

# Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. **Eugen Korschelt** in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

XLI. Band.

25. Februar 1913.

Nr. 8.

## Inhalt:

### I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. **Merker**, Nervenkreuzungen als Folgen einer ehemaligen Chistoneurie bei den pulmonaten Gastropoden und die zweifache Art ihrer Rückbildung. (Mit 13 Figuren.) S. 337.
2. **Enderlein**, Beiträge zur Kenntnis der Copeognathen. I, II. S. 354.
3. **Sefve**, Über die Bezeichnung Kowalewsky »inadaptive und adaptive Reduktion« und den von O. Abel vorgeschlagenen Ausdruck »fehlgeschlagene Anpassung«. S. 360.
4. **Kudo**, Eine neue Methode die Sporen von *Nosema bombycis* Nägeli mit ihren ausgeschnellten Polfäden dauerhaft zu präparieren und deren Länge genauer zu bestimmen. S. 368.

5. **Fahrenholz**, Fetoparasiten und Abstammungslehre. S. 371.

### II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

1. **Brunnthaler**, Über die toxischen Wirkungen des Formaldehydes. S. 374.
2. **Poche**, Über den Ursprung des liberum veto in der Nomenklaturkommission und das von Herrn Stiles bei der Zustandebringung der Gutachten («Opinions») dieser angewandte Verfahren. S. 377.
- 3 und 4. **Deutsche Zoologische Gesellschaft**. S. 380 und 381.
5. **Linnean Society of New South Wales**. S. 383.

## I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

### 1. Nervenkreuzungen als Folgen einer ehemaligen Chistoneurie bei den pulmonaten Gastropoden und die zweifache Art ihrer Rückbildung.

Von Ernst Merker, cand. rer. nat., Zool. Institut, Gießen.

(Mit 13 Figuren.)

eingeg. 22. November 1912.

Das Nervensystem der meisten Pulmonaten ist ausgezeichnet durch die konzentrische Anordnung der Ganglienknoten im Kopfe dieser Tiere. Lange Zeit konnte man sich das Zustandekommen dieser Komplexe nicht erklären. Erst das Auffinden einer Pulmonatenform mit typisch ausgebildeter Chistoneurie hat die unvermittelte Stellung der übrigen Lungenschnecken wesentlich weniger schroff gemacht. Durch die Übergangsform *Chilina* ist eine Brücke geschlagen zu den Prosobranchiern, und heute ist man allgemein der Ansicht, daß die Pulmonaten prosobranchierartige Vorfahren hatten. Damit aber, daß man erkannte, daß hier die Chistoneurie der Prosobranchier sich zu dem äußerst kompakten Gangliensystem der Pulmonaten umgebildet hat, war man noch nicht orientiert über die Art, auf welche die Nervenkreuzung zum Verschwinden gebracht wurde. Es sind zwei Annahmen möglich, die auch

beide ihre Vertreter gefunden haben: Einmal kann die Kreuzung auf dieselbe Weise verschwinden, auf die sie entstanden ist; nämlich dadurch, daß der Eingeweidesack durch eine Rückdrehung seine ursprünglich vorhandene Torsion rückgängig macht und damit auch die Ursache der Connectivüberkreuzung aufhebt. Dabei würden Formen entstanden sein, die sich ebenso wie die amphineuren Vorfahren der Schnecken ohne jede Torsion des Eingeweidesackes entwickelt hätten. In Lang-Hescheler lesen wir folgendes: »Der Prozeß der Detorsion, wie wir ihn bei den Opisthobranchiern beobachtet haben, hat hierbei« — *Chilina* ist gemeint — »bereits begonnen und ist bei allen andern Pulmonaten durchgeführt, so daß sie wieder ein sekundär-symmetrisches Nervensystem ohne Kreuzung der Visceralconnective aufweisen<sup>1</sup>.« Die andre Auffassung vertritt Naef. Man findet in seiner Arbeit von 1911 folgendes: »Bei den Pulmonaten kommt es — zu einer Konzentration der Hauptganglien im Kopfabschnitt. Dabei wandern die Parietalganglien, unter Verkürzung der verbindenden Connective sozusagen diesen entlang nach vorn, zu den ruhenden Pleuralganglien, wobei die Chiastoneurie natürlich zerstört wird. Dies ist der Fall, sobald die Parietalganglien die Kreuzungsstelle überschreiten. Schließlich nähern sich dieselben den Pleuralganglien vollkommen und gehen mit denselben sogar eine mehr oder weniger innige Verschmelzung ein<sup>2</sup>.« Nach Naef erreicht also die einfache Schrumpfung der Connective dasselbe, wofür man nach der erst aufgeführten Ansicht die Detorsion — also ein Zurückdrehen des Pallialkomplexes — in Anspruch nehmen muß.

Die Lage und die Form des Eingeweidesackes der Pulmonaten ist aber, wie Naef betont, durchaus die gleiche, wie bei den Prosobranchiern. Man kann daher unmöglich annehmen, der Eingeweidesack der Pulmonaten sei zurückgedreht, insbesondere so weit zurückgedreht, daß es zu einer Auflösung der Chiastoneurie kommen könne. »Wer sich davon überzeugen will (fährt Naef fort)<sup>3</sup>, der vergleiche nur *Helix* mit *Paludina*; sowohl in der äußeren Gestalt, als auch in den allgemeinen Lagebeziehungen der Organe ist eine prinzipielle Übereinstimmung zu konstatieren. Andre Typen erlauben einen Vergleich mit entsprechenden der Prosobranchier; einige besitzen noch wohlausgebildete Kiemen. Auch die Erscheinungen der Regulation sind dieselben, und an der Ableitung der Pulmonaten von typischen monotocarden Prosobranchiern kann kein begründeter Zweifel bestehen (man

<sup>1</sup> Aus Lang-Hescheler, Mollusca. S. 221.

<sup>2</sup> Aus Naef, Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. S. 126. Ich habe mir erlaubt, hier und auf den folgenden Seiten bei Zitaten die Stellen, auf die es mir besonders ankommt, gesperrt abdrucken zu lassen.

<sup>3</sup> Naef, Op. cit. S. 127 und 128.

denke an die *Veliger*-Larven primitiver Pulmonaten)«. — »Spuren der ursprünglichen Drehung sind auch bei den typischen Formen, sogar bei den Stylomatophoren, stets deutlich in der Lage der Ganglien. Das rechte liegt immer höher als das linke, und der Anfang des ursprünglich schraubigen Verlaufs der Connective ist bei *Helix* sehr schön zu sehen. Nach Art der Entstehung dieser »Euthyneurie« mußten jetzt die zum Eingeweidessack laufenden Nerven gekreuzt sein, indem dieselben sich in dem Maße verlängern mußten, als die Connective sich verkürzten<sup>4</sup>.« In Fig. 1 ist die Entstehung des symmetrischen Gangliensystems bei den Pulmonaten dargestellt, wie sie nach Naef zu denken ist. Entsprechende Zeichnungen aus der Naef'schen Arbeit haben als Vorlage dafür gedient. Es sei hier

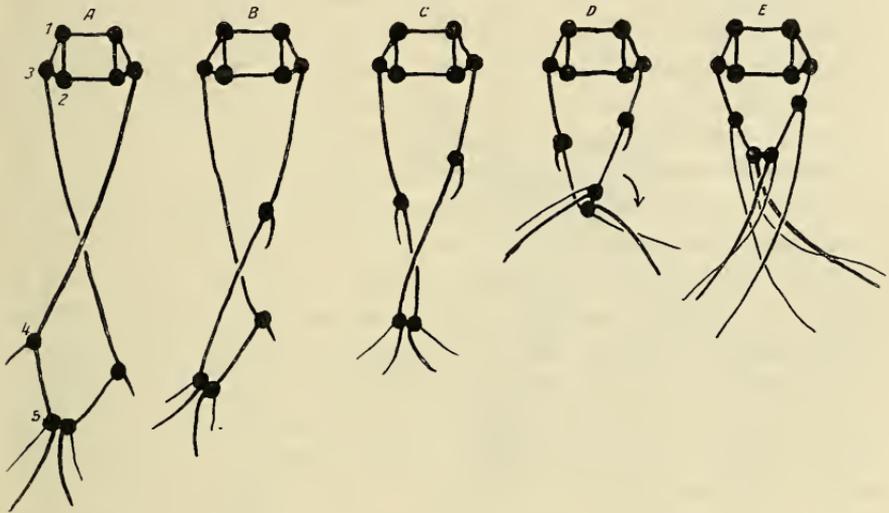


Fig. 1. Auflösung der Chiastoneurie der Pulmonaten. Schem. Mansieht von oben auf das Gangliensystem. Die Figuren sind zum Teil nach Naef. 1 Cerebral-, 2 Pedal-, 3 Pleural-, 4 Parietal-, 5 Visceralganglien. A, Prosobranchier (monotocard); B, *Chilina*; die Parietalganglien wandern so weit nach vorn, daß die Chiastoneurie hinter sie zu liegen kommt. Diese kann nur aufgelöst werden, wenn die Visceralganglien eine Drehung um 180° ausführen (C und D). Die Ursache dieser Drehung, die im letzten Augenblick der Schrumpfung der Connective zu denken ist, wird wohl in der Zugkraft der sich verkürzenden Connective zu suchen sein. Die Überkreuzung der Parietal- und Visceralnerven muß als typisch erachtet werden für die Urpulmonaten.

darauf hingewiesen, daß die Visceralganglien zur Entkreuzung der Connective sozusagen im letzten Augenblick der Konzentration unbedingt eine Drehung ausführen müssen. Dadurch kommt die bisherige Oberseite dieser Ganglien, die mit der der Visceralganglien der Prosobranchier und Opisthobanchier identisch sein muß, nach unten zu liegen. Diese Drehung aber verursacht eine Überkreuzung der Nerven,

<sup>4</sup> Naef, Op. cit. S. 126.

die vom Visceralganglion ausgehen. Ferner zeigt die Fig. 1 das Wandern der Parietalganglien, die dadurch die Connectivkreuzung hinter sich lassen; aber dafür erleiden die Nerven, die aus ihnen ausstrahlen, eine Überkreuzung. Die unmittelbare Ursache dieser Kreuzung ist eine andre als die der Visceralnerven, obwohl beide als Folgen der Auflösung der Chiastoneurie für die Pulmonaten typisch sein müßten, wenn der von Naef angenommene Entwicklungsmodus stattgefunden hat. Denn nur bei einer Schrumpfung der gekreuzten Connective gelangten die Parietalganglien auf die andre Seite, ohne daß die Innervationsgebiete mitwanderten. Bei einer Detorsion dagegen würde sich das Ganglion mitsamt dem dazugehörigen Innervationsbezirk auf die entgegengesetzte Seite verlagern. Eine periphere Überkreuzung könnte also hierbei nicht entstehen. Wenn somit Überkreuzungen der von der Visceralschlinge ausgehenden Nerven gefunden werden, so haben wir darin einen Beweis für die Naef'sche Ansicht zu erblicken. Es werden sich genügend Tatsachen anführen lassen, die geeignet sind, diese über den Rang einer Hypothese zu erheben. Das ist jedoch nicht das einzige Ziel dieser Untersuchung; weiter hat noch die Frage vorgelegen, welcher Art wohl die Prozesse gewesen sind, die die Überkreuzung der Nerven nach Aufhebung der Chiastoneurie haben allmählich verschwinden lassen. Für die Nerven des Visceralganglions mußte man nach den bisher gegebenen Darstellungen vermuten, daß die Kreuzung der Nerven dadurch aufgelöst worden ist, daß die betreffenden Einstrahlungscentren sich in dem Ganglion übereinander hinweggeschoben haben. Ist das wirklich der Fall, so bleibt noch festzustellen, wie die Parietalnerven zu ihrem ungekreuzten Verlauf gelangt sind; denn ein Austauschen der Nervenkerne durch das dazwischengelegene Visceralganglion hindurch, ist kaum anzunehmen. Somit müßten also hier zwei verschiedene Prozesse vorliegen, die ein und dasselbe Ziel erstrebt haben.

Im folgenden berücksichtige ich nur den Verlauf der Nerven, die von den Parietal- und Visceralganglien ausgehen und wende mich zunächst den primitiven Formen der Pulmonaten, den Basommatophora, zu.

#### *Planorbis corneus.*

Bei den Planorben muß von vornherein auf den Situs inversus viscerum aufmerksam gemacht werden, der auch in der Anordnung der Ganglien und im Verlaufe der Nerven aufs deutlichste ausgeprägt ist. Ich kann mich hier auf Pfeffer berufen, der die Frage, ob *Planorbis* rechts oder links gedreht sei, zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht hat. Er schreibt auf S. 10<sup>5</sup>: »Zu den Schneckengattungen, bei

<sup>5</sup> Pfeffer, Die Windungsverhältnisse der Schale von *Planorbis*. Jahrbuch der hamburgischen wissenschaftlichen Anstalten. Jahrgang VII.

welchen die Lage der Eingeweide eine dem gewöhnlichen Typus spiegelbildlich umgekehrte ist, gehört auch *Planorbis*.« Dies muß berücksichtigt werden, denn erst bei der entsprechenden Umordnung der Verhältnisse bei *Planorbis* ist ein Beziehen dieser auf die der andern Pulmonaten möglich.

Aus den Figuren 2 und 3 läßt sich erkennen, daß aus dem sehr verdickten linken Parietalganglion zwei Nerven übereinander entspringen, und zwar der dünnere unter dem dickeren. Es sind dies die Nerven I und II der Figuren. Ihrer Homologie mit denen bei *Limnaea* entsprechend, habe ich hier nach Lacaze-Duthiers und Böhmig den Nerven II als N. pallialis sin. ext. und den Nerven I als N. pallialis sin. int. bezeichnet. Der letztgenannte Nerv spaltet sich erst auf beim Eintritt in sein Innervationsgebiet. II dagegen kreuzt den N. analis des Visceralganglions (Nerv III der Fig.), verläuft mit ihm gemeinsam eine Strecke weit und verläßt ihn wieder nach der andern Seite. Vor

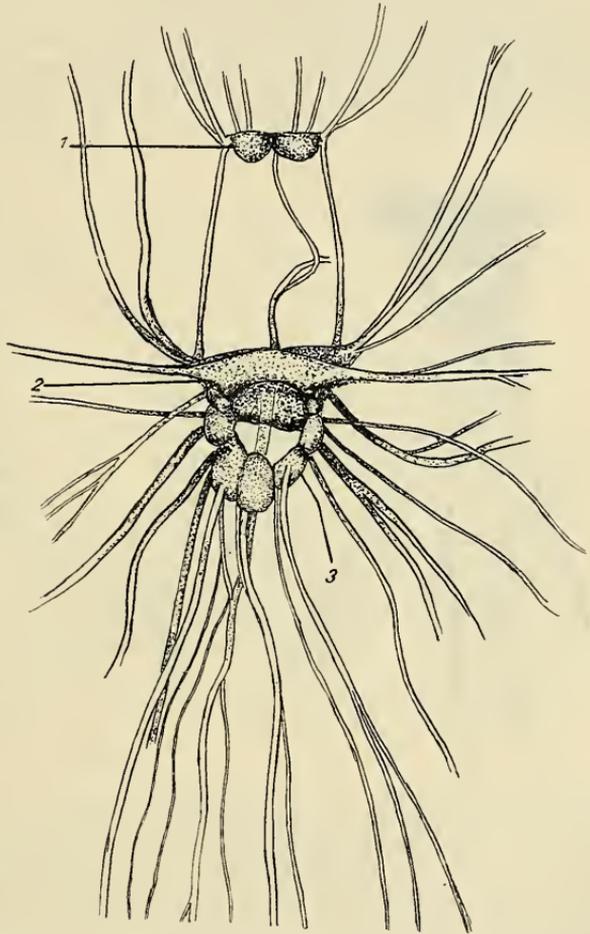


Fig. 2. Das Gangliensystem von *Planorbis corneus* zeigt deutlich den Situs inversus viscerum. 1, Buccalganglien; 2, Cerebralganglien mit den deutlich abgegliederten Pleuralganglien dahinter; 3, Visceralschlinge, aus dem dünneren rechten Parietalganglion, dem unpaaren Visceralganglion und dem stark verdickten rechten Parietalganglion bestehend.

seiner Vereinigung mit dem Analnerven des Visceralganglions hat er kurz nacheinander zwei dünne Äste entsandt. Aus dem Visceralganglion treten vier Nerven hervor, wovon die beiden mittleren (III und V) wesentlich dicker sind als die seitlichen. Wieder in Übereinstimmung mit denen

von *Limnaea* nenne ich sie: N. analis (III); Nervus aortae (IV); Nervus intestinalis (V) und N. cutaneus den sechsten. Am auffallendsten ist, daß die beiden dickeren mittleren sich bald nach dem Verlassen des Ganglions überkreuzen. Da ihre beiden Wurzeln noch in einigem Abstand voneinander liegen, so tritt diese Überkreuzung überaus klar hervor. Der rechts unten entspringende Analnerv (III) wendet sich nach links zur Analgegend des Tieres. Höher als er, strahlt auf der linken Seite der Eingeweidenerv (V) aus und zieht über den Analnerven hinweg, etwas nach rechts zum Eingeweidesack hin. Am weitesten links verläßt der

Fig. 3.

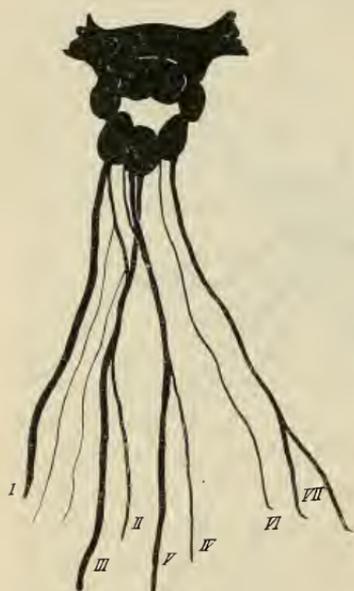


Fig. 3. Gangliensystem von *Planorbis corneus* (Situs inversus). Schematisch. Linkes Parietalganglion: I, N. pallialis sin. int.; II, O. pallialis sin. ext. Visceralganglion: III, N. analis; IV, N. aortae; V, N. intestinalis; VI, N. cutaneus. Rechtes Parietalganglion: VII, N. pallialis dextr.

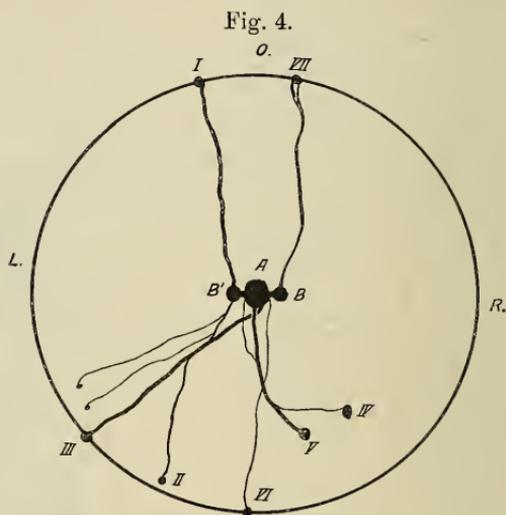


Fig. 4. Der Verlauf der Visceral- und Parietalnerven auf eine Ebene projiziert. (Basomatophora: *Planorbis*.) Man sieht von hinten nach dem Kopf des Tieres. Schematisch. I, N. pallialis sin. int.; II, N. pallialis sin. ext.; III, N. analis; IV, N. aortae; V, N. intestinalis; VI, N. cutaneus; VII, N. pallialis dextr. A, Gangl. viscerales; B, Gangl. parietale dextr.; B', Gangl. parietale sinistr.

dünnere Aortennerv (IV) das Visceralganglion. Er überkreuzt mit dem Visceralnerven (V) zusammen den Analnerven, begleitet dann, ähnlich, wie dies II und III getan haben, den Nerven V auf ein Stück Wegs, um ihn schließlich nach rechts hin wieder zu verlassen. Der Hautnerv (VI) tritt ganz rechts aus dem Visceralganglion hervor. Unter Umständen kann auch an ihm wahrgenommen werden, daß er von dem Eingeweide- und Aortennerv in Gemeinschaft überkreuzt wird. Figur 4 stellt dies

dar. Jedoch ist dies nicht immer der Fall. Offenbar sind die Lageveränderungen des Darmtractus, mit dem der Eingeweide- und der Aortennerv ein Stück weit nach hinten ziehen, und ferner die mehr oder weniger starken Kontraktionen der Muskeln des Tieres im Zeitpunkte der Abtötung schuld, daß bisweilen eine tatsächliche Überkreuzung vorhanden ist, bisweilen auch nicht. Aber wenn sie auch nicht festzustellen ist, so kann man dennoch untrüglich erkennen, daß der Hautnerv (IV) sich von seinem Ursprungspunkt auf der rechten Seite des Ganglions etwas nach links wendet. — Der rechte Mantelnerv (VII), der einzige Nerv des dünneren rechten Parietalganglions, spaltet sich im Verlaufe nach seinem Innervationsgebiet in zwei Stränge. —

Die Figur 4 stellt die Gesamtheit der Nerven dar, die aus den Ganglien der Visceralschlinge ihren Ursprung nehmen. Die Projektion ist so gedacht, daß die Ebene, auf die projiziert wird, senkrecht zur Längsachse des Tieres steht, und zwar in der Höhe der genannten Ganglien. Der Kreis soll den Umfang der Schnecke darstellen. Man kann also annehmen, man sähe von hinten in das Tier hinein, nach seinem Kopfe hin. Diese Art der Darstellung des Nervenverlaufs kommt ohne Zweifel den topographischen Verhältnissen im Körper des unversehrten Tieres näher, als eine Zeichnung, die den Verlauf beim geöffneten Mollusk darstellt. Sie zeigt, daß die vier Nerven des Visceralganglions sich paarweise überkreuzen und daß ferner eine tatsächliche Kreuzung des linken dünneren Parietalnerven II und des visceralen Analnerven III stattfindet. Ändert man den Situs inversus viscerum von *Planorbis* in den normalen der übrigen Pulmonaten um, so ist ersichtlich, daß dieses Schema nur geringer Korrekturen bedarf, um auch Geltung für die Verhältnisse der andern Lungenschnecken zu haben. —

#### *Limnaea stagnalis.*

Die Verlaufsverhältnisse der hier in Betracht kommenden Nerven dieses Mollusks sind im wesentlichen durch Böhmig<sup>6</sup> bekannt geworden. Ich kann ihn daher selbst zu Wort kommen lassen und will mich nur auf einige Zusätze beschränken. Auf S. 38 seiner Arbeit findet sich: »Aus diesem Punktsubstanzenballen« — gemeint ist der des größeren rechten Parietalganglions — siehe Fig. 5 — gehen zwei Nerven (I und II) hervor; gewöhnlich entspringen sie in der hinteren Hälfte der äußeren Seite. Sie verlassen das Ganglion dicht nebeneinander, doch so, daß der vordere kleinere etwas höher als der andre gelegen ist. Den voluminöseren der beiden Nerven nennt Lacaze-Duthiers N. palléal post-vulvaire, dem kleineren gibt er keinen eignen Namen. Analog dem

<sup>6</sup> Böhmig, Ludwig, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gastropoden. Inaug.-Diss. Leipzig 1883.

Verhältnis bei *Helix* könnte man sie als rechten äußeren und inneren Pallialnerven bezeichnen.«

Trotzdem der vordere dünnere Nerv (II) etwas höher als der dickere (I) entspringt, geht er doch unter ihm durch, um eine Vereinigung mit dem Analnerven III einzugehen, genau, wie das bei *Planorbis* festgestellt ist. Diese Vereinigung der beiden Nerven ist längst bekannt.

»Folgende vier Nerven entsendet das (Visceral) Ganglion:

1) N. palléal praeulvaire. Er dürfte dem Analnerv von *Helix* entsprechen (III).

2) N. palléal antérieur deuxième. Dieser entspricht dem N. cutaneus (VI).

3) N. génital oder wohl besser N. intestinalis (V).

4) N. aortique. Aortennerv (IV).

Drei derselben (1,3 und 4) liegen zumeist dicht neben- und auch übereinander. Am tiefsten entspringt der Analnerv (III). Über ihm und ein wenig weiter rechts verläßt der Eingeweidennerv das Ganglion (V).

Äußerlich kreuzt er sich mit dem Analnerven. Neben ihm und zuweilen etwas über ihm gelegen, bemerken wir den Aortennerv (IV). Auf der linken Seite, dicht unterhalb der Commissur, welche dies Ganglion mit dem linken Pallialganglion verbindet, entspringt der letzte dieser vier Nerven, der N. palléal antérieur

deuxième« (Böhmic S. 39)<sup>7</sup>. Von Wichtigkeit ist noch die Überkreuzung des N. aortae und des Analnerven.

Abgesehen von kleinen Variationen gleicht *Limnaea stagnalis* in dieser Hinsicht sehr den Planorben (Fig. 2, 3 und 5). Die Basommatophora lassen demnach noch überraschend deutlich eine Überkreuzung der Visceralnerven erkennen. —

Unter den Stylommatophora wähle ich zunächst

*Arion empiricorum*

aus, um den Verlauf der Nerven der drei genannten Ganglien darzu-

<sup>7</sup> Böhmic, Op. cit. — Ich mache wiederholt darauf aufmerksam, daß keine der hier zitierten Stellen in den Originalarbeiten hervorgehoben ist; lediglich zu meinen Zwecken habe ich sie gesperrt drucken lassen. —

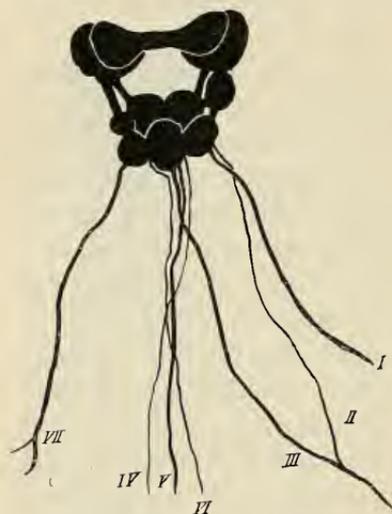


Fig. 5. Gangliensystem von *Limnaea stagnalis*. Schematisch. Linkes Parietalganglion: I, N. pallialis dextr. int.; II, N. pallialis dextr. ext. Visceralganglion: III, N. analis; IV, N. aortae; V, N. intestinalis; VI, N. cutaneus. Rechtes Parietalganglion: VII, N. pallialis sin.

stellen. Ein Blick auf die Fig. 7 lehrt, daß das rechte Parietalganglion zwei gleich starke Nerven entsendet. Sie mögen wieder N. pallialis dext. ext. (I) und N. pallialis dext. int. (II.) heißen, analog denen der Basommatophora. Das Wichtigere ist jedoch, daß der eine der Parietalnerven die Vereinigung mit dem Analnerven des Visceralganglions aufgegeben hat, die bei den Basommatophora festgestellt worden ist (vgl. Fig. 6 und 7).

Vom Visceralganglion von *Arion*strahlen nur 3 Nerven aus. Es fehlt der Aortennerv (IV), der jedenfalls mit dem Intestinalnerven ver-

Fig. 6.

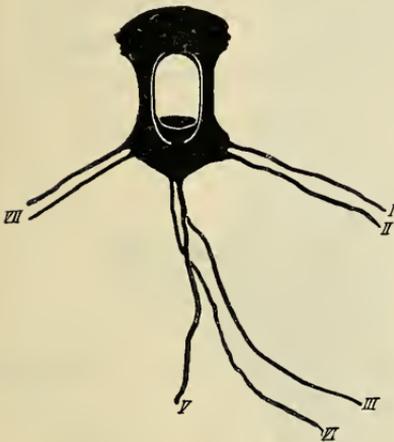


Fig. 7.

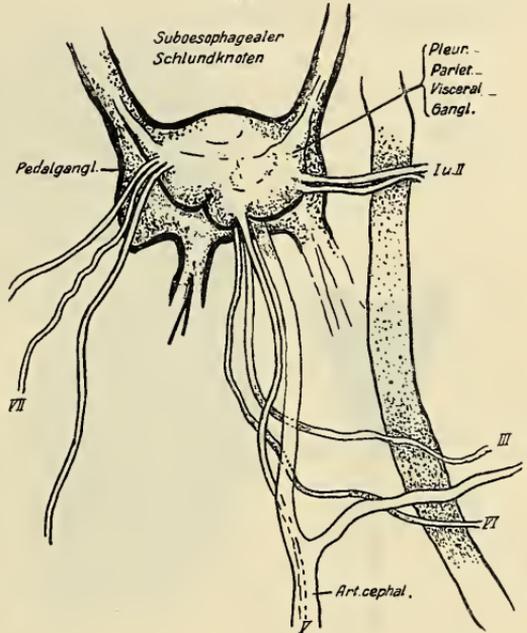


Fig. 6. Gangliensystem von *Arion empericorum*. Schematisch. Rechtes Parietalganglion: I, N. pallialis dextr. ext.; II, N. pallialis dextr. int. Visceralganglion: III, N. analis; V, N. intestinalis; VI, N. cutaneus. Linkes Parietalganglion: VII, Nn. pallialis sinistr. Der 4. Nerv ist nicht mehr selbständig.

Fig. 7. Suboesophagealer Schlundknoten vom Gangliensystem von *Arion empericorum*. Es sind nur die Nerven der Parietal- und Visceralganglien berücksichtigt. Auf dem weit mächtigeren Pedalganglion liegen Parietal- und Visceralganglien. Die Trennung ist nicht mehr so scharf wie bei den Basommatophora. Hier sendet das linke Parietalganglion drei selbständige Nerven aus.

schmolzen ist, wie das Böhmig auch für *Helix* annimmt. Die beiden centralen Nerven N. intestinalis (V.) und N. analis (III.) sind im Gegensatz zu denen der Basommatophora so eng zusammengedrückt, daß eine äußere Überkreuzung nicht mehr festzustellen ist. Aber schon Böhmig hat für *Helix* nachgewiesen, daß dort eine Überkreuzung dieser beiden Nerven noch im Innern des Ganglions stattfindet. Auch der N. cutaneus

(VI) hat seine Ursprungsstelle verlegt und ist von der Seite mehr in die Mitte des Ganglions gerückt. Er wendet sich, ähnlich wie der Analnerv, scharf nach rechts und wird daher vom Eingeweidennerven gekreuzt. Es fällt auf, daß dieser N. cutaneus an Dicke kaum den beiden Hauptnerven des Visceralganglions nachsteht. Diese Beobachtung konnte ich an allen Nacktschnecken machen, die von mir untersucht worden sind. Jedenfalls hängt diese Auffälligkeit mit dem größeren Funktionsbereiche dieses Nerven bei den gehäuselosen Schnecken zusammen.

Auf der Fig. 7 kommen aus dem linken Parietalganglion drei selbständige Nerven. Es sind dies die Nn. pallialis sin. Ihre Zahl kann variieren, gewöhnlich finden sich jedoch zwei.

*Limax flavus* und *Limax maximus*.

Die beiden *Limax*-Arten, die mir zur Untersuchung zur Verfügung standen, zeigen den gleichen Verlauf der Nerven der Visceralschlinge und können daher zusammen beschrieben werden. Bei ihnen entsendet

Fig. 9.

Fig. 8.

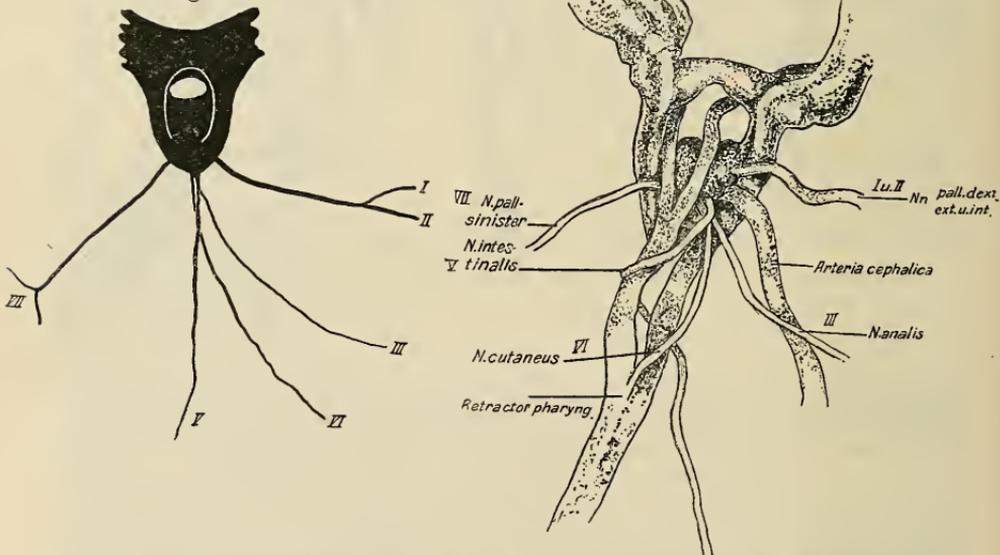


Fig. 8. Gangliensystem von *Limax maximus*. Schematische Darstellung der Parietal- und Visceralnerven. Rechtes Parietalganglion: I, N. pallialis dextr. ext.; II, N. pallialis dextr. int. Visceralganglion: III, N. analis; V, N. intestinalis; VI, N. cutaneus. Linkes Parietalganglion: VII, N. pallialis sinistr. Der 4. Nerv ist nicht mehr selbständig.

Fig. 9. Gangliensystem von *Limax flavus*. Nur die Nerven der Visceralschlinge sind berücksichtigt. Die Nervenbezeichnung I—VII wie in Fig. 8. Um den Austritt der Nerven aus dem Visceralganglion zu zeigen, ist der Muskel Retractor pharyngicus nach links gezogen. In Wirklichkeit verläuft er etwa ebensoviel nach rechts abgelenkt. Dadurch fällt das Knie des Nerven V weg, ohne jedoch den eigentümlichen Verlauf um den Muskel zu ändern. Der Hautnerv zieht in dem Muskel weiter.

das rechte Parietalganglion einen Nerven, der sich aber auf dem Wege in sein Innervationsgebiet in zwei aufspaltet. Sie heißen wieder *N. pallialis dext. ext. (I)* und *N. pallialis dext. int. (II)*. Auch hier ist, wie bei *Arion*, die Verbindung mit dem Analnerven des Visceralganglions aufgehoben.

Das Visceralganglion ist mit seinen drei ausstrahlenden Nerven ebenso beschaffen, wie das von *Arion*. Man vermißt wieder die äußere Kreuzung des Anal- und Intestinalnerven. Auch hier fällt der Hautnerv (VI) durch seine Dicke auf. Die Überkreuzung des cutaneus durch

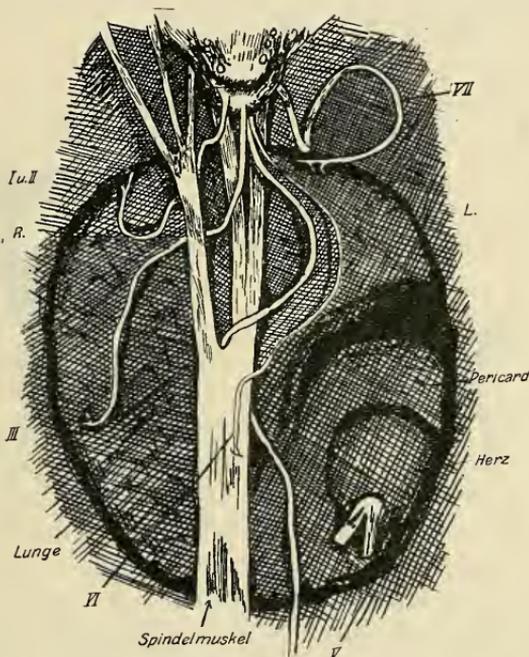


Fig. 10. Die Nerven der Visceralschlinge von *Limax maximus* von unten gesehen. Das Tier ist ventral geöffnet worden. Die Mündungsstellen der Parietalnerven sind sehr deutlich sichtbar. Der Eingeweidenerve V läuft in einer Spirale um den Spindelmuskel; der Hautnerv gebigt sich im Muskel zu seinem Innervationsgebiet. Bezeichnung der Nerven vgl. Fig. 8.

den Intestinalnerven erfolgt in der gleichen Weise wie bei *Arion*. Dagegen tritt hier aus dem linken Parietalganglion nur ein Nerv hervor. Wenn man nacheinander *Planorbis*, *Arion* und *Limax* miteinander vergleicht (Fig. 2, 4, 5, 6, 7, 8), so sieht man eine fortschreitende Reduktion der Zahl der aus den Parietalganglien austretenden Nerven, die dadurch verursacht ist, daß die centralen Partien der Nerven paarweise, durch eine gemeinsame Bindegewebshülle, eingeschlossen werden, oder gar verschmelzen. Der Grund hierfür mag in der Verkürzung der Visceralschlinge liegen. Die Nerven verlängerten sich in dem Maß, als die

Ganglien nach vorn wanderten. Dadurch wurden die verlängerten Stücke der Nerven zu einem mehr oder weniger dicht beieinander liegenden Verlaufe gezwungen, der eine Verschmelzung dieser Stücke begünstigen mußte (Fig. 8, 9, 10, 11 und 12).

Die Fig. 10 veranschaulicht den Verlauf der Nerven von der Fußseite der Schnecke aus gesehen. Durch die ventrale Öffnung des Tieres lassen sich die Innervationsgebiete der Parietalnerven sehr gut darstellen, deren nahes Zusammenliegen auffallend ist. Die folgende Fig. 11 ist in derselben Weise wie Fig. 4 hergestellt. Dieser gegenüber zeigt sich hier eine starke Vereinfachung der visceralen und parietalen Nerven, die bei den Heliciden noch gesteigert ist.

Fig. 11.

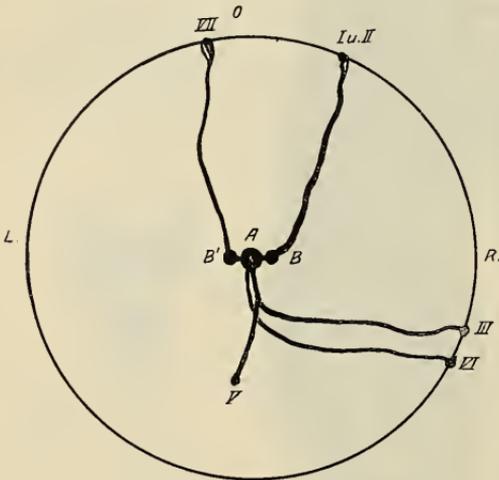


Fig. 12.

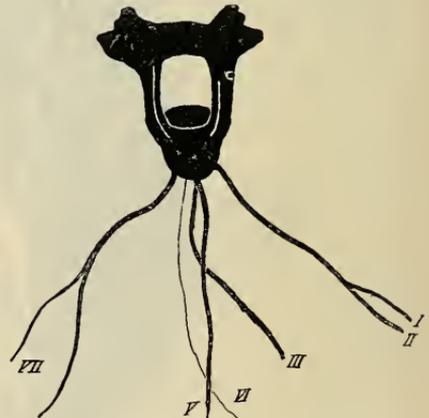


Fig. 11. Der Verlauf der visceralen und parietalen Nerven eines stylomatophoren Mollusks (*Limax*) auf eine Ebene senkrecht zur Längsachse des Tieres projiziert; man sieht von hinten gegen den Kopf. (Schematisch.) I, N. pallialis dext. ext.; II, N. pallialis dext. int.; III, N. analis; V, N. intestinalis; VI, N. cutaneus; VII, N. pallialis sin. A, Ganglion viscerales; B, Ganglion parietale dextr.; B' Ganglion parietale sin.

Fig. 12. Schematische Darstellung der Nerven der Visceralschlinge von *Helix pomatia*. Rechtes Parietalganglion: N. pall. dexter externus (I), N. pall. dexter internus (II); Visceralganglion: N. analis (III), N. intestinalis (V), N. cutaneus (VI); linkes Parietalganglion: N. pallialis sinister (VII). Der 4. Nerv tritt nicht mehr selbständig auf.

### *Helix pomatia* und *Helix hortensis*.

Wie bei *Limnaea* kann ich mich auch hier auf Böhmig berufen. Naef macht zwar Lang-Hescheler den Vorwurf, die Fig. 218, auf S. 222, der »Mollusca« über das Nervensystem von *Helix*, die nach Böhmigs Resultaten hergestellt ist, entspräche nicht den Tatsachen. Es mag wohl zugegeben werden, daß die fragliche Figur die Überkreuzung

der beiden Hauptnerven des Visceralganglions etwas zu kräftig hervorhebt. Im Prinzip aber entspricht sie — nach meinen Befunden — den Tatsachen.

Böhmig schreibt auf S. 22 seiner Arbeit<sup>8</sup>: »Die aus ihm« — dem Ganglion parietale dextrum — »hervorgehenden Nerven entspringen dicht nebeneinander und sind auf einer großen Strecke ihres Verlaufs in eine gemeinsame Scheide eingeschlossen. »v. Ihering, der dies Verhältnis nicht erkannte, bezeichnet dieselben sämtlich unter dem gemeinsamen Namen eines Nervus pallialis dexter. Die beiden Nerven sondern sich allerdings erst kurz vor ihrem Austritt. Sie lassen sich vielleicht als N. pallialis dexter externus (I) und internus bezeichnen, um den v. Iheringschen Namen beizubehalten« (II in der Fig. 12). Wie bei den früher behandelten Styломmatophora ist auch hier die Verbindung des einen Parietalnerven mit dem Analnerven aufgehoben.

Weiter findet Böhmig<sup>9</sup> (S. 23): »Aus diesem ziemlich homogenen Ballen«, des Visceralganglions, »entspringen drei Nerven:

- 1) der N. pallialis medius v. Ihering seu N. analis Simroth (III);
- 2) der N. genitalis v. Ihering seu N. intestinalis Simroth (V) und endlich der feine N. cutaneus (IV).

Diese 3 Nerven verlassen das Ganglion sämtlich an seiner Basis. Am oberflächlichsten entspringt der N. intestinalis (V), der auch zugleich am weitesten nach rechts gelegen ist. Er läuft längs der Aorta hin, um dann Zweige an Niere Herz, Leber und vielleicht« — nach meinen Befunden ist das bestimmt der Fall — »auch an die Geschlechtsorgane abzugeben. Unter ihm und nach links geht der zweite Nerv, der N. analis (III) aus der Punktsubstanz hervor. Da er sich nach seinem Austritt nach rechts wendet, um zur Analgegend zu ziehen, kreuzt er sich mit dem N. intestinalis.« Äußerlich läßt sich nur konstatieren, daß die Nerven genau übereinander das Ganglion verlassen; von einer Kreuzung ist nichts zu sehen; diese liegt vielmehr in der Bindegewebshülle, von der das Ganglion umgeben wird.

»Der letzte Nerv endlich«, fährt Böhmig fort<sup>10</sup> »der zuerst von v. Ihering gesehene N. cutaneus, verläßt das Ganglion in gleicher Höhe mit dem Analnerv.« Dieser äußerst dünne Nerv — er hat nach Böhmig eine Dicke von 0,05 mm — macht einen sehr rudimentierten Eindruck. Er zieht sich in der Mitte des Tieres nach hinten, biegt aber kurz vor seinem Eintritt in sein Innervationsgebiet etwas nach rechts ab und verfolgt diese Richtung auch noch im Bindegewebe, worin man ihn noch

<sup>8</sup> Böhmig, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gastropoden usw.

<sup>9</sup> Böhmig, Op. cit.

<sup>10</sup> Böhmig, Op. cit.

eine Strecke weit frei präparieren kann. Dadurch kommt noch eine Überkreuzung mit dem Eingeweidenerven zustande (Fig. 12).

Aus dem linken Parietalganglion geht nur ein Nerv hervor, Böhmig S. 24: »Es ist dies der Nervus pallialis sinister (VII). Er verläßt das Ganglion in fast gerader Richtung nach der Seite, macht in einer Entfernung von 0,3 mm eine knieförmige Biegung nach unten, um sich zur linken Mantelhälfte zu begeben<sup>10</sup>«. Diese Schilderung entspricht den Verhältnissen beim geöffneten Mollusk. Im unversehrten Tier verlaufen die Nerven etwas anders; Fig. 11 versucht dies zu veranschaulichen.

Den Beweis für die Vollendung der Überkreuzung der beiden Hauptnerven des Visceralganglions von *Helix* (III u. V), wie auch für die von

*Arion*, im Innern des Ganglions, lieferte mir eine Schnittserie, die etwa senkrecht zur Längsachse des Ganglions geführt worden ist. In der Fig. 13 B ist die Schnittebene durch die parallelen Linien angedeutet; *b* ist der Visceralnerv, *a* der Analnerv. Beide sind quer getroffen und stellen sich demgemäß in Zeichnung A als Kreise dar. Die vier

Schnitte, die aus der Serie ausgewählt sind, lassen erkennen, daß die Überkreuzung in der Bindegewebsscheide eingeleitet und im Innern des Ganglions vollendet wird. Dasselbe, was hier für *Helix pomatia* festgestellt ist, gilt auch für ihre Verwandte *Helix hortensis*.

Auf Grund dieser Resultate müssen wir der in der Einleitung dargelegten Auffassung Naefs unbedingt beistimmen. Denn wenn man nochmals die anatomischen Befunde dieser Arbeit überblickt, so kann man feststellen, daß eine Überkreuzung selbst noch bei den höher stehenden Pulmonaten, den Stylommatophora, erkennbar ist, und daß sie noch deutlich ausgeprägt erscheint bei den primitiveren Basommatophora. Dies gilt aber nur — und ich möchte darauf besonders hinweisen — von den Visceralnerven dieser Tiere. Man muß aber auch von den Nerven der Parietalganglien annehmen, daß sie durch das Vorwandern der Ganglien — Fig. 1 zeigt dies — und durch das Zurücklassen der Kreuzung der Connective hinter sich, in eine Kreuzlage gekommen sein mußten. Diese im Sinne der vorliegenden Arbeit notwendige Über-

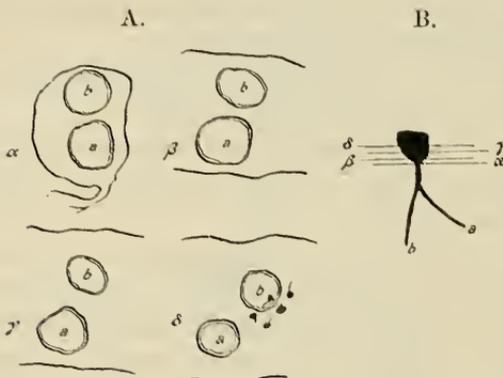


Fig. 13. A, 4 Schnitte durch das Visceralganglion von *Helix pomatia* (schematisch); das Schema B erläutert die Schnittführung.

kreuzung ist jedoch bei den untersuchten Pulmonaten nicht mehr nachweisbar; aber sie hat doch noch Spuren hinterlassen. Wie das von vornherein selbstverständlich ist, sind es die primitiveren Basommatophora, die diese Spuren noch sehr deutlich aufweisen. Ja, es ist sogar aus diesen Andeutungen zu ersehen, auf welchem Wege die Kreuzung der Nerven sehr wahrscheinlich rückgebildet worden ist. Bevor wir jedoch diesem nachgehen, wenden wir uns noch einmal den Visceralnerven zu. Bei den primitiven Formen *Planorbis* und *Limnaea* entspringen 4 Nerven aus dem Visceralganglion; sie überkreuzen sich paarweise nach dem Verlassen des Ganglions (Fig. 3 und 5). Nach den theoretischen Erörterungen müssen, — wie die Fig. 1 *D* und *E* zeigt — die beiden Nerven von rechts über die von links zu liegen kommen. Alle untersuchten Pulmonaten lassen diese Lage der Nerven erkennen. Damit ist bewiesen, daß die angenommene Drehung des Visceralganglions tatsächlich im Sinne einer Aufdrehung der Connectivschlinge erfolgt ist.

Es fällt auf, daß unter den Visceralnerven der Nervus aortae fehlt (IV), der hier mit dem starken Eingeweidennerven (V) verschmolzen ist. Wenigstens gilt diese Vereinigung für *Helix* (Böhmig). Der Hautnerv entspringt nicht mehr, wie bei den Basommatophora, aus dem äußersten Teil der linken Hälfte des Visceralganglions. Seine Wurzel hat sich vielmehr nach der Mitte hin verschoben, so daß er ganz dicht bei den Hauptnerven das Ganglion verläßt. Diese haben auch ihre Lage zueinander verändert; sie liegen beim Verlassen des Ganglions genau übereinander. Man sieht, daß hier die Lageveränderungen lediglich an der Ursprungsstelle im Ganglion stattfinden. Darauf ist besonders zu achten. Die Wurzeln des rechten und linken Nerven nähern sich mehr und mehr, um sich schließlich übereinander hinwegzuschieben. (Vgl. die Fig. der Basommatophora mit denen der Stylomatophora.) Dieser Prozeß ist bei *Helix* bereits in sein letztes Stadium getreten. Die beiden Kerne liegen hier schon mehr über- als nebeneinander (Fig. 13). Die Visceralnerven verlieren also ihre Kreuzung dadurch, daß ihre Kerne sich im Ganglion übereinander hinweg schieben. Dieser Austausch der Einstrahlungscentren ist aber nur möglich, wenn die Wurzeln der Nerven in einem Ganglion benachbart liegen. Für die äußeren Nerven des Visceralganglions ist dieser Auflösungsmodus der Kreuzung schon wieder schwieriger. Vielleicht kann das Verschmelzen des Aortennervs der Basommatophora mit dem Eingeweidennerven, und das nahe Zusammenrücken der Wurzeln des Hautnerven und des Analnerven als Vorbereitung zu einem erleichterten Austausch der Kerne gedeutet werden. Andererseits wirkt aber auch die angebahnte Rudimentation des Hautnerven (VI) bei *Helix* vereinfachend, wenn sich die Centren der Visceralnerven übereinander hinwegschieben.

Es ist schon hervorgehoben worden, daß die Parietalnerven aller untersuchten Pulmonaten nichts mehr von einer ehemaligen Überkreuzung aufweisen. Man muß daher annehmen, daß die Überkreuzung gerade dieser Nerven besonders störend für den Organismus gewesen ist, daß er deshalb schon sehr bald mit Regulationsbestrebungen eingesetzt hat; oder aber, — und das ist mir das Wahrscheinlichere — daß man genötigt sein wird, zwei Phasen in der Auflösung der gesamten Chiasmoneurie zu unterscheiden. Zuerst sind unter langsamer Verkürzung der Connective die Parietalganglien nach vorn gewandert (Fig. 1). Dabei haben sie die Kreuzung der Connective hinter sich gelassen, das früher rechtsgelegene Ganglion ist nach links gelangt und das früher linke ist ein rechtes geworden. Damit ist es aber auch zu einer Überkreuzung der Parietalnerven gekommen, die also schon bestanden haben kann, lange bevor die immer weiter schreitende Schrumpfung der Connective durch ihr letztes Anziehen eine Drehung des Visceralganglions hervorgerufen hat und somit die Überkreuzung der von ihm ausstrahlenden Nerven bewirkte. Es scheint mir also in dem Fehlen der Überkreuzung der Parietalnerven auch bei den primitiven Pulmonaten ein Hinweis zu liegen, daß die Kreuzung eben dieser Nerven phylogenetisch älter ist, als die der Visceralnerven. Indessen sind wir nicht ganz ohne Andeutungen einer ehemals vorhandenen Kreuzung der Parietalnerven. Bei den primitivsten Formen finden sich Anastomosen, die als letztes Stadium eines größtenteils schon vollendeten Regulationsprozesses angesehen werden können. Wie ist nun aber hier die Überkreuzung rückgängig gemacht worden? Ein Austausch der Einstrahlungscentren ist für diese Nerven nicht gut denkbar, wenn man nicht annehmen will, daß die Kerne der Nerven durch das ganze Visceralganglion wanderten. Keinerlei Anhaltspunkte könnten diese Ansicht stützen. Die Überkreuzung muß also auf andre Weise verschwunden sein. Die Abbildungen von *Planorbis* und *Limnaea* (3 und 5) lassen in der Tat vermuten, auf welchem Wege sich in diesem Falle die Umgestaltungen vollzogen haben. Der zweite Nerv fällt bei *Planorbis* dadurch auf, daß er schon in kurzer Entfernung von dem Ganglion dünne Zweige abgibt, die mehr als der Hauptnerv die Tendenz zeigen, auf derselben Seite zu bleiben. Bei *Planorbis* neigt der Hauptstamm dieses Nerven dazu, mit dem dritten eine Strecke weit zu verschmelzen, um sich schließlich doch noch über ihn hinüber nach der Mitte zuzuschieben. Dieser Teil des Hauptastes fällt bei *Limnaea* fort; der Nerv II macht sich nach der Vereinigung mit III nicht mehr selbständig, und damit kommt es auch nicht zu einer Überkreuzung. Alle übrigen Pulmonaten haben die Verbindung des 2. Nerven mit dem 3. bereits gänzlich aufgegeben.

Der Verlauf dieses Nerven, seine Neigung Äste auszubilden, die

sich mehr und mehr von der Mittellinie des Tieres abdrängen, erweckt die Vorstellung, daß die ursprünglich vorhandene Kreuzung, dadurch wieder zum Verschwinden gebracht werden konnte, daß die gekreuzten Nerven neue Seitenäste bildeten, mit Hilfe derer sie sich ganz allmählich ein neues Innervationsgebiet eroberten. Diese anfangs jedenfalls dünnen Seitenäste des Nerven wurden immer stärker auf Kosten des Hauptnerven, der schließlich gar nicht mehr ausgebildet zu werden brauchte, sobald seine Äste seine Funktion übernommen hatten. Damit selbst zum Hauptstamm geworden, konnten sie ihrerseits wieder Äste treiben, an die sie ihre Aufgabe abgaben und so die Kreuzung nach und nach rückgängig machen. Danach ist nicht anzunehmen, daß der Nerv II bei *Planorbis* und *Limnaea* einer der alten ursprünglich gekreuzten Parietalnerven sei, sondern daß er vielmehr einen der jüngeren Seitenäste dieses Nerven darstellt. Der geschilderte Prozeß, wovon wir noch die Endstadien an den Nerven der Basommatophora vor uns zu haben glauben, hob die Kreuzung also dadurch auf, daß die Innervationsgebiete ausgetauscht wurden. Diese Veränderungen spielten sich demnach — wenn die vorgetragene Ansicht die richtige ist — lediglich in den peripheren Teilen der Parietalnerven ab. Die Wurzeln blieben durch sie vollkommen unberührt, ganz im Gegensatz zu dem, was an den Visceralnerven zu beobachten war.

Daß der von den Visceralnerven eingeschlagene Weg nicht auch für die Parietalnerven gangbar war, bedarf keiner weiteren Erläuterung mehr. Aber auch umgekehrt konnte der Modus des peripheren Austauschs, wie wir ihn bei den Parietalnerven finden, nicht auch für die Visceralnerven in Betracht kommen. Hier fand sich das gemeinsame Ganglion; dort das gemeinsame Innervationsgebiet. Demgemäß auch die ungleichen Angriffspunkte der Regulationsbestrebungen des Organismus! Die verschiedenen Visceralnerven hatten ganz verschiedene Organe zu versorgen. Wenn beispielweise der Nerv der einen Seite die Analgegend innervierte, der entsprechende der andern Hälfte aber die Eingeweide hoch oben im Eingeweidesack, so ist an ein allmähliches Austauschen der Innervationsbezirke mit großen Schwierigkeiten verknüpft. Dafür gestattet nun das gemeinsame Ganglion leicht ein Übereinanderhinwegschieben der Nervenwurzeln.

Für die Parietalnerven stand dagegen der andre Weg offen: Die hier in Betracht kommenden Nerven ziehen alle zu ein und demselben Organ, und zwar zum Mantel. Ihr Weg war aber damit festgelegt, auf dem sie die Kreuzung allein wieder rückgängig machen konnten: Nur die Innervationsbezirke in dem gemeinsam zu versorgenden Organ sind ausgetauscht worden.

Vorliegende Befunde lassen sich ungezwungen als die Endstadien

dieses Prozesses ansprechen. Daraus entnehme ich die Berechtigung, vorliegende Hypothese in bestimmterer Form auszusprechen:

Die Untersuchung hat ergeben, daß bei den Pulmonaten noch deutlich Kreuzungen der Visceralnerven zu finden sind, die Folgen einer ehemaligen Chiastoneurie. Erklären lassen sich diese nur, wenn man mit Naef annimmt, daß die Connectivkreuzung der Prosobranchier sich durch Schrumpfung auflöst. Es liegen Gründe vor, zwei Phasen in der Auflösung anzunehmen: Phylogenetisch älter — gewissermaßen vorbereitend — ist das Vorwandern der Parietalganglien und die daraus folgende Überkreuzung ihrer Nerven. Jüngeren Datums ist die Drehung des Visceralganglions, die Aufhebung der Connectivkreuzung und die daraus folgende Überkreuzung der Visceralnerven. Dementsprechend konnte auch die phylogenetische ältere Kreuzung der Parietalnerven schon wieder ganz verschwunden sein, während die der Visceralnerven noch deutlich vorhanden ist. — Das Bestreben, die Nervenkreuzungen rückgängig zu machen, ist unverkennbar: Die periphere Überkreuzung der Visceralnerven verschwindet dadurch, daß sich ihre Wurzeln im Ganglion übereinanderwegschieben; die der Parietalnerven dagegen dadurch, daß die Innervationsbezirke allmählich ausgetauscht werden. —

Am Ende meiner kleinen Abhandlung erlaube ich mir, Herrn Privatdozenten Dr. Demoll nicht nur für den Hinweis auf diese Fragen, sondern auch für die Unterstützung, die er mir bei der Ausführung der Arbeit hat zuteil werden lassen, herzlich zu danken.

Gießen, im November 1912.

### Literaturverzeichnis.

- 1) Böhmig, Ludwig, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gastropoden: *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis*. Inaug.-Diss. Leipzig 1883.
- 2) Pfeffer, Georg, Die Windungsverhältnisse der Schale von *Planorbis*. Aus dem Jahrbuch der hamburgischen wissenschaftlichen Anstalten. Jahrgang VII. Hamburg 1890.
- 3) Lang, Arnold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Heft 3, 1. Mollusca: bearbeitet von K. Hescheler. Jena 1900.
- 4) Naef, Adolf, Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. I. Teil: Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden. In: »Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Band III, Heft 2. Jena 1911.

## 2. Beiträge zur Kenntnis der Copeognathen. I, II.

### I. Zur Kenntnis der Copeognathen von Hawai.

Von Dr. Günther Enderlein, Stettin.

eingeg. 22. November 1912.

Durch Herrn D. T. Fullaway gelangte ich in den Privatbesitz von einer Anzahl von Copeognathen aus Hawai. Es fanden sich unter

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Merker Ernst

Artikel/Article: [Nervenkreuzungen als Folgen einer ehemaligen Chiastoneurie bei den pulmonaten Gastropoden und die zweifache Art ihrer Rückbildung. 337-354](#)