

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band.
Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von

Dr. H. Simroth,
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

109., 110., 111. u. 112. Lieferung.

Leipzig.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung.

1910.



Die Rückenaugen und der Bau des Mantels der Oncidiiden (XIV, 2-12).

Sempers berühmte Entdeckung, daß die Rückenpapillen vieler. Oncidiiden Augen tragen von abweichendem Bau, invertiert, d. h. mit den Retinastäbehen nach außen und mit einem daraus folgenden blinden Fleck wie bei den Wirbeltieren (996, 1000), hat nur wenig Nachuntersuchung gefunden, eine kurze vorläufige Mitteilung von v. Lendenfeld (1105) und neuerdings eine ausführliche Bearbeitung von Stantschinsky*). Er hat v. Lendenfelds Bemerkungen, soweit sie ohne Abbildungen ihm verständlich waren, mit berücksichtigt. Ich habe daher seiner Darstellung zu folgen, in der Gruppe aber, welche ihm nicht zur Verfügung stand, auf Sempers Originalarbeit zurückzugreifen. Plate macht nur einige Bemerkungen über die Verteilung der Augen. Stantschinsky geht von einer allgemeinen Beschreibung der Haut aus mit ihren Sinneswerkzeugen schlechthin; dazu hat auch Semper, leider nur andeutungsweise, noch auf verschiedene Anlagen hingewiesen.

Stellung und Verteilung der Augen.

Augen sitzen stets auf Papillen, fehlen daher, wo das Integument fast glatt oder nur wellig ist. Die Papillen, von denen der Atopsos-Haut ausgehend, schwanken von einfachen Körnern zu großen und komplizierten Formen, wobei auf der einen Seite die Verzweigung zu sekundären Kiemen, auf der anderen eine centrale Scheitelpapille die höchste Steigerung bedeuten. Und die Scheitelpapille ist es, auf die sich die Augen im Falle der Minimalzahl beschränken. Von hier aus verbreiten sie sich über den ganzen Rücken. Die höchste Zahl, die konstatiert wurde, ist etwa 100. Doch ist der Nachweis im einzelnen schwierig, weil sich die Augen oft weit zurückziehen können in Integumenttaschen. Sie können einzeln oder in Gruppen stehen, immer auf einer Papille.

Von den fünf Gattungen, die Plate aufstellte, entbehren Oncidina und Oncidiella ihrer vollständig. Von 30 Arten der Gattung Oncidium tragen 26 die Augen in Gruppen; bei einer Art stehen sie vereinzelt, bei dreien fehlen sie ganz. Dazu kommen noch drei neue Arten von Stantschinsky, die sich den 26 der ersten Kategorie zugesellen. Von acht Oncis-Species sind zwei ohne Augen, die übrigen, unter ihnen die terrestrische O. montana, haben zahlreiche, über den ganzen Rücken verteilte Einzelaugen; doch kommen auch zwei Augen auf einer Papille vor. Peronina alta endlich hat zwei Augen auf dem Scheitelfeld und außerdem 5 Papillen mit je einem Linsenauge.

Histologie des Mantels.

Stantschinskys Schilderung betrifft alle einzelnen Teile mit Ausnahme der großen zusammengesetzten Drüsen, die oben nach v. Wissel beschrieben wurden (S. 152).

^{*)} W. Stantschinsky, Über den Bau der Rückenaugen und die Histologie der Rückenregion der Oncidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XC. 1908. S. 137—178. 3 T. Bronn, Klassen des Tier-Reichs. III. 3.

Das Epithel mit den basalen Kernen ändert seine Höhe mit dem Retractionszustande und dem damit verbundenen Druck; an der ausgestülpten Papille ist es kubisch, an der eingezogenen cylindrisch. An der dünnen Cuticula stoßen die Zellen zusammen; sonst haben sie zwischen sich Räume, in die sich vom Bindegewebe her Kittleisten einschieben*). Die Räume bilden ein zusammenhängendes Kanalsystem, in dessen Wand sich überall Spiralfibrillen nachweisen lassen. Sie geben wohl den Kanälen Halt, da sie bei der Hautatmung wichtig werden und die Richtung des Blutstroms bedingen (s. u.).

Von einzelligen Drüsen fand Stantschinsky drei Formen:

- 1. Kleine flaschenförmige Drüsen, welche die Epithelzellen um das Doppelte und Dreifache übertreffen, mit wandständigen Plasmaresten und Kernen finden sich überall zerstreut an den Seiten und auf den Gipfeln der Papillen, an letzterer Stelle öfters gehäuft. Sie gehen in die Schleimzellen des Bindegewebes über, sind also gewöhnliche, dem Mesoderm entstammende Schleimdrüsen.
- 2. Seltner vorkommende kleine Drüsen sind ganz mit Plasma erfüllt; der Kern liegt in der Mitte, die Vacuolen enthalten feine Körnchen und Stäbchen. Sie liegen oft tief und haben dann einen geschlängelten Ausführgang. Derselbe kann auch fehlen, so daß die Drüsenzelle zu einer besonderen Bindegewebszelle herabsinkt.
- 3. Große Drüsen, die die 50 fache Länge der Epithelzellen erreichen können. Einzeln oder in Gruppen vereint, münden sie auf dem Scheitel der Papillen in kleinen spalt- oder Y-förmigen Gruben. Der Kern liegt wandständig am Boden der Phiole, der Inhalt ballt sich meist zu einer Kugel zusammen, welche in einen homogenen unteren und einen faserigen distalen Teil zerfällt. Die Drüse hat eine besondere Bindegewebshülle. Das eigenartigste ist der Sphincter, der den langen Ausführgang am Ende umspinnt. Er wird zusammengesetzt aus merkwürdigen spiralig geordneten Muskelfasern, deren Kern und Sarcoplasma an einem Ende liegt, während die contractile Substanz eine Art langer Geißel bildet, deren Ende sich an der Wand des Drüsenganges ansetzt. Sie wirken offenbar mit großer Präzision.

Klare, gigantische Zellen, die Semper fand, gehören wohl zur dritten Kategorie.

Unter dem Epithel folgt die Bindegewebs- und weiter die Muskelschicht der Cutis, bald ohne deutliche Trennung, bald scharf abgesetzt. Das Bindegewebe setzt sich zusammen aus einem Fasergeflecht, dem

^{*)} In seinem "Lehrbuch der Histologie der Tiere", 1902, gibt Cam. Schneider eine Beschreibung der Haut von Helix. Er unterscheidet die Cuticula, "die vom Sarc durch einen schmalen Außensaum getrennt ist. Schlußleisten sind leicht nachweisbar". In den Intercellularräumen des Epithels, in denen sich gelegentlich Lymphkörperchen finden, spannen sich Plasmabrücken herüber.

namentlich dreierlei verschiedene Zellen eingelagert sind, kleine Bindegewebszellen, Schleimzellen und Pigmentzellen, nebst indifferenten protoplasmatischen Zellen, aus denen die übrigen hervorgehen; dazu kommen bei manchen noch in der Umgebung des Auges Haufen von Zellen mit Konkretionen, die vielleicht den von Cuénot als mucoide Körnerzellen bezeichneten Elementen entsprechen.

Wichtige Aufschlüsse gibt Stantschinsky von den

Muskelfasern (XIV, 6, 7, 8).

Wie gewöhnlich, liegt das Sarcoplasma mit dem chromatinarmen Kern in der Achse, darum die contractile Substanz, die in Fibrillen zerfällt, in schwacher Spiralwindung. An der Grenze von Sarcoplasma und contractiler Rinde sind der Zelle 2—10 elastische Fasern eingelagert, welche eine schärfere Spirale beschreiben. Wo die Muskelzelle sich gegen das Epithel teilt, da spalten sich vorher die elastischen Fibrillen. In den Resten verschwindet zunächst das Sarcoplasma, dann die contractile Substanz. Nur die elastischen Fasern ziehen weiter, um sich an den Kittleisten des Epithels anzusetzen. Sie dienen mithin als Sehnen.

Sinneszellen und Sinnesorgane.

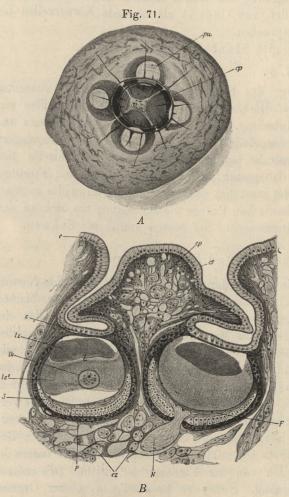
Die Pleuralnerven, die in den Mantel eintreten, sind gemischte Nerven, die fortwährend motorische Fasern abgeben. Die Hauptäste bleiben sensitiv; den Verzweigungsstellen lagern sich größere Ganglienzellen ein, nach den sensitiven Flächen zu die kleinen. Die feinen Sinneszellen liegen subepithelial, ihr peripherischer Fortsatz ließ sich bis zur Cuticula verfolgen. v. Lendenfeld fand sie hauptsächlich an den Seiten der Papillen, was Stantschinsky bestätigt. Letzterer traf sie aber außerdem oft gehäuft auf der Spitze der Papillen, um eine Grube, welche mit verlängerten Epithelzellen ausgekleidet war, dazu Nerv und kleine Ganglienzellen. Hier bilden sich also besondere Sinneswerkzeuge aus, deren Bedeutung, ob chemisch oder tactil, unklar ist. Unter der Fläche lagern in der Cutis gigantische Zellen von der Eigenart der dritten Drüsenform (s. o.), doch ohne Ausführgang. Sempers Beschreibung solcher Organe gewinnt noch dadurch an Präzision, daß die Umgrenzung des Feldes mit verlängertem Epithel schärfer umschrieben ist und eine bikonvexe Linsenverdickung trägt. Semper bezeichnet das Organ, vermutlich mit Unrecht, als Tastpapille.

Die Rückenaugen.

Semper unterscheidet Augen mit "epithelartiger" und solche mit "unregelmäßig geschichteter Retina". Die ersteren machen den Eindruck eines typisch abgeschlossenen Sehorgans. Sie sind es, die Stantschinsky mit modernen Methoden allein untersuchen konnte. In der Beschreibung der anderen müssen wir uns auf die ältere, ungenügende Darstellung be-

schränken; und die Eigenheiten, die v. Lendenfeld bei Oncidium daemeun fand, lassen sich ohne die fehlenden Abbildungen kaum verwerten.

Die Augen, die in ringförmigen Gruppen auf den Papillen stehen,



A Rückenpapille von Oncidium Bütschlii Stantsch. mit 4 retrahierten Augen, in Nelkenöl aufgehellt. B Längsn Sehnerv. la Linsenzellen. pu blinder Fleck. S Schicht der Sehzellen.

schnitt durch eine solche Papille. c Cornea. cp Scheitelder Cornea anfaßt, welche papille. ct Cuticula. cx Concretionszellen. F Nervenletztere im eingestülpten faserschicht der Retina. Ik Kern einer Linsenzelle. Zustande von einer Ring-P Pigmentschicht. furche abgegrenzt wird. Ausstülpung Nach Stantschinsky. Auges kommt zustande teils durch den Druck der Ringmuskulatur der Papille, teils durch Muskelfasern, welche von einer Seite der Cornea unter dem Bulbus hinweg- und zur anderen hinüberziehen. Die Augen sind zwar durch eine Art bindegewebiger Kapsel von der

bis zu sechs, haben ihre Achsen nicht parallel, sondern divergierend. Sie können zurückgezogen werden, nirgends jedoch stärker als bei Oncidium Bütschlii, wo sie in höchst charakteristischer Weise unter der mit einer großen Drüse der dritten Gruppe ausgestatteten Scheitelpapille verschwinden. Das ausgestülpte Auge mißt etwa 1/10 bis 1/3 mm und ist kugelig, das retrahierte nimmt einen länglichen oder birnförmigen Umriß Die Augengruppe wird von einem gemeinsamen Sehnerven, der selbst noch motorische Fasern abgibt und sich erst zum Schluß in die Aste für die einzelnen Augen teilt, versorgt. Die Retraction erfolgt nicht durch einen besonderen Retractor, sondern durch allgemeine Hautmuskulatur, die rings am Bulbus und an den Seiten

umgebenden Cutis einigermaßen abgegrenzt, doch könnte man wohl ebensogut einen geschlossenen Bulbus leugnen, namentlich greifen vorn im Umfange der Cornea die benachbarten Muskel- und Bindegewebselemente frei in den Bulbus über, ebenso treten die Pigmentzellen, welche der Augenkapsel innen anliegen, zum Teil durch diese hindurch, und der lacunäre Blutsinus, der das Auge umspült und seinen hohen funktionellen Wert kennzeichnet, schließt sich ebensowenig scharf der Kapsel an.

Die Teile des Auges sind:

die Cornea,

die Sclera,

die Pigmentschicht,

die Retina, von der vorigen durch eine bindegewebige Basalmembran abgesetzt, und der Sehnerv, die aus zwei Segmenten bestehende Linse, deren hinterer Teil als Glaskörper gelten kann, dazu ein muskulöser Accommodationsapparat.

Die Cornea besteht nicht, wie bei den Kopfaugen, aus zwei Zellschichten, einer äußeren und einer inneren, sondern bloß aus der äußeren und einer Bindegewebslage mit Fasern und Zellen darunter.

Die Sclera wird durch die Bindegewebskapsel repräsentiert, die hinten vom Sehnerv durchbohrt ist. Sie scheint an manchen Stellen durchbrochen und reicht, vorn jedenfalls nicht geschlossen, bis zur Cornea.

Die Pigmentschicht baut sich aus 2 oder 3 Lagen von Farbzellen mit braunen Pigmentkörnchen auf, die keineswegs senkrecht zur Sclera stehen. Sie reicht nicht bis zum äußeren Umfang der Cornea, sondern biegt schon vorher nach innen ab und legt sich der Linse an, von der sie vorn einen runden Fleck freiläßt als Pupille. Nach innen ist die Pigmentschicht bei den Augen mit typischer Retina durch die Kugelfläche der Basalmembran abgegrenzt, nicht aber bei denen mit unregelmäßiger Retina. Vielmehr dringt nach Sempers Zeichnungen die viel dickere Pigmentschicht mit allerlei radiären Fortsätzen in die Netzhaut ein.

Die Retina besteht aus den Sehzellen, die sich an die Basalmembran ansetzen. Sie fehlen da, wo der Sehnerv eintritt, am blinden Fleck also. Sie stehen nur im Hintergrunde des Auges radiär, nach vorn zu richten sie sich immer flacher aus. Die Basalmembran, durch Kerne als Bindegewebsmembram gekennzeichnet, sendet vereinzelt Stützfasern zwischen die Sehzellen herein, die aber Kerne enthalten und damit zu bindegewebigen Stützzellen werden können. Die Anzahl der Sehzellen wechselt; das Minimum betrug in einem größten durch den Sehnerven geführten Schnitte 16. Der Sehnerv tritt bald am hintern Augenpol ein, bald seitlich davon. Vor dem Eintritt verliert er alle Ganglienzellen. Beim Durchtritt durch die Netzhaut verschmälert er sich. Er besteht aus Bindegewebe und Nervenfasern, in denen man oft wieder mehrere Neurofibrillen

erkennt. Die Ausbreitung erfolgt so, daß sich die Fasern zunächst in 4 Äste zerlegen, die auseinanderweichen; jeder von ihnen spaltet sich wieder in 2, diese schließlich in immer feinere, bis die Fibrillen die Sehzellen erreichen. Jede Sehzelle besteht aus zwei annähernd gleichgroßen, scharf voneinander abgesetzten Teilen. Der distale Teil enthält wabiges Protoplasma und den großen, runden Kern. Der proximale Teil, der sich gegen den distalen mit konkaver Fläche absetzt, hat in der Mitte ein wabiges Plasmaklümpchen, rings ist er durchsichtig; er stellt das Stäbchen dar. An der Grenze beider Teile liegt ein feiner Knopf, der zur Nervensubstanz gehört. Die Nervenfibrille tritt am distalen Ende ein und zieht gegen den Kern der Sehzelle, den sie, geteilt, umspinnt. Die Fibrillen sammeln sich wieder in dem Knopf, und von diesem gehen weiter parallele Fibrillen in das Protoplasma des proximalen Teiles oder des Stäbchens. Weiter ließen sich die Strukturen bisher nicht verfolgen. Ein letzter Stiftchensaum wurde also nicht festgestellt. Noch mag bemerkt werden, daß die Retina über dem blinden Fleck, also über dem Eintritt des Sehnerven, an der Peripherie der Linsenkapsel aus Bindegewebe aufgebaut wird.

Die Linse wird von einer derben, faserigen Bindegewebskapsel umschlossen, deren Charakter durch eingelagerte Kerne bezeugt wird. Semper hielt sie für die verdickte Zellwand. Der Aufbau ist nun äußerst merkwürdig dadurch, daß das ganze Organ aus einer einzigen großen Zelle oder aus einer größeren Anzahl, bis 20, hergestellt wird. Die Verhältnisse wechseln selbst individuell so stark, daß nicht einmal die Beschränkung auf eine Zelle für die Art Konstanz hat. Auf dieser verschiedenen Grundlage wird aber stets derselbe physikalische Apparat erreicht; der vordere Teil ist scharf gegen den hinteren abgesetzt, jener ist bikonvex, also eine eigentliche Linse, dieser ist konkav-konvex, also ein Glaskörper, ein Ausdruck, der von den Autoren auffälligerweise nicht angewandt wird. Die Zahl der Zellen im Glaskörper ist meist größer als die in der eigentlichen Linse. Sobald zwei oder mehr Zellen, im ganzen gerechnet, vorhanden sind, hat die eigentliche Linse auch hinten, gegen den Glaskörper, eine Bindegewebskapsel. Die Glaskörperzellen haben außen ein gröberes, innen ein feineres Plasma, darin den Kern mit Nucleolus und gutem Chromatingerüst; sie bezeugen ihre enge Zusammengehörigkeit noch durch Plasmabrücken, die sich von der einen zur andern hinüberspannen.

Der Accommodationsapparat wird gebildet durch ringförmige Muskelfasern, die sich um die Pupille legen. Semper sprach von einem Ciliarring und dachte an die Verdickung der Linsenkapsel an derselben Stelle. Stantschinsky klärt den Irrtum auf und zeigt, daß ein Kranz ebensolcher Muskelfasern, konzentrisch zum ersten, außerhalb des Vorderendes der Pigmentschicht liegt, also unter den Seitenteilen der Cornea. Im Grunde gehören wohl beide Sphincteren auch rein morphologisch zusam-

men, denn die einzelnen Muskelfasern legen sich nicht zu einem kompakten Muskel zusammen, sondern bleiben immer durch Bindegewebe getrennt. Stantschinsky erblickt die Wirkung der Ringfasern darin, daß sie die Vorderwand der Linse konvexer machen. Gleichzeitig regulieren sie die Menge des einfallenden Lichtes durch Verengerung der Pupille.

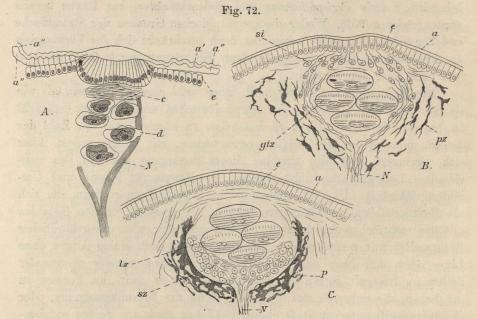
Funktionelle und morphologische Deutung.

Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß solche Rückenaugen in ihrer besten Ausbildung den Kopfaugen überlegen und nicht nur zur Unterscheidung von Hell und Dunkel, sondern zur Wahrnehmung wirklicher Bilder befähigt sind. Die Differenzierung von Linse und Glaskörper, die vordere Lage der ersteren, die Accommodationsvorrichtung beweisen es. Wie weit die Leistung reicht, bleibt allerdings der experimentellen Untersuchung überlassen. Sempers Idee, die Augen seien eine spezielle Anpassung zum Erkennen der in der gleichen Strandregion lebenden Feinde Periophthalmus und Boleophthalmus, hat Plate bereits zurückgewiesen (955). Weder die geographischen Grenzen der Strandfische und der Schnecken fallen zusammen, noch beschränkt sich das Vorkommen der Rückenaugen auf das Litorale, denn die augentragende Oncis montana lebt hoch über der Flutlinie.

Die biologische Herleitung muß daher wohl eine andere sein als wie sie Semper wollte, auch in der morphologischen scheint er sich getäuscht zu haben. Zunächst glaubt er feststellen zu können, daß die Zahl der Augen, mindestens bei Oncidium verruculatum, mit zunehmendem Alter sich verringert, daß also einzelne dieser Sehorgane während des individuellen Lebens rückgebildet werden, ein Beweis für Plastik und Umbildungsfähigkeit. Und da kommen denn allerlei Formen dazu, die sich als funktionell unbrauchbar herausstellen. Abgesehen von den Gebilden mit der mehrfachen Schicht unregelmäßig geformter, noch unverständlicher Retinazellen mit vordringendem Pigment, fanden sich kleine Augen ohne Linse oder ohne Nerv oder mit einem Haufen ungeordneter polygonaler Zellen im Innern. Semper vermutet, daß wir es darin mit Formen zu tun haben, die entweder auf dem Wege sind zur Vervollkommnung, oder die auf unvollkommener Stufe stehen geblieben sind, was beides so ziemlich auf dasselbe hinauskomme. In der Tat haben wir ja Beispiele solcher auf embryonaler Stufe verharrenden Sinnesepithelien kennen gelernt (s. o.), die allerdings vor den unvollkommenen Augen, namentlich wenn sie des Nerven entbehren, den Vorzug der Funktionsfähigkeit haben. Semper suchte nun nach weiteren Umbildungsstufen im einzelnen und glaubte solche an augenlosen Papillen zu finden; es sollten Zellen vom Epithel in das Bindegewebe einwandern und die Elemente des Auges liefern. Eine Zelle indessen mit konzentrischer Konkretion weist v. Lendenfeld in dieser Entwicklungsreihe zurück, denn die Konkretion soll aus Kalk bestehen; was Semper sonst angibt, läßt sich wohl auf die kleinen und

großen Drüsenzellen beziehen, kurz mit seinen unvollkommenen Mitteln kam er wohl nicht auf eine allgemeine Umdeutung der papillären Sinneswerkzeuge hinaus; blieben ihm doch die Sinneszellen ganz unbekannt.

Bedenkt man den geringen Abschluß des Auges und seiner einzelnen, durch Bindegewebsschichten getrennten Teile voneinander, so wird es unwahrscheinlich, daß das Auge durch Einstülpung entstand wie das Kopfauge. Semper behält mit der Annahme, daß es sich nur um die Einwanderung ectodermaler Elemente handle, recht, und man wird Stantschinsky darin folgen können, wenn er meint, daß alle histologischen Elemente in der Haut bereits vorliegen, Nerv, Bindegewebe, Pigment, Muskeln und vor allem die gigantischen Zellen mit der Schichtung ihres Excretes, daß sich in eine distale und proximale Hälfte gliedert, nach Art einer Linsenzelle. Man hätte also nur noch nötig, die Sinneszellen, die an und für sich schon unter das Epithel gerückt sind, sich umgruppieren zu lassen zur Retina, nach Art von Textfig. 72, B und C.



A. Schematischer Schnitt durch ein Rückensinneswerkzeug von Oncidium Steindachneri. B. und C. hypothetische Übergangsstufen zwischen A. und den Rückenaugen. a Cuticula. c wahrscheinlich Cutis mit Sinneszellen. e Epithel. d und giz Riesenzellen, die zu Linsenzellen lz werden. n Nerv. p Pigmentschicht. pz Pigmentzellen. si Sinneszellen. sz Sehzellen.

A. nach Semper. B. und C. nach Stantschinsky.

Nachträge.

Berichtigung.

Durch mündliche Mitteilung erfahre ich, daß Nalepas Bearbeitung (912) sich nicht, wie er annimmt, auf Zonites algirus bezieht, sondern

auf Zonites verticillus. Von diesem habe ich den Drüsensack am Mantelrande früher beschrieben. Es ergeben sich keine Differenzen.

Retraktoren.

Über das Retraktorensystem dieser Schnecke folgen Bemerkungen beim Nervensystem, das auch von manchen Heliciden erst die genauere Deutung des Columellaris nach Ausbildung und Umfang gestattet (s. u.).

Für die Herkunft der mannigfachen Fühlermuskeln bei den Janelliden verdient eine Angabe von Plate (s. u. Textfig. 79) Beachtung. Hier leiten die inneren, medialen Retraktoren ihre Wurzeln weit von der anderen Körperhälfte her, der des rechten Tentakels von der linken und umgekehrt, so daß sie sich kreuzen. Sie entstammen offenbar den dorsoventralen Muskelbündeln der Körperseiten, deren mediale Abschnitte im Fuß nach der anderen Körperhälfte hinüberstrahlen (vgl. o. S. 164, u. Textfig. 79).

Statocyste.

Wiegmann bildet ein Otoconium oder Statoconium von Achatina panthera ab (1539) in starker Vergrößerung. Es ist elliptisch und konzentrisch geschichtet. Von besonderem Interesse ist seine Angabe, daß bei Streptaxis (Eustreptaxis) souleyetianus die Otoconien durch amorphe Kalkkrümel ersetzt sind.

Auf die Innervierung und die Nervenendigungen kommen wir beim Nervensystem zurück (s. u.).

Auge.

Erwähnung verdient die Tatsache, daß nach André und Pelseneer bei Ancylus und anderen Basommatophoren vor dem Auge sich ein Blutsinus befindet.

Das Auge von Vaginula ist nach Sarasins Abbildung dadurch ausgezeichnet, daß sich die Cornea weiter um den vorderen Umfang der Linse herumlegt, daher die Retina sich auf deren hinteren Umfang beschränkt; das Pigment allerdings geht weiter nach vorn in die hinteren Corneazellen über, wodurch eine scharfe Genze verwischt wird.

Kellers Angabe, daß bei Vaginula Gayi ein großes, napfförmiges Ganglion für das Auge vorhanden sei, beruht wohl auf Irrtum, zum mindesten verlangt sie Nachprüfung, da sie mit den Beschreibungen der anderen Autoren, die das Organ behandelt haben, ebenso im Widerspruch steht, wie mit der Innervierung des Pulmonatenauges schlechthin.

Tentakel.

Bei *Testacella* erscheint der Lippenfühler oder Mundlappen als ein ächter Fühler von Tentakelform, der an der Basis des kleinen Fühlers senkrecht nach unten vorgestreckt werden kann.*)

^{*)} Simroth, Nacktschneckenstudien in den Südalpen. Abhandl. der Senckenb. naturf. Ges. XXXII. 1910. Taf. 24. Fig. 38.

IV. Das Nervensystem.

Das euthyneure Nervensystem der Pulmonaten zeichnet sich durch den enggeschlossenen Schlundring aus. Er besteht aus lauter abgerundeten Ganglien, Markstämme fehlen. Chiastoneurie scheint nur in einem einzigen Falle noch an der Visceralcommissur angedeutet. Die Differenzen bewegen sich fast nur in der Länge der Commissuren und Connective und in der Abgliederung oder Verschmelzung der einzelnen Ganglien, wobei man eine scheinbare innere Verschmelzung, die von der Bindegewebshülle vorgetäuscht wird, von der wirklichen, welche sich auf die Nervenknoten selbst bezieht, zu unterscheiden hat.

Die meisten Verschiedenheiten betreffen das viscerale System, das zwar aus Pleural- und Visceralganglien sich zusammensetzt, die letzteren aber in der Regel in drei gliedert, deren Deutung nicht immer sicher ist. Wir haben also zu unterscheiden:

- 2 Cerebralganglien,
- 2 Pedalganglien,
- 2 Pleural- oder Commissuralganglien,
- 3 Visceralganglien (Parietal- und Abdominalganglien),
- 2 Buccalganglien.

Dazu als Verbindungen

die Cerebropedal-, die Cerebropleural-, die Pleurovisceral- und die Cerebrobuccal- oder kurz Buccalconnective,

die Cerebral-, die ein- oder mehrfache Pedal-, die Visceral- und die Buccalcommissur, letztere zwischen den Buccalganglien. Vielfach wird der letztgenante Ausdruck auch schlechthin für die Cerebrobuccalconnective gebraucht.

Altertümlicheren Formen kommen noch besondere Commissuren zu, die den höheren fehlen, zwischen den Cerebralganglien die subcerebrale, zwischen den Pedalganglien die parapedale, Verbindungen, die durch Nervenabgabe ausgezeichnet sind, gegenüber allen typischen Commissuren.

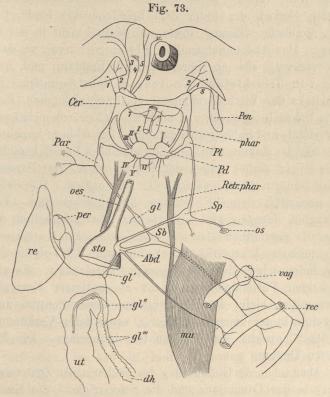
Auch die Unterschiede im peripherischen Nervensystem erreichen keinen besonderen Umfang. Es werden allerdings in dem Gebiete eines und desselben Ganglions oft weit voneinander abweichende Beschreibungen der austretenden Nerven gegeben. Hier wird erst das Studium der histologischen Struktur zu entscheiden haben, wie weit sichs um Vereinigungen mehrerer Faserzüge in derselben Neurilemscheide, und wie weit sichs um besondere Kerne im Zentrum handelt. Das Studium der letzteren läßt, wie fast überall, noch zu wünschen übrig, wiewohl es an tüchtigen Arbeiten nicht fehlt. Eine wesentliche Steigerung findet sich in den peripherischen Verbindungen, Netzen, welchen oft sekundär Nervenzellen und Nervenzellanhäufungen an- und eingelagert sind, in regelmäßigster Ausbildung in der Sohle der Aulacopoden. Dazu kommen Ganglien für die Geschlechts-, besonders die Begattungswerkzeuge und den Vorderdarm bis zur Leber.

a. Die Ganglien des Schlundrings.

Beginnen wir mit dem Komplex, der noch die meisten Unklarheiten aufweist!

1. Die Visceralkette.

Das Verständnis kommt wohl am besten von der Form, die noch die Chiastoneurie in der Visceralcommissur bewahrt hat, d. h. von der *Chilina dombeiana*, nach Plate*), während sie bei *Ch. Mülleri*, welche Pelseneer untersuchte, nicht auffiel. (Es bleibt somit fraglich, ob sich der wichtige



Nervensystem von Chilina dombeiana. Abd Abdominalganglion. Cer Cerebralganglion. dh Zwittergang. gl Accessorisches Ganglion in der Visceralcommissur. gl', gl'', gl''' Ganglien im Gebiete der Abdominalnerven. Oes Oesophagus. Os Osphradium. Par Parietalganglion. Pd Pedalganglion. Pen Penis. per Pericard. phar Pharynx, daran die Buccalganglien. Pl Pleuralganglion. re Niere. rec Enddarm. Retr. phar Pharynxretraktor. Sb Subintestinalganglion. Sp Supraintestinalganglion. sto Magen. ut Uterus. vag Vagina. 1—8 Cerebralnerven. I—VI Pedalnerven, VI aus der Parapedalcommissur.

Übergang noch jetzt innerhalb der Gattung vollzieht.) Textfigur 73 zeigt zwei Cerebralganglien, durch eine ziemlich lange Quercommissur ver-

^{*)} Plate, Bemerkungen über die Phylogonie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. Anat. IX. 1895.

bunden, das linke gibt sieben Kopfnerven ab, das rechte acht, weil der Penisnerv dazu kommt (s. u.). Dazu die beiden Buccalconnective. Die Pedalganglien sind durch eine einfache Commissur verbunden, dazu aber kommt noch eine zweite feine Parapedalcommissur, so zu deuten, weil sie einem feinen Nerven den Ursprung gibt (VI). Von den Pleuralganglien geht eine Visceralkette aus, mit viel längerer Visceralcommissur, als bei irgend einem anderen Pulmonat. Als Reste der Chiastoneurie enthält sie das Supraintestinalganglion, welches das Osphradium und die benachbarte Haut versorgt (Sp), und das Subintestinalganglion (Sb) mit einem zarten Nerven, der unter dem Spindelmuskel hindurch zur Umgebung der weiblichen Öffnung, sowie zum Mantel zieht in der Umgebung des Rectums. Das Abdominalganglion gibt einen Nerven an das Rectum, der andere verzweigt sich an Niere, Pericard, Enddarm und, unter Einschaltung von drei kleinen Knoten, an den Genitalien. Dazu aber lagert sich links der Visceralcommissur ein Parietalganglion (Par) ein, mit Nerven zum linken Integument, und noch ein kleines accesorisches Ganglion zwischen Parietal- und Subintestinalganglion. Die frühere Annahme Pelseneers, welcher das Subintestinalganglion als linkes Parietalganglion deuten wollte, wies Plate zurück wegen der Innervierung. Das Parietalganglion erscheint als Neuerwerbung innerhalb der Pulmonaten. Das Subintestinalganglion verschmilzt vielmehr mit dem Abdominalganglion. Das Supraintestinalganglion dagegen wird zum rechten Parietalganglion, denn beide innervieren, wie namentlich klar aus den Zeichnungen Lacaze-Duthiers an Basommatophoren hervortritt, das Osphradium. Ich hob diese Besonderheit hervor, indem ich es als Geruchsganglion bezeichnete. Es wären demnach die beiden Parietalganglien nicht als antimere Nervenknoten zu nehmen; wesentlich bleibt die Herausbildung neuer Zentren und Nerven, mindestens eines in der Visceralcommissur, sowie deren Verkürzung. Beide bedingen den Charakter des Pulmonatenschlundrings. Die Möglichkeit einer anderen Deutung s. u.

Mahnt aber schon die Einlagerung der beiden neuen Zentren (Textfig. 73 Par und gl) in der Commissur und die Schwierigkeit, die Knoten dieser Commissur auf ein bestimmtes Schema zu bringen, zur Vorsicht beim Gebrauch einer bestimmten Nomenklatur, so erhöht sich die Unsicherheit durch Verschmelzungen in verschiedener Richtung. Das Schema würde lauten für eine rechtsgewundene Schnecke:

Pulmonat. Prosobranch.

Rechtes und linkes Pleural- oder Commissuralganglion. Linkes Parietalganglion. fehlt.

Abdominal ganglion. . . . Subintestinal- + Abdominal ganglion. Rechtes Parietal ganglion. . . . Supraintestinal ganglion.

Die Bezeichnungen wechseln nach den Autoren. Lacaze-Duthiers bezeichnet den ganzen Distrikt als centre asymmétrique, Böhmig (711) spricht von zwei Commissural-, zwei Pallialganglien und einem Intestinalganglion u. dergl. m. Pelseneer ist neuerdings so konsequent, daß er den Namen Parietalganglion bloß für die Neuerwerbungen der linken Seite, für die rechte aber die Bezeichnung Supraintestinalganglion verwendet (934).

Wesentlich ist, daß die Pleuralganglien keine Nerven abgeben. Danach wird man auch bei den Formen, bei denen eine Reduktion in der Visceralkette eintritt, zu urteilen haben, solange nicht entweder ontogenetische oder histologische Studien die ursprüngliche Disposition klarlegen. Wenn die fünf Knoten sich auf drei reduzieren, kann also die Verschmelzung eine verschiedene sein. Die beiden (im Grunde genommen gar nicht zusammengehörigen) Parietalganglien rücken entweder nach außen und verschmelzen mit den Pleuralganglien, oder sie legen sich in medialer Verschiebung an den Abdominalknoten an, in dem sie aufgehen. Während sonst die Basommatophoren durch die scharfe Trennung der fünf Visceralganglien ausgezeichnet sind, hat Ancylus nur drei vom ersteren Typus, ebenso Siphonaria, bei der Köhler (848) von Pleurointestinalganglien redet, ebenso Oncidium; das Abdominalganglion ist von beiden getrennt durch mehr oder weniger lange Commissuren, es liegt mehr nach der linken Seite hinüber. Den zweiten Typus stellt etwa Ennea dar, bei der nach Wiegmann die Pleuralganglien nervenfrei und von dem einzigen Nerven abgebenden Knoten der Visceralkette zum Teil weit abstehen, er entspricht den beiden Parietalganglien samt den abdominalen.

Das Extrem der Verschmelzung stellen etwa Vaginula, Hyalimax und die Janelliden dar. Bei Vaginula schlägt sich eine einzige Ganglienmasse ganz herüber, die wohl verschiedene Eindrücke zeigt, doch ohne daß es möglich wäre, zu entscheiden, ob ursprünglich eine Gliederung vorlag. Ähnlich ist es bei Triboniophorus nach Pfeiffer, der im einzelnen nachwies, daß die Ganglienmasse an ihrem Vorderrande noch die Teilung in die einzelnen Knoten aufweist, daß sie aber innerlich und äußerlich nach hinten zu verfließen, so daß die hintere Kontur überhaupt keine Einschnitte mehr zeigt, zuerst die beiden lateralen, dann auch die medialen. Denn es handelt sich nur noch um die, die meist vorkommen, d. h. bei denen das Abdominalganglion mit dem linken Parietal- oder Pallialganglion verschmolzen ist. Diese erste Verschmelzung ist außerordentlich häufig.

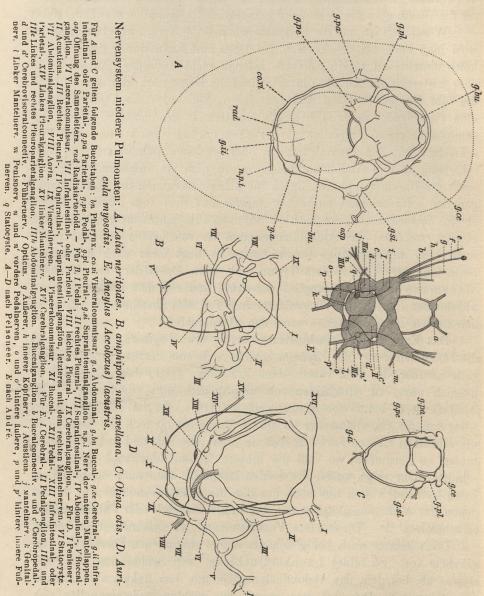
Doch kommt auch bei gleichfalls rechts gewundenen Formen die umgekehrte vor. So bildet Lacaze-Duthiers*) den Schlundring von Helix aspersa ab, bei dem das Abdominalganglion mit dem linken, und dazu die von Stenogyra decollata, bei dem es mit dem rechten Parietalganglion sich vereinigt.

Versucht man, etwas systematisch zu gruppieren, so erhält man eine Übersicht, die mit einem natürlichen System wohl kaum eine schärfere Parallele zeigt, etwa folgendermaßen.

^{*)} Lacaze-Duthiers, Sur les Ganglions, dits palléaux et le stemato-gastrique de quelques Gastéropodes. Arch. de zool. expér. et gén. (3) VI 1898.

Die stärkste Trennung und die längste Commissur weist Chilina auf mit 7 Ganglien.

Die gleiche Zahl hat nach Pelseneer Latia (Textfig. 74), doch in



etwas anderer Verteilung, links ein Parietalganglion, das rechte oder Supraintestinalganglion in Teilung begriffen, das Subintestinal- und das Abdominalganglion noch nicht verschmolzen, also eine ganz ähnliche und weite Visceralkette wie bei *Chilina*, doch ohne die Kreuzung oder Chiastoneurie, bereits euthyneur geworden.

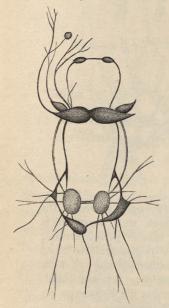
Fig. 74.

Nach v. Iherings Zeichnung*) würde sich hier Stenogyra decollata anschließen, mit 6 Ganglien in der Visceralcommissur. Die Zahl würde dadurch herauskommen, daß links 2 Parietal- oder Pallialganglien vorhanden sein sollten. Da es sich um ein Versehen handeln muß, wie ich nachwies**), fällt die Form unter die nächste Gruppe

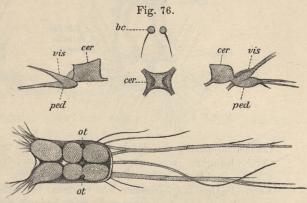
mit 5 gut getrennten Ganglien, d. h. die normale Grundlage der Pulmonaten schlechthin. Hierher gehören etwa außer den Limnaeiden und Planorbiden von den Basommatophoren Otina und Amphibola nach Pelseneer, Auricula (v. Ihering u. a.), Carychium (Simroth), unter den Stylommatophoren Balea, Clausilia, Stenogyra, Buliminus, die Pupen. Dabei bestehen allerlei Unterschiede, namentlich bei den Basommatophoren. Auricula und Amphibola verteilen die Ganglien gleichmäßig in der Commissur, Otina verschiebt die Parietalganglien nach den pleuralen, wobei wieder rechts und links verschiedene Grade der Asymmetrie herauskommen, mit guter Trennung der einzelnen Knoten durch Commissuroder Faserzüge, während bei den Limnaeen die Ganglien sich oft schon bis zur Berührung nähern. Dicht gedrängt sind sie bei den Limaciden und Arioniden.

3 Ganglien unter Verschmelzung der Parietalganglien mit den pleu-

ralen treffen wir bei Ancylus und Siphonaria, bei Oncidiiden, bei letzteren so, daß das Abdominalganglion aus einer Häufung zahlreicher zusammengedrängter Beeren zu bestehen scheint (Plate 955).



Nervensystem von Carychium minimum. Nach Simroth.



Schlundringe mit starker Verschmelzung. Oben von Ostracolethe, von rechts und links dazwischen die Cerebralganglien von oben. Unten: von Atopos, von oben.

be Buccalganglion. cer Cerebralganlion. of Statocyste

ped Pedalganglion. vis Visceralganglion.

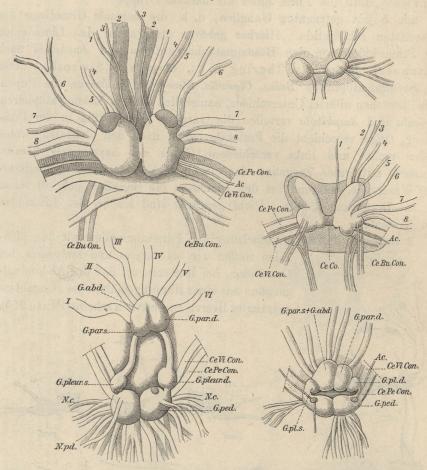
Nach Simroth.

^{*)} v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken 1877.

^{**)} Simroth, Nervensystem und Bewegung der deutschen Binnenschnecken 1882.

Vollkommene Verschmelzung zu einem quergelagerten wulstförmigen Ganglion zeigen Vaginula, Atopos, Ostracolethe, Hyalimax, dazu die Janelliden im Übergang, so daß der Vorderrand noch gegliedert erscheint.

Fig. 77.



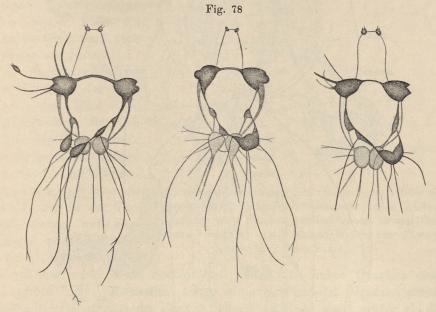
Links Schlundring von Ennea Dussumieri, rechts von Planispira surrecta. Die Gerebralganglien sind abgetrennt. Die Bezeichnungen sind verständlich. G.par.d. rechtes, G.par.s. linkes Parietalganglion. 1 Innerer peritentaculärer Nerv. 2. Ommatophorennerv. 3. Opticus. 4. Äußerer peritentaculärer Nerv. 5. der den vorigen begleitende sehr feine Nerv. 6. Stirn-Oberlippennerv. 7. Nerv des kleinen Tentakels. 8. Unterlippennerv. Ac. Acusticus. An den Pedalganglien von Planispira sind links die Halsnerven, rechts die Fußnerven gezeichnet, dazu die Buccalganglien. Nach Wiegmann.

Succinea läßt nur noch das Pleuralganglion unterscheiden, noch etwas mehr gliedert Omalonyx bei sonst gleicher Zusammendrängung.

Das Abdominalganglion verschmilzt mit dem linken Parietalganglion bei *Cochlicopa*, *Macrochlamys*, *Euhadra*, *Cathaica* und vielen echten *Helix*, z. B. *H. pomatia*. Bei den Heliciden wird oft das Neurilem so dick, daß

es eine einheitliche Masse vortäuscht, die sich aber bei weiterer Präparation in die 5 oder doch 4 einzelnen Knoten auflöst.

Die Raublungenschnecken haben die allerverschiedensten Verhältnisse. 5 gut getrennte Knoten finden wir bei den Testacellen (Plate 954, Lacaze-Duthiers 855), bei Paryphanta (Beutler 684), bei Selenochlamys und Phrixolestes (Simroth). 4 Knoten haben Daudebardia (Plate), Hyrcanolestes (Simroth), Ennea (Wiegmann 1539), die letztere so, daß wieder die beiden medialen, d. h. das rechte Paritalganglion und das aus dem linken Parietalund dem Abdominalganglion gebildete Parieto-Abdominalganglion beinahe



Nervensystem von Balea perversa, Cochlicopa lubrica und Patula rotundata.

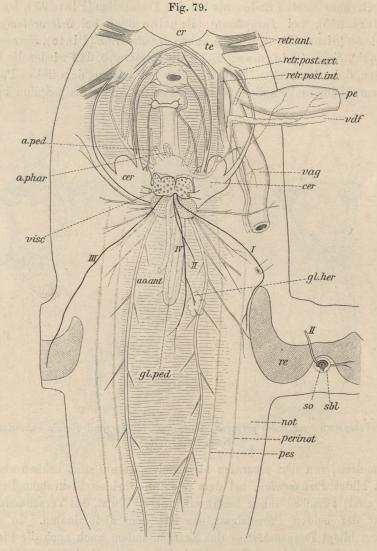
Nach Simroth.

verschmolzen, von den pleuralen aber weit getrennt sind. Einen weiteren Schritt bildet Pseudomilax, bei dem noch die beiden Pleuralganglien getrennt sind; zwischen ihnen lagert ein querer Wulst, das Verschmelzungsprodukt der beiden Parietalganglien mit dem abdominalen. In dieser Richtung bildet Trigonochlamys das Extrem, indem auch noch die Pleuralganglien in den Wulst aufgehen. Ähnlich liegen die Verhältnisse (1688) bei den Glandiniden nach Strebel. Auch bei Strebelia, Streptostyla und Glandina bildet die gesamte Visceralkette einen einheitlichen, mehr rundlichen Knoten, der den Pedalganglien dicht aufgelagert ist. Beide Gruppen sind bekanntlich durch die hindurchtretende vordere Aorta getrennt. Streptostyla deutet am Vorderrande des einheitlichen Visceralknotens noch durch eine Anzahl von Einschnitten die Zusammensetzung an.

Fast in allen diesen Fällen stärkster Konzentration fehlt noch der Nachweis, wieviel auf Kosten des Neurilems zu setzen ist, wieviel auf wirk-

Bronn, Klassen des Tier-Reichs. III. 3.

liche Verschmelzung. Bis zu entsprechender Durcharbeitung wird es schwer sein, die wahre Bedeutung für das System und die Verwandtschaft abzuschätzen. Bei *Hyalimax* konnte ich die völlige Verschmelzung zu

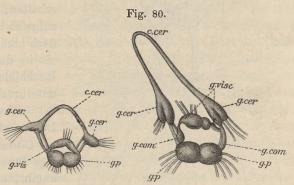


Nervensystem von Janella. ao.ant Kopfaorta. a.ped Fußarterie. a.phar Pharynxarterie. cer. Cerebralganglien. cr. Gekreuzte Tentakelmuskeln. gl.her Zwitterdrüse. gl.ped Fußdrüse. not Notum. pe Penis. per Perinotum. pes Fuß. re Niere. retr.ant. vorderer, retr.post.ext. hinterer äußerer, retr.post.int. hinterer innerer Tentakelmuskel. sbl Postpalliales Sinnesorgan. te Tentakel. vag Vagina. vdf Samenleiter. visc Visceralganglien. I bis IV Visceralnerven. Nach Plate.

einem einzigen halbkreisförmigen Knoten nachweisen. Bei den höher stehenden und größeren Formen verbirgt sich die Gliederung zumeist unter starkem Bindegewebe, das höchstens verschwommene Konturen noch unterscheiden läßt, z. B. bei den großen Helix (Textfig. 81). Wiegmann namentlich hat in diesem Sinne eine Reihe von Schlundringen abgebildet, von Parmarion, Helicarion, Medyla, Everettia, Dendrotrochus, Hemiplecta, Xesta, Trochomorpha, Planispira (Textfig. 77), Albersia, Papuina, Amphidromus. Doch hat die viele Mühe nichts weiter ergeben, als daß die Ganglien durch undeutliche Umrisse sich aus einer einheitlichen Masse herausheben, und daß bei einer Art von Helicarion noch ein besonderer Knoten zwischen Pleural- und Parietalganglion wenigstens am vorderen Umfang der Kette angedeutet zu sein scheint. Vorläufig ergeben alle

diese Untersuchungen im besten Falle ein hohes Gleichmaß nach demselben Schema.

Beachtung verdient wohl noch der verschiedene Grad von Asymmetrie, der sich bei der Visceralkette nicht nur in der häufigen Verschiebung des Abdominalganglions nach links und in der Verschmelzung mit dem linken parietalen ausspricht, sondern ebenso



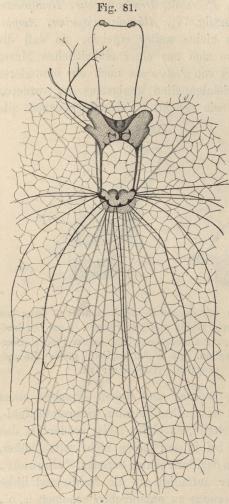
Schlundringe mit langer Cerebralcommissur, links von Trigonochlamys, rechts von Phrixolestes. c.cer Cerebralcommissur. g.cer Cerebralganglien. g.com Pleural-(Commissural-)Ganglien. g.p Pedalganglien. g.visc Visceralganglien. Nach Simroth.

durch die verschiedene Stärke der rechten und linken Ganglien einen Ausdruck findet. Namentlich macht das rechte Parietal- (Supraintestinal-, Geruchs-) Ganglion seinen Einfluß geltend, es bleibt meist größer als das linke Parietalganglion, auch liegt es bei jungen Tieren nicht selten höher, als bei alten, wodurch es die Detorsion der Pulmonaten bezeugt (Pelseneer). Die Differenzen sind um so weniger auffällig, als die rechte und linke Hälfte einander morphologisch keineswegs zu entsprechen scheinen (s. o.). Da sich vorläufig aber noch kaum eine durchgreifende Regel findet läßt, mag es genügen, auf die Abbildungen zu verweisen.

Möglichkeit einer anderen Auffassung.

Wenn ich in dieser Darstellung der Auffassung gefolgt bin, welche sich in den letzten Jahren über die Visceralcommissur und ihre Ganglien ausgebildet hat, so muß ich doch die Möglichkeit betonen, daß die ganze Deutung keineswegs auf vollkommen gesicherter Basis stehen dürfte. Bei Planorbis (XV, 3) besteht eine zweite Commissur oder Anastomose zwischen einem Nerven des linken Parietalganglions, d. h. hier bei der linksgewundenen Schnecke des Supraintestinalganglions und einem des Abdominalganglions. Ferner weist Nalepa (912) auf die Ähnlichkeit der

dem Genitalnerven eingelagerten Genitalganglien (Textfig. 73 gl', gl'' und gl'''), mit den entsprechenden Ganglien in der Visceralcommissur



Nervensystem von Helix arbrustorum, nemoralis und pomatia. Nach Simroth.

der Prosobranchien hin. Danach scheint mir die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen zu sein, daß die ursprüngliche Visceralcommissur einen weiteren Bogen beschrieb als bei Chilina, und daß diese Commissur entweder noch erhalten, aber wegen noch nicht aufgefundener letzter Anastomosen noch nicht aufgedeckt ist, oder daß sie in den meisten Fällen durch Rückbildung peripherischer Teile unterbrochen und nur selten, wie bei Planorbis, erhalten wurde. Dann würde die Kette, wie sie bei Chilina vorliegt und die Grundlage für die übrigen Pulmonaten abgibt, erst auf sekundären Anastomosen beruhen, so daß die übliche Homologisierung mit der Visceralcommissur der Prosobranchien hinfällig und durch eine neue zu ersetzen sein würde. Hier müssen künftige Untersuchungen einsetzen, vorausgesetzt, daß überhaupt eine strenge Homologie tunlich ist. Die Tatsache, daß Chilina dombeiana die stärkste Chiastoneurie zeigt, wird von der veränderten Auffassung nicht berührt.

2. Die Cerebral- oder oberen Schlundganglien und ihre Verbindungen.

Für die Cerebralganglien scheinen drei Punkte von wesentlicher Bedeutung, die durch die Länge der Cerebralcommissur bedingte gegenseitige Lage und die Lagebeziehung zum Schlundkopf, die Gliederung in einzelne Lappen von verschiedener Funktion und die noch im Fluß befindliche Vergrößerung während der postembryonalen Entwicklung oder doch der späteren Embryonalzeit. Über die Größe in ihrem Verhältnis zum Körperumfange wissen wir leider gar nichts, eine Trübung entsteht noch durch das gelegentliche Verschmelzen mit den Pleuralganglien bei entsprechend

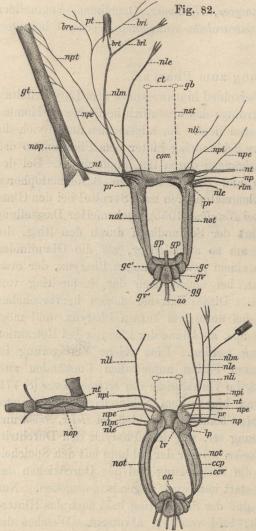
seitlicher Lage, wie sie bei Ancylus, Hyalimax, Oncidiiden, Vaginuliden und wohl auch bei Atopos und Ostracolethe vorzukommen scheint, bei altertümlichen Formen also.

Beziehung zum Pharynx.

Zunächst ist auf einen Unterschied hinzuweisen in dem Lageverhältnis zu den Eingeweiden, wobei allerdings das wesentlich bestimmende Moment vermutlich auf Seiten der letzteren liegt. Im allgemeinen finden sich die Cerebralganglien und der ganze Schlundring hinter dem Pharynx, so daß der Ösophagus mit den Speichelgängen durch ihn hindurchtritt. Bei den Auriculiden aber, nebst Otina und Latia unter den Basommatophoren nach Pelseneer, unter den Stylommatophoren nach Strebel bei den Glandiniden, nach M. Woodward bei Natalina (1055), nach meiner Darstellung bei Selenochlamys tritt umgekehrt der Schlundkopf durch den Ring, der ihn vorn umfaßt. Es ist das um so auffallender, als die Glandiniden Raublungenschnecken sind, mit einem gewaltig langen Pharynx, der etwa dem der Testacellen entspricht, bei denen doch der Schlundring vom Schlundkopf unabhängig bleibt. Diese Extreme mögen hervorgehoben werden, denn sie schließen die bei normalem kurzen Pharynx wohl mögliche und geäußerte Vermutung aus, als könne der Pharynx bei Retraktion durch den Schlundring gezogen werden. Eine solche Verlagerung im Individuum ist in den erwähnten Fällen unter allen Umständen ausgeschlossen, man vergleiche etwa die Verhältnisse von Selenochlamys (S. 171, Fig. 50 F u. G), wo der Pharynx hinter dem Schlundring durch quere Muskeln festgehalten wird. Nabias bemerkt (909), daß bei Helix, Arion und Zonites der Schlundring weit genug sei, um dem Pharynx den Durchtritt zu gestatten, im Gegensatz zu Limax, wo nur der Schlund mit den Speichelgängen Platz findet. Ob aber die Verlagerung und das Durchziehen des Pharynx durch den Ring noch statt hat, wird nirgends angegeben. für Daudebardia gibt Plate an, daß der Schlundring bald noch das Hinterende des Schlundkopfes umfaßt, bald von ihm abrutscht. Welches die ursprüngliche Lage der Cerebralganglien sei, ob vor, ob hinter dem Pharynx, ist wohl kaum zu entscheiden, wenn man auch die erstere für die wahrscheinlichere halten möchte.

Die stärkste Unabhängigkeit beider Organe treffen wir bei manchen Vaginuliden, wo nicht nur der Pharynx vor dem Schlundring liegt, sondern auch die Speicheldrüsen, da doch sonst die Speichelgänge mit durch den Ring gehen.

Beziehungen der Cerebralganglien innerhalb des Schlundrings.
Die Lage der Cerebralganglien im Schlundringe, die durch die Länge der Cerebralcommissur und der Connective bedingt wird, ist wechselvoll genug. Das Extrem wird gebildet, wenn die Hirnknoten ganz auf die Seite rücken bis zur Berührung mit den übrigen Ganglien. Dabei kann sich die Grenze gegen die Pleuralganglien verwischen, so daß man selbst



Oben: Schlundring von Helix aspersa. Schlundring von Zonites algirus. ao Aorta. bri bre Innerer Zweig des inneren Lippennerven, endet im oberen Mundumfange. brl Innerer Zweig des mittleren Lippennerven, der zum Mundlappen geht. brt Außerer Zweig derselben, zum kleinen Fühler. ccp Cerebropedalconnectiv. ccv Cerebrovisceralconnectiv. com Cerebralcommissur. ct Commissur zwischen den Buccalganglien. gb Buccalganglien. gc, gc' Commissuralganglien. gg Genital-, s. Abdominalganglien. gp gp' Pedalganglien. gt Ommatophor. gv Visceralganglien (Parietal- und Supraintestinalganglien). lp Pedallappen des Hirns. lv Viscerallappen des Hirns. nle Außerer, nli innerer, nlm mittlerer Lippennerv. nop Opticus. not Acusticus (Nerv der Statocyste). np Penisnerv. npe Äußerer, npi innerer Circumtentakularnerv. nst Buccalconnectiv. nt Ommatophorennerv. pr Procerebrum. pt Kleiner Fühler. Nach Nabias.

ein kurzes Cerebrovisceralconnectiv. dessen Fasermasse ganz in Ganglienzellen gehüllt ist, als Markstrang bekönnte, zeichnen wie es Nabias beschreibt (s. u.), ohne daß man doch daraus einen phylogenetischen Schluß auf tiefere Stufe machen dürfte. Im allgemeinen bleibt auch hier die reinliche Scheidung, die für die Pulmonaten charakteristisch ist, bestehen. Den Gegensatz bildet das Zusammenriicken der Cerebralknoten in der Mediane bis zur gegenseitigen Berührung und Verschmelzung. Das ist fast immer mit entsprechender, kompensatorischer Verlängerung der Connective verbunden; denn die unteren Schlundganglien schieben sich niemals nach oben. Doch kann die Verlängerung wegfallen bei stärkster Konzentration und Verengerung des Ringes. Danach wird man etwa die folgende Reihe aufstellen können:

Die Oncidiiden haben eine sehr lange Cerebralcommissur (XV, 5), die Connective sind auf Null reduziert. Bei den Vaginuliden (XV, 4) ist wohl die Commissur etwas kürzer, sonst ähnlich. Latia nach Pelseneers Darstellung würde sich anschließen (Textfig. 74); dazu Chilina (Textfig. 73), auch die Janelliden (Textfig. 79), erstere mit mittlerer Länge

der Connective, die bei letzteren völlig verkürzt sind. Den Janelliden kann man die Succineiden und Hyalimax anreihen. Die Basommatophoren haben sowohl die Cerebralcommissur wie die Connective von mittlerer Länge. etwa das harmonische Bild, das bei Clausilia, Pupa, Cochlicopa, Patula usw. wiederkehrt (Textfig. 78). Bei Ancylus und Gundlachia bleibt die Commissur ebenso, die Connective verkürzen sich. Unter den Raublungenschnecken treffen wir auf die größten Gegensätze. Testacella, Daudebardia, Plutonia stellen etwa das harmonische Mittel, bei Hyrcanolestes verlängert sich die Cerebralcommissur, ähnlich bei Trigonochlamys, noch weit mehr bei Phrixolestes (Textfig. 80), wobei sich die Connective verkürzen, Pseudomilax, Selenochlamys haben ebenso die lange Commissur, bei Paryphanta verkürzt sie sich beträchtlich (Textfig. 85), bei den Glandiniden, Natalina und Ennea (Strebel, M. Woodward und Wiegmann) verschmelzen beide Cerebralganglien zu einem rundlichen Knoten (Textfig. 77), der von der Mittellinie etwas nach links verschoben, also asymmetrisch gelagert sein kann, von ihm gehen sehr lange Connective nach unten, zumal bei den Glandiniden, wo sie den Schlundkopf umfassen.

Das Gros der übrigen Limaciden, Arioniden, Heliciden reiht sich so an, daß meist eine Cerebralcommissur vorhanden ist, die aber bei größeren Formen sich verkürzt, so daß z. B. bei den großen echten Helix, den Pentatänien u. a., die Ganglien in breiter Linie zusammenstoßen. Die Connective bleiben dabei immer deutlich und verkürzen sich mäßig, am wenigsten natürlich immer das Cerebropedalconnectiv. Von Achatina panthera gibt Wiegmann die Umbildung in der Entwicklung unmittelbar an, bei jungen Stücken sind die Cerebralganglien durch eine kurze Commissur verbunden, bei erwachsenen stoßen sie aneinander.

Ein Maximum von Verschmelzung mag wohl Ostracolethe darstellen; die Cerebralganglien bilden ein Rechteck, das seitlich unmittelbar an die unteren Schlundganglien stößt, ohne daß Connective hervortreten (Textfig. 76).

Commissuren und Connective.

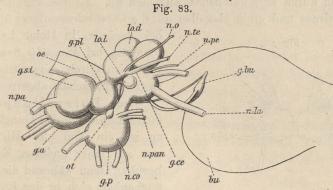
Zu den Cerebropedal- und Cerebrovisceralconnectiven kommt durchweg noch als dritte den Vorderdarm umgreifende Verbindung das Buccalconnectiv, vielfach als Buccalcommissur bezeichnet, ein Name, der in strenger Fassung nur der kurzen Verbindung der beiden Buccalganglien untereinander, soweit sie überhaupt sich nicht berühren, zukommt (s. u.). Dazu gesellt sich, aber wohl nur auf tiefer Stufe, eine Subcerebralcommissur, die von den Cerebralganglien ausgeht, unmittelbar um den Schlund herum. Diese Subcerebralcommissur scheint auf die Limnäen, wo sie Lacaze-Duthiers entdeckte, und auf die Oncidien, wo sie Plate fand und Stantschinsky bestätigte (1029), beschränkt zu sein. Amaudrut gibt sie außerdem an von Achatina panthera, Bulimus Funki, Helix aspersa und Nanina cambodjensis. Sie soll den Cerebropedalconnectiven entlang laufen, an einer Arterie. Nabias konnte sie bei Helix aspersa weder

durch Sektion noch auf Schnitten finden und leugnet sie daher schlechtweg. Die Bedeutung der Commissur als Verbindung der beiden Körperhälften wird freilich abgeschwächt dadurch, daß sie einen Nerven abgibt. Lacaze-Duthiers bezeichnet sie bei Limnaea als Begleitnerv der Lippenarterie, jederseits einer; bei den Oncidiiden sind es jederseits zwei, der eine nach vorn, der andere nach rückwärts gewendet, ebenfalls in die Umgebung des Mundes. Es fragt sich, ob die Nerven das Primäre sind, und die Verbindung erst nachträglich erworben wurde, oder ob die funktionelle Verknüpfung bestimmter Teile beider Cerebralganglien der Ausgangspunkt war. Auffallend bleibt die Beschränkung auf die niederen Formen. Dabei ist zu bemerken, daß Nabias (911) die von Lacaze-Duthiers beschriebenen Begleitnerven der Lippenarterien wieder in Zweifel zieht. Eine Subcerebralcommissur, die v. Ihering annahm, von den Cerebralganglien aus auf dem Umwege über die Pedalganglien, wird allgemein zurückgewiesen.

Gliederung der Cerebralganglien.

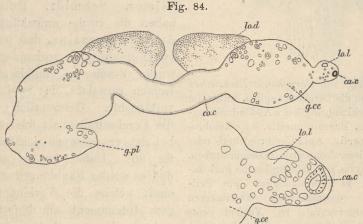
Die äußere Gestalt der Ganglien, wie sie zunächst entgegentritt und abgebildet wird, ist zum guten Teil durch die Bindegewebskapsel bedingt und beeinträchtigt. Die mancherlei Lappen, die man von außen unterscheiden kann, und die man auch hat fixieren wollen, haben keine tiefere Bedeutung. Nach der Entfernung der Kapsel sollen die Ganglienumrisse nach Böhmig großen individuellen Schwankungen nach Form und Größe unterworfen sein, die nicht nur auf Deformitäten beim Präparieren zu schieben sind. Jetzt lassen sich bestimmtere Lappen unterscheiden, so nimmt Böhmig bei der Weinbergschnecke 3, bei Limnaea stagnalis 2 an, wobei er dem besonderen Sinneslappen, aus dem Lacaze-Duthiers den Pneumatophorennerven mit dem Opticus und Acusticus herleitet, keinen Wert beimißt. Während bei Vitrinen, Hyalinen, Clausilien, Pupen, Buliminen, Succineen, Daudebardien und den niederen Heliciden (Patula Vallonia) die Cerebralganglien beider Seiten scharf durch die Cerebralcommissur von verschiedener Länge getrennt und einigermaßen konform sind, schiebt sich bei den höheren Heliciden (Fruticicola, Arionta, Chilotrema, Pentataenia) eine bräunliche Zellmasse bald vor, bald hinter der Commissur, bald vorn und hinten zugleich gegen die Mittellinie vor. Bei einer jungen Eulota fruticum berühren sie sich in der Mittellinie noch nicht, während sie in der postembryonalen Entwicklung später als ein transversaler Belag der ganzen Commissur von etwa deren dreifacher Dicke erscheinen, wodurch das ganze Hirn eine kompakte Form erhält und die Commissur nur noch als innere Masse nachweisbar ist. Die rechte Hirnhälfte erscheint dann bisweilen anders gegliedert als die linke, wobei aber die Entscheidung schwer fällt, wieviel dabei auf ein ähnliches dunkles Pigment im Neurilem und seinen Gefäßen zu setzen ist, wieviel auf innere Gliederung. In der oben zitierten Reihe von Schlundringen, welche

Wiegmann untersuchte, erscheinen die Cerebralganglien von außerordentlich wechselnder Gestalt, je nach den Gattungen, ohne daß dabei indes bisher eine gesetzmäßige Reihe sich herausrechnen ließe. Die letzte Unter-



Schlundring von Limnaea. von rechts. bu Pharynx. g.a Abdominalganglion. g.bu Buccalganglion. g.ce Cerebralganglion. g p. Pedalganglion. g.pl Pleuralganglion. g.si Supraintestinalganglion. lo.d Dersallappen. lo.l Laterallappen. n.la Lippennerv. n.co Colummellanerv. n.o. Opticus. n.pa Pallialnerv. n.par. Parietalnerv. n.pe Penisnerv. n.te Tentakelnerv. oe. Oesophagus. ot. Statocyste. Nach Pelseneer.

suchung von Pelseneer läuft auf eine andere Einteilung hinaus. Danach haben alle Pulmonaten einen seitlichen accessorischen Lappen, zu welchem

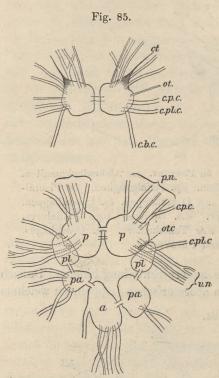


Querschnitt durch die Cerebralganglien von Limnaea stagnalis; darunter das rechte Ende derselben Figur, stärker vergr. ea.e Höhle im Cerebralganglion.

eo.c Cerebralcommissur. g.ce Cerebralganglion. g.pl Pleuralganglion. lo.d Dorsal-, lo.l Laterallappen. Nach Pelseneer.

bei den Basommatophoren allein noch ein Dorsallappen tritt. Dem Dorsallappen fehlt die nervöse Natur, der Seitenlappen ist eine sekundäre Erwerbung des Hirnes selbst.

Der Dorsallappen, von verschiedenen Autoren, zuerst genauer von Beddard, Böhmig, zuletzt von Pelseneer beschrieben, hebt sich bei den Basommatophoren von den hier orangegefärbten Ganglien des Schlundrings schon durch sein weißliches Aussehen ab. Es bedeckt den oberen Teil des Hirnes und greift bisweilen auf die Cerebralcommissur über, flach



Schlundring von Paryphanta Hochstetteri
Pfr. Oben die Cerebralganglien, unten die
unteren Schlundganglien. a Abdominalganglion. c.b.c. Buccalconnectiv. c.p.c Cerebropedalconnectiv. c.pl.c Cerebropleural- oder
Cerebrovisceralconnectiv. ct Cerebraltuben.
ote Statocyste. p Pedalganglien. pa Parietalganglien. pl Pleuralganglien. p.n. Peripherisch entspringende Pedalnerven
(Epipodialnerven?). vn Ventral entspringende Pedalnerven. Nach Beutler.

bei Auricula, in kleine Lappen geschnitten bei Planorbis usw. Er ist vom Hirn durch seine Struktur und Begrenzung scharf abgetrennt (s. u.).

Der Laterallappen geht kontinuierlich in das Ganglion über, er ist ein Teil des Hirnes, der nur auf einer anderen Entstehung beruht. Denn während die Ganglien flächenhaft sich in der Entwicklung vom Epithel sondern, kommt hier noch eine sekundäre Einstülpung an jedem Ganglion hinzu, ein Kanal oder Cerebraltubus, dessen Grund sich zur Blase abschnürt und mit dem Hirn verbindet. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Sarasin, Henchman, Meisenheimer, Schmidt, Pelseneer haben die Sache aufgeklärt. Die Annahme Sarasins, daß jederseits zwei Cerebraltuben vorhanden wären, wurde durch das hufeisenförmige Lumen veranlaßt, das zwei Kanäle vortäuschte. Gelegentlich bleiben die Cerebraltuben als feine Stränge bei den erwachsenen sichtbar (Text-Dabei ist es auffällig, fig. 85). daß es wieder Raublungenschnecken sind, welche die Verbindung mit dem Integument am längsten bewahren. Denn auch die erwachsene Testacella hat nach der Beschreibung

von Lacaze-Duthiers deutliche Cerebraltuben, die der Verfasser aber einfach als Verlängerungen der Cerebralganglien deutet, ohne ihre Bedeutung zu erkennen (855 Fig. 70). Das Lumen der abgeschnürten mit Epithel ausgekleideten Blase tritt auf Querschnitten durch das Hirn noch hervor, wie Pelseneer an verschiedenen Formen, Limnaea, Helix, nachwies.

Die genauste Gliederung auf Grund der Histologie gibt Nabias (s. u.).

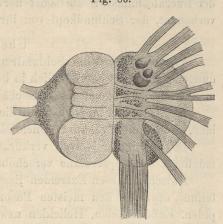
3. Die Pedalganglien.

Die Fußganglien sind immer zwei voneinander getrennte Knoten, die auch bei höchstem Zusammenrücken sich noch deutlich auseinander halten. Sie scheinen durchweg bis zu partieller Berührung der Medianlinie genähert, mit einziger Ausnahme von Carychium und von den Oncidiiden, bei welch letzteren sie ebenso weit voneinander entfernt liegen, wie die Cerebralganglien, mit denen sie jederseits eine seitliche Masse bilden. Bei den übrigen Soleoliferen haben sie die normale mediale Lage.

Sie scheinen durchweg durch zwei Commissuren miteinander verbunden zu sein, die allerdings bei starker Zusammenlagerung erst durch Schnitte sich feststellen lassen und daher nicht überall untersucht sind. Nur bei dem kleinen Carychium (Textfig. 75) gelang mir es nicht, die zweite

Commissur zu finden. Die vorhandene ist hier relativ lang, und die Form nähert sich darin am meisten den Oncidiiden. Die vordere Pedalcommissur ist wohl durchweg stärker als die hintere, meist beträchtlich. Die hintere ist bei niederen Formen länger und frei, bei Balea, Cochlicopa usw. (Textfig. 78). Bei höheren verkürzt sie sich, so daß sich die Pedalganglien auch hinten berühren. Bei manchen Heliciden, Chilotrema z. B., rücken die beiden Pedalcommissuren zu einer einzigen starken Brücke zusammen.

Zu diesen typischen Verbindungen printitt bei manchen Basommatophoren, nach Limnaea nach Lacaze-Duthiers, och chilina nach Plate, noch eine



Die Pedalgenglien von Amalia marginata, von unten. Links sind die Epipodialoder Halsnerven, rechts die Sohlennerven gezeichnet. Nach Simroth.

dritte, hintere, die Parapedalcommissur. Sie gibt einen unpaaren Nerven ab. Das macht es wieder unentschieden, wie bei der Subcerebralcommissur, ob sie nur aus der Verschmelzung zweier Nerven hervorgegangen ist oder eine wirkliche Verbindung zentraler Teile bedeutet. Untersuchungen darüber fehlen. Auffallend bleibt die Beschränkung auf niedere Formen.

Die Form der Pedalganglien ist meist rundlich oder elliptisch, die größere Achse in der Längsrichtung des Körpers. Bei niederen Formen mit längerer hinterer Commissur (s. o.) spitzen sich die Ganglien nach hinten zu. Wichtiger ist ihre mannigfache Gliederung, zunächst in zwei Hauptteile, von denen der eine im allgemeinen über dem anderen liegt. So gibt Böhmig eine vordere und hintere Incisur an, welche die dorsale Partie von der ventralen scheidet, bei Arion empiricorum bemerkt man ähnlich eine wagerechte Querfurche. Sehr klar ist die Teilung bei

Amalia (Textfig. 86), bei der sich das dorsale Zentrum deutlich über das ventrale seitwärts hinausschiebt. Das ventrale läßt außerdem eine weitere Gliederung erkennen in eine Reihe hintereinander liegender Zentren, so zwar, daß ein starkes vorderes und hinteres Zentrum drei schwächere zwischen sich haben. Bei großen Heliciden kommt eine ähnliche Struktur, durch starkes Neurilem verdeckt, auf Schnitten zum Vorschein (s. u.). Es handelt sich zwar nicht um eine Kette nach Art einer Strickleiter, immerhin aber um eine metamere Gruppierung der großen Ganglienzellen.

4. Die Buccalganglien oder stomatogastrischen Zentren.

Unter dem Eintritt des Schlundes in den Pharynx liegen die kleinen Buccalganglien fast durchweg durch eine kurze Commissur getrennt, bald rundlich, bald ellipitisch, bald birn-, bald biskuitförmig. Bei Oncidium gehen einige ihrer Nerven, nach Stantschinsky, eine kurze Strecke in der Buccalcommissur, die sonst nervenrein bleibt, sofern nicht, was häufig vorkommt, der Schlundkopf von ihr aus versorgt wird (s. u.).

Übersicht.

Versucht man, die Schlundringe nach ihren Umrissen und Verbindungen wenigstens oberflächlich in bestimmte Gruppen zu zerlegen, so kann man vielleicht folgendes herausschälen:

Alle Ganglien möglichst auf die Seite geschoben, die Quercommissuren lang, die Connective kurz: Oncidiiden.

Die Quercommissuren verkürzt, die Connective lang, die Ganglien möglichst an die Mediane verschoben: Glandiniden.

Zwischen diesen Extremen liegen alle übrigen, mit harmonischer Verteilung etwa bei den meisten Basommatophoren, bei den Clausilien, Pupiden, Endodontiden, Heliciden usw.

Cerebralcommissur lang, Connective verkürzt, die Cerebralganglien also zur Seite geschoben, die Pedalganglien aber bis zur Berührung genähert: Janelliden, Succineen, viele Raublungenschnecken.

Alle Commissuren und Connective verkürzt: Ostracolethe, Atopos; u. dgl. m. Eine besondere Einteilung erheischt dann immer die Länge der Visceralcommissur und die Verteilung der Ganglien in ihr.

b. Die Nerven.

Die Beschreibungen der einzelnen aus dem Schlundring austretenden Nerven wechseln teils wegen der verschiedenen Genauigkeit der Untersuchungen, teils aber wegen der verschiedenen Grade von Trennung oder Verschmelzung. Man sollte, streng genommen, mehr das peripherische Innervationsgebiet beachten, als die Ursprünge aus den Ganglien. Doch wird oft nach den letzteren gezählt.

1. Die Cerebralnerven

sind meist sensibler, doch wohl auch motorischer Natur. Wahrscheinlich sind eine Anzahl von Kopfnerven gemischt, doch scheinen auch rein

motorische nicht zu fehlen. Bei *Helix* und *Arion* werden etwa folgende unterschieden, nach Ihering, Böhmig, Lacaze-Duthiers, Wiegmann, denen ich mich anschloß, von der medialen vorderen Seite an:

- 1) der innere circum- oder peritentaculäre Nerv, zur Kopfhaut auf der medialen Seite der Tentakel,
- 2) der starke Ommatophorennerv,
- 3) der Opticus, vom vorigen oft kaum zu trennen, bald auch von Anfang an frei,
- 4) der äußere circumtentaculäre Nerv, für die Kopfhaut auf der lateralen Seite der Tentakel,
- 5) der Stirnoberlippennerv,
- 6) der Tentakelnerv für den kleinen Fühler,
- 7) der Unterlippennerv,
- 8) der feine Acusticus zwischen dem Cerebropedal- und Cerebropleuralconnectiv.

Dazu kommt fast durchgängig auf der rechten Seite der unpaare Penisnerv, zwischen 6 und 7. Ihering gibt in der Regel fünf Nerven an, dazu mit lateinischen Namen, Nervus labialis externus und internus, N. facialis für das kleine Tentakel.

Bei Daudebardia rufa vermutet Plate, daß der Ast von 5 das Sempersche Organ innerviert. Außerdem aber sieht er neben der Buccalcommissur einen Nerven heraustreten, der den Columellaris versorgt, also ein rein motorischer Nerv ist, dessen Funktion um so mehr einleuchtet, als der Spindelmuskel fortwährend bei Berührung des Kopfes in Tätigkeit tritt, um die Fühler oder den ganzen Kopf zu retrahieren. Plate zählt bei dieser Art jederseits zehn Nerven, außer dem für den Penis. Bei Daudebardia (Libania) Saulzyi sind es jedoch schon zwei weniger, indem verschiedene Wurzeln verschmelzen. Bei Testacella haliotidea beschreibt Lacaze-Duthiers wieder einen Nerv mehr für die Kopfhaut, indem sich offenbar ein Ast abgespalten hat und selbständig geworden ist. Für Helix meldet Nobre*) noch einen feinen motorischen Nerven, der in die Pharynxmuskulatur eintritt, für Planispira Wiegmann einen, der neben dem äußeren peritentaculären Nerv in seinem Verlauf sich schwer verfolgen ließ.

Bei Janelliden fand Plate nur drei Cerebralnerven, einen inneren labialis für die Umgebung des Mundes, einen frontalis, der die Stirnregion und mittels mehrerer kleinen Ganglien die Mundlappen versorgt, und den starken N. tentacularis für die Fühler. Er vermutet, daß er zugleich die Genitalenden, über die er sich rechts hinwegschlägt, innerviert. Pfeiffer präparierte dagegen in derselben Familie bei *Triboniophorus* eine größere Zahl, nämlich:

^{*)} Nobre, Observações sobre o systema nervoso e afinidades zoologicas de algums pulmonados terrestres. Annaes de sc. nat. I. 1894.

- 1) das Vorderende der Cerebralganglien läuft unmittelbar in den frontalis aus,
- 2) medial davon ein schwächerer motorischer Nerv für die Protractoren des Pharynx,
- 3) ein feiner langer Nerv lateral vom N. frontalis zur Umgebung des Mundes.
- 4) der starke N. tentacularis,
- 5) rechts ein gesonderter N. genitalis, von unten und außen entspringend mit zwei Ästen, von denen der eine dem Samenleiter, der andere dem Penis folgt,
- 6) noch ein feiner langer Nerv rechts, wie es scheint, für den Penis.

Bei Vaginula fand ich den Ommatophorennerv, an dem Keller dem Opticus wohl mit Unrecht ein großes napfförmiges Ganglion für das Auge zuschreibt, den großen Nerven für den kleinen Fühler und noch drei Nerven für die Kopfhaut und den Mundumfang, dazu den acusticus. Keller zählt statt der letzten drei Kopfnerven deren vier. Der Nerv für das kleine Tentakel teilt sich in zwei Äste für die beiden Lappen. Dazu kommt rechts der Penisnerv, der am Penis ein kräftiges Ganglion bildet, das den Penis und die Penisdrüse versorgt.

Für die Oncidiiden ist als neueste die genaue Arbeit von Stantschinsky maßgebend. Deren Cerebralnerven sind danach:

- 1) N. oralis, kräftig, neben dem Mund in drei Äste geteilt für die Muskulatur, also rein motorisch,
- 2) N. frontalis, weiter nach vorn, versorgt die Muskulatur zwischen den Tentakeln,
- 3) N. nuchalis, mit zwei Ästen für die Nackenhaut,
- 4) N. labialis, der stärkste von allen, versorgt mit drei Ästen die Lippe und gibt außerdem einen feinen Zweig nach außen ab,
- 5) und 6) N. tentacularis + opticus. Er gibt, bevor er in das obere Ende des Fühlers eintritt, einen Ast ab an dessen Oberfläche,
- 7) rechts der Penisnerv.

Für die Basommatophoren genügt es endlich, Lacaze-Duthiers' Beschreibung zu folgen. Die Nummern entsprechen denen in den Textfiguren, so daß Stärke und Anordnung ohne weiteres hervortreten:

- 1) Nervus opticus,
- 2) N. acusticus,
- 3) N. tentacularis,
- 4) N. fronto-labialis superior,
- 5) N. labialis medius, "grand labial moyen",
 - 6) N. labialis minor, "petit labial",
 - 7) N. genitalis, "pénien ou copulateur",
 - 8) N. nuchalis,
 - 9) N. satellites arteriarum, "nerf satellite des artères labiales".

Der letztgenannte ist derselbe, der oben bereits als Subcerebralcommissur aufgeführt wurde.

Wie man sieht, sind die Schwankungen in der Zahl unbedeutend. Ob die Auffassung betreffs der motorischen Nerven überall richtig, muß erst die Zukunft lehren. Auffallend ist höchstens die Angabe v. Iherings', daß bei Auricula Iudae nur das linke Cerebralganglion einen unpaaren oder asymmetrischen Nerven abgeben soll, "der eine Strecke weit zwischen den beiden seitlichen Hälften des Musculus retractor der Mundmasse hinläuft und sich dann in sie verteilt". In der Regel gilt bloß der Penisnerv für einseitig und unsymmetrisch.

2. Die Visceralnerven.

Die Grundlage, welche den Vergleich mit den Prosobranchien ermöglicht, wird von Chilina gebildet; die Nerven sind oben angegeben (Textfig. 73). Wichtig ist dabei die Einschaltung peripherischer Ganglien; nicht nur das des Osphradiums und des Sinnesepithels des postpallialen Sinnesorgans stellt sich ein, sondern im Inneren die kleinen Knoten des Genitalnervs. Es fällt auf, daß sowohl die äußeren wie die inneren Anschwellungen bei den höheren Landformen schwinden. Daß in den Genitalganglien Reste einer weiteren Visceralcommissur stecken dürften, die durch die Anastomosen von Planorbis (XV, 3) noch angedeutet zu sein scheint, wurde bereits bemerkt.

Für Helix macht Böhmig genaue Angaben, die im allgemeinen für die Lissopoden Geltung haben.

Aus dem rechten Parietalganglion kommen 2 Nerven, die auf eine lange Strecke in eine gemeinsame Bindegewebsscheide eingeschlossen sind und daher von Ihering für einen gehalten wurden, N. pallialis dexter externus und internus, der letztere scheint seine Wurzel zum Teil aus dem Abdominalganglion herzuleiten. Die Verbreitung dieser Mantelnerven entspricht dem Namen.

Das Abdominalganglion entsendet 3 Nerven, zu oberst den N. intestinalis, der dem Abdominalnerven s. str. entspricht, darunter den N. analis, der aus der dem Subintestinalganglion entsprechenden Abteilung kommt, und einen feinen N. cutaneus, den ich Schwanzrückennerven nannte, er entspricht wohl dem zweiten Nerven, der bei *Chilina* aus dem eigentlichen Abdominalganglion kommt. Das linke Parietalganglion gibt den N. pallialis sinister ab zur linken Mantelhälfte, er ist einfach und nicht doppelt, wie v. Ihering meinte.

Limnaea zeigt dieselben Nerven, mit der einzigen Abweichung, daß aus dem Abdominalganglion 4 Nerven entspringen statt 3, der vierte, der Aortennerv, ist bei Helix der Ast des N. intestinalis. Die Pallialnerven scheinen ihre Wurzeln nicht nur aus den Parietalganglien, sondern auch aus der Visceralcommissur, d. h. weiterhin aus den Pleuralganglien her-

zuleiten. Daß Lacaze-Duthiers (851) andere Namen gebraucht, tut nichts zur Sache. Sie lauten: 1. Palléal post-vulvaire, 2. palléal lateral, 3. palléal prae-vulvaire, 3a. 2me palléale antérieur, 4. génital, 5. aortique. Der erste von ihnen ist der Geruchsnerv. Die Übereinstimmung ist so weit gehend wie möglich. Es versteht sich wohl von selbt, daß bei den Formen, wo die Parietalganglien mit den pleuralen verschmolzen sind, die Visceralkette also nur aus 3 Ganglien besteht (s. o.), die Pallialnerven aus den Pleuralganglien zu kommen scheinen. Köhler beschreibt bei Siphonaria 3 aus dem rechten Pleuroparietalganglion, 2 aus dem linken, 3 aus dem abdominalen. Die ersten drei versorgen die rechte Mantelhälfte, eines davon das Osphradium, die beiden anderen die linke Mantelhälfte, die abdominalen die verschiedenen Eingeweide, einer aber auch den Anallappen und den hinteren Teil des rechten Mantelumfangs. Für Ancylus fluviatilis gelten einmal die Angaben von André (Textfig. 74), sodann eine Skizze von Lacaze-Duthiers) l. c.), wonach jedes Parietopleuralganglion einen Nerven abgibt, der sich im Mantelrande seiner Seite verzweigt, links auch für das Osphradium, während aus den Abdominalganglion zwei Eingeweidenerven entspringen. Schwierigkeiten machen noch die Formen, bei denen die ganze Kette verschmolzen ist, bei gleichzeitiger Verschiebung der Mantelgrenzen, namentlich die Janelliden. Hier hat zwar Plate (959) die früheren Angaben von Bergh (881) und mir korrigiert, aber seine eigene Beschreibung stimmt nicht mit der seines Schülers Pfeiffer an Triboniophorus überein.

Plate unterscheidet bei Janella (Textfig. 79) 4 Visceralnerven, ohne den Versuch, sie mit denen anderer Pulmonaten zu homologisieren. Drei (I, II und IV) treten vom Hinterrande der Ganglien unmittelbar zwischen den Eingeweiden hindurch nach oben zur Rückenhaut, II und IV eine Strecke weit in gemeinsamer Neurilemscheide. I geht am Penis und Rectum vorbei zur Rückenhaut, am rechten Nierenrand entlang, also wohl auch die Niere versorgend. II hat einen ähnlichen Verlauf, aber nicht dorsal, sondern ventral vom Rectum, er endet im Diaphragma und der Sinnesblase. IV geht als Intestinalnery zu Darm und Zwitterdrüse, III entspringt links und versorgt in erster Linie die Niere, wohl auch Herz, Herzbeutel und Lunge. Als wesentlichster Unterschied tritt in Pfeiffers Beschreibung des Janelliden Triboniophorus hervor, daß die postpalliale Sinnesblase mindestens 2, wahrscheinlich aber 3 Nerven erhält, deren Ursprung und Zusammenhang indes nicht genügend geklärt sind; wichtig scheint mir, daß sie von rechts und links herantreten. Von den 3 Visceralnerven geht der rechte zur Lunge, der nächste, links neben der vorderen Aorta entspringend, hat zwei Zweige, der eine verläuft mit der Aorta posterior nach hinten, der andere zu Diaphragma, Niere und Sinnesblase. Der dritte entspringt weiter links und vorn aus der Visceralkette, es ist vermutlich der zweite Nerv der Sinnesblase. Man wird vergeblich nach scharfer Homologie mit den typischen Visceralnerven suchen.

Ähnlich unsicher ist's bei den Soleoliferen. Ich sah bei Vaginula-Arten 7 Nerven aus der einheitlichen Pleurovisceralkette heraustreten, Keller sogar 8. Die 7 entsprangen den keilförmigen Stücken der Kette. Zum Teil verschmelzen die Nerven nachher auf eine Strecke, und zwar nach den Arten verschieden, ebenso schließen sie sich, namentlich die beiden letzten, in ihrem Verlauf auf weithin den Pedalnerven an, um sie erst gegen das Hinterende wieder zu verlassen. Sie liegen geradezu mit den Pedalnerven in derselben Bindegewebsscheide. Ein N. analis tritt zum Enddarm herüber nach rechts, andere in die vorderen und hinteren Teile des Notums und Hyponotums, endlich zu den Eingeweiden.

Bei den Oncidien wird durch die Trennung der Ganglien die Orientierung leichter, auch fällt die Verschmelzung mit Fußnerven weg. Die Untersuchungen führen über Semper, Bergh, v. Ihering, Joyeux-Laffuie, Plate bis zu Stantschinsky. Wir erhalten auch hier 8 Nerven, 3 aus jedem Pleurovisceralganglion, 2 aus dem abdominalen. Die ersten drei jederseits sind Pallialnerven (s. Pleuralnerven, Stantschinsky) für den Rücken und die seitliche Körperwand in ganzer Ausdehnung; man könnte auch wohl nur je 2 jederseits anerkennen, da je zwei gemeinsame Wurzeln haben oder sie in dieselbe Bindegewebsscheide einhüllen. Die Nerven aus dem Abdominalganglion sind der N. pulmonalis, für Lunge und Niere, aber nicht für die Genitalien, wie Joyeux-Laffuie wollte, und der N. cardiogenitalis, zum Pericard, zu den Geschlechts- und Verdauungswerkzeugen.

Noch mag bemerkt werden, daß die Zahl der Visceralnerven höher steigen kann auch bei Lissopoden. So fand ich bei Arion empiricorum 7, nämlich von links nach rechts: 1) Nerv zu den Seitenteilen des Mantels, 2) feiner Nerv zum hinteren Umfange des Atemhöhlenbodens, 3) Intestinalnerv, 4) symmetrisch zu 2, 5) Analnerv, 6) symmetrisch zu 1, 7) Nerv zu den weiblichen Geschlechtsorganen und mit diesem als Genitalnerv zu den Zwitterorganen aufsteigend. Wahrscheinlich sind 1 und 6 die Pallialnerven, 2 ist der N. cutaneus oder Schwanzrückennerv, und 4 sein Antimer, gewöhnlich nicht ausgebildet. Diese Nerven kommen für das postpalliale Sinnesorgan in Betracht.

Die letzte Ausbreitung der Visceralnerven ist keineswegs überall genügend aufgeklärt. Wenn beispielsweise ein Zweig des Genitalnerven bei jenem Pericard verfolgt wurde, so bleibt es unsicher, von wo aus die Kammer, von wo aus die Vorkammer versorgt wird. Über die Ausbreitung bei Umlagerung und Umbildung der Eingeweide ist nichts bekannt, so daß sich nicht beurteilen läßt, ob die Nerven in fester Verbindung mit den Organen bleiben, oder sich neue Verbindungen herausbilden.

3. Die Pedalnerven.

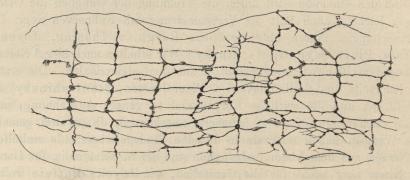
Vorhin wurde Böhmigs Auffassung erwähnt, welcher bei Helix pomatia die Pedalganglien durch eine Incisur in eine mediale und eine laterale Abteilung geschieden sein lassen wollte. Noch klarer wird es bei Amalia

Bronn, Klassen des Tier-Reichs. III. 3.

Pulmonata.

(Textfig. 86). Aus dem medialen Teile entspringen die Sohlennerven an dessen äußerem Rande, aus der seitlichen Ausladung darüber aber die seitlichen Fußnerven. Man hat keineswegs immer diesen Unterschied gemacht und findet ihn fast nur von Wiegmann konsequent hervorgehoben, der Hals- und Fußnerven unterscheidet; doch läuft es wahrscheinlich auf Lacaze-Duthiers' Versuch hinaus, der schon bei den pedalen Marksträngen der Rhipidoglossen zwei Abschnitte unterschied, einen für die Nerven des Epipodiums, den anderen für die Sohlennerven. Die seitlichen Fußnerven oder Halsnerven entsprechen wohl den epipodialen, ohne daß





Gangliöses Nervennetz aus der Sohle einer jungen Helix hortensis. Holopod.

Nach Biedermann.

die geringste Andeutung eines Epipodiums vorhanden wäre, wie denn die Turbellarien als Urformen in der Haut eine Reihe von Nervenstämmen haben, ohne daß die Hautabschnitte besonders differenziert wären.

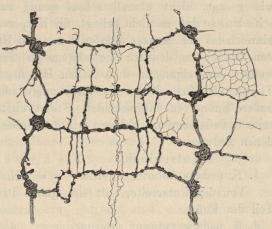
Die Sohlennerven von Amalia können als typisch gelten. Jeder der mittleren hat sein besonderes Zentrum, die vorderen und hinteren verschmelzen so gut wie ihr gangliöser Zentralteil. Namentlich die hinteren bilden ein Band, das sich allmählich in die einzelnen Nerven auflöst. Auf die Verschmelzung der verschiedenen Nerven kommt es dabei nicht an, um so mehr aber auf die schließliche Auflösung und den Eintritt in die Sohle. Er erfolgt in völlig metamerer Anordnung. Je ein linker und ein rechter Ast bilden ein symmetrisches Paar, und die Paare folgen einander in gleichen Abständen, um sich dann in ein subcutanes Endnetz aufzulösen, dessen Verlauf ich früher beschrieb. Biedermann bezweifelte es erst, hat sich dann aber von der Richtigkeit der Angaben überzeugt und sie weiter verfolgt (688-690). Danach haben wir einen Unterschied zu machen zwischen Holopoden und Aulacopoden. Bei Holopoden erstreckt sich das Netz gleichmäßig über die ganze Sohlenbreite, nur am Rande werden seine Maschen unregelmäßiger, sonst setzt es sich zusammen aus Quercommissuren, die wieder durch Längsnerven verbunden sind. In die Nerven lagern sich kleine Ganglienzellen ein, teils zerstreut, teils zu Ganglienknoten verdichtet. Die Knoten begleiten in der Hauptsache die Quercommissuren. Bei den Aulacopoden, für die *Limax agrestis* das Paradigma bildet, beschränkt sich das regelmäßige Netz mit den oblongen Maschen auf die locomotorische Mittelsohle, in den Seitenfeldern verlaufen die Fäden nach allen möglichen Rich-

tungen ohne Ordnung. In der Mittelsohle sind die Maschen zu beiden Seiten in einigem Abstand von der Medianlinie angebracht. Dazu kommt aber ein besonders kräftiger Längsstrang jederseits über der Fußrinne, so daß das Netz der Mittelsohle eine Strickleiter darstellt. Uberall sind auch hier Ganglienzellen eingestreut, am wenigsten in den Seitenfeldern, weit stärker in der Mittelsohle, bei weitem am stärksten in den beiden Längssträngen, wo relativ derbe Ganglienknoten entstehen. sind oft noch viel regelmäßiger als in Textfig. 88 und liegen in gleichen Abständen an den Punkten, wo die Quersprossen sich mit den Längssträngen verbinden.

Bei Succinea fand ich ein leidlich dichtes, sehr unregelmäßiges Maschenwerk mit Ganglien.

Unter den Soleoliferen ist das entsprechende Maschenwerk mit ein-

Fig. 88.



Nervennetz aus der Sohle von Limax agrestis, unten der mitllere Teil stärker vergrößert. a, b die Längsmuskeln. Unten in der Mitte die Fußdrüse. Aulacopod. Nach Biedermann.

gestreuten Ganglien in der Sohle von Vaginula durch Plate und Keller nachgewiesen, allerdings zunächst nur in oberflächlicherer Weise. In Kellers Figur tritt keine Anordnung nach der Längs- und Querrichtung hervor, sondern nur ein unregelmäßiges Netz.

Für die Oncidiiden glaubt Semper sich berechtigt, ein Strickleiternervensystem im Fuße zu behaupten, was indes von den übrigen Beobachtern, Bergh, Joyeux-Laffuie 840, Plate, bestritten wird. Nur Stantschinsky fand gelegentlich eine Anastomose als Rest des Maschenwerks; er hält es für reduziert.

Bei Limnaea als dem einzigen untersuchten Beispiel der Basommatophoren, fand ich kein Netzwerk, die Nerven treten in einer Längslinie jederseits in die Sohle ein und strahlen namentlich nach außen mit ihren Zweigen auseinander. Manche Gabelungsstellen scheinen gangliös verdickt, doch sind nähere Untersuchungen erst noch zu machen.

Der Unterschied zwischen den Sohlennerven und den Seitennerven ist längst nicht überall so klar, wie etwa bei Amalia, und namentlich nicht überall auseinandergehalten, daher ich bei der nächsten Gruppe darauf zurückgreifen muß. Wenn die Sohlennerven sich wohl überall in der Sohle gleichmäßig verteilen, so liegen ihre Wurzeln oft genug unsymmetrisch in den Ganglien. So macht Plate bei den Daudebardien und Janelliden auf Verschiedenheiten der rechten und linken Seite aufmerksam. Sie sind jedenfalls nur sekundärer Natur, in erster Linie durch die einseitige Ausbildung der Genitalien veranlaßt. Doch fehlt es auch nicht an genügenden Beispielen völliger Symmetrie. Bei Zonites verticillus z. B. entspringen jederseits 7 Sohlennerven in einer nach außen konvexen Bogenlinie.

Die seitlichen Pedalnerven, die Homologa der Epipodialnerven, sind, wie gesagt, nicht überall scharf genug von den Sohlennerven unterschieden, so daß es nicht gelingt, die Körperregionen auf dieser Grundlage hinreichend abzugrenzen. So tritt zwar in Stantschinskys Figuren von den Oncidiiden deutlich die allgemeine Gruppierung hervor, aber die weitere Verzweigung in dem dicken Hautmuskelschlauche bleibt unsicher. Joyeux-Laffuie deutet die Gliederung dadurch an, daß er innere und äußere Fußnerven unterscheidet. Stantschinsky findet mit Plate jederseits 6 Pedalnerven. Nehmen wir die Bezeichnungen nach den verschiedenen Autoren:

Stantschinsky:

Joyeux-Laffuie:

1. N. pedalis anterior internus — N. pédieux supérieur.

Von der Unterseite, teilt sich gleich in 5 Zweige für den vorderen Teil des Fußes.

2. N. pedalis anterior externus.

Vom Außenrande, links mit 3, rechts mit 4 Ästen, für die vordere Seitenwand.

3. N. pedalis medius anterior.

Vom Außenrande, links mit 3, rechts mit 4 Ästen, für die Seiten des Fußes.

- 4. N. pedalis medius posterior = N. pédieux moyen supérieur.

 Schräg nach hinten, mit je 2 Ästen für die hinteren Seitenteile.
- 5. N. pedalis posterior externus = N. pédieux moyen inférieur. Sehr stark, bald in 2, nachher in 3 Äste gegabelt für den mittleren Teil des Fußes.
 - 6. N. pedalis posterior externus = N. pédieux inférieur.

Vom Vorderrande der Ganglien, rechts mit 2, links mit 3 Ästen in den hinteren Fußteil.

Man wird schwerlich irren, wenn man 1, 5 und 6 als Sohlennerven, 2, 3 und 4 dagegen als Seiten- oder Epipodialnerven betrachtet. Nähere Untersuchung ist nötig.

Bei Vaginula haben wir jederseits 4 Nerven für die Seitenhaut. Keller*) rechnet sie zur Visceralkette. Ich betonte, daß man kein Pleuralganglion unterscheiden kann, sondern daß die Nerven aus der verschwommenen Anschwellung herauskommen. Hier ist die Trennung zwischen Epipodial- und Pedalcentren und -nerven schärfer durchgeführt, als zwischen Epipodial- und Visceralcentren und -nerven. Die Pedal- oder Sohlennerven entspringen von der Unterseite der Pedalganglien und würden gerade nach unten in die Sohle gehen, wenn nicht ihr Verlauf durch nachträgliche Verlagerung und Knickung der Fußdrüse beeinträchtigt wäre.

Auch bei den Janelliden macht die starke Verschmelzung der Pleurovisceralkette Schwierigkeiten. Die Epipodialnerven scheinen aus ihr hervorzukommen. Doch erlaubt nähere Prüfung die Richtigstellung. Dagegen sind die eigentlichen Pedalnerven höchst unklar; denn von den starken Bändern, die als Sohlennerven bis zum Hinterende verlaufen, gehen die Zweige nicht nur in die Sohle hinein, sondern auch seitlich nach außen. Plate und Pfeiffer**) melden übereinstimmend die Innervierung des Hyponotums von hier aus, ja Pfeiffer sah jederseits einen Ast zum Rücken aufsteigen. Plate will gelegentliches Übergreifen eines Nerven in ein ihm eigentlich fremdes Gebiet annehmen. Man könnte an sekundäre Anastomosen denken, ohne doch bis jetzt einen Beweis dafür zu haben.

Bei den Limnäiden beschreibt Lacaze-Duthiers 6 Fußnerven, I. N. pédieux supérieur, II. moyen, III. inférieur, IV. cervical supérieur, V. cervical inférieur, VI. columellaire. Die ersten 3 sind untere, d. h. Sohlennerven, die letzteren 3 obere, d. h. Epipodialnerven —. Der ungleichmäßigen Loslösung des Spindelmuskels und der Retraktoren überhaupt (s. o.) entspricht es, wenn bei den Testacellen, bei denen nach Plate die Seitennerven gut von den Sohlennerven getrennt sind, einer der ersteren jederseits den Tentakelretractor versorgt. Bei den verwandten Daudebardien meint Plate die beiden Nervengruppen nicht genügend sondern zu können.

Bei den übrigen lissopoden Stylommatophoren fand ich namentlich in der Anzahl der Wurzeln, mit denen die Seitennerven aus den Pedalganglien entspringen, wechselnde Verhältnisse. Die Verzweigung ist wohl nachher im allgemeinen die gleiche und wird nur durch die verschiedene Ausbildung der Retraktoren alteriert. Hier und da kommt noch ein besonderer Nerv hinzu.

^{*)} W. Keller, Die Anatomie von Vaginula Gayi Fischer. Zool. Jahrb. Suppl. V. 1902.

^{**)} W. Pfeiffer, Die Gattung Iriboniophorus. Zool. Jahrb. Anat. XIII. 1900.

Eine Wurzel findet sich bei den altertümlicheren Formen, doch ohne feste Beschränkung. Hierher gehören etwa: Balea und Clausilia, Buliminus tridens, Cochlicopa, Pupa frumentum und muscorum, Zonitoides, Patula, Vallonia, dazu Helix lapicida.

Zwei Seitennerven zeigen Rumina decollata und Xerophila candicans.

Drei Wurzeln weisen manche Helix auf, H. carthusiana, arbustorum und pomatia. Bei den beiden letzteren kommt dazu ein Seitennerv mit besonderer Wurzel, nämlich von der oberen Fläche der Ganglien hinter der Otocyste, er geht zum Integument des Schwanzendes, ähnlich bei H. vermiculata. Er zeigt wohl, daß die ganze obere Hälfte der Pedalganglien als Epipodialcentrum zu gelten hat. Einen solchen Nerven, der von der oberen Fläche der Ganglien nach hinten zieht, beschreibt Wiegmann von vielen Stylommatophoren.

Vier Wurzeln gleich vorn, ähnlich wie bei Vaginula, traf ich bei Zonites verticillus und Arion empiricorum.

Die Verzweigung der Seitennerven erscheint namentlich oft recht verschieden wegen der wechselnden Ausbildung der Retraktoren. So hat Zonites verticillus die einzelnen Komponenten sehr verschieden entwickelt. Der Pharynxretractor entspringt hoch oben an der Spindel. Erst ein Stück darunter, also völlig selbständig, bildet sich aus der dünnen Haut des Eingeweidesacks der Retractor der Ommatophoren der Sohle heraus, und zwar so, daß seine Insertion links beträchtlich höher liegt und in einer Schräglinie nach rechts hinabsteigt. Dieser kräftige Muskel gibt jederseits ein langes Bündel für die Ommatophoren, Sohlenbündel dagegen treten nur links ab und erst in großem Zwischenraume vom Fühlermuskel hinter den seitlichen Fußnerven in die Sohle ein. Rechts sind gar keine Sohlenbündel entwickelt, sondern der Retractor ist noch völlig mit dem seitlichen Integument verschmolzen wie bei einer Limnaea.

Bei Helix treten die Seitennerven alle vor dem ersten Sohlenbündel des Spindelmuskels zum Integument über. Bei H. arbustorum verläutt der erwähnte hintere Seitennerv hinter dem Spindelmuskel zur Haut. Anders bei H. pomatia und namentlich bei H. vermiculata. Hier hat sich der Spindelmuskel viel stärker nach hinten entwickelt und mehr freie Sohlenbündel losgelöst, so daß der betreffende Nerv zwischen den Bündeln hindurchtreten muß; also mancherlei sekundäre Beeinflussungen.

Besondere Beachtung verdient Wiegmanns Nachweis, daß bei den Streptaxiden der Penisnerv nicht vom rechten Cerebralganglion, sondern vom rechten Pedalganglion entspringt, so daß hier die Asymmetrie in die Pedalganglien verlegt wird. Wahrscheinlich entspricht das einem ursprünglichen Zustande, da sich die Wurzel des Penisnerven überall aus dem rechten Cerebralganglion nach dem rechten Pedalganglion zu verschieben scheint (s. u.).

4. Die Buccalnerven.

Die stomato-gastrischen Nerven versorgen den Pharynx, die Speicheldrüsen und den Darm. Böhmig verzeichnet für die Weinbergschnecke jederseits von innen nach außen vorn einen Nerven für die Speicheldrüse und zwei für den Darm, dazu einen, der mit der Commissur aus dem Buccalganglion kommt, endlich hinten neben der Quercommissur einen Pharynxnerven. Bei Limnaea ist die Anordnung insofern verschieden, als zwei Pharynxnerven aus den vorderen abgegliederten Ganglien entspringen, ein Darmnerv aber aus dem größeren, hinteren neben der Buccalcommissur. Dazu ist zu bemerken, daß die Anordnung der Punktsubstanz oder des Markes der Gliederung der Ganglien entspricht. Danach hat Helix jederseits ein von Nervenzellen umgebenes Marklager, Limnaea aber zwei. Für Oncidium (XV, 5) verzeichnet Stantschinsky einen unpaaren Nerven, der aus der Buccalcommissur kommt, für die Radulapapille, sowie paarige für den Pharynx und den Ösophagus.

Besonders sorgfältig ist wieder die Beschreibung von Lacaze-Duthiers für *Testacella*, wo die starke Ausbildung des Pharynx entsprechende Modifikation verlangt, namentlich für die muskulösen Stützbalken der Radula, der ein reiches Nervennetz erhält. Die Nerven sind die folgenden:

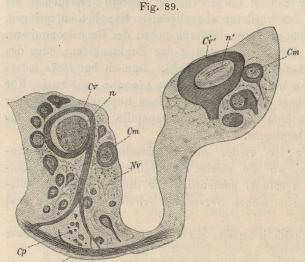
- α) Für die Radulascheide jederseits ein Nerv aus der Buccalcommissur zwischen den Ganglien.
- β) Für die Stützbalken und die tiefere Muskulatur des Pharynx entspringt jederseits ein Nerv hinter dem Buccalconnectiv,
- γ) und δ) Unmittelbar vor dem Buccalconnectiv, der erstere sogar aus ihm selbst (s. o.), kommen zwei Nerven für die seitlichen und oberen Teile des Pharynx.
 - $\varepsilon)$ Vorn entspringt der starke Darmnerv, unterstützt von
- ζ) dem sekundären Darmnerven, der am weitesten vorn und medial herantritt.

Die Darmnerven bilden am Darm ein dichtes Geflecht, dem keine Ganglien eingelagert sind.

c. Histologischer Bau des Schlundrings.

Von den verwickelten Verhältnissen der Ganglienzellenanordnung und der Faserzüge im Schlundring haben wir namentlich durch Böhmig und Nabias Aufschlüsse erhalten, dazu hat Pelseneer mehr vereinzelte Angaben gemacht. Am tiefgreifendsten sind seine Angaben betreffs der Basommatophoren, welche einen vollkommenen Gegensatz zu den Stylommatophoren bedingen (s. u.). Die letzte Durcharbeitung der Histologie steht für die Pulmonaten noch aus, namentlich ist die Frage nach der Gruppierung der Neurofibrillen innerhalb der Ganglienzelle, sowie nach

dem Verhältnis zwischen bindegewebiger Neuroglia und Ganglienzelle, bzw. das nutritive Eindringen der ersteren in das Cytoplasma der letzteren mehr an den großen Zellen der Opisthobranchien studiert worden. Über die großen Ganglienzellen der Visceralganglien von Helix verdanken wir nur Smidt einige Angaben, wonach in der Tat von der Gliazelle ein System feiner Röhren in das Cytoplasma der Ganglienzellen eindringen würde, ohne daß ihr Verhältnis zu den Neurofibrillen in ihr genügend



Sp'
Schnitt durch die Visceralganglien von Helix aspersa.
Cm Mittlere, Cp kleine, Cv riesige Ganglienzelle. n Kern.
n' Chromosomstäbenen. Nv Neuroglia, welche kleine
Zellen einschließt. Sp Punktsubstanz. Nach Nabias.

geklärt wäre (s. u.). Es ist eben ein weiter Weg von der allgemeinen Charakterisierung der Ganglienzellen, wie sie die älteren Beobachter, Walter*), Buchholz, in vorderer Reihe Solbrig, dann Böhmig u. a. vornahmen, bis zur Aufhellung von Leydigs Punktsubstanz und verwandten Fragen.

Die verschiedene Größe der Ganglienzellen fällt sofort in die Augen, namentlich sind die unteren Schlundganglien, sowohl die pedalen wie die vis-

ceralen reich daran; Bemerkungen darüber finden sich in den meisten neueren Beschreibungen der verschiedenen Schlundringe.

1. Allgemeine Histologie.

Nabias unterscheidet zwei Sorten von Nervenzellen (909):

α) die gewöhnlichen Ganglienzellen; sie finden sich in den unteren Schlundganglien, sowie in den hinteren Teilen der oberen. Hier bilden sie die Rinde, indem ihre Fortsätze in das innere Mark oder die Punktsubstanz hineinstrahlen. Sie nehmen von außen nach innen an Größe ab. Während die mittleren und kleinen alle Übergänge zeigen, besteht zwischen den größten und den mittleren eine Lücke, daher jene als wahre Riesenzellen gelten können.

Wenn von solchen Ganglienzellen die Fibrillenkörbehen im Cytoplasma noch nicht nachgewiesen wurden, so gelang es Smidt, an ihrer Stelle Züge feinster Körnchen, Neurosome Held, zu demonstrieren.

^{*)} G. Walter, Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Tiere. Bonn 1863.

3) Kleine, runde (chromatische) Zellen mit kaum sichtbarem Protoplasma um den Kern. Sie finden sich in der vorderen Abteilung der Cerebralganglien oder dem Protocerebron (s. u.). Hier bilden sie einen dichten Haufen im Zusammenhange mit einer äußerst feinen Mark- oder Punktsubstanz, die, wie Böhmig schon zeigte, auffallenderweise zur Seite und an die Oberfläche gedrängt ist und mit dem Neurilem in unmittelbarer Berührung steht. Diese Zellen sind die gleichen, wie wir sie oben in den Ganglien der drei Fühlerpaare, einschl. der Lippensegel, kennen lernten. Das heißt aber wohl nichts anderes, als daß diese Elemente, als Sinneszellen in der Haut, nach innen zu Ganglien zusammentreten und schließlich als neueste Erwerbung auch zu dem Hirn selbst vorrücken, denn ihre Anhäufung in den oberen Schlundganglien entspricht jenen Teilen, die sich durch den Zusammenhang mit der Haut in den Cerebraltuben als letzte Verstärkung des Hirnes kennzeichnen. Allerdings haben wir auch peripherische Ganglien mit Zellen vom Typus α in dem Osphradium der Basommatophoren und der Geruchsleiste von Parmacella. Im Procerebron gibt Smidt noch multipolare Neuropilzellen an zur Verbindung der Nervenzellen, ebenso im Tentakelganglion.

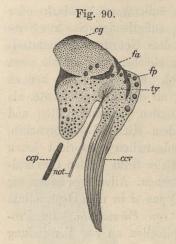
Der Fortsatz der echten Ganglienzellen (α) oder Achsencylinder ist nach Nabias stets an seinem Ursprunge am stärksten. Er besteht aus Fibrillen, die parallel verlaufen, dann aber von Strecke zu Strecke abtreten, um immer feinere Seitenäste zu bilden. Die Endverzweigung wird durch isolierte Fibrillen gebildet. Anastomosen gibt es nicht. Jede Zelle stellt mit ihren sämtlichen Fibrillen ein isoliertes Gebilde dar, alles in Übereinstimmung mit den oben an den Nerven beschriebenen Tatsachen. Da alle Fibrillen einander gleich sind, kann man ihnen keine verschiedene physiologische Bedeutung zuschreiben.

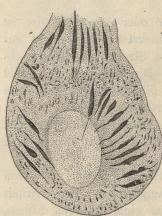
Die Kerne der Ganglienzellen sind relativ sehr groß. Die von Böhmig und Solbrig (1143) beschriebenen Nucleoli sind in Wahrheit Stäbchen, fast von der Länge des Kerns, Reste einer früheren Kinese, zum Bestand der Chromosomen gehörig (Textfig. 89 n').

Die Ganglienzellen haben keine Zellmembran. Sie werden umhüllt von der Neuroglia, die sich auf den Fortsatz erstreckt und zwischen den sich auflösenden Fibrillen gefunden wird, ohne eigentliche Röhren zu erzeugen. Sie bildet ein helles Gewebe mit ovalen Kernen, die auf Zelle und Fortsatz Eindrücke erzeugen. Mit dem äußeren Neurilem geht sie keine Verbindung ein. Näheres s. u.

Die Größe der Ganglienzellen ist unabhängig von der Größe des Bezirks, der durch die einzelne Zelle innerviert wird. Die zahlreichen Fibrillen eines dicken Fortsatzes verteilen sich auf verschiedene Gegenden, ohne im einzelnen länger zu sein, als die einer mittleren oder kleinen Zelle. So sind die Zellen in den Pedalganglien kleiner, als in den visceralen, obgleich sie teilweise sehr entfernte Gegenden des Körpers versorgen.

Je größer eine Ganglienzelle ist, desto vielseitiger scheinen die Reize zu sein, zu deren Aufnahme und Übertragung sie befähigt ist, je kleiner, um so beschränkter, womit durch Arbeitsteilung eine höhere Leistung





Oben: Schnitt durch das obere Schlundganglion von Arion empiricorum. Unten: Schnitt durch die Statocyste, stärker vergr.ccp Cerebropedalconnectiv. ccv Cerebrovisceralconnectiv. cg Kleine chromatische Zellen des Procerebrums. fa Vorderes, fg Hinteres Bündel der Ommatophorennerven. not Acusticus, ty dessen Wurzel im Hirn.

Nach Nabias.

erzielt wird; während die größten Zellen, wie erwähnt, in den unteren Schlundganglien liegen, sind die kleinsten die für die spezifischen Sinnesperzeptionen.

Die Anordnung der Ganglienzellen ist in der rechten und linken Hälfte absolut symmetrisch, ja man kann die einzelnen Zellen gleichmäßig bei den vier untersuchten Gattungen Helix, Zonites, Arion und Limax wiederfinden. Die scheinbare Asymmetrie des Hirns beruht nur auf dem Verhalten des Penisnerven (s. u.).

Die Ganglienzellenfortsätze laufen durchweg unmittelbar in die Nerven aus, ohne vorher sich in die Punktsubstanz aufzulösen. Das so oft behauptete Gegenteil beruht auf dem Verlaufe der Nerven in den Ganglien beim Ein- oder Durchtritt, sie beschreiben hier starke Biegungen und Schlingen.

Für das Studium der Endigungen zentripetaler Fasern im Hirn eignet sich der Ommatophorennerv nicht, denn derselbe hat sein Centrum vielmehr im distalen Ganglion des Fühlerknopfes, von dem aus der Nerv nach dem Hirn verläuft, um sich hier zu gabeln, also in umgekehrter Richtung wie ein gewöhnlicher Nerv. Beim N. acusticus aber ließ sich nachweisen, daß seine Fasern im Hirn unter Y-förmiger Spaltung enden. Die feinen Spitzen liegen in der Punktsubstauz ohne Anastomose mit den Nachbarn. bipolare Ganglienzelle hat ihren Sitz in der Statocyste. In ihrer Wand zeichnet Nabias weit mehr terminale Sinneszellen, als nach der üblichen Darstellung des Organs (s. o.) zu erwarten wären. Leider gibt er weiter kein vollständiges Bild. Die baumförmige Verästelung der Sinneszellen im Fühlerknopf

s. o. S. 263, Textfig. 63) entspricht dieser Schilderung.

Die Punktsubstanz besteht in Wahrheit aus einer Neurogliagrundlage, in der sich Fasern verschiedentlich kreuzen. Sie wird sehr ungleich-

mäßig in den unteren Schlundganglien, da es sich hier um Zellfortsätze von sehr verschiedener Stärke, um deren schwächste Äste, soweit solche schon innerhalb des Ganglions abgegeben werden, und um feine Endfasern handelt. In den Markmassen des Protocerebrons, ebenso in den peripherischen, distalen Ganglien ist die Struktur um so gleichmäßiger, denn in einer zarteren Neuroglia gibt es nur die Fortsätze der chromatischen Zellen vom zweiten Typus oder dazu noch höchstens die feinsten Endfibrillen gewöhnlicher Ganglienzellen.

Mehr von historischem Interesse sind die Angaben über apolare Ganglienzellen und über die Endigung der einen Nervenfibrille im Kern oder Kernkörperchen. Und doch müssen die ersteren wieder herangezogen werden wegen der Bedeutung, die sie möglicherweise für den Dorsallappen der Basommatophoren haben (s. u.).

Eine andere Eigentümlichkeit, welche von der neueren und neuesten Histologie mehr als Störung der feinsten histologischen Strukturen empfunden und vernachlässigt wird, sind die Anhäufungen von gelbem, gelbrotem oder bräunlichem, körnigem Pigment vorwiegend in den größeren Ganglienzellen. Es scheint in sehr verschiedener Intensität entwickelt, am meisten färbt es die gelbroten Ganglien der Basommatophoren mit Ausnahme des Dorsallappens (s. u.), doch fehlt es den Stylommatophoren keineswegs, bei Zonites ist es bräunlich. Bei anderen mag die Substanz blasser sein und daher weniger ins Auge fallen. Der Farbstoff scheint durchweg den Nervenzellen selbst anzugehören und der Neuroglia, wenigstens im Inneren der Ganglien, zu fehlen, ebenso scheint er in den größeren Zellen stärker abgelagert als in den kleineren, am wenigsten in den chromatischen, die der ersten Stufe noch epithelialer Nervenzellen entsprechen. Das Pigment häuft sich im Cytoplasma gegen den Austritt der großen Fortsätze, in deren Anfangsstück es mit eindringt, um sich allmählich in der Achse des Fibrillenbündels zu verlieren. Es scheint also mit der Vergrößerung der Ganglienzelle, von der anfänglichen Epithelzelle aus, regelrecht zuzunehmen, vermutlich als ein Excret bei der Tätigkeit der Fibrillen. Doch ist seine Funktion unbekannt. Ob es, wie bei Wirbeltieren, eine Art Zeichen von Altersschwäche bedeutet, das wenigstens erst mit zunehmendem Alter auftritt und sich verstärkt, muß um so mehr in suspenso bleiben, als meines Wissens über Verschiedenheiten bei jungen und alten Pulmonaten keine Beobachtungen vorliegen. Unwahrscheinlich ist es insofern, als nach Buchholz, dem wir die chemische Untersuchung verdanken, keine große Ganglienzelle der Basommatophoren davon frei ist. Allerdings scheint er nur erwachsene untersucht zu haben. Der Farbstoff, der bei Planorbis besonders lebhaft rot ist, fand sich bei derselben Schnecke noch in der Eiweißdrüse, im Winter. Er wird durch starke Schwefelsäure blau gefärbt, nimmt aber nach dem Auswaschen der Säure die ursprüngliche Farbe wieder an. Er ist löslich in starkem Alkohol, Chloroform usw., kurz, er ist den Lipochromen zuzurechnen.

2. Topographische Histologie. (XVI.)

Böhmig unterscheidet in jedem Cerebralganglion von *Helix* drei, von *Limnaea* nur zwei Abteilungen, die durch die Verschiedenheit der Ganglienzellen gekennzeichnet sind, ohne weitere Benennungen.

- I. Die Region der unregelmäßigen, an Form und Größe sehr variierenden Zellen mit einem centralen Punktsubstanzlager, aus dem sechs Nerven und vier Commissuren hervorgehen.
- II. Die Region der kleinen, runden, plasmaarmen Zellen mit nebengelagertem Punktsubstanzballen, aus dem ein Nerv entspringt, der Ommatophorennerv.

III. Die Region der großen, runden Zellen ohne eigene Punktsubstanz und eigenen Nerv.

Auch Nabias kommt zur Dreiteilung, nur daß er die Wurzeln der Nerven viel weiter verfolgt und in dieser Hinsicht abweichende Ergebnisse erhält. Er bezeichnete die Abschnitte als Proto-, Meso- und Postcerebron, wofür man besser Pro-, Medio- und Postcerebrum sagen sollte, schon aus dem Grunde, daß Protocerebron nicht Vorder-, sondern Urhirn bedeuten würde, da es doch ein späterworbener Teil zu sein scheint, von sprachlichen Rücksichten ganz abgesehen. Die unteren Schlundganglien werden mehr nebensächlich behandelt, hauptsächlich deshalb, weil eine tiefere Gliederung im Innern bisher nicht wahrgenommen wurde.

Das Procerebrum ist das spezifische Sinnescentrum, das Postcerebrum teilt sich in zwei Lappen für die beiden Connective, einen Visceral- und einen Pedallappen. Die Pleuropedalconnective entspringen in den Commissural- oder Pleuralganglien, welche keine Nerven abgeben. Die Pedalganglien sind untereinander durch zwei gleichwertige Commissuren verbunden, als wenn es in Wirklichkeit vier Ganglien wären. Bei Limax sind außerdem die dicht aneinander gedrängten Pedalganglien noch oberflächlich gelappt, gewissermaßen segmentiert, wodurch sie an die Gestaltung von Amalia (Textfig. 86) erinnern.

1. Das Procerebrum (Protocerebron) umfaßt den Kranz chromatischer Zellen vom zweiten Typus (couronne chromatique), dazu die terminale, die innere und die äußere Markmasse. Es steht in Beziehung zu den vier ersten Nerven, dem Ommatophorennerv, dem Opticus, dem äußeren und dem inneren Circumtentakelnerv. In den späteren Arbeiten über Limnaea und Planorbis trennt Nabias die beiden Abschnitte, wohl mehr um früheren Auffassungen von Sicard, Lacaze-Duthiers gerecht zu werden; er bezeichnet nur noch die Lage chromatischer Zellen als Procerebron, den Rest aber als Lappen spezieller Sensibilität, womit er zu einer vierfachen Gliederung des Cerebralganglions gelangt. Allerdings kommt er damit in Widerspruch mit seinen ausführlichen Erörterungen an den Stylommatophoren, wie sich sogleich zeigen wird (910 und 911). Bei Helix und Arion verlaufen die drei ersten Nerven in der vom Zellenkranz und der vorderen

oder terminalen Markmasse gebildeten Furche, so daß sie am Vorderende herauskommen. Bei Zonites und Limax durchsetzen diese Nerven nicht das ganze Vorderhirn, sondern biegen früher medial ab, so daß ein Stück des terminalen Marks abgetrennt wird und in unmittelbaren Zusammenhang mit dem Zellenkranz kommt. Äußerlich zeigt sich das dadurch, daß die ersten drei Nerven mit dem vierten bei Limax und Zonites zusammen aus dem Hirn austreten, während sie bei Helix und Arion von ihm getrennt sind. Das Procerebrum gibt keinem Nerven den Ursprung, es darf nicht als ein Lappen von besonderer Sensibilität aufgefaßt werden, von dem Geruchs-, Gesichts- und Gehörnerv ausgehen würden. Der Geruchs- oder Tentakelnerv ist hauptsächlich aus drei aufsteigenden, zentrifugalen Bündeln zusammengesetzt, welche von den Zellen des Viscerallappens ausgehen und sich mit der Punktsubstanz im Ganglion des Fühlerknopfs, dem wahren Geruchscentrum, in Beziehung setzen. Die Nerven des Auges und der Statocyste bestehen aus zentripetalen Fasern, deren zugehörige Zellen außerhalb des Hirns liegen. Sie enden im zweiten Hirnteil.

Der Dorsallappen der Basommatophoren.

Für die Zellen dieses Abschnittes leugnet Pelseneer, obgleich er ihn dem Procerebrum homologisiert, die nervöse Natur. Einerseits fehlt dem Lappen das Pigment, das gerade bei dem Basommatophorenschlundring sehr lebhaft ist, andererseits den Zellen die Fortsätze. Zu dem gleichen Schlusse kam schon Böhmig, im Gegensatz zu Walter. Böhmig fand vielkernige Zellen darin, die sich stärker färben als die Ganglienzellen, wie sich denn hierin eine gute Übereinstimmung mit den chromatischen Zellen ausdrückt. Es bleibt stets eine bindegewebige Grenze gegen das eigentliche Cerebralganglion. Pelseneer erörtert die Möglichkeit, ob eine Blutdrüse vorliegen könne. Doch fehlt dazu jede Verbindung mit einem stärkeren Gefäß. Die Entstehung aus embryonalen Nuchalzellen, die sich dem Gehirn anlegen sollen, macht er wahrscheinlich, also ganz im Gegensatz zu den Seitenlappen, die sich durch die Einstülpung der Cerebraltuben vom Epithel her ergänzen und vergrößern Doch dürfte daraus allein kein Einwand gegen die nervöse Natur hergeleitet werden, da auch die unteren Schlundganglien nicht mehr aus dem Epithel direkt hervorgehen. Nabias kommt auch in der genauen Bearbeitung von Limnaea und Planorbis zu dem Schluß, daß ihr Cerebralganglion ganz nach dem Typus gebaut seien, wie die der Stylommatophoren. Die Zellen des Procerebrons, d. h. des Dorsallappens, sollen bei Planorbis besonders klein sein, immer aber mit je einem feinen Fortsatz, und sie sollen auch braunes Pigment enthalten, dessen Ablagerung doch erst mit der Größenzunahme der Nervenzellen sich verstärkt. Hier scheint ein Widerspruch zu Pelseneers noch später gewonnenen Ergebnissen unvermeidlich.

286

Wenn die Homologie mit dem Procerebron der Stylommatophoren zugegeben wird, das seiner Struktur nach den peripherischen Ganglien der Tentakel entspricht, dann hätte man wohl in den Dorsallappen der Basommatophoren mit einiger Wahrscheinlichkeit einen Hirnteil zu erblicken, der in Rückbildung begriffen und gewissermaßen auf embryonaler Stufe stehen geblieben ist. Von meinem Standpunkte aus liegt es nahe, die Ursache in der Rückwanderung ins Wasser und in dem Wegfall des mit dem Landleben verbundenen schärferen Trainings zu suchen, ohne daß ich indes imstande wäre, die Ansicht im einzelnen histologisch zu begründen. Jedenfalls sind erst genaue histologische Untersuchungen über die feinere Struktur abzuwarten.

- 2. Das Mediocerebrum (Mesocerebron) hat nach Nabias, der es in den späteren Arbeiten ohne Rücksicht auf die ausführliche frühere als Deutocerebron bezeichnet, folgende Abschnitte:
 - a) je eine Masse vorn medial gelegener Ganglienzellen, deren Fortsätze convergieren und so das "direkte Pyramidenbündel" bilden, welches sich in den Pedallappen und das Cerebropedalconnectiv begibt,
 - b) je eine Zellmasse auf der Oberseite des Hirns, deren Fortsätze als "gekreuzte Pyramidenbündel" durch die Cerebralcommissur in das andere Hirnganglion ziehen, und
 - c) je eine äußere Zellmasse, deren Fasern zum großen Teil in die innere Markmasse des Procerebrums eintreten.
- 3. Vom Postcerebrum gibt der cerebroviscerale Lappen den Nerven 1, 3, 4, 7 und 8 den Ursprung, d. h. dem Ommatophorennerven, dem äußeren und inneren Circumtentakelnerven, dem mittleren und äußeren Lippennerven. Die Fasern des Ommatophorennerven kreuzen sich mit denen des mittleren Lippennerven in einer knopflochartigen Spalte, hauptsächlich in der äußeren Markmasse des Procerebrums. Senkrecht zu ihnen läuft durch dieselbe Spalte das Commissuralbündel, welches beide Cerebralganglien verbindet. Das aufsteigende Bündel des Ommatophorennerven kreuzt sich außerdem an seinem Ursprunge mit den Fasern des äußeren Lippen- oder Geschmacksnerven, entlang der Verbindungsbrücke zwischen dem Pedal- und Viscerallappen, und taucht dann an der vorderen. äußeren Seite des ersteren hinter dem Nerven des kleinen Fühlers auf. Der Cerebropedallappen umschließt die Ursprungszellen des sechsten oder des inneren Lippennerven, der Buccalcommissur und des Penisnerven. Die Fasern des letzteren stammen selbst aus Zellen, die im Pedalganglion oder entlang dem rechten Cerebropedalconnectiv liegen. Hier ist noch die ursprüngliche Herkunft des Penisnerven aus dem rechten Pedalganglion angedeutet, die wir noch bei einer Raublungenschnecke (s. o.) äußerlich wahrnehmen, ohne jede Beziehung zum oberen Schlundganglion.

Die Buccalcommissur hat zwei Wurzeln von ganz verschiedener Bedeutung. Die vordere Wurzel wird gebildet von den Achsencylindern der

vorderen unteren Zellen des Cerebropedallappens außerhalb von den Zellen, aus denen der innere Lippennerv entspringt. Die hintere Wurzel ist umgekehrt das Ende der Fasern, deren Zellen im Buccalganglion liegen. Sie gabeln sich in der vorderen Region des Mediocerebrons, um sich an der äußeren Markmasse zu verlieren. Wir haben also eine zentrifugale und eine zentripetale Wurzel.

Von besonderem Interesse ist noch die Feinheit der Hirnstruktur bei Arion und Limax gegenüber Helix und Zonites. Nabias benutzt sie, um die höhere phylogenetische Stellung der ersteren auch von dieser Seite zu erweisen. Sie beruht im wesentlichen auf der geringeren Größe der chromatischen Zellen und entsprechend feinerer Punktsubstanz. Daß zwischen Limnueu und Planorbis ein ähnlicher Unterschied besteht, wurde oben erwähnt.

d. Histologisches vom peripherischen Nervensystem.

Daß das nervöse Maschenwerk des Hautmuskelschlauches seine höchste Steigerung in der Sohle erfährt, wurde oben erörtert, ebenso daß es auf die Seitenteile übergreift; aber es fehlt an systematischen Untersuchungen, ob und wo es eine Grenze finde. Wir kennen es weder vom Rücken, noch vom Kopf, noch Mantel. Am Kopf scheint es kaum entwickelt, vielmehr von zentripetalen Sinnesbahnen abgelöst zu sein.

An den inneren Organen haben wir es vom Darm und von den Begattungswerkzeugen kennen gelernt (s. o.). Dazu kommen indes Beschreibungen vom Herzen und von den Gefäßen.

Gefäße.

Nalepa fand in der Wand der Aorta und der größeren Arterien bei Zonites ein Nervengeflecht von langgestreckten Maschen. Die Nerven sind sehr zart, Ganglienzellen sind nur sehr spärlich eingelagert.

Herz.

Frühere Untersucher, F. Darwin (Journ. of Anat. and Physiol. X. S. 506), Foster und Dew Smith*), Dogiel**) bemühte sich vergebens, am Helix-Herzen Nerven nachzuweisen. Die birnförmigen Zellen an der Grenze von Kammer und Vorhof, welche der letzte für apolare Ganglienzellen hielt, werden von den ersteren für besondere Bindesubstanzzellen erklärt. Nalepa sah die Innervierung der Kammer vom Genitalnerven aus und vermutet, daß der Vorhof von einem Lungennerven aus versorgt wird. Schließlich gelang es, in der Muskulatur des letzteren feine Nerven nachzuweisen, welche ebenso wie bei der Aorta oblonge Maschen bilden. Ganglienzellen sind ebenso spärlich.

^{*)} Foster and Dew Smith, On the Behaviour of the hearts of Mollusks under the Influence of electric currents. Proceed. R. Soc. 1875 und Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877.

^{**)} Dogiel, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877.

Ganglien der peripherischen Netze.

An den kleinen Ganglien der Genitalnerven sieht man nach Nalepa, besonders bei *Limax*, am schönsten den Übergang zwischen Nervenzellen und -fibrillen. Im Centrum des Ganglions liegen multipolare, an den Austrittsstellen der Nerven bipolare Zellen. Punktsubstanz fehlt.

Bedeutsam ist der Unterschied zwischen den Ganglien des Darms und denen des Sohlennetzes. Bei beiden haben wir sowohl einzelne Nervenzellen, die sich dem Geflecht anlegen, als Gruppen, die eben die Ganglien bilden. In der Haut bleiben die Zellen, auch in den größeren Ganglien, durchweg klein, während umgekehrt am Darm große Zellen vorherrschen. Hier herrscht wohl derselbe prinzipielle Unterschied, der die Visceralganglien mit ihren Riesenzellen vor den übrigen auszeichnet. Das Nervengeflecht des Penis schließt sich streng dem der Haut an.

Struktur der Nerven.

Während der Nerv ein von Neurilem umschlossenes Bündel darstellt, das sich durch die fortschreitende Abzweigung der Fibrillen mehr und mehr verjüngt, sah Biedermann im Sohlennetz von *Limax* vereinzelt Fibrillen, die, vom Hauptbündel getrennt, im dicken Neurilem jenem parallel verliefen. Ihre Bedeutung blieb unbekannt.

Motorische Nervenenden.

Am schärfsten gelang es wohl Nalepa, am Darm von Stylommatophoren die Innervierung der Muskeln zu verfolgen. Der Nerv teilt sich immer feiner auf, seine Ästchen folgen dem Verlauf der Muskelfasern, bis endlich jede Muskelfaser eine Nervenfibrille erhält, die sich ihr anlegt und auf eine Strecke weit noch verfolgen läßt, bis sie sich in äußerster Feinheit verliert, ohne Endplatten oder dergl. Umgekehrt gibt aber Samassa knopfförmige Endverdickungen an im Tentakelretraktor.

e. Neurilem und Neuroglia.

Es ist zu unterscheiden zwischen den derben Bindegewebsüberzügen der Nerven und Ganglien und dem feineren, komplizierten Bindegewebe, das sich durch die Fibrillenbündel der Nerven und durch die Ganglien teils als Stütz-, teils als Nährgewebe hindurchzieht. Das letztere oderdie Glia setzt sich zwar an der äußeren Scheide oder dem Neurilem an, ohne indes einen eigentlichen Übergang zu bilden.

Das Neurilem oder die Scheide besteht aus gewöhnlichem, meist geschichtetem Bindegewebe, es erreicht namentlich am Schlundring der höheren und größeren Stylommatophoren eine Entwicklung, welche oft zur völligen Verdickung und Verwischung der eigentlichen Gangliengliederung führt, namentlich dann, wenn sich Chromatophoren mit schwarzem Pigment, Kalk u. dergl. einlagern. Bei den größeren Pentatänien, mit besonders starker Ausbildung des Columellaris, mischen sich noch dazu reichliche Muskelbündel bei. Namentlich bei Helix vermiculata ist jeder Nerv, besonders die pallialen, von einer unförmlichen Muskelscheide umgeben,



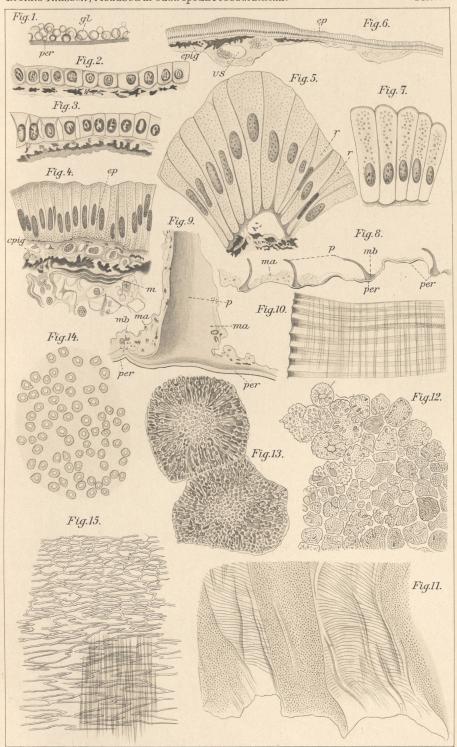
Erklärung von Tafel XI.

Pulmonata: Mantel und Schale.

Fig.

- Optischer Querschnitt durch den wachsenden Schalenrand von Helix aspersa. gl Secretkugeln auf dem Periostracum pr.
- 2-5. Schnitte durch das Mantelepithel von Helix aspersa, welches die untere Kalkschicht liefert:
- 2. von einer Schnecke, die fünf Monate lang nur mit kalkfreier Nahrung gefüttert war;
- 3. von einer Schnecke im Winterschlaf;
- 4. von einer Schnecke in voller Schalenbildung.

 cpig Leydigsche Pigmentzellen. Ep Epithel. m Muskelfasern.
- Hypertrophisches Epithel von einer Schnecke, die gezwungen wurde, t\u00e4glich eine Membran abzuscheiden, zur Reparatur eines Schalendefektes. Starke Vergr\u00f6\u00dferung.
- 6, 7. Pigmentepithel.
- 6. Querschnitt durch die Lungendecke von Helix (Tachea) nemoralis, welcher einen Pigmentstreifen trifft, dem ein Schalenband entspricht. epig Pigmentzellen. Ep Epithel. pig Pigmentzone. v.s Blutgefäß.
- 7. Zellen der Pigmentzone von Fig. 6, stärker vergrößert.
- 8, 9. Haare von Helix (Fruticicola) hispida.
- 8. Querschnitt durch das Periostracum.
- 9. Längsschnitt durch ein Haar.
 - ma Fremde Bestandteile, die der Schale agglutiniert sind. mb Basalmembran der Haare. p Haare. Per Periostracum.
- 10-14. Schalenrand von Helix pomatia.
- 10. Teil eines wachsenden Schalenrandes, mit Karmin gefärbt. Am freien Rande a Beginn der Hohlrinnen mit den eingeschlossenen Fasersträngen.
- 11. Junger, wachsender, noch rein organischer Schalenrand. Anfang von Hohlriunen mit Körnchenzügen. Dazwischen das längs- und quergerippte Periostracum.
- Schalenrand eines reifen Embryos. Mosaik von großen Scheibehen aus phosphorsaurem Kalk. Die dunkeln, unregelmäßigen Schollen bestehen aus kohlensaurem Kalk.
- 13. Zwei Scheibchen des vorigen Präparates, stärker vergrößert.
- Erster Beginn der Kalkablagerung am wachsenden Schalenrande. Sehr kleine Scheibehen aus Calciumphosphat.
- 15. Entwickelung der beiden Stalaktitenlagen am Schalenrande von Limnaea stagnalis. Die obere Lage reicht bis zum Schalenrande (links), die untere verläuft senkrecht dazu.
 - Fig. 1-9 nach Moynier de Villepoix. 10-15 nach Biedermann.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith.Anst.v. E.A. Funke, Leipzig.

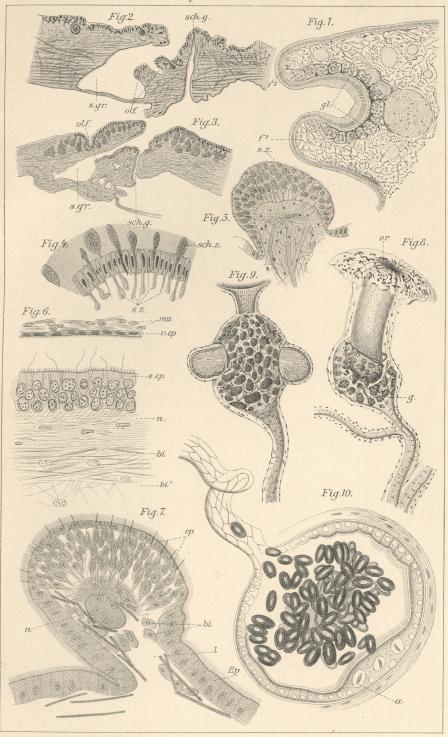
Erklärung von Tafel XII.

Pulmonata: Sinneswerkzeuge.

Fig.

- 1. Querschnitt durch die Fühlertasche von Protancylus adhaerens Sar. f_1 und f_2 die Falten, welche die Tasche bilden. gl das tassenförmige Ganglion.
- 2. Längsschnitt durch das postpalliale Sinnesorgan von Limax arborum.
- 3. Längsschnitt durch das postpalliale Sinnesorgan von Limox maximus. In Fig. 2 und 3: olf Sinnesleiste. sch.g Schalengang. s.gr Sinnesgrube.
- 4. Schnitt durch die Sinnesleiste von Arion.
- 5. Schnitt durch die Sinnesleiste von Limax arborum.
- 6. Aus einem Schnitt durch das postpalliale Sinnesbläschen von Janella Schauinslandi Plate. bi und bi' verschiedenes Bindegewebe. mu Muskulatur. n Nerv. s.ep. Sinnesepithel (dorsal). v.ep. Ventrales Epithel.
- 7. Schnitt durch das Osphradium von Testacella fischeriana. bi Bindegewebe. Ep Epithel der Lungenhöhle. ep Sinnesepithel. l Blutlacune. n Nerv.
- 8. Osphradium von Planorbis. g Ganglion. or Trichtereingang.
- 9. Osphradium von Limnaea.
- 10. Statocyste von Helix pomatia. a Nucleoli aus der Macula acustica.

Fig. 1 nach P. und F. Sarasin. 2-5 nach Täuber. 6, 7 nach Plate. 8, 9 nach Lacaze-Duthiers. 10 nach Leydig.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith Anst.v.E.A.Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XIII.

Pulmonata: Sinneswerkzeuge.

Fig.

Physa acuta von der Unterseite, ohne Schale, mit eingezeichnetem Nervensystem.
 os Osphradium. Pv Pneumostom. Die Cerebralganglien und ihre Nerven sind schwarz gehalten, die Pedalganglien blaß, die Visceralganglien mit ihren Nerven blau.

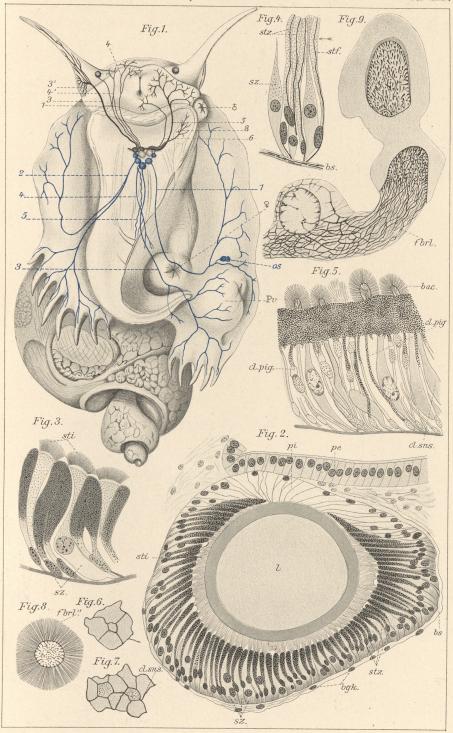
Fig. 2-4. Auge von Helix pomatia.

- 2. Medianschnitt durch das Auge. bgk Bindegewebskerne. bs Basalschicht. pe und pi die beiden Zellschichten der Cornea, pellucida externa und interna. sti Stiftchensaum. stx Pigment- oder Stützzellen. sx Sehzellen.
- 3. Längsschnitt durch die Retina. sti Stiftchensaum. sz Sehzelle.
- 4. Aus der entpigmentierten Retina. stf Stützfasern. stz Pigment- oder Stützzellen. sz Sehzellen.
- 5. Aus einem Retinaschnitt von *Planorbis trivolvis. bae* Stäbchen. *cl.pig.* Pigmentzelle. *cl.sns.* Sehzelle.

Fig. 6-9. Aus dem Auge von Limax maximus.

- 6. Querschnitt durch eine Sehzelle, die von vier Pigmentzellen umgeben ist.
- 7. Querschnitt durch zwei Sehzellen und die umgebenden Pigmentzellen.
- 8. Querschnitt durch die Stäbchen.
- Längsschnitt durch eine Sehzelle; man sieht das Fibrillennetz proximal in der Zelle und distal im Stäbchen. Der Schnitt hat die Verbindung beider Netze nicht getroffen.

Fig. 1 nach Lacaze-Duthiers. 2-4 nach Bäcker. 5-9 nach Gr. Smith.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung Leipzig.

Lith Anst.v. E.A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XIV.

Pulmonata: Sinneswerkzeuge.

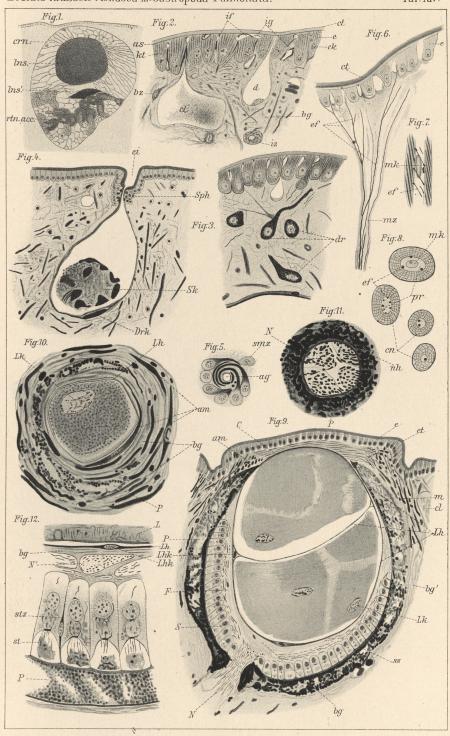
Fig.

1. Längsschnitt durch die Nebenretina von Limax maximus. crn Cornea. lns und lns' Linse, unregelmäßig, daher zweimal getroffen. rtn.acc. Nebenretina (akzessorische Retina).

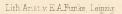
Fig. 2-12. Aus dem Mantel von Oncidiiden.

- 2. Schnitt durch eine Rückenpapille von Oncidium verruculatum. Die Epithelzellen e zeigen unter der Cuticula et einen Alveolarsaum as. bg Bindegewebe. bz Bindegewebszelle. d Kleine Drüsenzelle vom I. Typus. if Intercellulargangsfibrille. ig Intercellulargang. iz Indifferente Bindegewebszelle. kt Kittleiste.
- 3. Schnitt durch einen Papillengipfel von O. Bütschlii. dr kleine Drüsenzellen vom II. Typus.
- 4. Längsschnitt durch eine große einzellige Drüse von O. verruculatum. D Drüsenzelle. Drk Deren Kern. ei Epitheleinsenkung. Sk Secretballen. Sph Sphincter um den meist viel längeren Ausführgang.
- 5. Querschnitt durch den Sphincter der vorigen Figur. ag Ausführgang. smx Sphinctermuskelzelle.
- 6. Verzweigte Muskelzelle mit ihrem Epithelansatz. e Epithel. ef Sehnenfibrillen. mx Muskelzelle.
- 7. Stück einer Muskelfaser. ef Stützfibrillen. mk Zellkern im Sarcoplasma.
- 8. Querschnitte durch Muskelzellen. cn Contractile Substanz. ef Stützfibrille. mk Zellkern. pr Sarcoplasma.
- 9. Längsschnitt durch ein Rückenauge. am Accommodationsmuskel. bg Bindegewebe. c Cornea. cl Intercellulargang. ct Cuticula. e Ephithel. L Linse. Lh Linsenkapsel. Lk Linsenzellkern. m Retractormuskeln. N Nerv. P Pigment. S Sehzellenschicht. sz Sehzellen.
- Schnitt durch die Pupille und den Accommodator. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 9.
- Querschnitt durch den blinden Fleck, den Eintritt des Sehnerven. N Nerv. nf Nervenfibrille. nh Nervenhülle. P Pigment.
- 12. Längsschnitt durch die Sehzellen. bg Bindegewebe. L Linse. Lh Linsenkapsel. Lhk ein Bindegewebskern der Linsenkapsel. N Nerv. Pi Pigment. St Stäbchen, d. h. äußere Hälfte einer Sehzelle. St Stützzelle der Retina.

Fig. 1 nach Gr. Smith. 2-12 nach Stantschinsky.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.







Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. Protozoa. Von Dr. O. Bütschli, Professor in Heidelberg. Kpltin 3 Abtlgn. Abltg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. I. Abteilung. Porifera. Von Dr. G. C. J. Vosmaer. Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltaf.) und 53 Holzschn. Preis 25 Mk.

Zweiter Band. III. Abteilung. Echinodermen (Stachelhäuter). Von Dr. H. Ludwig, Professor in Bonn. Erstes Buch. Die Seewalzen. Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mk.

Mollusca (Weichtiere). Von Dr. H. Simroth, Prof. in Leipzig. Dritter Band. Erste Abteilung. Amphineura u. Scaphopoda. Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. M. Braun. Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.

Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mk.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. A. Gerstaecker. Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. Wirbeltiere. Amphibien. Von Dr. C. K. Hoffmann, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. Reptilien. Von Dr. C. K. Hoffmann, Prof. in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. Vögel: Aves. Von Dr. Hans Gadow in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mk. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mk.

Sechster Band. V. Abteilung. Säugetiere: Mammalia. Von Dr. C. G. Giebel. Fortgesetzt von Prof. Dr. W. Leche. Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mk. 2. Hälfte. Preis 48 Mk.

Ferner in Lieferungen à 1 Mk. 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. Coelenterata (Hohltiere). Von Prof. Dr. Carl Chun und Prof. Dr. L. Will. Lfg. 1-21.

Anthozoa. Von Dr. O. Carlgren in Stockholm. Lfg. 1—6.

Zweiter Band. III. Abteilung. Echinodermen (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. H. Ludwig, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. O. Hamann, Prof. in Berlin. Zweites Buch. Die Seesterne. Drittes Buch. Die Schlangensterne. Viertes Buch. Die Seeigel. Lfg. 17-77.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. H. Simroth, Prof. in Leipzig.

Zweite Abteilung. Lfg. 22-112.

Dritter Band. Supplement. I. Tunicata (Manteltiere). Von Prof. Dr. Osw. Seeliger. Fortgesetzt von Dr. R. Hartmeyer in Berlin. Lfg. 1-90.

Dritter Band. Supplement. II. Tunicata. Fortgesetzt von Dr. G. Neumann in Dresden-Plauen. Lfg. 1-5.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. M. Braun. Turbellaria. Bearbeitet von Prof. Dr. L. v. Graff. Lfg. 63-117.

Vierter Band. Supplement. Nemertini (Schnurwürmer). Von Dr. O. Bürger, Professor in Santiago. Lfg. 1—29.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. A. Gerstaecker. Fortges. von Prof. Dr. A. E. Ortmann und Dr. C. Verhoeff. Lfg. 1—82.

Sechster Band. I. Abteilung. Fische. Von Dr. E. Lönnberg, Prof. in Stockholm. Fortgesetzt von Dr. med. G. Favaro in Padua. Lfg. 1-33.

Scenster Band. V. Abteilung. Sängetiere: Mammalia. Von Dr. C. G. Giebel. Fortgesetzt von Prof. Dr. E. Göppert. Lfg. 61-75.