die Keimdrüsen und das obere Schlundganglion erscheinen, eine Sauerstoffzufuhr zu gewähren, indem zunächst durch die Haut, dann durch hohle Falten derselben, die Kiemen, eine Respiration zuwege kam, und von hier durch besondere, vom Hämocöl mehr oder minder vollständig abgeschlossene, mit kontraktilen Wandungen versehene Röhren das Blut nach dem vorderen Körperende hingeführt wurde.

Solcher kontraktilen Gefäße sind zunächst zwei gebildet worden, die wahrscheinlich von der Analgegend an jederseits neben und über dem Hauptdarm verliefen. Ob die beiden Gefäße der Nemertinen mit denen der übrigen Thiergruppen homolog sind, ist mir nicht ganz zweifellos, jedenfalls sind die beiden Dorsalgefäße von Euniciden, das mediodorsale der meisten anderen Anneliden und der Solenogastren und die Aorten mit dem ursprünglich vollkommen paarigen Herzen von Mollusken einander homolog. Dass sie zumeist aus dem ursprünglichen paarigen Verhalten in das unpaarige übergegangen sind, entspricht der Verschmälerung des Körpers und zum Theil der gegenseitigen Annäherung der Keimdrüsen, deren Ausführungsgänge bei Solenogastren und Mollusken zu ihnen in Beziehung getreten sind. Davon abgesehen stellt das Blutgefäßsystem der Solenogastren einen sehr niedrigen Zustand dar, da außer dem Rückengefäß nur ein weiteres oder engeres Hämocöl vorhanden ist, aus welchem erst weiter

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

hinauf bei Mollusken und andererseits bei Anneliden sich ein mehr oder weniger komplicirtes Gefäßsystem entwickelt hat.

Erst mit einer zusammenhängenden Muskulatur hat sich bei Turbellarien ein Exkretionsorgan entwickelt. Dass dieses aus sehr weit ins Innere gerückten Hautdrüsenzellen entstanden sei, wie Arn. Lang meint, halte ich für ganz unwahrscheinlich; wie ich schon früher angegeben habe (49, p. 539), ist es mir bei Weitem wahrscheinlicher, dass Parenchymzellen, die sich auch sonst häufig mit Exkretionsstoffen beladen (Chloragogenzellen), die von der angrenzenden Muskulatur erzeugten Produkte aufgenommen und sich, da sie nicht wie bei höheren, mit einem Hämocöl ausgestatteten Thieren beweglich waren, mit anstoßenden Schwesterzellen vereinigt haben, so dass allmählich eine Röhrenleitung bis zur Oberfläche zu Stande kam, in der sich schließlich zur Ausleitung der Stoffe eine Wimperung entwickelte. Warum wir ein so starkes Durchwachsen der inneren Organe mit Ektodermzellen annehmen sollen, sehe ich nicht ein, da durch diese Hypothese gar nichts gewonnen wird.

Diese Protonephridien der Turbellarien sind nicht nur denen der Gastrotrichen und Rotatorien, sondern auch denen der Dinophiliden und Anneliden homolog. Dass sie bei den letzteren meistens eine innere Öffnung erhalten haben, ist wohl kaum genügender Grund, um ihnen einen anderen Namen: Metanephridien zu geben.

Bei Gordiiden und Solenogastren scheinen besondere Nieren zu fehlen, doch kann bei den letzteren möglicherweise durch die Verbindung der Uteri mit den Dorsalgefäßen eine neue Art von Exkretion eingeleitet sein, indem durch die dünne Scheidewand des Vorhofes hindurch aus dem Blute in das Pericardium Exkretionsprodukte abgeschieden werden, so dass hier der Anfang einer Pericardialdrüse vorliegen würde.

Dadurch dass sich alsdann bei Mollusken die Keimdrüse mehr und mehr vom Pericardium trennte, erhielt dieses und die von ihm nach außen führenden Gänge in erhöhtem Maße Gelegenheit, der neu übernommenen Funktion nachzukommen, und so wurden die letzteren unter Rückbildung der Schalendrüse und unter Vergrößerung der Oberfläche durch Faltenbildung mehr und mehr ausschließlich exkretorisch. Nur bei Gastropoden kann sekundär die eine der beiden Nieren allmählich sich verkleinern, zu einem Receptaculum seminis werden, und schließlich ganz verschwinden, während ihre Stelle der Ausführungsgang der Gonade mit seinen Drüsen einnimmt.

Die ursprünglich einfach sackförmigen und in der Nähe des Afters

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

ausmündenden Nieren behalten in der Regel ihren Zusammenhang mit dem Pericardium bei, doch kann der Verbindungsgang fast oder ganz an die äußere Nierenmündung rücken, so dass nur die Mündung beiden gemeinsam ist (*Arca*, *Nautilus*) und der ursprünglich einheitliche Urogenitalapparat nunmehr aus drei fast völlig getrennten Theilen besteht. Bei Gastropoden wird freilich in der Regel der rechte Renopericardialgang rückgebildet.

Die primitive Paarigkeit dieses ganzen Apparates ist allein bei *Arca* erhalten geblieben, während sonst die beiden Pericardien immer, auch schon bei den Solenogastren, mit einander vereinigt sind. Die Nieren neigen gleichfalls zur Verschmelzung mit einander, eben so die Gonaden, doch ist es nicht immer sicher, ob eine einzige Gonade durch Verschmelzung der beiden ursprünglichen oder durch Reduktion der einen entstanden ist; für die Gastropoden ist das Letztere sehr wahrscheinlich.

Demnach sind die Nieren der Mollusken nicht denen der Anneliden homolog, sondern durch Funktionswechsel und Umwandlung der Ausführungsgänge der Keimdrüsen entstanden, während bei Anneliden umgekehrt die ursprünglichen Exkretionskanäle sekundär zu Ausführungsgängen der Keimstoffe werden können.

Die Keimdrüsen der Turbellarien sind ungemein zerstreut und ihre Weiterentwicklung muss vor Allem zu einer Koncentration führen, die wir in der That bei den höheren Thieren meistens sehr deutlich durchgeführt sehen. Bei Dinophiliden sind noch zwei Paare von Ovarien vorhanden, die bei Gastrotrichen und Rotatorien noch mehr koncentrirt sind; gleichzeitig sind bei ihnen die Geschlechter getrennt und dimorph geworden. Die beiden längsverlaufenden Sammelgänge (Uteri), die eine Erwerbung der Turbellarien sind und bei Ctenophoren noch nicht existiren, bilden natürlich das Ziel, dem die Gonaden zustreben, um sich mehr und mehr mit ihnen zu vereinigen; bei *Dinophilus* sind sie zu einem medianen Raum verschmolzen.

Bei *Neomenia* und Gordiiden (♀) sind die Keimdrüsen einander ganz ähnlich, indem sie aus zwei Reihen von Säcken bestehen, deren jede in einen dorsalen, zu einer hinteren Öffnung hinziehenden Längsgang mündet. Bei *Gordius* werden nun aber die Eier in solcher Menge erzeugt, dass sie von den Längsgängen nicht alle aufgenommen werden können und nach Erfüllung derselben durch die dünne Scheidewand in die Leibeshöhle fallen.

Durch ein ähnliches Stadium sind die Anneliden hindurchgegangen, nur sind bei ihnen die Verhältnisse weiter gediehen, indem die Keim-

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

stoffe sämmtlich in die Leibeshöhle gelangen und die Ausführungsgänge völlig rückgebildet sind. Natürlich ist das nur erklärlich, wenn man solche Längsgänge als ursprünglich vorhanden gewesen annimmt, da nur solche die Möglichkeit einer Verstopfung gewähren, während einzelne kurze Ausführungsgänge wie bei Nemertinen sich nicht wohl verstopfen können.

Während ursprünglich bei Anneliden (*Polygordius*) die Keimstoffe noch keine brauchbaren Ausführungswege vorfinden, so dass sie durch die Leibeswand entleert werden müssen, werden allmählich die Nephridien erweitert und sekundär als Wege für die Keimstoffe benutzt.

Auch bei Mollusken verlieren die Gonaden mehr oder weniger vollständig den Zusammenhang mit den ursprünglichen Ausführungsgängen, doch werden diese nicht rückgebildet, sondern in Nieren umgewandelt. Bei Chitonen sind die Gonaden nicht nur wie bei den meisten Solenogastren mit den Längsgängen zu langen, einfach sackförmigen Gebilden verschmolzen, sondern auch fast immer die beiden Gonaden mit einander, und sie haben zwei vom Pericardium und den Nieren völlig getrennte Ausführungsgänge von größtentheils ektodermaler Herkunft erhalten. Bei Gastropoden ist der Zusammenhang der einen erhaltenen Keimdrüse mit der nach der Drehung rechten Niere noch erhalten geblieben; diese kann sich einerseits gewaltig vergrößern (bei Fissurelliden) und daher sowie durch ihre Beziehung zur Keimdrüse einer Leibeshöhle ähnlich sein, andererseits (bei den höheren Prosobranchien) sich bis zum schließlichen Verschwinden rückbilden und durch den Ausführungsgang der Gonade mit seinen Drüsenbildungen ersetzt werden.

Bei Lamellibranchien sind die Ausführungsgänge der beiden Keimdrüsen fast immer von den Nieren völlig getrennt. Endlich bei Cephalopoden sind die Verhältnisse eigenthümlich modificirt, indem das Pericardium sich sekundär mit der Gonadenhöhle vereinigt hat, indessen sind ursprünglich beide Gonadengänge vorhanden und ganz von den Nieren getrennt.

Da sich das Pericardium der Cephalopoden häufig sehr vergrößert hat, wird es als Leibeshöhle bezeichnet und wegen einer ähnlichen Beziehung zur Keimdrüse als Homologon des »Cöloms« der Anneliden angesehen. Mit demselben Recht kann man die rechte Niere der Fissurelliden als Leibeshöhle bezeichnen, denn in dem einen, wie in dem andern Falle ist der Hohlraum durch Erweiterung eines Theiles der ursprünglichen Ausführungsgänge der Keimdrüsen entstanden,

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

indessen wie man die rechte Niere der Fissurelliden nur vom vergleichend-morphologischen Standpunkt aus betrachtet, wird man gut thun, auch bei Cephalopoden das erweiterte Pericardium nicht als »Cölom« zu bezeichnen, sondern nur als das, was es vergleichend-morphologisch ist: als Pericardium, wie denn überhaupt die häufig gebrauchte Wendung, dass das »Cölom« bei den meisten Mollusken reducirt ist, jeder Grundlage entbehrt, denn die Mollusken stammen sicher nicht von Thieren mit einer weiten »sekundären Leibeshöhle« ab und die letztere ist keine Gonadenhöhle (Gonocöl), sondern neben dieser Gonadenhöhle giebt es entweder nur ein »Hämocöl«, wie bei Solenogastren und Mollusken, oder ein »Schizocöl«, wie bei Gordiiden und Anneliden, das erst sekundär in eine Beziehung zu den Geschlechtsprodukten treten kann, wodurch eine Homologie mit dem Gonocöl anderer Thiere vorgetäuscht wird, dieses ist bei Anneliden vielmehr nebst den Ausführungsgängen rückgebildet. Das scheint mir, so weit die hier berücksichtigten Thiergruppen in Frage kommen, die einzig mögliche »Cölomtheorie« zu sein. Von irgend einer phyletischen Beziehung der fraglichen Räume zu Theilen des Darmtractus kann gar nicht die Rede sein.

Das Problem der Segmentirung scheint mir nur durch Vergleichung der Anneliden mit den nächstverwandten Würmern, insbesondere den Solenogastren, Gordiiden und Dinophiliden, gelöst werden zu können, wie ich es hier versucht habe.

Es wäre nun zum Schluss noch die Beziehung der Molluskenlarve zu den Vorfahren zu erörtern, doch kann ich mich hier kurz fassen, weil ich noch jetzt vollkommen auf dem früher von mir (49) dargelegten Standpunkt stehe; meine Ansicht ist die, dass die Flimmerlarve in der Hauptsache dem phylogenetischen Ctenophorenstadium entspricht und dass gewisse Organe, besonders die Larvenniere, aus dem Turbellarienstadium übernommen sind.

Gleichzeitig mit mir hat Hatschek seine Trochophora-Theorie »weitergeführt« (20, p. 306—322) und auch seinerseits zugegeben, »dass die Ctenophoren der Stammform der Zygoneuren sehr nahe stehen« (p. 319), gleichzeitig aber hält er an seiner früheren Ansicht fest, welche dahin ging: »die Rotatorien stehen in ihrem Baue zeitlebens der Trochophora sehr nahe« — also beide Thiergruppen stehen der Trochophora sehr nahe — stehen sie auch einander sehr nahe? Das hat Hatschek nicht ausgeführt, obwohl doch ihr Verhältnis zu einander recht sehr der Aufklärung bedürftig gewesen wäre, wenn beide solche »sehr nahe« Beziehung zur Trochophora-Larve zeigen.

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

Nun ich glaube, wer über diese Beziehungen der beiden Thiergruppen zu einander nachdenkt, wird sich sehr schnell überzeugen, dass sie nicht sehr nahe, sondern recht entfernt mit einander verwandt sind, und wird dann wohl zugeben müssen, dass nur die eine von ihnen der Trochophora-Larve sehr nahe stehen kann. Ich bin nicht im Zweifel, dass diese Gruppe die der Ctenophoren sein muss. Es ist schon wiederholt auf die große Ähnlichkeit der Scheitelplatte mit dem aboralen Sinnesorgan der Ctenophoren hingewiesen worden (11) und Ed. Meyer (31) hat bei der Larve von *Lopadorhynchus* die drei Paare von Längsnerven der Turbellarien nachweisen können, wie denn überhaupt die ontogenetische Entwicklung des Nervensystems am treuesten die phyletischen Umwandlungen wiederholt. Bei solchen Vergleichen zwischen Larven und den entsprechenden Vorfahren wird man sich vor zu großem Schematismus hüten müssen und vor Allem immer die vergleichende Anatomie als Grundlage zu benutzen haben, was leider nur zu häufig von den Ontogenetikern vernachlässigt wird. So glaube ich nicht, dass aus der Thatsache, dass die Scheitelplatte der Anneliden-Trochophora dem Vorderende des entwickelten Wurmes entspricht, zu schließen ist, dass die Ctenophoren bei der Annahme der kriechenden Lebensweise ihr Sinnesorgan nach vorn und die Mundöffnung nach hinten gerichtet haben, es dürften vielmehr bei der Larve schon Verschiebungen eingetreten sein, welche der definitiven Lage der Organe entsprechen, wie es besonders deutlich sich mit der Lage des Mundes verhält. Daraus, dass dort, wo der Mund der Ctenophoren liegt, sich bei der Trochophora der After entwickelt, folgt natürlich durchaus nicht, dass jener diesem homolog ist. Der Darm wird überhaupt bei der Larve im Wesentlichen sogleich so angelegt, wie es der definitiven Lage und Ausbildung entspricht, so dass an ihm wenig von den phylogenetischen Veränderungen wahrzunehmen ist, die er bei den Vorfahren durchgemacht hat.

Bezüglich der Polycladenlarven möchte ich annehmen, dass die Goette'sche Larve, die ja auch dem Nemertinen-Pilidium sehr ähnlich ist, den Vorläufer der Trochophora bildet, während die Müller'sche Larve mit ihren lappenförmigen Anhängen nur eine besondere Erwerbung der Gruppe sein dürfte. Das ist ein weiterer wichtiger Punkt, der bei der Ableitung der Trochophora-Larve berücksichtigt werden muss.

Dagegen wird man gut thun, die Rotatorien-Trochophora-Theorie endgültig aufzugeben. *Trochosphaera aequatorialis* ist eine Thierform, welche durchaus den Eindruck einer abnormen Aufquellung macht,

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

die ja nicht gerade pathologisch zu sein braucht, daher rührt die Kugelform mit dem äquatorialen, nicht mehr retraktilen Wimperapparat, der dem Thiere nur eine ziemlich kümmerliche Lokomotion ermöglicht. Die auf den ersten Blick so auffällige Ähnlichkeit mit der Trochophora-Larve schrumpft bei näherem Zusehen doch sehr zusammen und gerade das vor Allem wichtige Nervensystem ist so verschieden, dass ein direkter Vergleich fast unmöglich erscheint. Bei der Trochophora liegt das Centrum am oberen Pol und von hier strahlen die Hauptnerven aus, während die parallel dem Äquator verlaufenden nur mehr oder weniger unwichtige Querverbindungen darstellen, dagegen liegt bei *Trochosphaera* sowohl das Centrum wie die Hauptsinnesorgane unter dem Äquator, so dass der Unterschied ähnlich ist wie der vom Nervensystem der Ctenophoren und Medusen. Da nun aber offenbar das Cerebralganglion der Trochophora dem der *Trochosphaera* homolog ist, kann daraus nur der Schluss gezogen werden, dass der äquatoriale Wimperkranz beider nicht homolog ist, und damit ist die auffälligste Übereinstimmung hinfällig geworden.

Weder das Nervensystem und die Sinnesorgane, noch der Darmtract mit dem Kaumagen, den zwei Mitteldarmdrüsen und der Kloake, noch die Keimdrüse zeigt bei der *Trochosphaera* oder den Rotatorien überhaupt ein solches Verhalten, dass es möglich wäre, diese Organe der Anneliden, Solenogastren und Mollusken von ihnen herzuleiten, während ihre Herleitung von denen der Polycladen, wie ich ausgeführt habe, sehr gut möglich ist und meiner Ansicht nach die einzige Möglichkeit darbietet, zu einem Verständnis der phylogenetischen Entwicklung dieser Thiergruppen zu gelangen.

Um mit kurzen Worten meine Ansicht über die systematische Stellung der Solenogastren zusammenzufassen, behaupte ich: **die Solenogastren sind eine mit Gordiiden und Anneliden nächst verwandte Gruppe von Würmern, welche durch die Beziehung, in welche der Uterus zum Herzen getreten ist, sowie durch Anfänge einer Radulabildung zu den Mollusken hinüberführen, unter denen die Chitoniden besonders durch die Erhaltung der Lateralstränge ihnen am nächsten stehen.**

Berlin, im Januar 1902.

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

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. Amaudrut, La Partie antérieure du Tube digestif et la Torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. nat. Hist. Ser. 8. Vol. VII. 1898.
2. Babor, Über das Centralnervensystem von Dreissensia polymorpha. Sitzber. Böhm. Ges. Wissensch. 1895.
3. Blumrich, Das Integument der Chitonen. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
4. Bonnet, Der Bau und die Cirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
5. Boutan, Mémoire sur le Système nerveux de la Nerita polita et de la Navicella porcellana. Arch. Zool. expér. Ser. 3. Vol. I. 1893.
6. —— L'Organe glandulaire périphérique de l'Helcion pellucidum. Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. V. 1897.
7. Bouvier, Système nerveux, Morphologie générale et Classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat. Ser. 7. Vol. III. 1887.
8. Daday, Morphologisch-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Hexarthra polyptera. Termész. Füzetek. Vol. X. 1886.
9. Dall, Report on the Results of dredging, under the Supervision of Al. Agassiz, in the Gulf of Mexico and in the Caribbean Sea, by the Steamer »Blake«. 29. Rep., 2. Theil. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. XVIII. 1889.
10. Drew, The Life-History of Nucula delphinodonta. Quart. Journal micr. Science. Vol. XLIV. 1901.
11. Eisig, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIII. 1898.
12. Erlanger, On the paired Nephridia of Prosobranchs, the Homologies of the only remaining Nephridium of most Prosobranchs, and the Relations of the Nephridia to the Gonad and Genital Duct. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXIII. 1892.
13. Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1900.
14. Fraipont, Le Genre Polygordius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1887.
15. Gilson, The female Organs of Neritina fluviatilis. Proc. malac. Soc. London. Vol. II. 1896.
16. Goodrich, On the Nephridia of the Polychaeta. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XL, XLI, XLIII. 1897, 1898, 1900.
17. Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Inst. Wien. Vol. VII. 1888.
18. Haller, Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier, nebst Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen der Mollusken unter einander. 1894.
19. Haren Noman, Die Lamellibranchiaten, ges. während der Fahrten des »Willem Barents« 1878 und 1879. Niederländ. Arch. Zool. Suppl.-Bd. 1. 1881.
20. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. 1888, 1889, 1891.
21. Hescheler, Über die Gattung Pleurotomaria. Biol. Centralbl. Bd. XXI. 1901.

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

22. Heuscher, Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri. Jen. Zeitschr. Bd. XXVII. 1892.
23. Hubrecht, Proneomenia Sluiteri. Niederländ. Arch. Zool. Suppl.-Bd. I. 1881/1882.
24. Jackson, Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their Allies. Mem. Boston Soc. Vol. IV. 1890.
25. Kerr, On some Points in the Anatomy of Nautilus pompilius. Proc. zool. Soc. London. 1895.
26. Kowalevsky, Sur le Genre Chaetoderma. Arch. Zool. expér. Ser. 3. Vol. IX. 1901.
27. Lacaze-Duthiers, Mémoire sur le Système nerveux de l'Haliotide. Ann. Sc. nat. Ser. 4. Vol. XII. 1859.
28. Lang, Monographie der Polycladen. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. 1884.
29. —— Vergleichende Anatomie der wirbellosen Thiere.
30. Ménégaux, Recherches sur la Circulation des Lamellibranches marins. 1890.
31. Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XIV. 1901.
32. Neumayr, Beiträge zu einer morphologischen Eintheilung der Bivalven. Denkschr. Akad. Wien. Vol. LVIII. 1892.
33. Pelseneer, Sur le Pied de Chitonellus et des Aplacophora. Bull. scient. France Belgique. Vol. XXII. 1890.
34. —— Contribution à l'Étude des Lamellibranches. Arch. Biol. Vol. XI. 1891.
35. —— Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaiques. Mém. Acad. Belgique. Vol. LVII. 1899.
36. —— Les Yeux céphaliques chez les Lamellibranches. Arch. Biol. Vol. XVI. 1899.
37. Perrier, Recherches sur l'Anatomie et l'Histologie du Rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat. Ser. 7. Vol. VIII. 1889.
38. Pilsbry in Tryon, Manual of Conchology. Vol. XIV, XV. 1892, 1893.
39. Plate, Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. 4. Suppl. 1897, 1899, 1901.
40. Pruvot, Sur l'Organisation de quelques Néoméniens des Côtes de France. Arch. Zool. expér. Ser. 2. Vol. IX. 1891.
41. Robert, Sur la Ponte des Troques. Compt. Rend. Ac. Sc. Vol. CXXXII. 1901.
42. Sars, Bidrag til Kundskaben om Norges Arktiske Fauna. I. Mollusca Regionis Arcticae Norvegiae. 1878.
43. Simroth, Kritische Bemerkungen über die Systematik der Neomeniiden. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.
44. —— Über die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.
45. Stempell, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb. 4. Supplbd. 1898.
46. —— Zur Anatomie von Solemya togata. Ebenda. Bd. XIII. 1899.
47. Thiele, Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchier. Diese Zeitschr. Bd. XLVIII. 1889.
48. —— Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1890.

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

49. Thiele, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. Bd. XXV. 1891.
50. —— in Troschel, Das Gebiss der Schnecken. Bd. 2. VII. VIII. 1891, 1893.
51. —— Beiträge zur Kenntnis der Mollusken.
I. Über das Epipodium. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1892.
II. Über die Molluskenschale. Ibid. Bd. LV. 1892.
III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Ibid. Vol. LXII. 1897.
52. —— Beiträge zur vergleich. Anatomie der Amphineuren. Ibid. Bd. LVIII. 1894.
53. —— Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.
54. —— Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren. Ibid. Bd. XV. 1895.
55. —— Zwei australische Solenogastres. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.
56. —— Proneomenia thulensis. Fauna Arctica. Vol. I. 1900.
57. —— Über die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. Arch. Naturg. Beiheft. 1901.
58. —— Über die phyletische Entstehung und die Formentwicklung der Molluskenschale. Biol. Centralbl. Bd. XXI. 1901.
59. Tobler, Zur Anatomie von Parmophorus intermedius Reeve. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVI. 1901.
60. Vejdovský, Studien über Gordiiden. II. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888.
61. Wegmann, Contributions à l'Histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. expér. Ser. 2. Vol. II. 1884.
62. —— Notes sur l'Organisation de la Patella vulgata L. Recueil zool. Suisse. Vol. IV. 1887.
63. Willcox, Some disputed Points in the Anatomy of the Limpets. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.
64. Willey, On Ctenoplana. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXIX. 1896.
65. Wirén, Studien über die Solenogastres. I, II. Kongl. Sv. Vet.-Ak. Handl. Vol. XXIV, XXV. 1892.
66. Woodward, The Anatomy of Pleurotomaria beyrichii. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLIV. 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

a, After;
bc, Cerebrobuccalkonnektiv;
bcm, Buccalkommissur;
bcn, Konnektiv zwischen vorderem und hinterem Buccalganglion;
br, Kieme;
c, Herz;
cavp, Mantelhöhle;
cc, Cerebralkommissur;
cd, dorsaler vorderer Blinddarm;
cl, Kloake;
cmp, Pedalkommissur;
cp, Cerebropedalkonnektiv;
cpl, Cerebropleuralkonnektiv;
ct, Cuticula;
da, Anfangstheil der »Kloakengänge«;
dam, unpaariger Endtheil derselben;
dc, Verbindungsgang zwischen Receptaculum seminis und Schalendrüse von Neritiden;
dp, drüsiger Theil der »Kloakengänge«;
drp, Renopericardialgang;
ds, Samenleiter;
eg, Ausführungsgang der Speicheldrüsen;

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

ep, Epipodium;
f, Fuß;
g, Ganglion;
gb, Buccalganglion;
gba, vorderes Buccalganglion;
gbr, Kiemenganglion;
gc, Cerebralganglion;
gi, Vorderdarmsack (Kropf);
gla, vorderes Seitenganglion;
glab, Lippenganglion;
gm, Hautdrüsen;
gma, vordere Bauchdrüse;
gmp, hintere Bauchdrüse;
gp, Hypobranchialdrüse;
gs, Speicheldrüse;
gsr, Subradularganglion;
gt, Schalendrüse;
gti, Eiweißdrüse;
gx, rechte Manteldrüse (Neritiden);
h, Leber;
i, Darm;
kb, Knorpelblase;
kn, Radulaknorpel;
lm, Längsmuskel;
m, Muskel;
mc, Mundcirren;
mcol, Spindelmuskel;
mcols, linker Spindelmuskel;
mg, Ganglien der Mundhöhle;
mh, Mundhöhle;
ml, Mundleisten;
mx, Kiefer;
n, Nerv;
nbr, Kiemennerv;
nd, rechte Niere;
neph, Niere;
npall, Mantelnerv (vom Pleuralganglion);
npi, innerer Mantelnerv;
ns, rechte Niere;
nso, deren Mündung;
nsr, Subradularnerv;
nv, Bauch-(Pedal-)strang;
o, Mundöffnung;
oe, Schlund;
osph, Osphradium;
ov, Ovarium resp. Eier;
p, Pericardium;
pall, Mantel;
palp, Palpe;
ph, Pharynx;
pht, Pharyngealtasche (vorderer Theil des Schlundes);
prost, Prostata;
r, Radula;
rs, Receptaculum seminis;
s, ventraler Quermuskel;
sm, Schlundsack;
sp, Sperma;
spa, abdominales Hakenbündel;
sr, Radulascheide;
ssr, Subradularsack;
st, Magen;
subp, subpalliales Sinnesorgan;
subr, subradulares Sinnesorgan;
t, Hoden;
trm, Transversalmuskel;
ur, Ureter;
urc, Urinkammer;
uri, innere Mündung des Ureters;
ut, Uterus;
v, Blutraum;
va, Vas afferens der Kieme;
vc, Visceralkommissur;
vd, Dorsalgefäß;
ve, Vas efferens der Kieme;
vv, Ventralgefäß.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Vorderende von *Notomenia clavigera*.

Fig. 2, 3. Hinterende desselben. Diese drei Zeichnungen sind von Prof. Haddon nach dem lebenden Thier gemacht.

Fig. 4. Dasselbe Thier konservirt, von der Seite gesehen.

Fig. 5. Theil der Oberfläche von demselben. Seibert III, 3.

Fig. 6*a*. Keulenförmiges Spiculum. Fig. 6*b*. Ein solches nach Hämatoxylinfärbung. Seibert V, 1.

Fig. 7. Querschnitt durch die »Mundhöhle«. Seibert III, 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Öffnung des Vorderdarmes.

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

Fig. 9. Querschnitt durch die vorderen Bauchganglien und den Vorderdarm; von der Cuticula ist ein Theil gezeichnet.

Fig. 10. Querschnitt durch die Speicheldrüsen.

Fig. 11. Querschnitt durch die hintere Erweiterung eines Speicheldrüsenganges und den Mitteldarm.

Fig. 12. Querschnitt durch den mittleren Theil mit den Keimdrüsen.

Fig. 13. Querschnitt durch das Pericardium und ein Receptaculum seminis.

Fig. 14. Querschnitt durch das Pericardium, die Ausführungsgänge und das Vorderende der Kloake.

Fig. 15. Querschnitt durch die Mündung des Enddarmes in die Kloake.

Fig. 16. Querschnitt durch die Mündung der Kloake und eines Ausführungsganges der Keimdrüsen. Vergr. von Fig. 8—16 wie von Fig. 7.

Fig. 17. *Proneomenia australis* in natürlicher Größe von der Seite gesehen.

Fig. 18. Vorderende desselben, Ventralansicht, vergrößert.

Fig. 19. Hautstachel. Seibert III, 3. *a*, ein solcher aus der Begrenzung der Bauchfurche. Seibert V, 1. *b*, ein solcher am dorsalen Sinnesorgan; *c*, aus der Kloakenmündung. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 20. Querschnitt durch die »Mundhöhle« und das Cerebralganglion.

Fig. 21. Querschnitt durch die Mündung der »Mundhöhle« in den Vorderdarm.

Tafel XIX.

Fig. 22. Querschnitt durch das Ende des vorderen Abschnittes des Vorderdarmes und ein Buccalganglion.

Fig. 23. Querschnitt durch die Mündung einer Speicheldrüse in den Vorderdarm.

Fig. 24. Querschnitt durch die Radula. Fig. 20—24 sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 25. Ein Radulazahn. Seibert III, 1.

Fig. 26. Querschnitt durch den vorderen Theil der Bauchrinne.

Fig. 27. Dasselbe etwas weiter hinten. Seibert III, 1.

Fig. 28. Querschnitt durch die Receptacula seminis.

Fig. 29. Ein solcher durch das Pericardium und die Ausführungsgänge.

Fig. 30. Ein solcher durch den Übergang des Vorhofes des Herzens in die Herzkammer.

Fig. 31. Ein solcher durch den Vorhof des Herzens.

Fig. 32. Ein solcher durch den Anfang der Ausführungsgänge der Keimdrüsen.

Fig. 33. Querschnitt durch den dorsalen Wulst des Enddarmes.

Fig. 34. Querschnitt durch die Mündung der Kloake.

Fig. 28—34 sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 35. Blutzelle. Seibert V, 1.

Tafel XX.

Fig. 36—45. *Proneomenia sluiteri.*

Fig. 36. Schnitt durch den äußeren Theil der Cuticula mit den Enden von Hypodermisfortsätzen. Seibert V, 1.

Fig. 37. Hautstachel. Seibert V, 1.

Fig. 38. Medianschnitt durch den oberen Theil der »Mundhöhle« mit den Cirren und bewimperten Falten. Zeiss A, 2.

Fig. 39. Sagittalschnitt durch den ventralen Theil des Vorderdarmes mit

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

der Radula und durch die vordere Bauchgrube mit der Mucusdrüse. Schwache Vergrößerung.

Fig. 40. Querschnitt des Thieres durch die Radula.

Fig. 41. Querschnitt durch die Radula. SEIBERT III, 1.

Fig. 42. Dicker Sagittalschnitt durch dieselbe. SEIBERT V, 1.

Fig. 43. Querschnitt durch Transversalmuskeln und die Ausbuchtungen eines Mitteldarmsackes. SEIBERT III, 0.

Fig. 44. Querschnitt des Thieres durch den hinteren Theil der abdominalen Stachelbündel. Schwache Vergrößerung.

Fig. 45. Frontalschnitt durch den hinteren Theil eines lateralen Nervenstranges mit Nerven zu den Eingeweidemuskeln.

Fig. 46. Schnitt durch das hintere Sinnesorgan von *Neomenia carinata*. SEIBERT III, 1, eben so die folgenden Figuren.

Fig. 47. Querschnitt vor der Kloakenöffnung von derselben.

Fig. 48. Querschnitt durch das Dorsalgefäß und die Längsmuskeln *md*.

Fig. 49. Schnitt durch ein Buccalganglion und den benachbarten Lateralstrang.

Tafel XXI.

Fig. 50. Querschnitt von *Chaetoderma nitidulum* durch die Mundöffnung und den Mundschild, mit den Ganglienzellmassen und den Drüsenzellen. SEIBERT III, 1.

Fig. 51. Querschnitt durch das Hinterende des Mundschildes und die vorderen Lappen des Cerebralganglions. SEIBERT I, 3.

Fig. 52. Querschnitt durch das Cerebralganglion und die ventrale Grube *gr. ci*, Gruppen von Parenchymzellen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 53. Theil eines Schnittes durch die Radulaknorpel. SEIBERT V, 0.

Fig. 54. Randschüppchen von *Lepidopleurus algesirensis*. LEITZ V, 3. *a*, von der Oberseite, *b*, von der Kante, *c*, von der Unterseite.

Fig. 55. Randschüppchen von *Lepidopleurus cancellatus*. SEIBERT III, 3. *a*, *b*, von der Oberseite, *c*, von der Kante, *d*, von der Unterseite.

Fig. 56. Schüppchen von *Lepidopleurus asellus*. SEIBERT III, 3. *a*, von der Oberseite, *b*, von der Kante, *c*, von der Unterseite.

Fig. 57. Schüppchen von *Trachydermon cinereus*. SEIBERT III, 3. *a*,*b*, von der Oberseite, *c*, von der Kante, *d*, von der Unterseite.

Fig. 58. Ebensolche von *Trachydermon variegatus*. SEIBERT III, 3.

Fig. 59. Spicula von *Callochiton laevis*. SEIBERT III, 1. *a*, *b*, von der Oberseite, *c*, von der Kante.

Fig. 60. Viertes Schalenstück von *Callochiton doriae*.

Fig. 61. Spicula von demselben. SEIBERT III, 1. *a*, *b*, von der Oberseite, *c*, von der Kante, *d*, von der Unterseite.

Fig. 62. Mittlere Platten eines Gliedes von der Radula von *Ischnochiton rissoi*. SEIBERT III, 1.

Fig. 63. Dasselbe von *Ischnochiton* (*Lepidozona*) *exaratus*. LEITZ V, 1.

Fig. 64. Hälfte eines mittleren Schalenstückes von *Chiton* (*Clathropleura*) *rubicundus*.

Fig. 65. Zwei Mittelplatten (eine etwas seitlich gedreht) und Zwischenplatte von demselben. SEIBERT V, 1.

Fig. 66. Schüppchen von *Nuttallina* (*Middendorffia*) *cinerea*. SEIBERT III, 3. *a*, von der Oberseite, *b*, von der Kante, *c*, von der Unterseite.

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

Fig. 67. Schale von *Nuttallina* (*Middendorffia*) *simrothi*. *a*, vorderstes Stück von innen, *b*, viertes Stück, *c*, hinterstes Stück von innen, *d*, dasselbe von außen.

Fig. 68. Schüppchen von derselben Art. Seibert III. 1. *a*, *b*, von oben, *c*, von der Kante, *d*, von der Unterseite.

Fig. 69. Mittlere Platten eines Gliedes der Radula von derselben Art. Seibert V, 1.

Tafel XXII.

Fig. 70. Längsschliff durch ein mittleres Schalenstück von *Lepidopleurus cajetanus*. Seibert I, 0.

Fig. 71. Querschnitt durch das Notäum von *Callochiton doriae* mit tiefer Stacheltasche *sp*. Seibert I, 3.

Fig. 72. Fast medianer Längsschnitt durch die Kopfgegend von *Ischnochiton rissoi*. Seibert III, 1. Subradularorgan eingezogen; Schneiden der Hakenplatten abgelöst.

Fig. 73. Dasselbe von *Lepidopleurus asellus* mit vorgestrecktem Subradularorgan. Seibert, I, 1.

Fig. 74—79. Querschnitte von *Callochiton doriae*. Seibert I, 3.

Fig. 74 durch den vorderen Theil der Mundhöhle mit den Drüsensäcken und den Vorderenden der Divertikel.

Fig. 75 dicht vor der Mundöffnung durch die hinteren Buccalganglien.

Fig. 76 dicht hinter der Mundöffnung und durch die Trennungsstelle der Lateral- und Pedalstränge.

Fig. 77 durch das Subradularorgan und die Labialkommissur.

Fig. 78 durch den hinteren Theil des Subradularsackes und die Muskelbündel an den Seiten des Ösophagus.

Fig. 79 durch das Hinterende eines Zungenknorpels und die Zuckerdrüse.

Fig. 80. Querschnitt durch den Kopf von *Haliotis tuberculata* mit dem Epipodium. Schwache Vergrößerung.

Tafel XXIII.

Fig. 81. Fast medianer Längsschnitt durch den Kopf von *Haliotis varia* mit der Kopffalte *lc*. Das Vorderende der Radula ist durch das Fältchen *rf* bezeichnet. Schwache Vergrößerung.

Fig. 82. Theil der Radula aus demselben Schnitt. Seibert III, 1.

Fig. 83. Querschnitt durch die Konnektive der Cerebralganglien zu den Pleuropedalganglien und die Labialganglien von *Haliotis tuberculata*. Aus mehreren auf einander folgenden Schnitten kombinirt.

Fig. 84. Querschnitt durch die Pedalstränge mit den Anfängen der drei Arten von Nerven aus der Mitte des Körpers. Kombinirt aus einigen auf einander folgenden Schnitten.

Fig. 85. Querschnitt durch das rechte Kiemenganglion mit dem angelagerten Mantelnerv. Seibert I, 0.

Fig. 86. Querschnitt durch das linke Kiemenganglion, durch das Hinterende des Osphradiums und das subpalliale Sinnesorgan. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 87. Ähnlicher Schnitt etwas weiter nach hinten durch die Verbindung des Kiemenganglions mit der Visceralkommissur. *ho*, Grenze des Hypostracums; *po*, Ursprungsstelle des Periostracums.

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

Fig. 88. Querschnitt durch den Hautmuskelschlauch des Kopfes von *Haliotis varia*. Zeiss A, 2.

Fig. 89. Querschnitt durch den Eingeweidesack von *Haliotis tuberculata* (juv.) mit einer der beiden linken Lebermündungen *ho*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 90. Querschnitt durch die Nieren desselben Thieres.

Fig. 91. Ähnlicher Schnitt von *Trochus* (*Gibbula*) *cinerarius* mit der Nephridialdrüse *ng*. Seibert I, 1.

Fig. 92. Querschnitt des Columellarmuskels mit den Eingeweiden von *Turbo coronarius*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 93. Querschnitt des Kopfes von *Emarginula elongata* durch die Mundöffnung. Seibert I, 1.

Fig. 94. Fast medianer Längsschnitt durch *Fissurella rosea*, zeigt die große Ausdehnung der rechten Niere und die Lebermündung. *rdiv*, Divertikel der Radulascheide. Schwache Vergrößerung.

Tafel XXIV.

Fig. 95. Querschnitt durch das Hinterende des Stomodäums von *Emarginula elongata*. Seibert III, 0.

Fig. 96. Vorderer Theil von *Ancistromesus mexicanus* nach Abtragung der rechten Hälfte des Mantels und der Dorsalwand des Pericardiums.

Fig. 97. Vorderer Theil von *Acmaea* (*Collisella*) *viridula* nach Abtragung des Mantels und der Dorsalwand des Pericardiums.

Fig. 98. Sublingualorgan von *Ancistromesus mexicanus*, Flächenbild. Vergrößert.

Fig. 99. Dasselbe von *Helcioniscus variegatus*. Seitenansicht.

Fig. 100. Dasselbe von *Acmaea* (*Collisella*) *viridula*. Flächenbild.

Fig. 101. Sagittaler Längsschnitt desselben von *Patella coerulea*. Seibert I, 3.

Fig. 102. Sagittalschnitt desselben von *Acmaea* (*Collisella*) *digitalis*. Seibert III, 3.

Fig. 103. Zähnchen desselben von *Acmaea virginea* von vorn gesehen. Seibert V, 1.

Fig. 104. Drei innere Zwischenplatten der Radula von *Patina pellucida* aus einem Sagittalschnitt. Seibert III, 1.

Fig. 105. Gezähnte Cuticula an der Mundöffnung von *Acmaea* (*Collisella*) *digitalis*. Seibert V, 0.

Fig. 106. Querschnitt durch das Sublingualorgan, die Palpen und den Kiefer von *Acmaea testudinalis*. Seibert I, 1.

Fig. 107. Querschnitt des Kopfes von *Patina pellucida* durch den hinteren Theil der Mundöffnung und die Labialganglien. Schwache Vergrößerung.

Fig. 108. Querschnitt eines Palpus, vor dem vorigen Schnitt. Zeiss A, 2.

Fig. 109, 109*a*. Querschnitte des Kopfes von *Acmaea virginea*, der erstere durch die Mundöffnung und das Sublingualorgan, der letztere durch das Ende des Subradularsackes und die Kieme. Seibert I, 1.

Fig. 110. Querschnitt des Kopfes von *Cryptobranchia alba*. Seibert I, 1.

Fig. 111. Querschnitt der Kieme von *Acmaea* (*Collisella*) *viridula*; die Blätter sind schräg getroffen. Schwache Vergrößerung.

Fig. 112. Querschnitt durch den vorderen Theil des linken Schalenmuskels mit dem Subpallialorgan und dem inneren Mantelnerv von *Patina pellucida*.

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

Tafel XXV.

Fig. 113. Sagittalschnitt durch die Kieme von *Acmaea* (*Collisella digitalis*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 114. Sagittalschnitt durch die Ursprungsstelle der Kieme vom Mantel desselben Thieres.

Fig. 115. Querschnitt von *Nerita pica* durch die Mündung *og* der Deckeldrüsen *gop*. *op*, Hohlraum, in welchem der Deckel gesteckt hat. Schwache Vergrößerung.

Fig. 116. Zähnchen in der Mundöffnung desselben Thieres. Seibert III, 1.

Fig. 117. Linker Mantelnerv und Mantelsinnesorgan von demselben aus einem Querschnitt, der dicht hinter dem in Fig. 115 dargestellten liegt. Seibert I. 1.

Fig. 118. Querschnitt durch das Mantelsinnesorgan von *Scutellina cinnamomea*. Seibert III, 1.

Fig. 119. Querschnitt durch die Mündung des Receptaculum seminis und den Uterus von *Nerita pica*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 120. Etwas weiter hinten gelegener Querschnitt derselben Theile. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 121. Konkremente aus dem Uterus. *a*, Jugendstadium eines solchen. Seibert V, 1.

Fig. 122. Querschnitt durch die Nierenöffnung und den vorderen Ast des Receptaculum seminis desselben Thieres. Vergrößerung wie Fig. 119.

Fig. 123. Querschnitt durch das Ende des Receptaculum seminis und die Mündung des Verbindungsganges in den Drüsengang. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 124. Querschnitt des Ureters mit der Mündung des Renopericardialganges in die Niere unweit hinter dem in Fig. 122 dargestellten Schnitt. Seibert I, 1.

Fig. 125. Theil eines Querschnittes durch den Verbindungsgang zwischen Receptaculum seminis und Drüsengang. Seibert III, 0.

Fig. 126. Querschnitt des Drüsenganges mit dem Uterus und dem Receptaculum seminis von *Navicella parva* ♀. Schwache Vergrößerung.

Fig. 127. Querschnitt derselben durch die Mündung des Verbindungsganges in die Schalendrüse mit der Erweiterung *amp* und durch den Renopericardialgang. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 128. Weiter hinten geführter Querschnitt durch das Hinterende des Receptaculum seminis und die Erweiterung des Pericardiums. Dieselbe Vergr.

Fig. 129. Geißelzellen aus dem Renopericardialgange desselben Thieres. Seibert V, 1.

Fig. 130. Querschnitt durch die rechte Seite des Kopfes von *Navicella suborbicularis* ♂ mit dem Kopulationsorgan *cop*. *tent*, Tentakel. Schwache Vergrößerung.

Fig. 131. Dasselbe weiter hinten.

Fig. 132. Querschnitt durch die Einmündung des Samenleiters in die Prostata desselben Thieres. Schwache Vergrößerung.

Tafel XXVI.

Fig. 133. Querschnitt durch das Receptaculum seminis und die Schalendrüse dicht hinter ihrer Mündung von *Scutellina cinnamomea*. *vag*. Vagina. Schwache Vergrößerung.

Fig. 134. Weiter hinten geführter Querschnitt durch den Anfang des Ver-

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

bindungsganges zwischen Receptaculum seminis und Schalendrüse. *div*, Divertikel. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 135. Querschnitt durch die Einmündung des Samenleiters in die Prostata und durch die Manteldrüse von *Helicina japonica* ♂. Schwache Vergr.

Fig. 136. Schnitt durch Oviduct und Receptaculum seminis von *Ianthina communis*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 137. Querschnitt durch die Cerebral- und Pedalganglien *gp* und durch die Fußhöhle *carped* von *Cadulus propinquus*. Zeiss A, 2.

Fig. 138. Schale einer kleinen *Arca noae* mit dem Ligament. Vergrößert.

Fig. 139. Ligament einer *Arca lactea*. Vergrößert.

Fig. 140. Schale einer *Arca tetragona*. Wenig vergrößert.

Fig. 141 *a*, *b*. Schale einer *Arca noae* und einer jungen *Avicula tarentina* in Seitenansicht.

Fig. 142. Medianer Durchschnitt einer *Arca noae*. Etwas vergrößert. *abd*, abdominales Sinnesorgan; *byss*, Byssus; *gp*, Pedalganglion; *gpa*, vordere Fußdrüse; *gv*, Byssusdrüse; *maa*, vorderer Schalenschließer; *map*, hinterer Schalenschließer; *mrpa*, vorderer Fußretraktor; *mrpp*, hinterer Fußretraktor.

Fig. 143. Querschnitt eines Cerebralganglions und des adoralen Sinnesorgans *ado* von *Nucula nucleus*. *ml*, Mundlappen. Zeiss A, 2.

Fig. 144. Sagittalschnitt durch ein adorales Sinnesorgan von *Arca tetragona*. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 145. Frontalschnitt durch die linke Hälfte von *Arca lactea* mit dem Auge *oc* am inneren Mundlappen *ml*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 146. Das Auge stärker vergrößert. Zeiss D, 2.

Fig. 147. Schrägschnitt des Hautmuskelschlauches von *Arca tetragona* neben den hinteren Fußretraktoren *mrp*. *e*, Oberfläche; *1—4*, die vier Faserrichtungen des Hautmuskelschlauches; *a*, Richtung der Dorsallinie. Seibert III, 1.

Fig. 148. Dorsalansicht von *Arca noae*, links das Pericardium, rechts die Niere injicirt. *mbr*, Kiemenmuskel; *maa*, *map*. *mrpa*, *mrpp* wie in Fig. 142.

Fig. 149. Schnitt durch den hinteren Fußretraktor von *Arca barbata*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 150. Querschnitt der hinteren Ganglienmasse von *Arca noae*. *gv*, Visceralganglion; *gpar*. Parietalganglion.

Tafel XXVII.

Fig. 151 *a*, *b*. Der mittlere Theil des Darmes mit der Leber von *Arca noae* in Ventral- und Dorsalansicht.

Fig. 152. Querschnitt durch die Mündung der Keimdrüse *go* und den Anfang des Renopericardialganges von *Arca tetragona*.

Fig. 153. Querschnitt durch die Nierenmündung *no* und das Ende des Renopericardialganges derselben.

Fig. 154. Querschnitt von *Nucula nucleus* durch Herz, Pericardium und Nieren.

Fig. 155. Querschnitt durch die vordere Buccalkommissur von *Diopatra neapolitana*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 156. Querschnitt derselben durch die Palpen an der Mundöffnung und das erste Segment; die beiden dorsalen Löcher sind die Hinterenden der Einschnürung vor dem letzteren. *n*, Nerv zum Cirrus dieses Segmentes.

Fig. 157. Querschnitt durch die Mundöffnung. *lab*, Unterlippe; *lr*, Oberkieferfalte; *li*, ventral davon gelegene Falte; *n*, Nerv wie in voriger Figur.

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

Fig. 158. Querschnitt durch den Pharynx. *lr*, *li*, *n* wie in voriger Figur; *ls*, papillöse Falte zwischen Oberkiefer und Schlund; *mx*, Unterkiefer; *g*, Drüsenmasse in der Unterlippe; n_r, ventraler Nerv des ersten Segmentes vom Konnektiv zwischen Cerebralganglion und Bauchmark.

Fig. 159. Querschnitt durch das Hinterende der Kiefersäcke. *r*, Oberkiefer; *n*, Ösophagealnerv vom Buccalganglion; *nv*, seitliches, *nm*, medianes Konnektiv zwischen den Bauchmarkganglien; *g*, Parapodialdrüsen.

Fig. 160. Querschnitt weiter hinten durch den Anfang des Mitteldarmes, mit den Transversalmuskeln.

Fig. 161. Theil eines Frontalschnittes derselben. Mitteldarmsäcke.

Fig. 162. Querschnitt eines Dorsalgefäßes mit dem umgebenden Bindegewebe. Leitz V, 1.

Fig. 163. Frontalschnitt der Dorsalgefäße, weiter hinten.

Fig. 164. Querschnitt durch die Mundöffnung von *Saccocirrus* sp. Seibert III, 1.

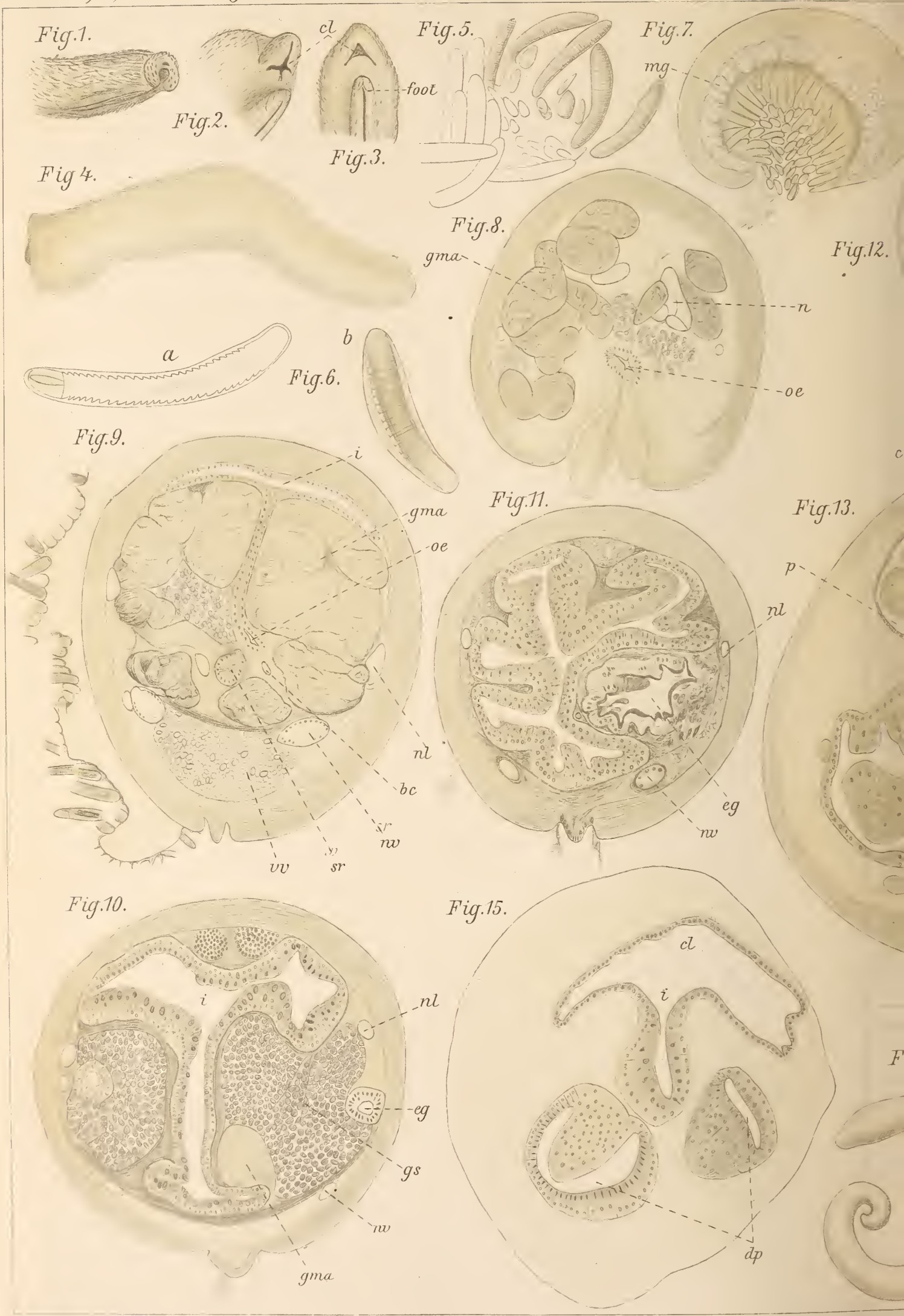
Fig. 165. Dicht dahinter geführter Querschnitt. *ph*, Pharyngealtasche: *lr*, Fortsetzung der Palpen.

Fig. 166. Etwas weiter hinten geführter Querschnitt.

Inhalt.

Seite
Beiträge zur Kenntnis der Solenogastren 250
Notomenia clavigera 250
Proneomenia australis 255
Proneomenia sluiteri 261
Neomenia carinata 270
Chaetoderma nitidulum 273
Die phyletische Stellung von Neomenia und Chaetoderma 276
Zur Systematik und Phylogenie der Chitoniden 279
Vergleich zwischen Solenogastren und Chitoniden 297
Die ältesten Gastropoden 320
Vergleich zwischen Gastropoden und Chitonen 357
Die primitivsten Lamellibranchien 376
Vergleich zwischen Gastropoden und Lamellibranchien 388
Die Beziehungen der Chitonen zur Urconchifere 402
Die Beziehungen der Solenogastren zum Urmollusk 406
Verwandtschaftliche Beziehungen der Solenogastren zu den »Würmern« . 409
Die Phylogenie des Molluskenstammes 433
Verzeichnis der citirten Litteratur 456
Erklärung der Abbildungen 458

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

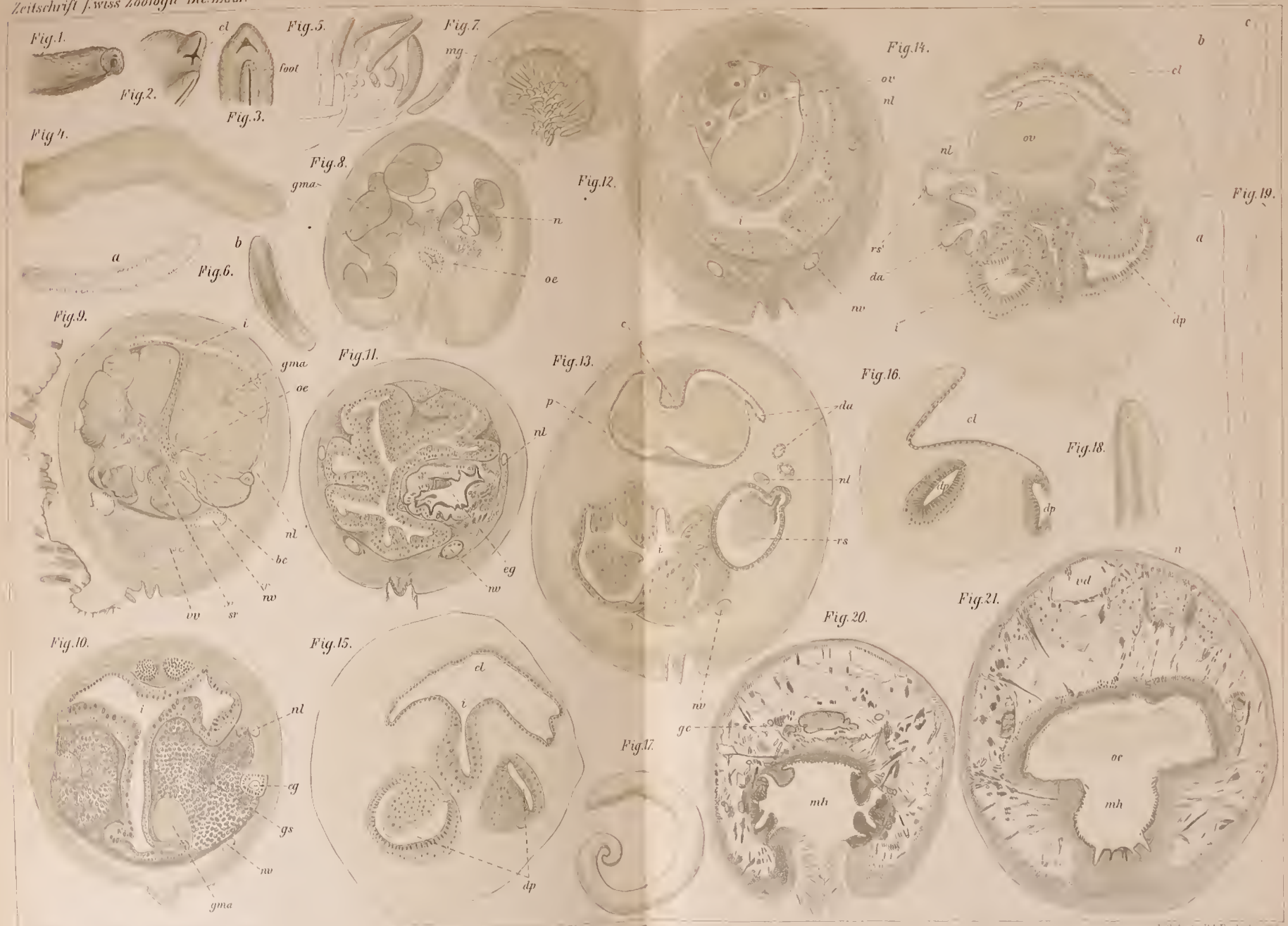


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nn in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

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



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

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

Fig. 22.

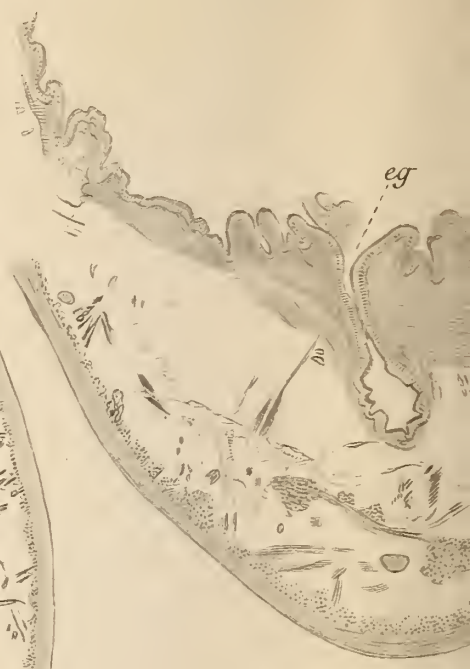


Fig. 27.

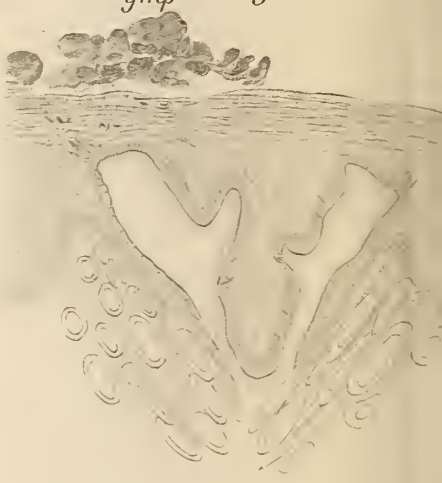


Fig. 25.

Fig. 35.

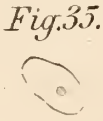


Fig. 28.

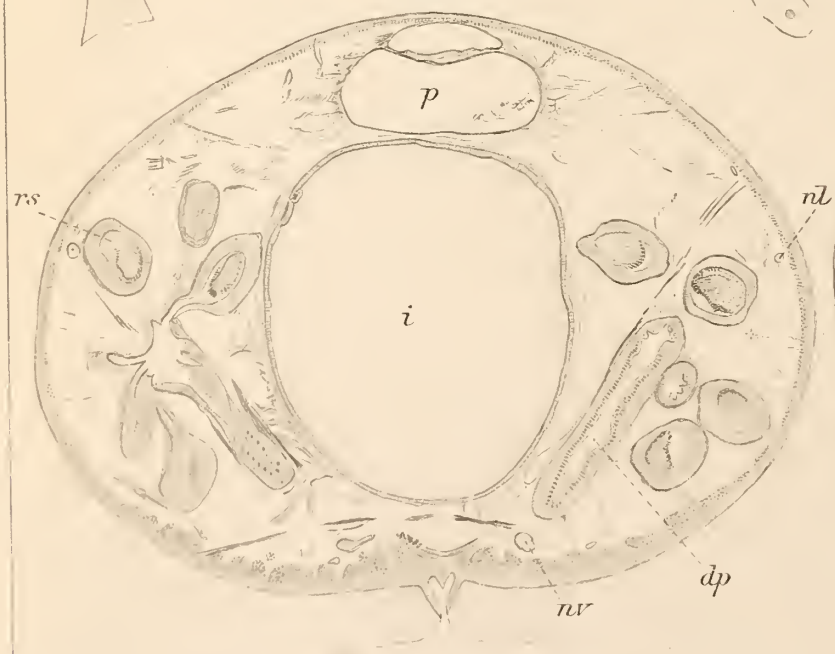
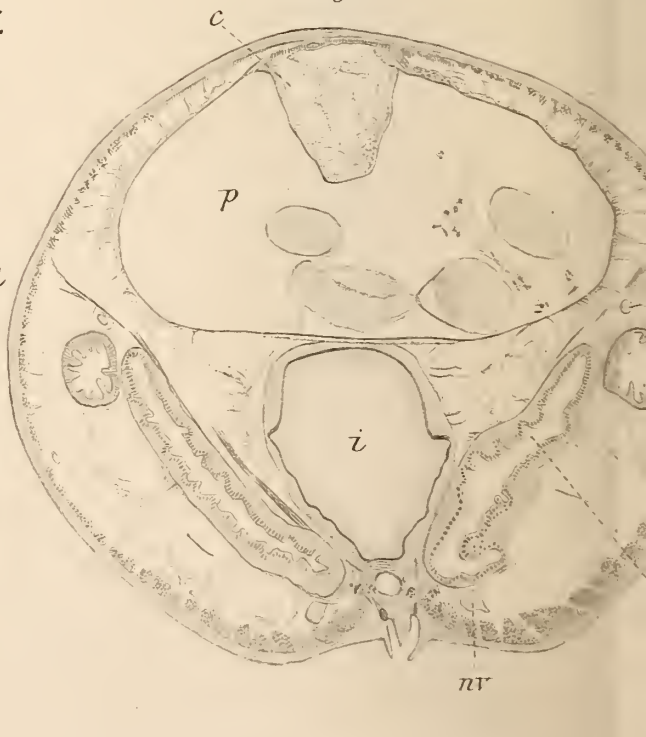
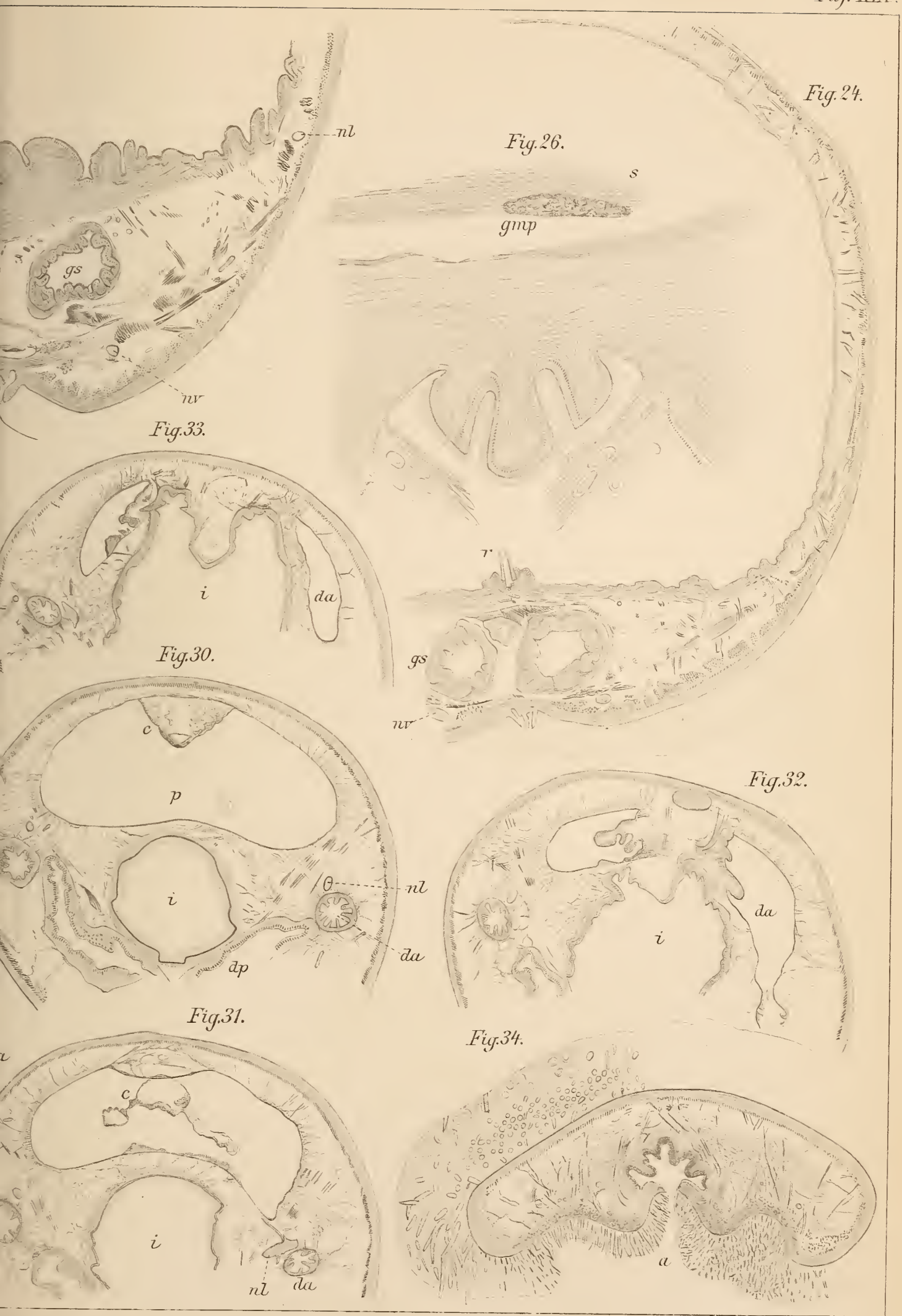


Fig. 29.



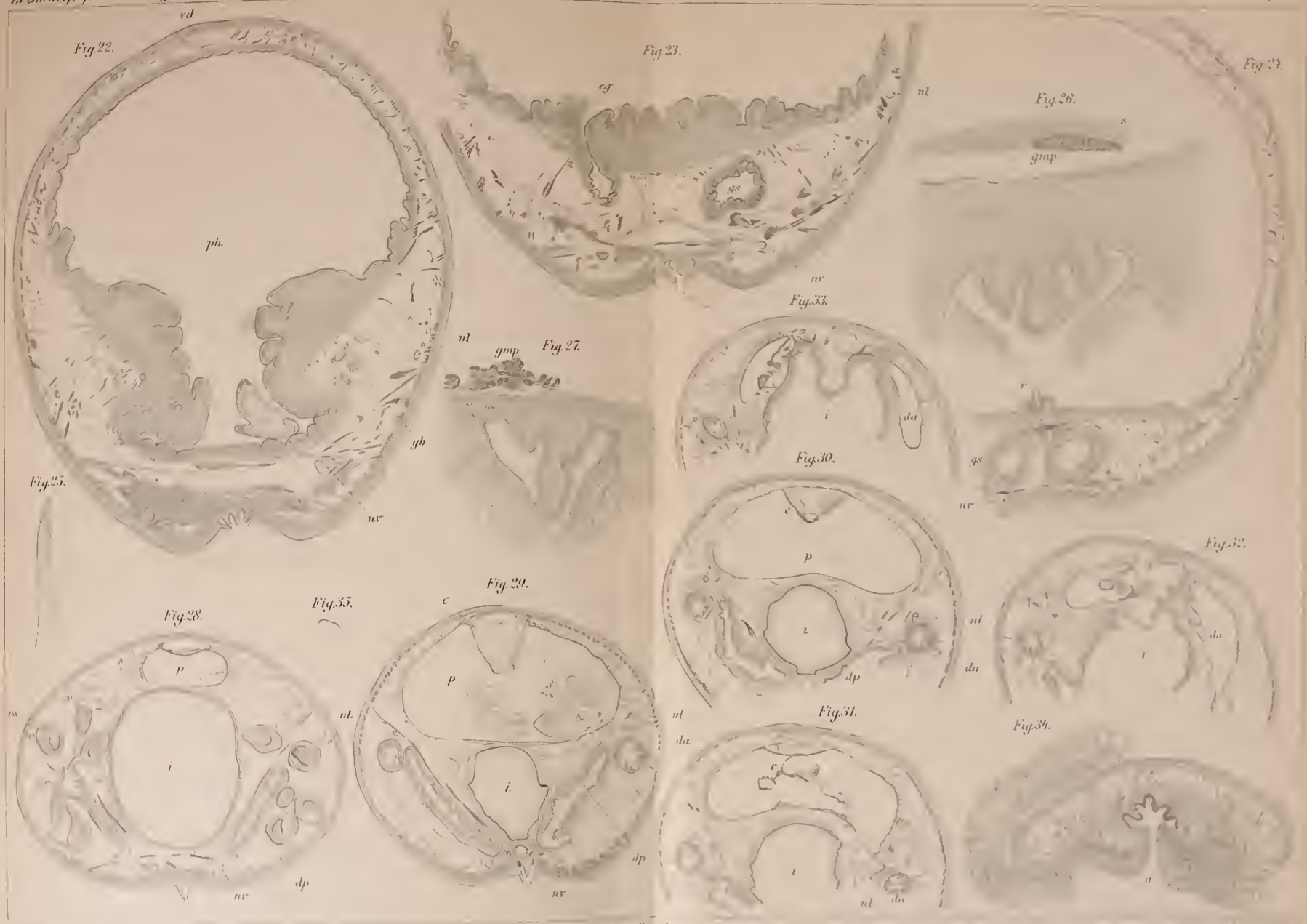
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



nn in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

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



Wilhelm Engelmann

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

Fig. 36.

Fig. 40.

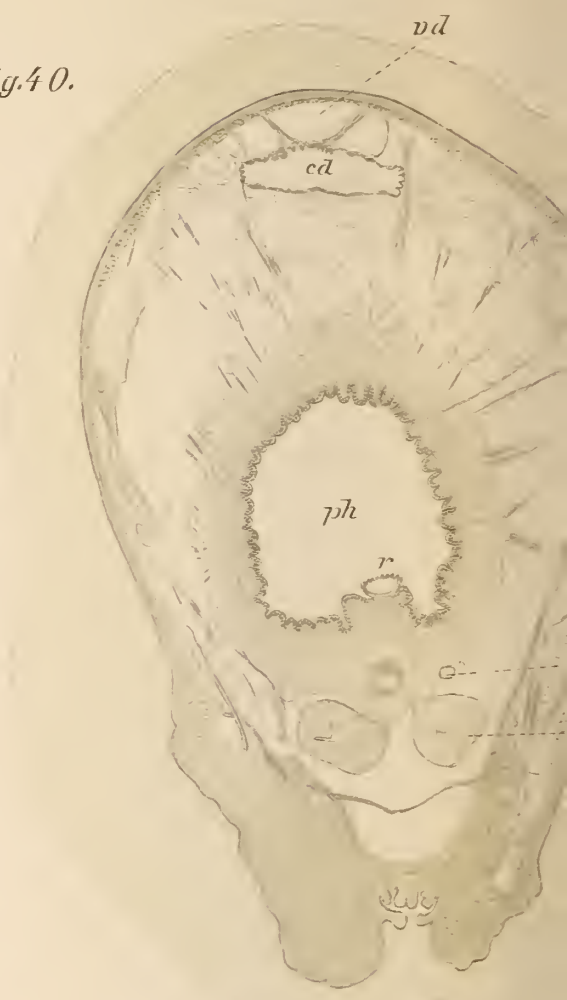


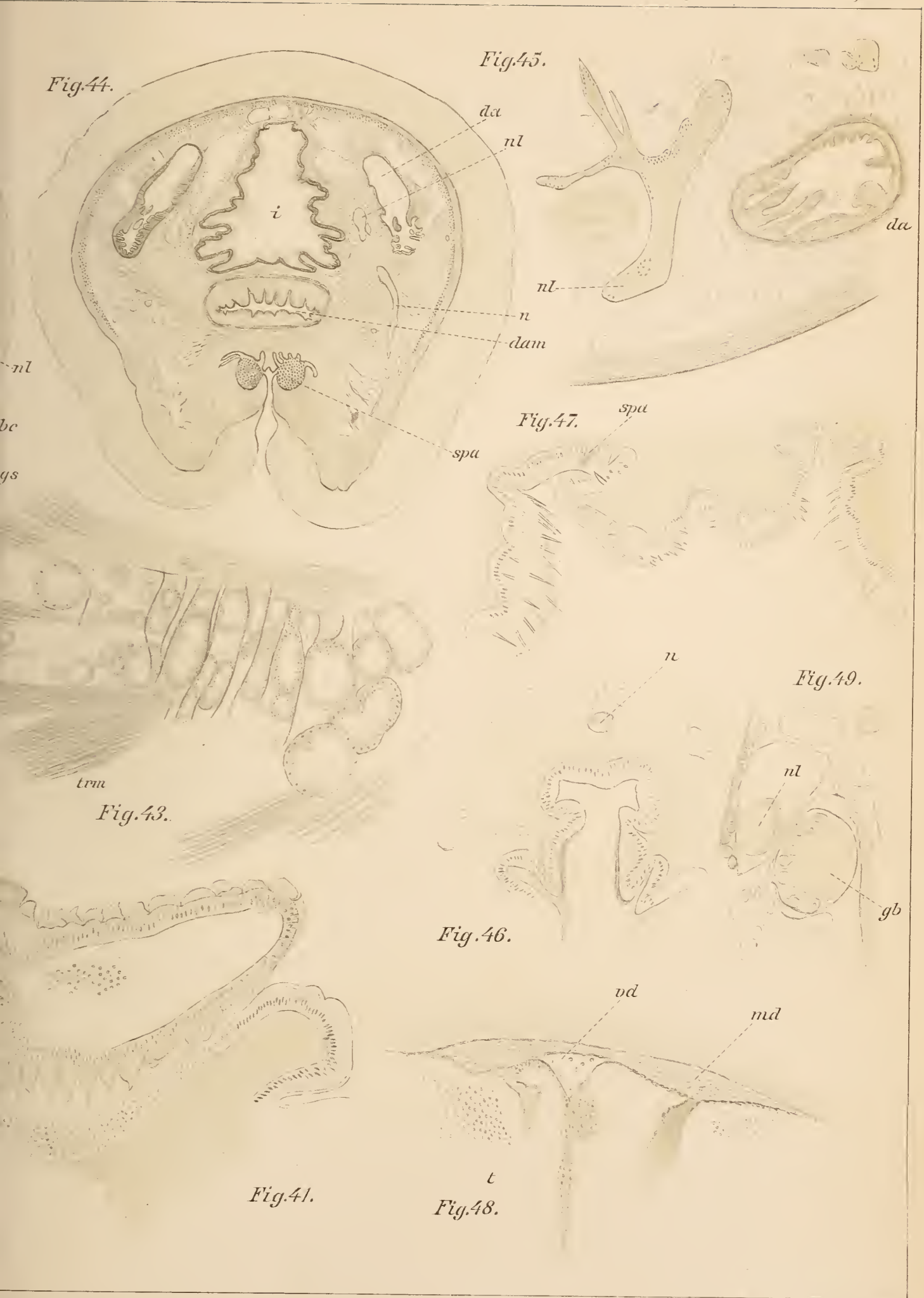
Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 37.

Verlag v. Wilh. F

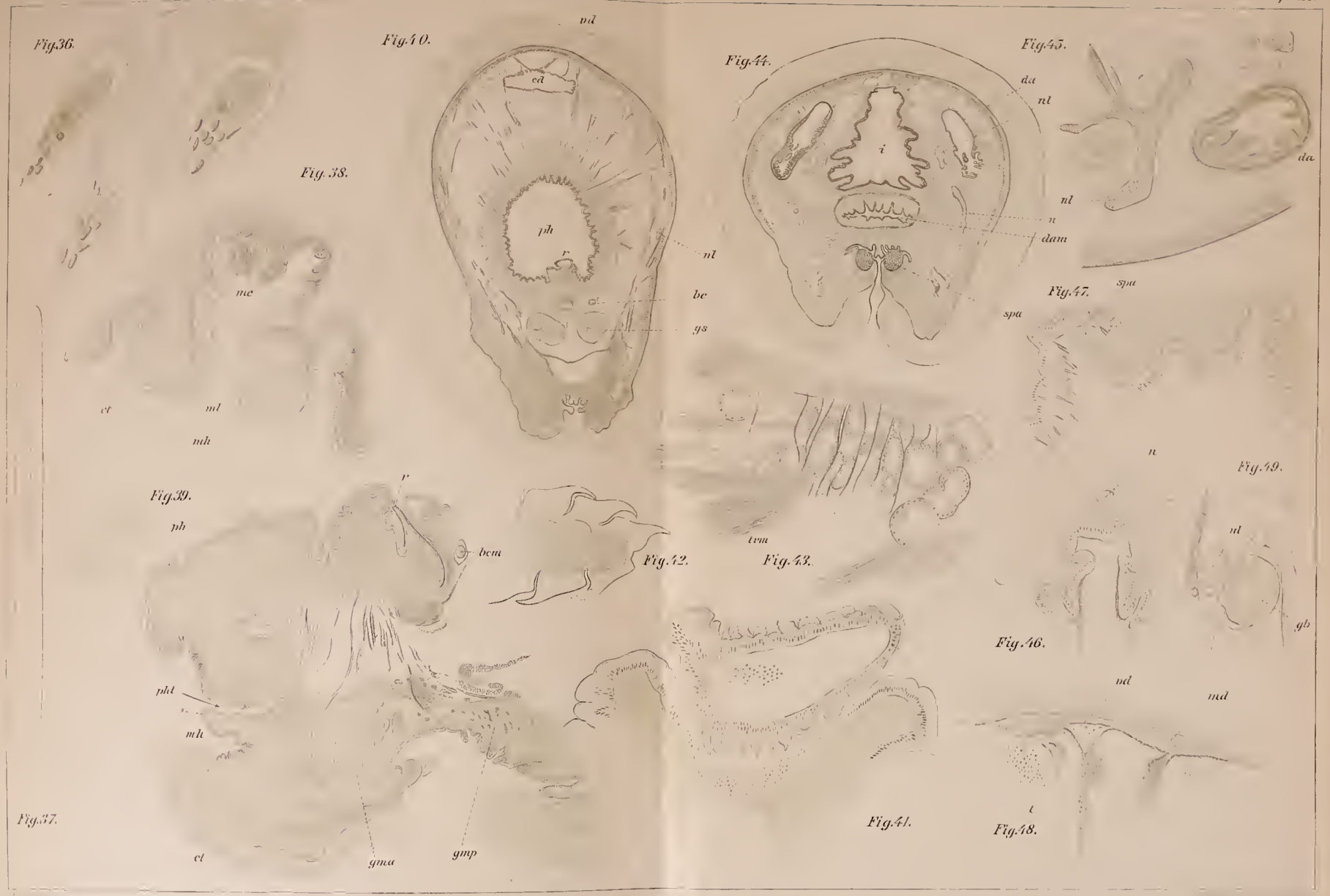
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



n in Leipzig.

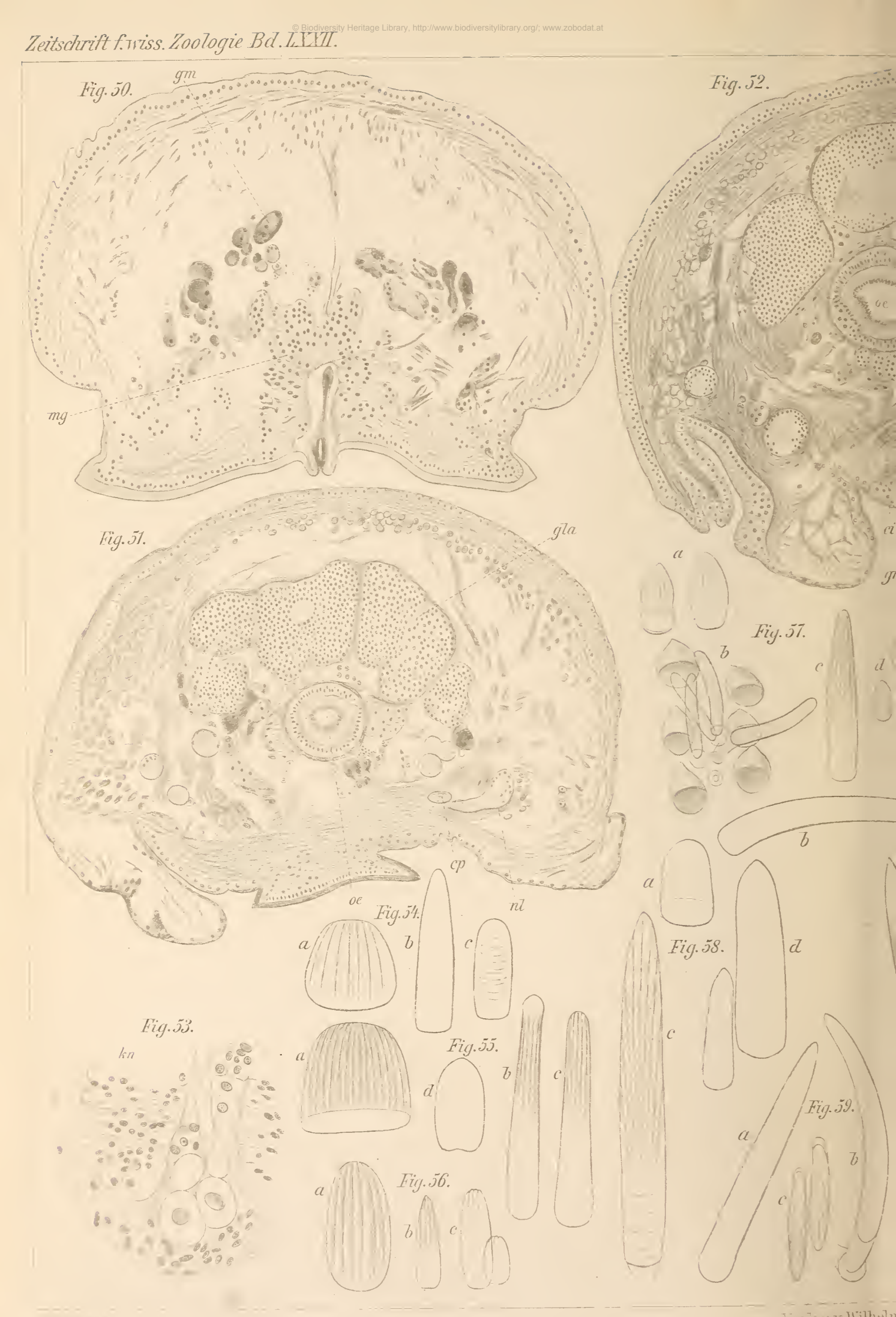
Lith. Anst. v. L. Schmidt, Leipzig.

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

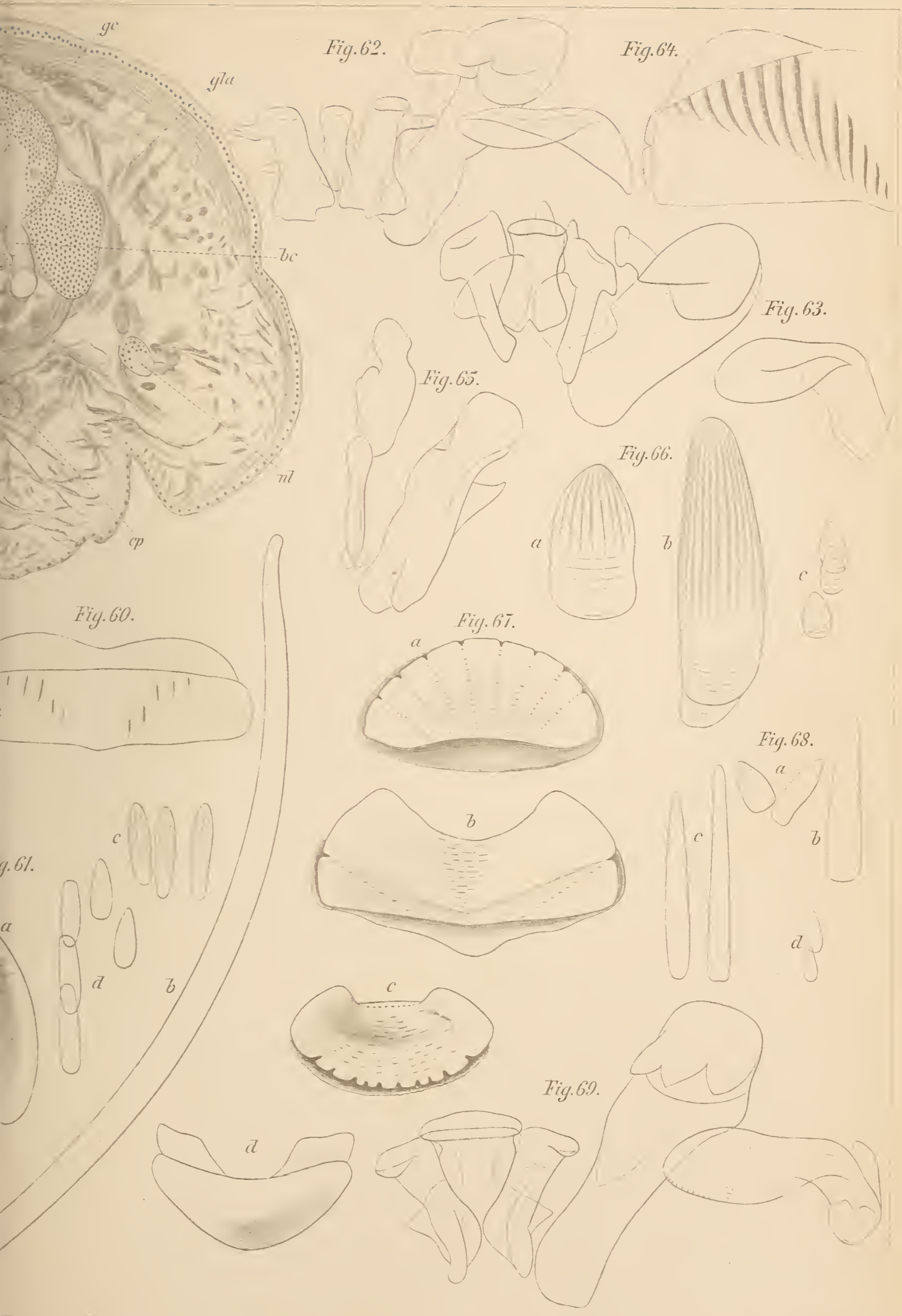


Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

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

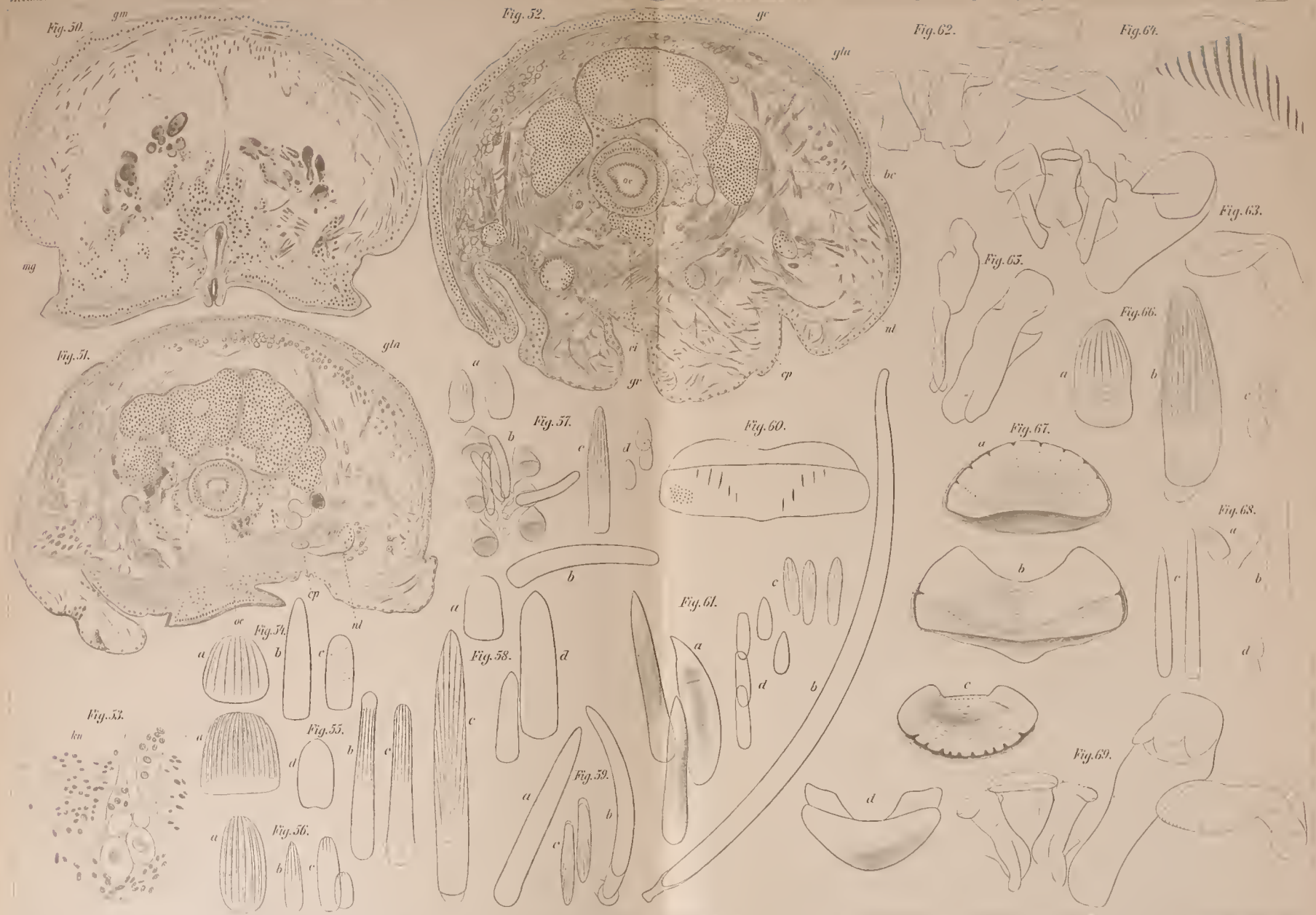


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



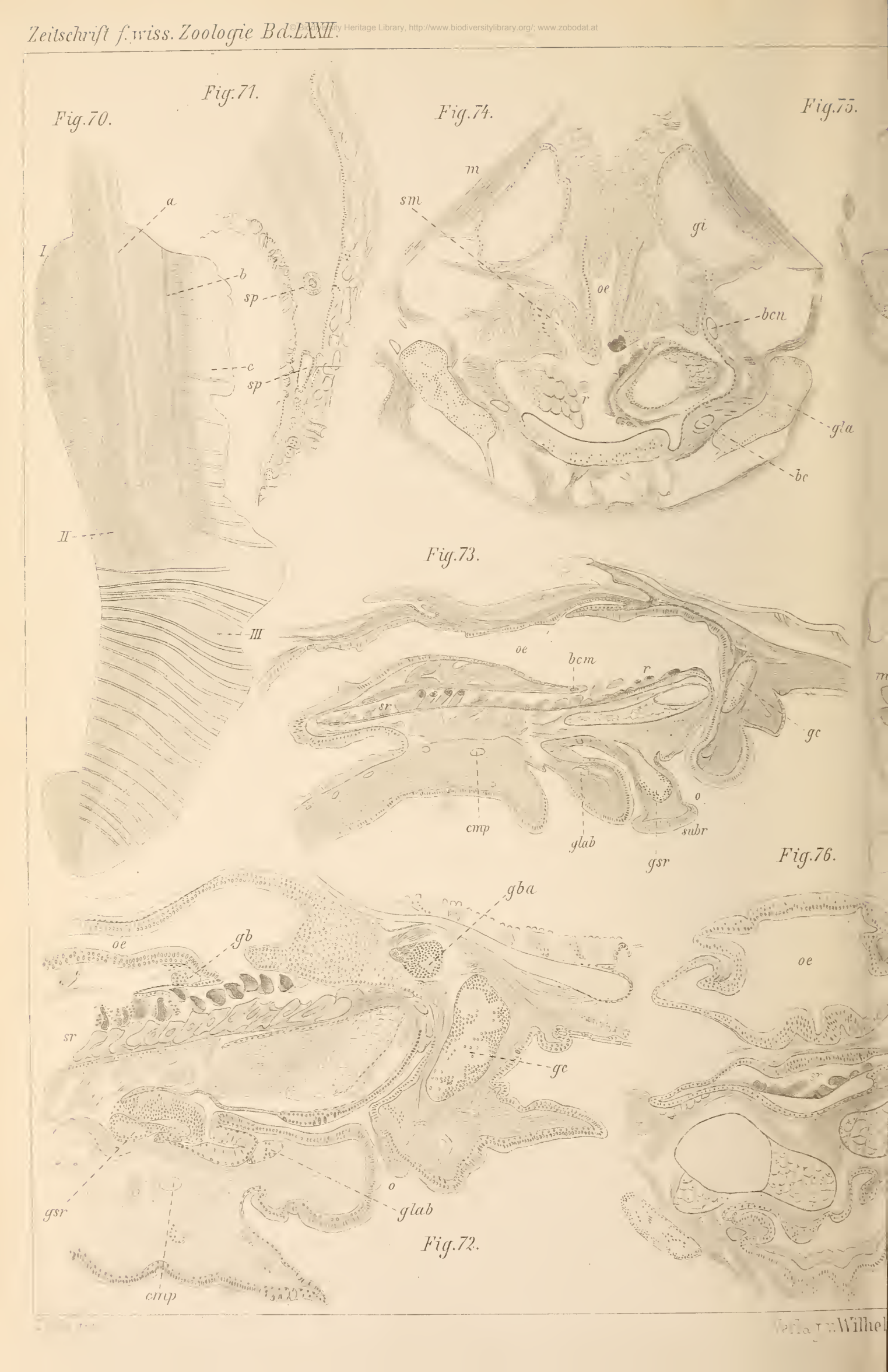
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipz.

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

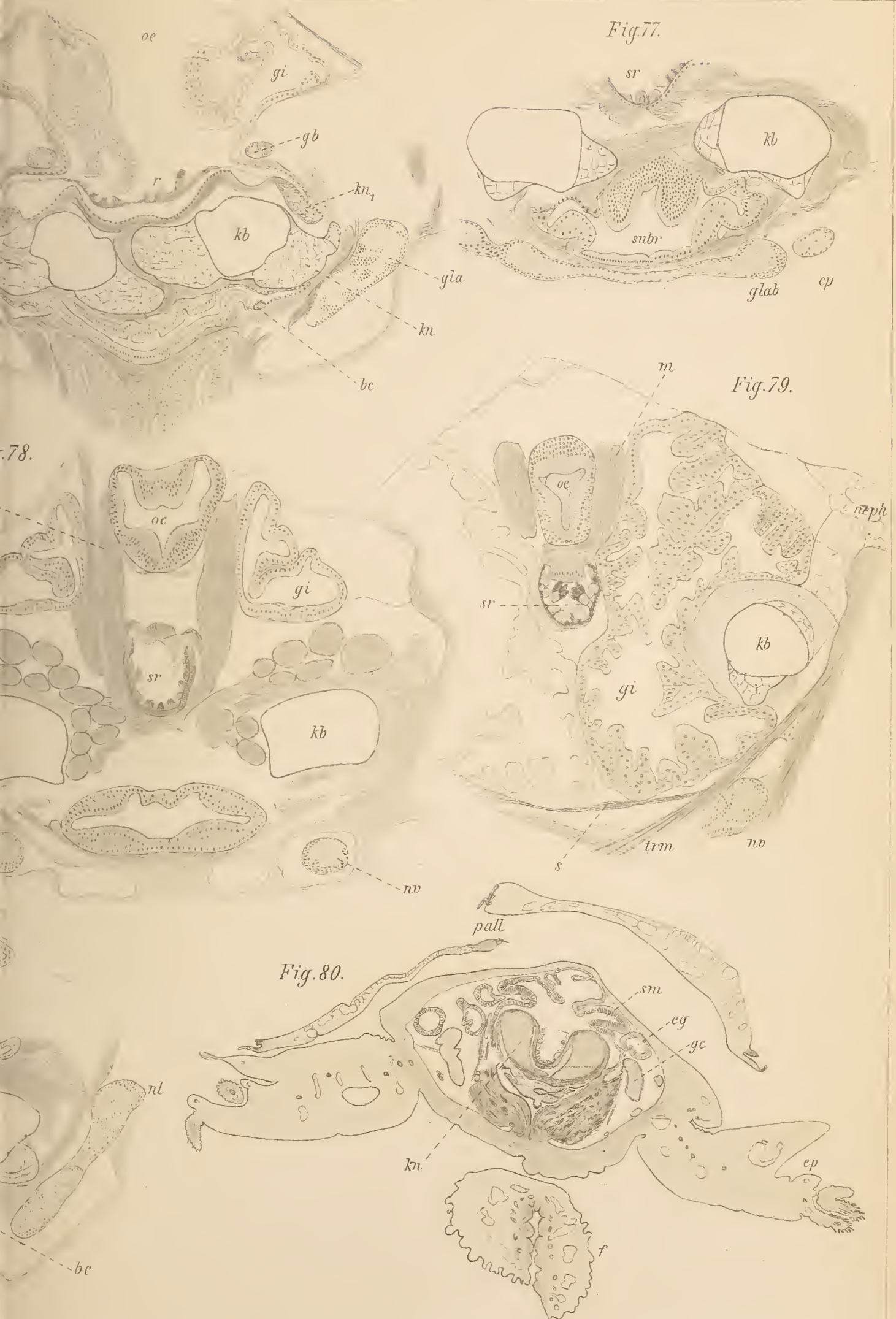


Verlag: Wilhelm Engelmann in Leipzig.

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



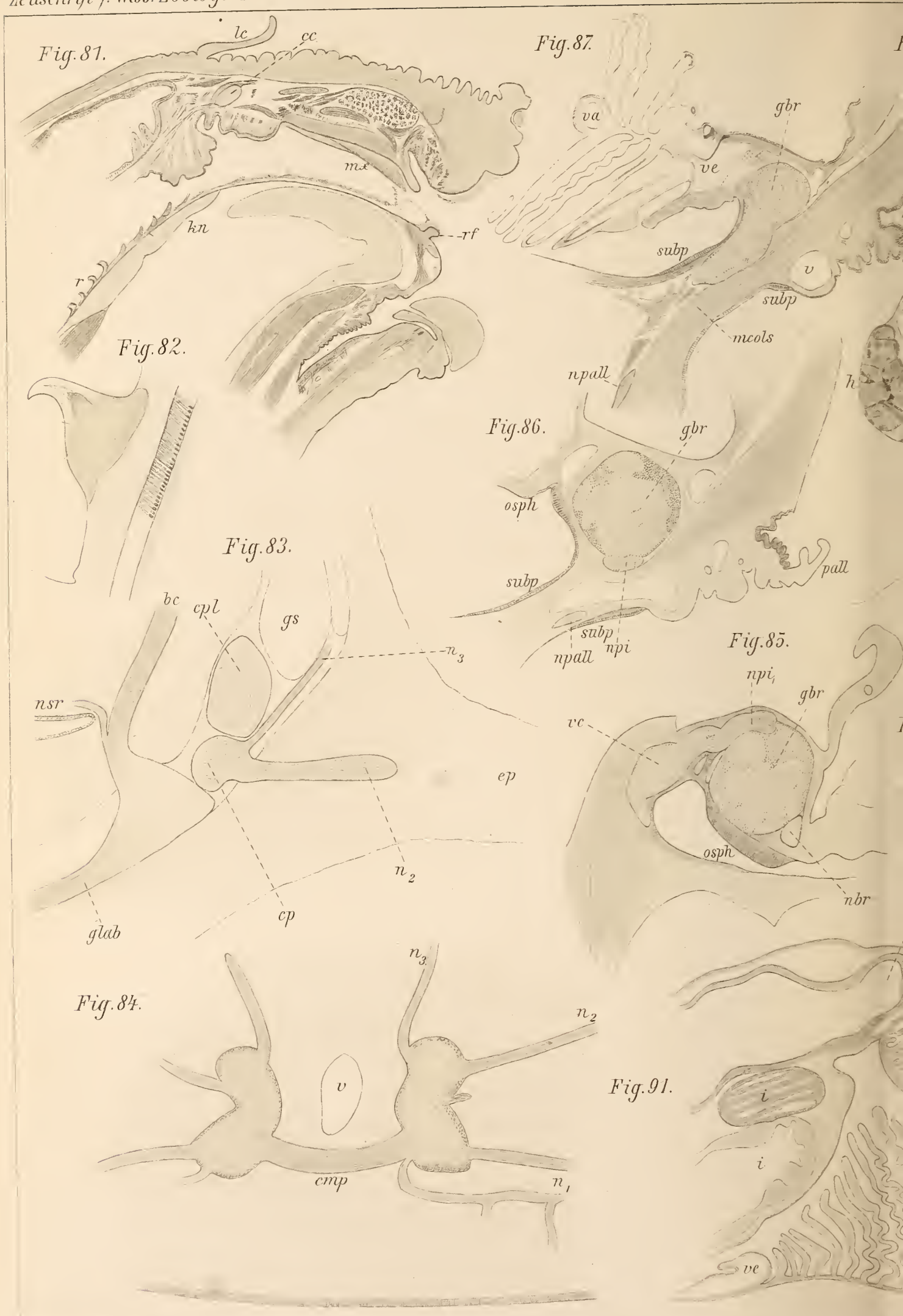
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



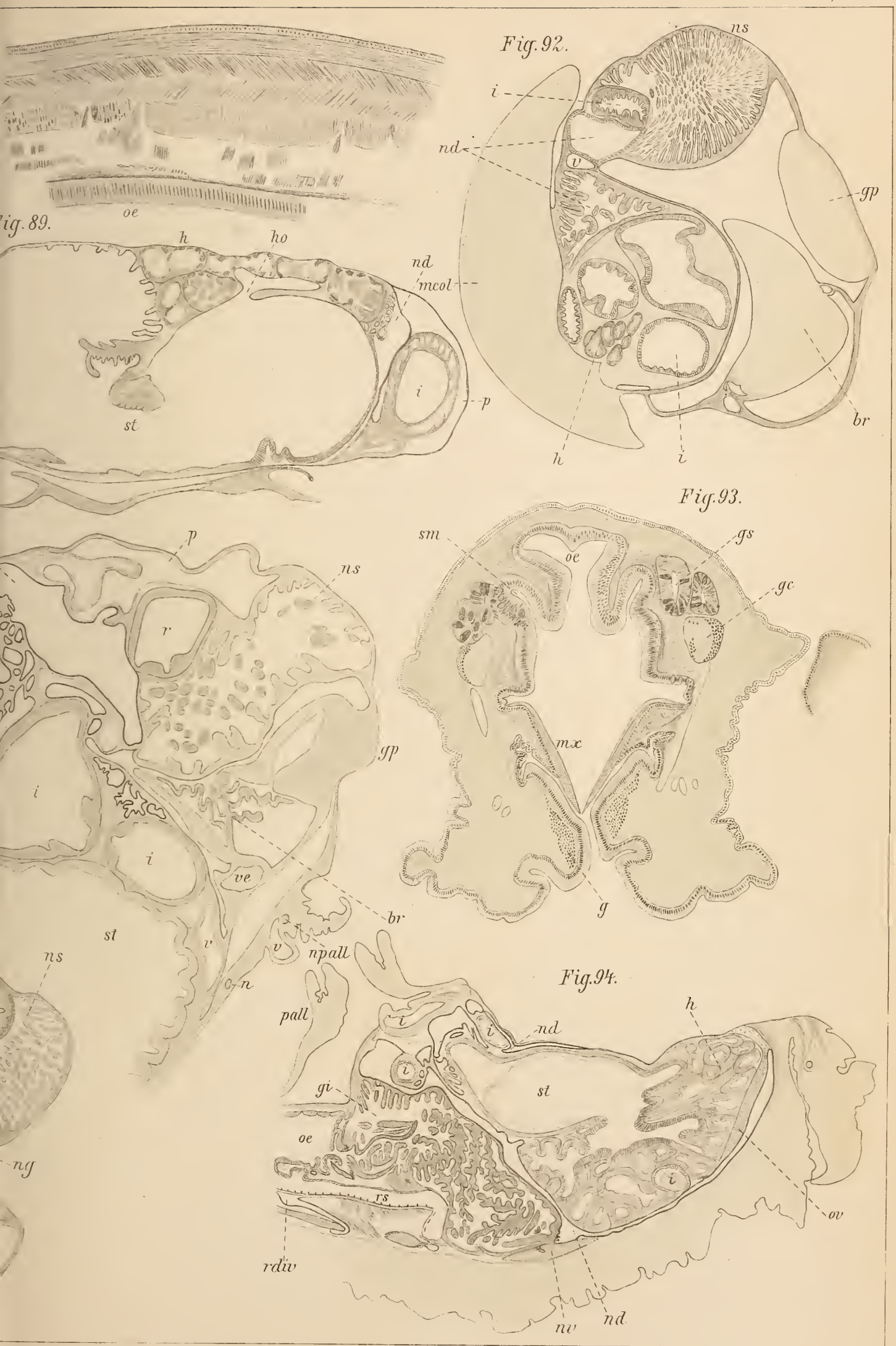
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

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

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



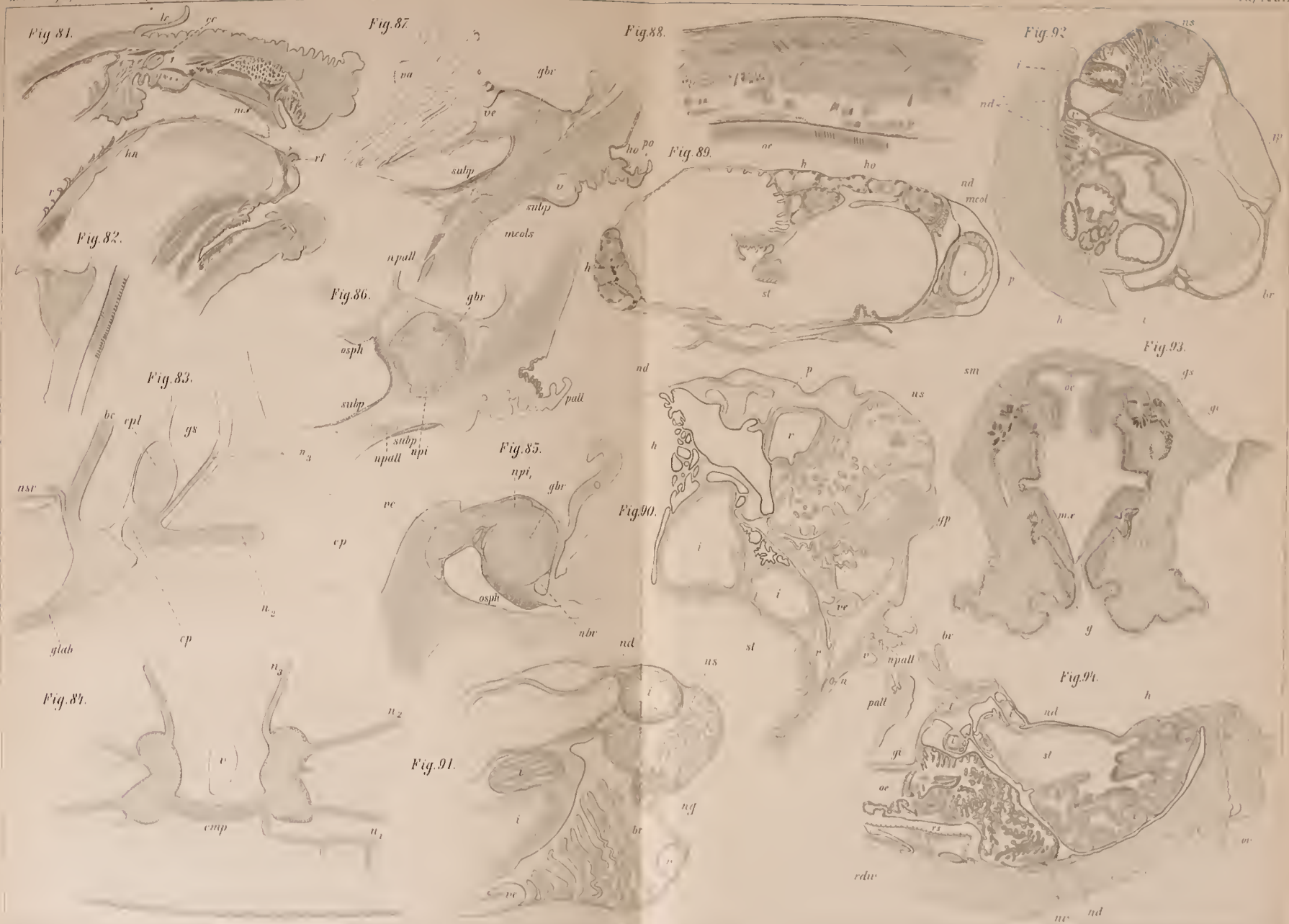
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



...hann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

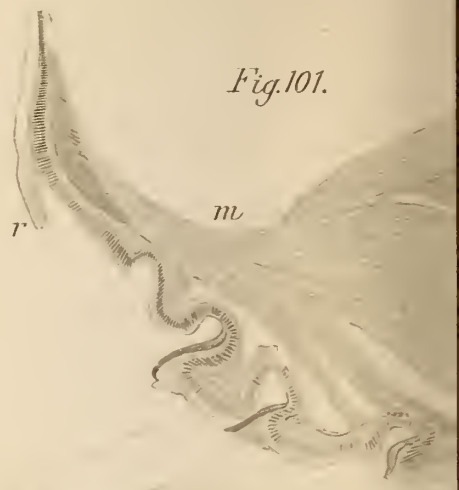
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



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

Fig. 95.

Fig. 101.



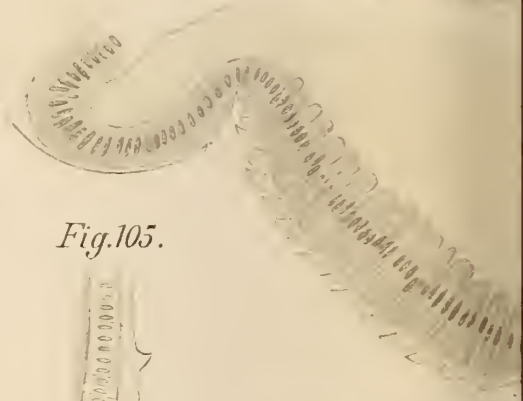


Fig. 105.

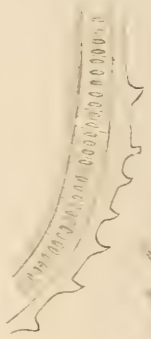


Fig. 96.

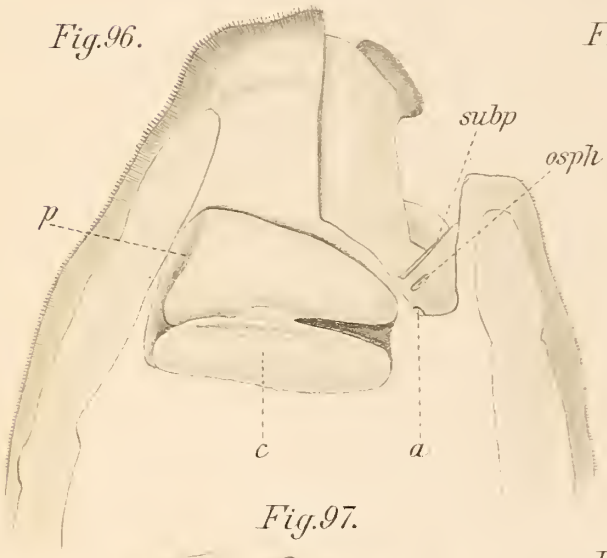


Fig. 99.

Fig. 10

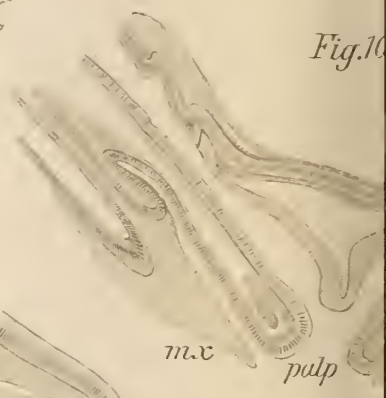


Fig. 108.

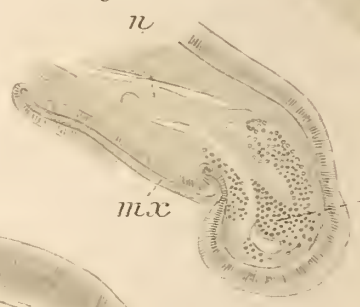


Fig. 97.

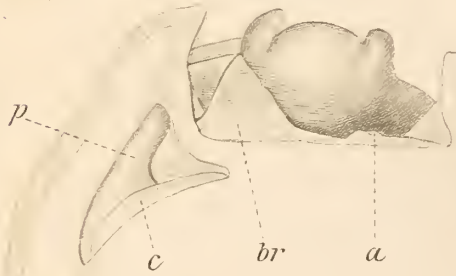


Fig. 104.

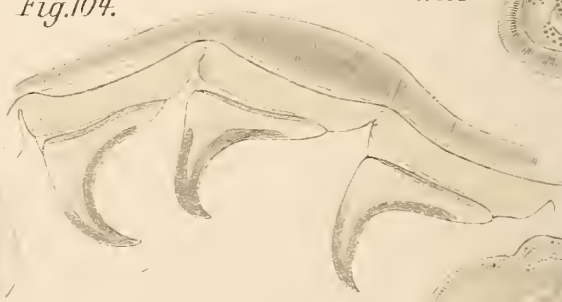


Fig. 107.

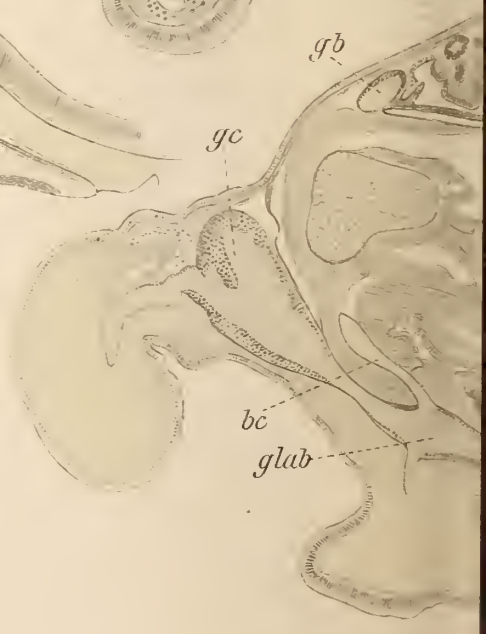


Fig. 98.

Fig. 100.

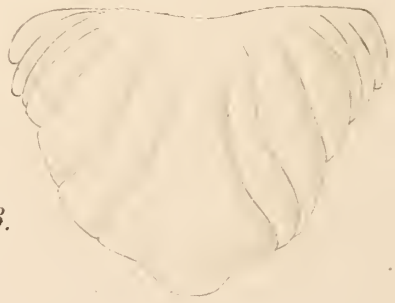


Fig. 103.

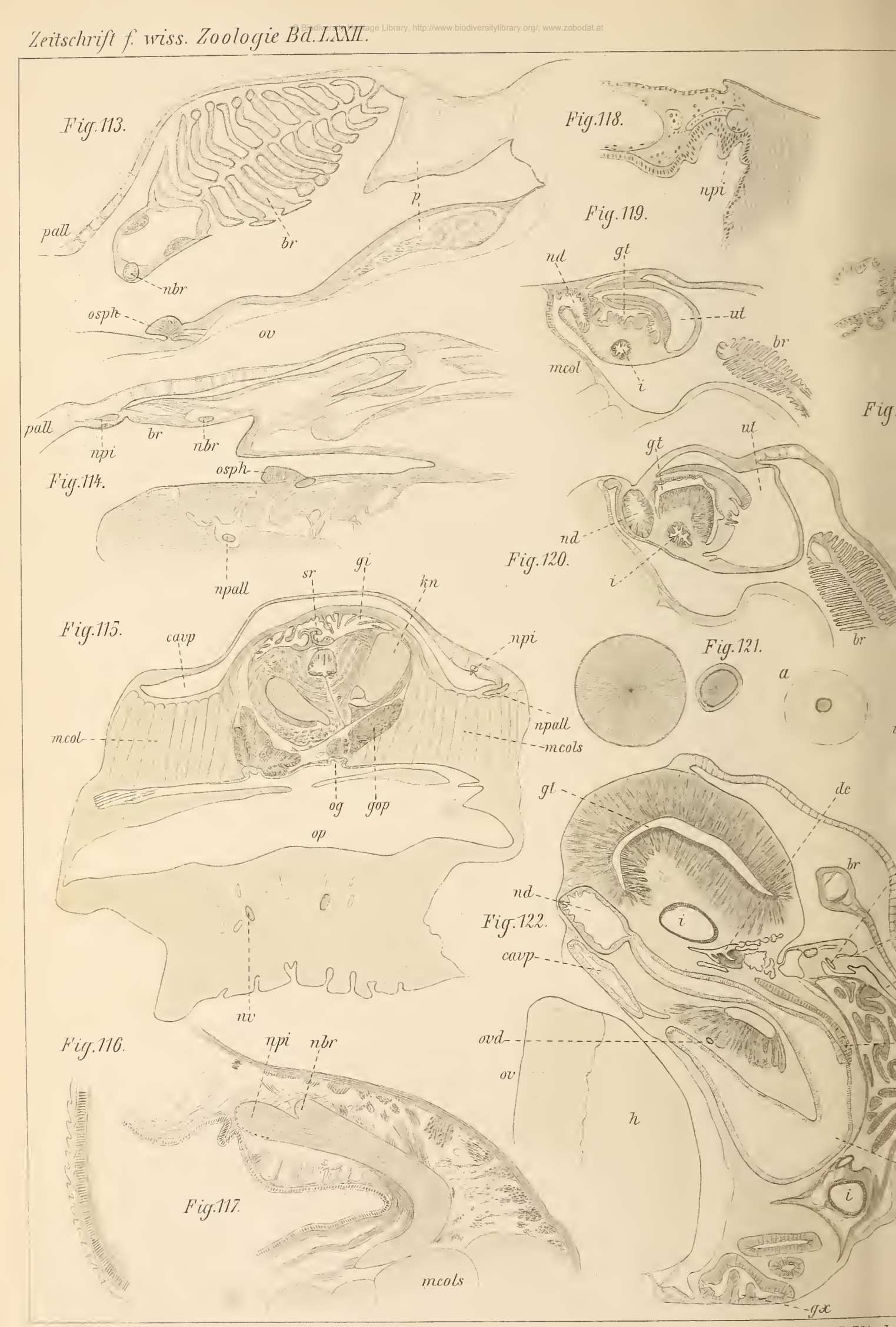
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nann in Leipzig

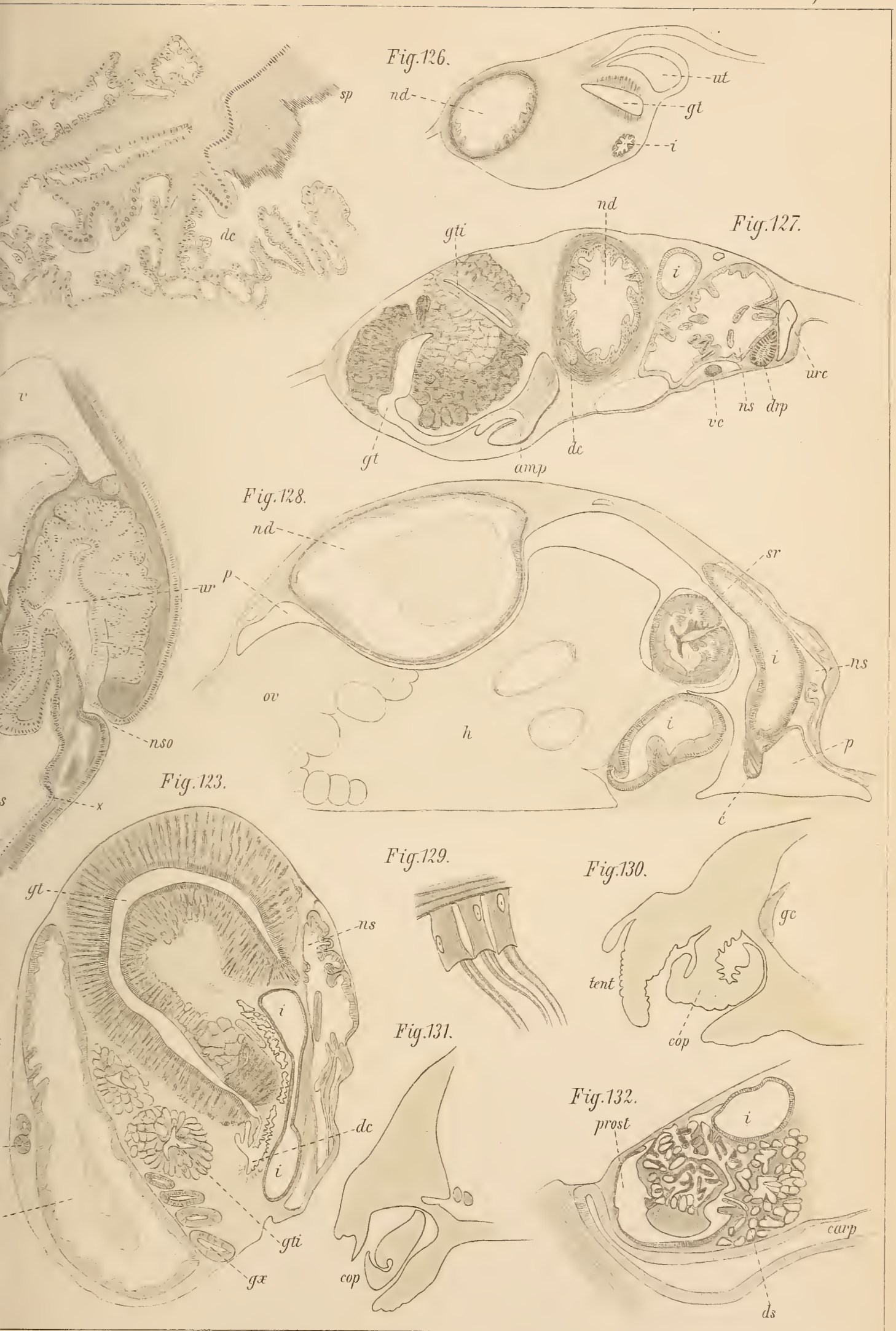
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

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

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



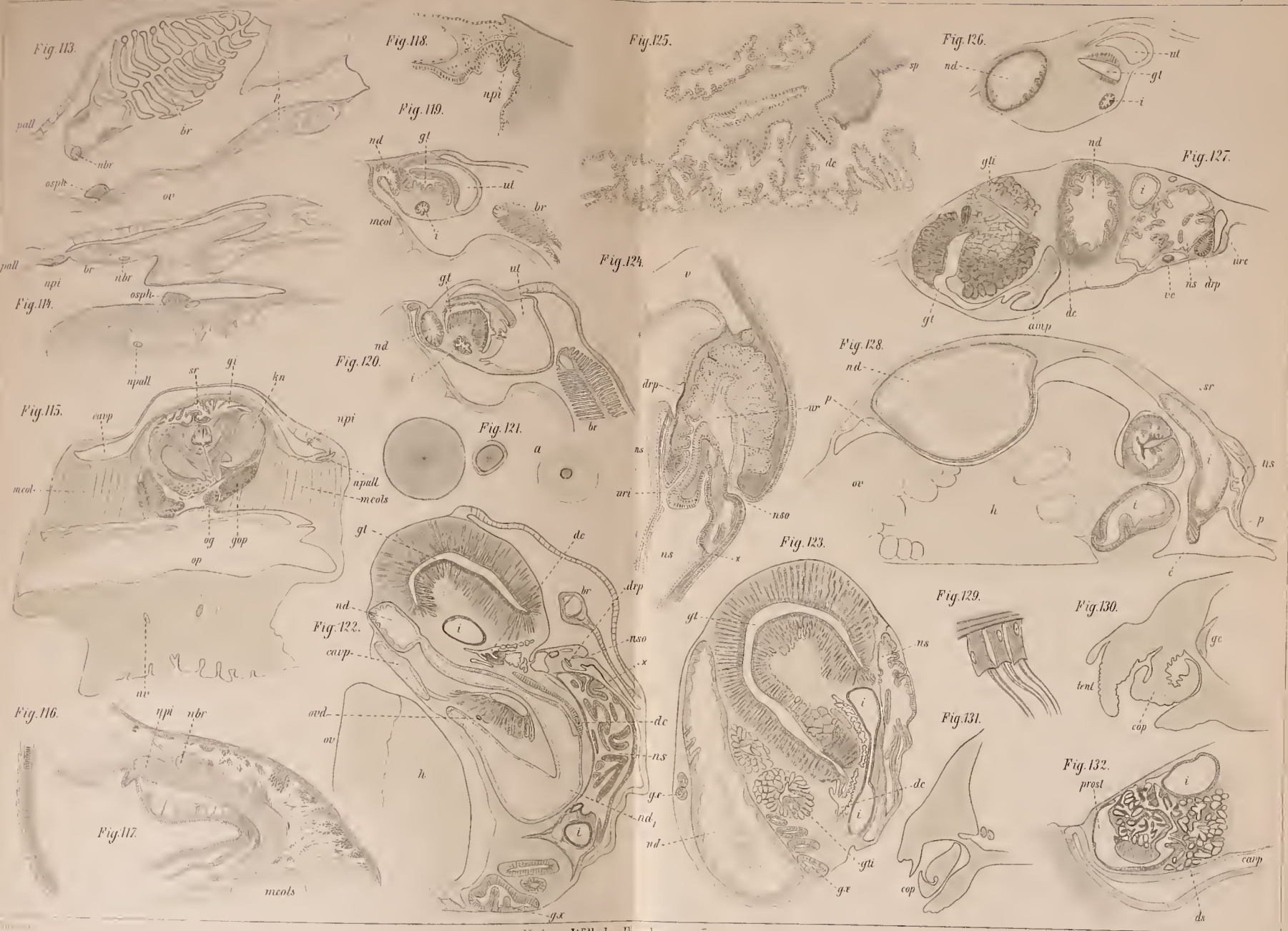
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

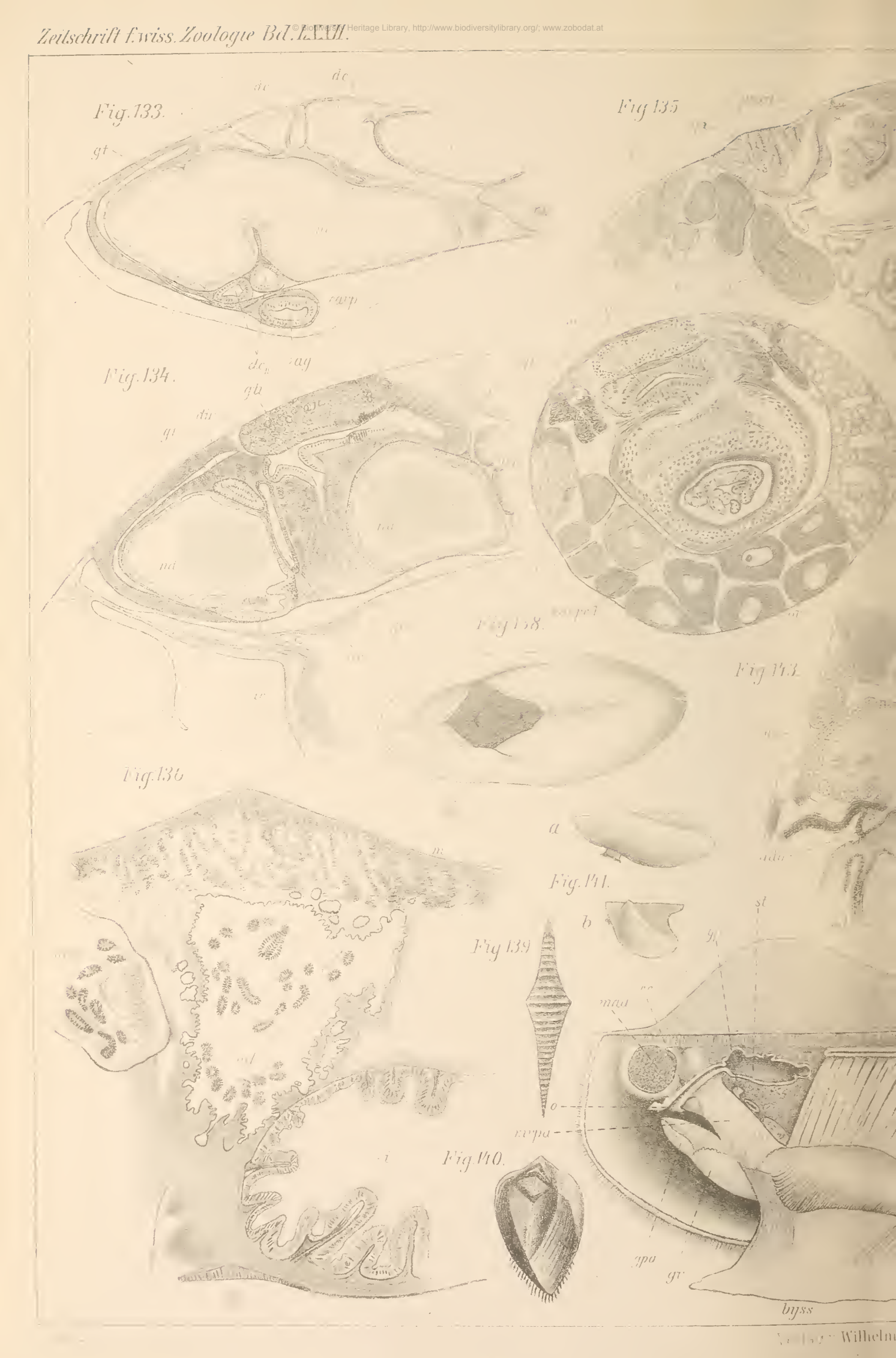
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

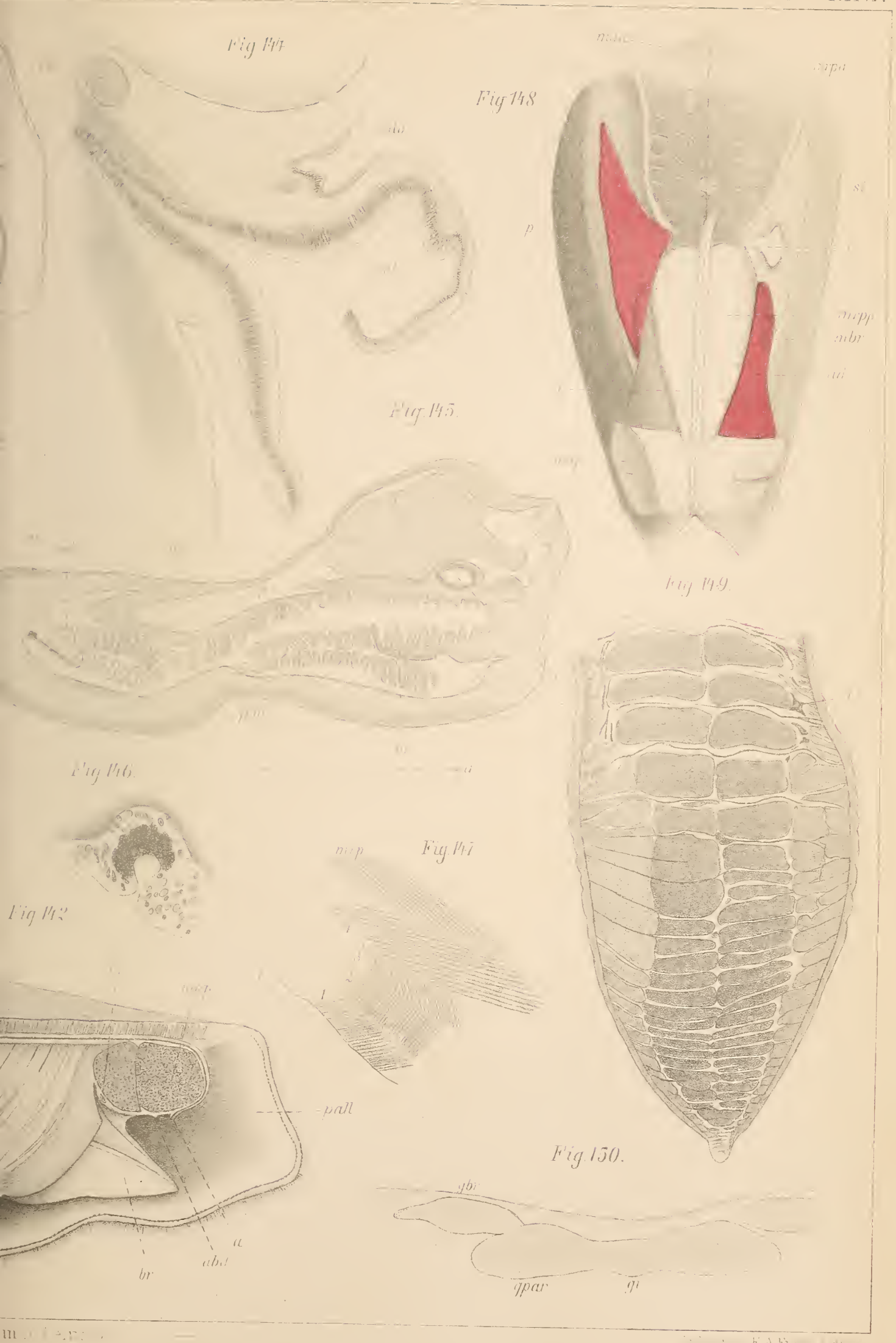
Lith. Anst. v. F. A. Funke Leipzig

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

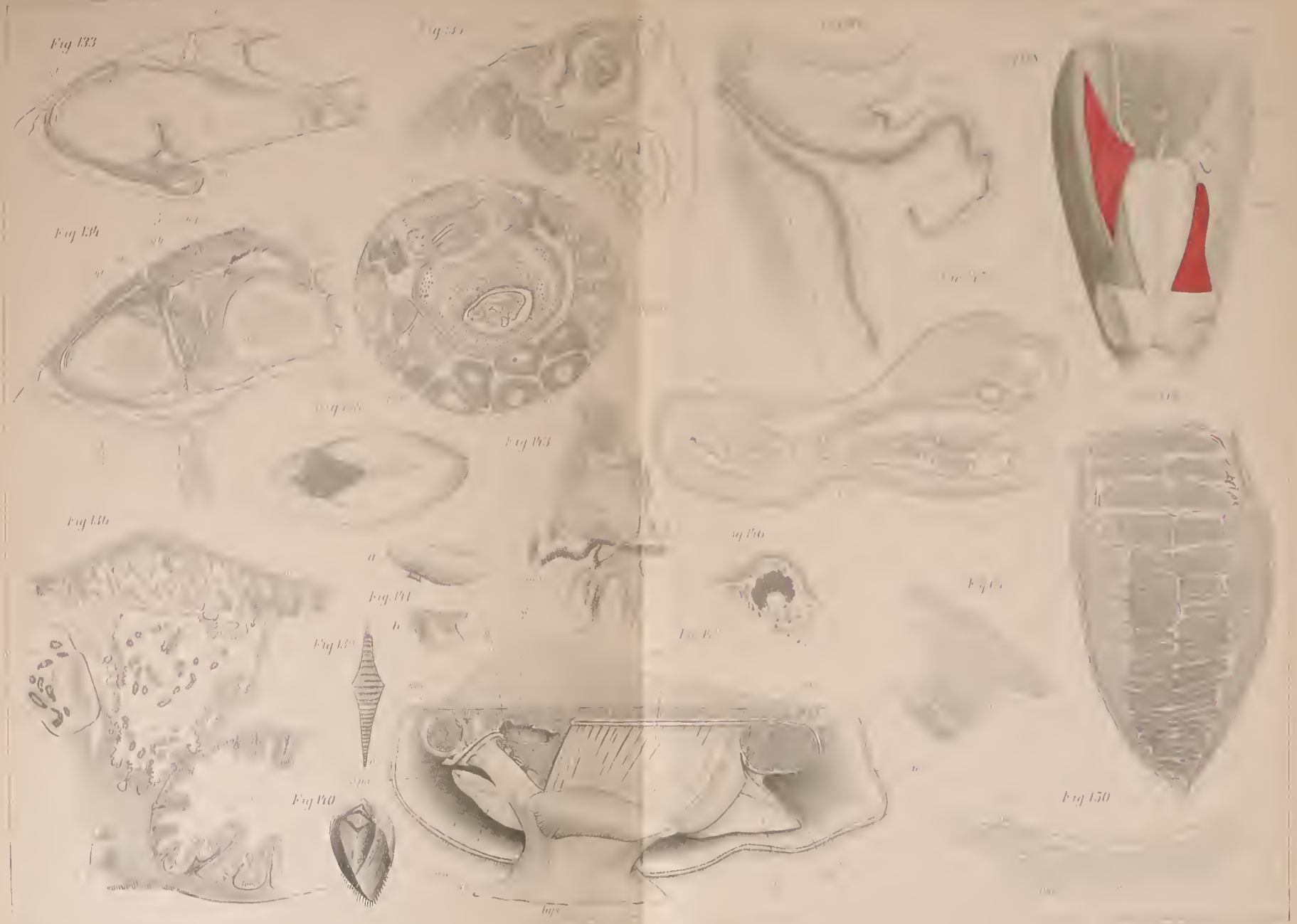


Verlag von Wilhelm

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



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



Wilhelm Engelmann

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

Fig. 151.

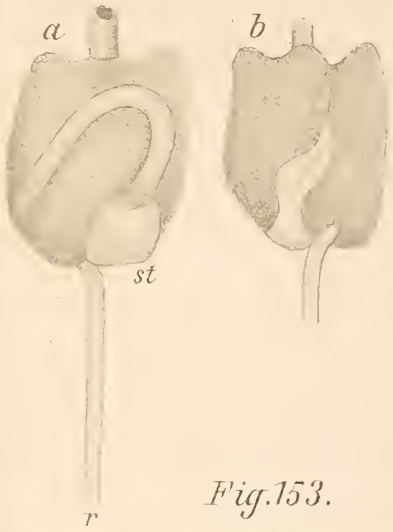


Fig. 152.

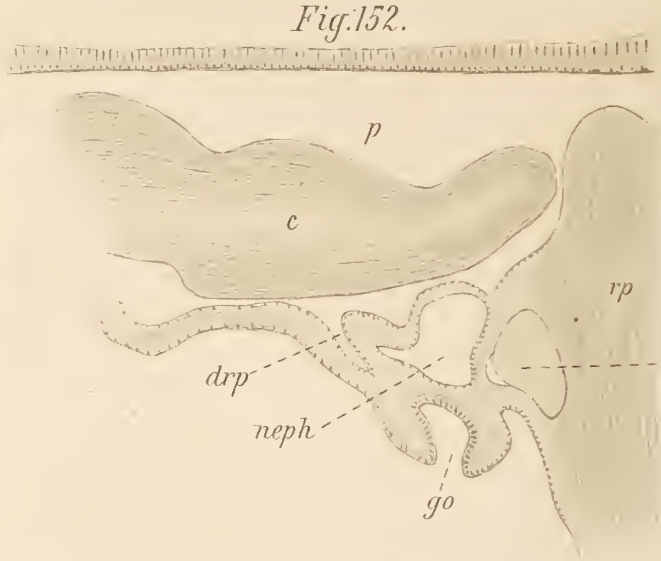


Fig. 158.

Fig. 153.

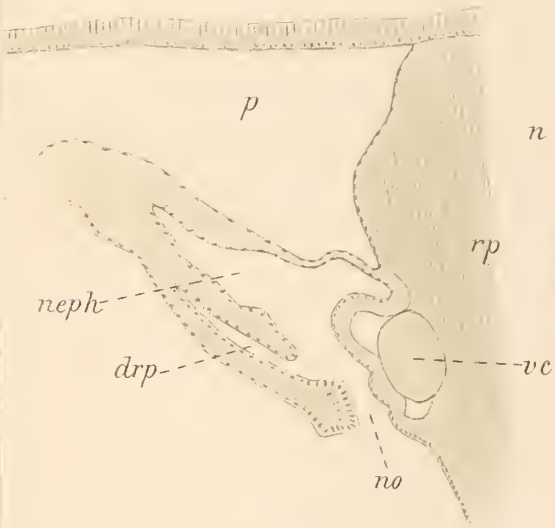


Fig. 156.

Fig. 159.

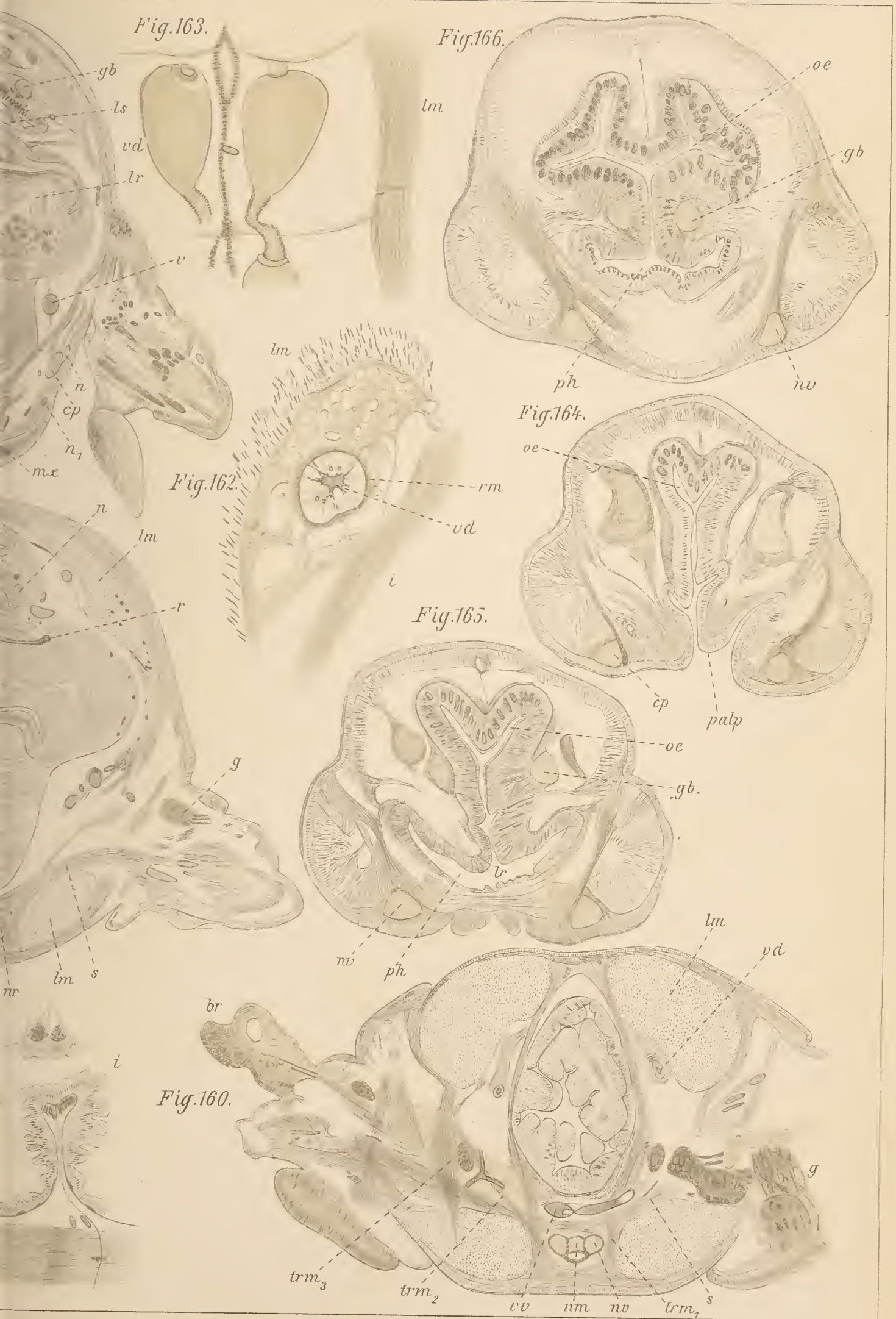
Fig. 154.

Fig. 157.

Fig. 161.

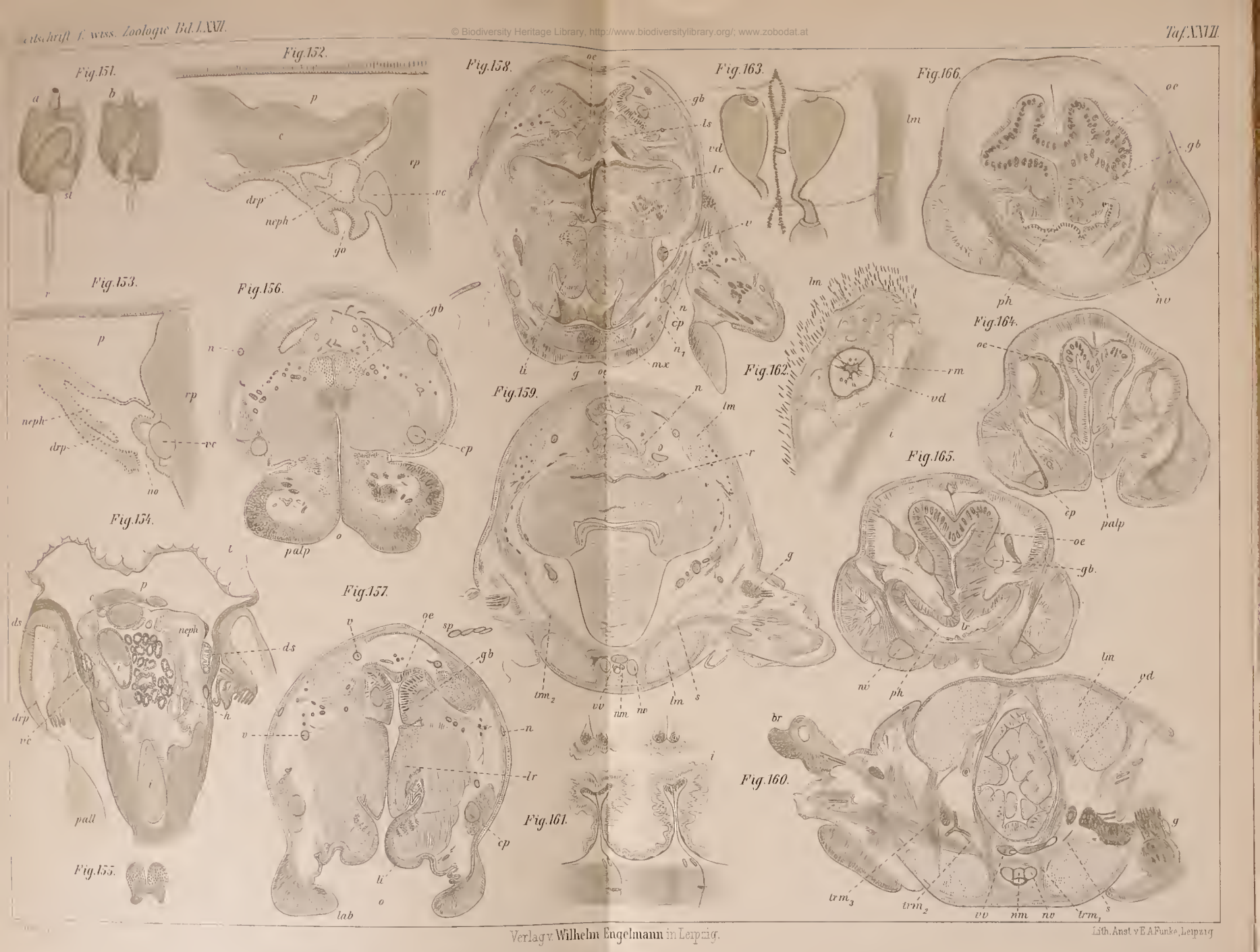
Fig. 155.

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



Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

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



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig