Untersuchungen über einige Solenogastren

UNTERSUCHUNGEN ÜBER EINIGE SOLENGASTREN

UNTERSUCHUNGEN ÜBER EINIGE SOLENOGASTREN

UNTERSUCHUNGEN ÜBER EINIGE SOLENOGASTREN

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS DR. A. A. PULLE, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE, OP MAANDAG 26 MEI 1930, DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

LOUISE ELISABETH ÆGIDIA VAN LUMMEL

GEBOREN TE WELTEVREDEN

P. DEN BOER

SENATUS VETERANORUM TYPOGRAPHUS ET LIBRORUM EDITOR

UTRECHT MCMXXX

AAN MIJN OUDERS

INHALT.

VOORWOORD.

Bij het afsluiten van mijn studie aan de Utrechtsche Universiteit, zou ik gaarne diegenen mijn dank willen brengen, die tot mijn opleiding hebben bijgedragen.

Uwe colleges en het practisch werk in Uw laboratorium verricht, hooggeleerde W e n t, hebben mij een dieperen kijk gegeven in de plantenphysiologie en daardoor mijn belangstelling daarin nog verhoogd.

Hooggeleerde W e s t e r d i j k, al koos ik tenslotte de Phytopathologie niet als bijvak, toch bleven Uw colleges mij zeer interesseeren en werkte ik met plezier practisch bij U.

Hooggeleerde P u l l e, Uw colleges in de systematiek heb ik steeds met groote belangstelling gevolgd.

Hooggeleerde J o r d a n, Uw colleges en mijn practisch werk bij U, voerden mij in een voor mij vrijwel nieuw gebied der biologie binnen en vergrootten mijn liefde voor het vak.

Hooggeleerde R u t t e n, Uw heldere colleges evenals de excursies, die ik onder Uw leiding meemaakte, wekten mijn interesse voor de geologie en palaeontologie op, al waren de excursies niet alleen aan den ernst gewijd. Deze belangstelling is steeds blijven groeien en maakten mij deze vakken zoo dierbaar, dat ik dan ook van harte: „Een gelukkige en succesvolle reis" toewensch aan de „Antillenexpeditie 1930".

Hooggeleerde N i e r s t r a s z, hooggeachte promotor, Uw kritische colleges, die problemen behandelden en niet altijd alles als feiten voorstelden, hebben mij in de richting van de morphologie en vergelijkende anatomie gevoerd. Verder ben ik U zeker grooten dank schuldig voor de hulp, die U mij verleende bij de samenstelling van dit proefschrift. De vele uren hiervoor in Uw studeerkamer doorgebracht, zullen mij een aangename herinnering blijven.

Mevrouw W e n t en Mevrouw R u t t e n dank ik hartelijk voor de vriendelijkheid, mij altijd getoond.

Zeergeleerde H i r s c h en U, Mevrouw H i r s c h, mijn hartelijken dank voor de hulpvaardigheid en gastvrijheid, die ik van

U ondervond, vooral U, Mevrouw Hirsch, voor de groote hulp bij het vertalen van mijn proefschrift.

Zeergeleerde Entz, de groote bereidwilligheid, waarmee U mij altijd bent tegemoetgekomen en ook de beide keeren, dat ik onder Uw leiding in Den Helder mocht werken, zullen mede tot de aangenaamste herinneringen van mijn studietijd behooren. Sta mij toe U in Uw vaderland en nieuwe werkkring het beste toe te wenschen.

Mijn eerste schreden op het biologische pad werden geleid door wijlen den heer Van Welsem, aan wien ik zeer veel verschuldigd ben.

Later kwam ik onder Uwe leiding, zeergeleerde Schouten en zeergeleerde Oudemans. Aan Uw beider lessen heb ik ook in latere jaren veel te danken gehad.

Aan U, waarde Prijs, mijn hartelijken dank voor de hulp bij het vervaardigen van mijn teekeningen.

Dan dank ik U nog, Jan Kreugel, voor alles wat U met nooit falend goed humeur voor mij deed.

Tenslotte, Westbroek, ook U dank voor de hulp waarmee U altijd voor mij klaar stond.

ERRATA.

Blz. 353, rgl. 22 staat: (H o f f m a n n S. 79) lees: (H o f f m a n n 1, S. 79)
Blz. 354, rgl. 31 staat: (H e a t h 11, enz.) lees: (H e a t h 1, enz.)
Blz. 360, rgl. 28 staat: Baugrube lees: Bauchgrube
Blz. 364, rgl. 1 staat: Eipthel lees: Epithel
Blz. 371, rgl. 13 staat: believe. lees: belief.
Blz. 376, rgl. 24 staat: impropable lees: improbable
rgl. 26 staat: alltogether lees: altogether
Blz. 378, rgl. 12 staat: prove lees: proof
Blz. 376, rgl. 24, rgl. 25, blz. 381, rgl. 40 staat: hihgly lees: highly
Blz. 382, rgl. 4 staat: oft lees: of
rgl. 10 staat: exists lees: exist

Einleitung.

Herr Prof. Nierstrasz war so freundlich mir einen Teil des Materials von Solenogastren abzutreten, das er in seinem Besitz hat. Es bestand aus Präparaten und ungeschnittenen Tieren, hauptsächlich aus dem Golf von Neapel. Zum Fixieren war vor allen Alkohol gebraucht, in dem die Tiere auch jetzt noch sich befinden. Doch infolge der langen Zeitdauer, welche die Tiere darin stehen, lassen sie sich nicht gut mehr schneiden. Auch kann man bei diesen Exemplaren keine Nervenfärbung mehr anwenden. Die meisten Schnitte sind mit Karmalaun nach de Groot gefärbt worden. Die Färbung hat sich viele Jahre lang ausgezeichnet gehalten. Da ich von den bekannten Exemplaren nur das Nervensystem behandelte, habe ich auf die anderen Organe nicht geachtet. Die Färbung mit Karmalaun ist natürlich für Nervenfärbung nicht geeignet. Der Unterschied mit anderem Gewebe ist zu gering, als daß man den feinen Strukturen des Nervensystems nachgehen könnte. Darum habe ich nur schematisch seine gröberen Strukturen angegeben.

Bei *Hypomenia nierstraszi* habe ich ebenfalls die Färbung mit de Groots Karmalaun gebraucht. Es war ein noch ungeschnittenes Exemplar einer noch unbekannten Art. Auch hier konnte ich keine Nervenfärbung anwenden, so daß auch von diesem Nervensystem allein die gröberen Strukturen studiert worden sind.

Kapitel 1.

Hypomenia nierstraszi, nov. gen., nov. spec. (Abb. 1—20).

Hypomenia nov. gen., nov. spec.

Wurmförmig. Cuticula dick. Spicula nadelförmig, in mehreren Lagen. Mit multizellulären Epidermalpapillen. Die Bauchgrube läuft von der Mundöffnung bis zur Cloaca. Mundöffnung vom Atrium getrennt. Radula distich. Zwei Paar Speicheldrüsen; beide sind gelappt. Mitteldarm

mit rostralem Coecum. Die Gonoducte vereinigen sich zu einem schwachen Präcloacalorgan. Keine Kiemenfalten. Keine Copulationsorgane.

Hypomenia nierstraszi, nov. spec.

Länge 4,34 mm, Durchschnitt 0,85 mm. Index 5. Gelbbraun (in Alkohol), stark glitzernd. Vorder- und Hinterende stumpf. Mund- und Cloacenöffnung ventral. Drei Bauchfalten. Vorderdarm mit dorsalem Coecum. Radula mit 5 Paar erwachsenen Zähnen.

Gefangen im Golf von Neapel. Geschenk von Herrn Prof. Dr. J. W. Spengel (Abb. 1).

Integument. Dies ist, wie meistens, einschichtig. Da die Konservierung nur mäßig ist, sind die Zellen schlecht zu erkennen. Ihre Form ist

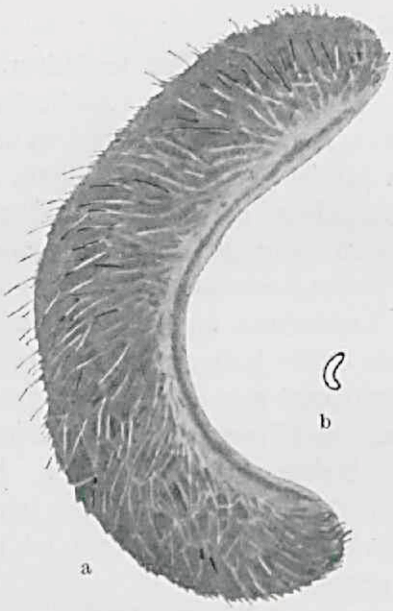

Abb. 1. Ganzes Tier, a 30×, b natürliche Größe.

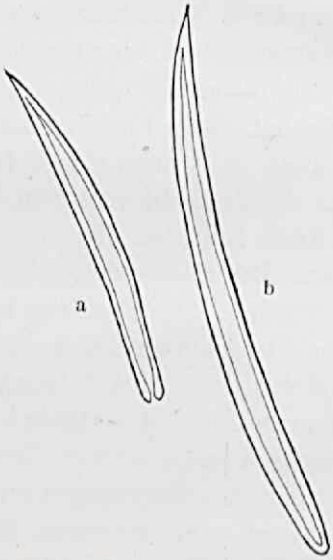

Abb. 2. Spicula.

kubisch und nur hier und da sieht man deutlich einige große, blasenförmige Zellen, welche mit den Drüsenzellen von anderen Formen (*Cyclomenia*, *Alexandromenia* und *Dondersia*) zu vergleichen sind. Verbindung mit der Körpermuskulatur durch Fasern konnte nicht beobachtet werden. Die schwere Cuticula ist caudal dicker als rostral und strukturlos.

Spicula. Die Spicula (Abb. 2) sind nadelförmig und hohl. Sie sind von verschiedener Größe; die kleineren zeigen an der Basis eine kleine Öffnung, die größeren sind ganz geschlossen. Mit Woodland (Woodland S. 49) halte ich die offenen Spicula für jünger. Der Apex der Spicula ist spitz und die Basis etwas stumpfer.

Epidermalpapillen. Die Epidermalpapillen (Abb. 3) sind mehrzellig.

Die Zahl der Komponenten schwankt zwischen 5 und 10. Die Zahl der Papillen ist groß; sie schließen aber nicht alle aneinander.

Sinnesorgane. Ein dorso-terminales Sinnesorgan fehlt. Sonstige Sinnesorgane lassen sich in der Epidermis nicht entdecken. Mit Rücksicht auf die dicke Cuticula und die nadelförmigen Spicula schließt sich *Hypomenia* den Proneomeniiden an und *Proparamenia*, *Alexandromenia*, *Lophomenia* und *Spengelomenia*.

Bauchgrube. Die Bauchgrube enthält drei Falten, eine große mittlere und zwei schwächere laterale. Zwischen den großen und den kleineren münden an verschiedenen Stellen die hinteren Bauchdrüsen, welche man längs der ganzen Bauchgrube caudal der Radula bis zur Cloacenhöhle schwach ausgebildet wahrnehmen kann. Die Bauchfalten beginnen bei der Flimmerhöhle, welche caudal von der Mundöffnung liegt und in welche die vorderen Bauchdrüsen ausmünden.

Abb. 3. Epidermalpapille.

Muskeln. Unter dem Epithel liegt die Schicht der Ringmuskeln und unter dieser die der Längsmuskeln; beide sind schwach entwickelt. Nur verdicken sich die Längsmuskeln links und rechts von der Bauchgrube zu starken, longitudinalen Wülsten (Abb. 5 und 6), welche die Bauchgrube in der ganzen Länge des Tieres begleiten. Am caudalen Ende werden diese Wülste schwächer; sie teilen sich dort in vereinzelte Muskelfasern, welche die Leibeshöhle durchziehen und sich an der caudalen Körperwand anheften (Abb. 15—18). Abgesehen von schwachen, radiären Muskelbündeln zwischen Integument und inneren Organen, z. B. bei der Radula, kommen keine speziellen abgetrennten Muskelbündel vor, auch nicht beim Vorderdarm, so daß man annehmen darf, daß dieser nicht ausstülpbar ist. Das Diaphragma ist normal, aber schwach entwickelt (Abb. 6).

Darmkanal, Atrium. Das Atrium ist groß, wie bei den meisten anderen Formen (Abb. 4). Die hufeisenförmige Mundleiste (Abb. 4) ist stark. Die Zahl der gegabelten Cirren (wie bei *Kruppomenia*, *Neomenia grandis* Thiele, *Hemimenia* und *Cyclomenia*) ist etwa 40. Sie stehen in Gruppen, wie z. B. auch bei *Dondersia*, *Pruvotina* und *Strophomenia agassizi* Heath. Wie bei *Alexandromenia* befindet sich an beiden Seiten neben der Medianlinie eine mediane Leiste, welche mit der äußeren Leiste zusammenhängt (Abb. 4). In den Cirren verlaufen Muskeln und Nervenfibrillen; unter dem Atriumepithel befindet sich eine sehr feine Schicht von Ganglienzellen mit Fibrillen.

Vorderdarm. Vom Atrium getrennt und caudal von diesem liegt die

Mundöffnung (wie bei *Stylomenia*, *Dondersia*, *Driomenia* u. a.). An der Stelle, wo der Vorderdarm caudal umbiegt, buchten sich die lateralen

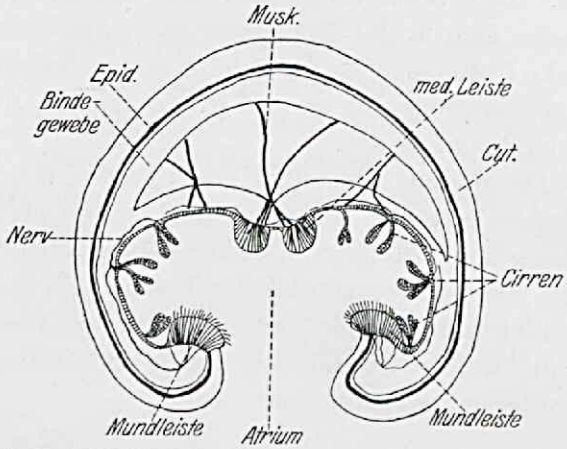

Abb. 4. Querschnitt durch das Vorderende des Tieres, Linie a in Abb. 19.

Wände ein (Abb. 5); caudal von der Einbuchtung wird der Darm wieder kreisrund, abgesehen von kleinen Falten.

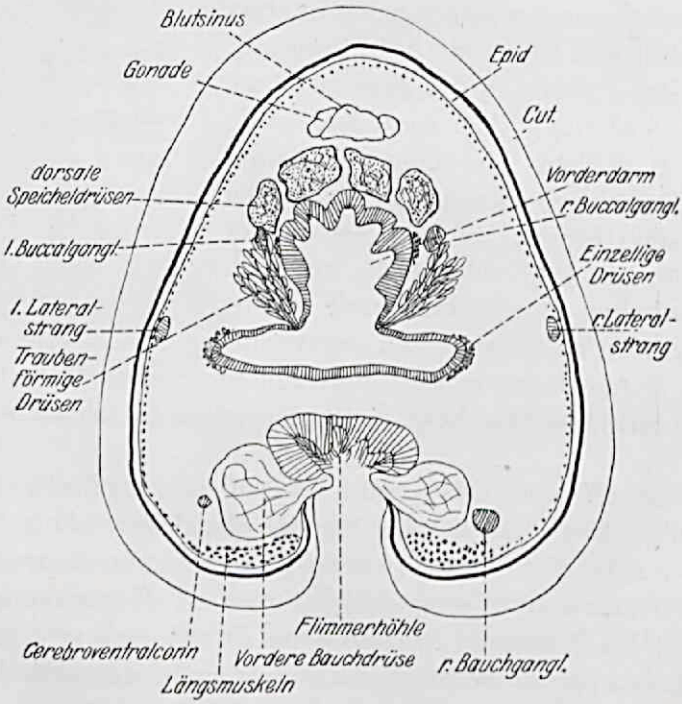

Abb. 5. Querschnitt durch das Vorderende des Tieres, Linie b in Abb. 19.

Dorsal mündet ein kleines Coecum aus (Abb. 7), an dessen caudaler Wand zahlreiche Drüsen sitzen (Abb. 7). Ein gleiches Coecum ist auch von Thiele bei *Metamenia intermedia* Thiele und *Pruvotina providens*

THIELE und *spinosa* THIELE beschrieben (THIELE 3, S. 49, 51 und 53). Auch PRUVOT beschrieb ein solches Coecum bei *Pruvotina impexa* (PRUVOT) und *Nematomenia flavens* (PRUVOT). Er sagt, daß in dieses Coecum

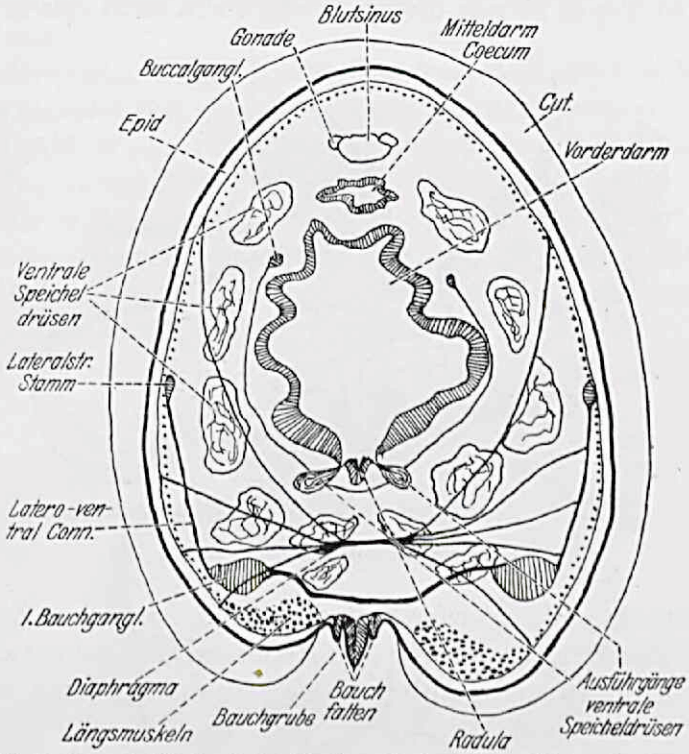

Abb. 6. Querschnitt durch das Vorderende des Tieres, Linie c in Abb. 19.

Abb. 7. Durchschnitt durch das Coecum des Vorderdarmes.

die dorsalen Speicheldrüsen ausmünden (Pruvot S. 741, Abb. 14 Taf. 27 und Abb. 10 Taf. 26).

Radula. Die Radula ist kurz und zeigt etwa 5 Paar erwachsene Zähne (Abb. 8). Der Typus ist rein distich. Jeder Zahn stellt eine schwach ge-

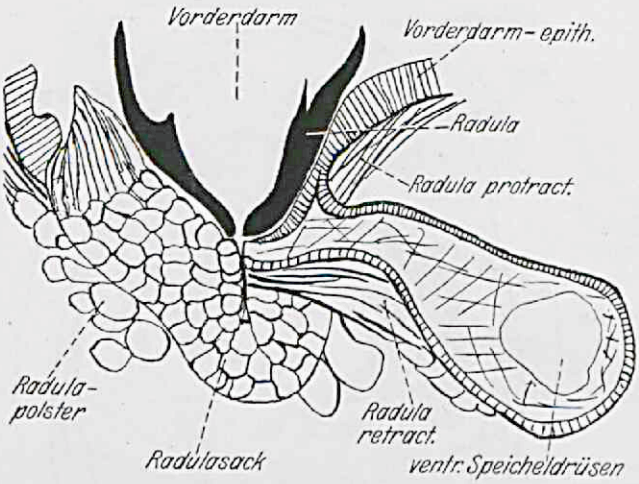

Abb. 8. Durchschnitt durch die Radula.

bogene Platte dar mit scharfer Spitze und mit medianem Zahn in der Mitte. Eine Basalmembran fehlt. Der Radulasack ist gut entwickelt und enthält einen linken und rechten Abschnitt, welche durch ein starkes

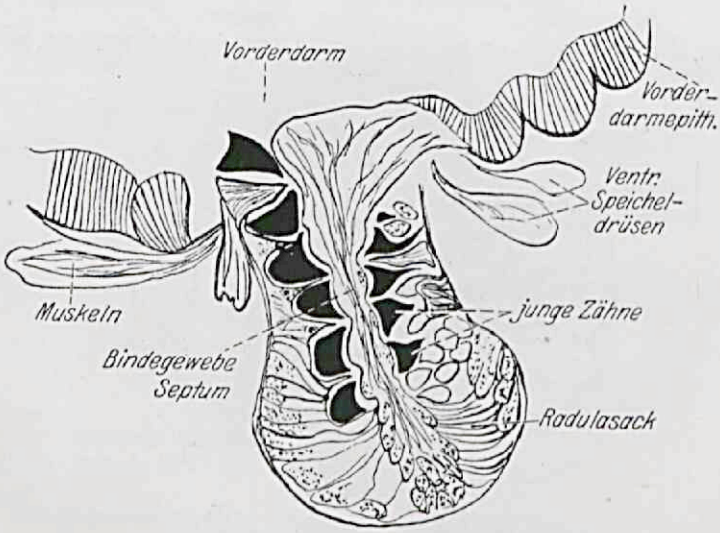

Abb. 9. Durchschnitt durch die Radula.

Bindegewebeseptum voneinander getrennt sind. In jedem Abschnitt werden zahlreiche Zähne gebildet (Abb. 9). Radularetractoren kommen vor, sie sind aber nur schwach ausgebildet; auch die Protractoren sind vorhanden. Am meisten stimmt die Radula von *Hypomenia* überein mit

der von *Nierstraszia*, aber auch mit der von *Pruvotina impexa* (PRUVOT) und *Halomenia gravidens* HEATH, welche Formen aber mehrere Spitzen an einem Zahn aufweisen. Das Radulapolster ist klein und enthält nur einige Zellen. Ein Subradularorgan fehlt, wie beinahe überall bei den anderen Formen.

Speicheldrüsen. Die ventralen Speicheldrüsen sind stark gelappt; beiderseits befindet sich ein Ausführgang, welcher lateral von der Radula ausmündet (Abb. 6). In Abb. 7 sieht man noch die dorsale Speicheldrüsen, welche in das dorsale Coecum des Vorderdarmes ausmünden. *Hypomenia* stimmt in dieser Hinsicht also mit *Pruvotina impexa* (PRUVOT) und *Nematomenia flavens* (PRUVOT) überein (PRUVOT S. 741, Taf. 27 Abb. 14, und S. 786, Taf. 26 Abb. 10); bei der ersten Form sind die beschriebenen

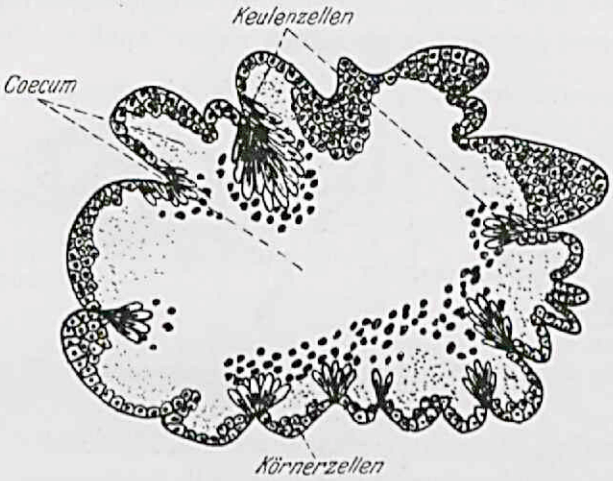

Abb. 10. Durchschnitt durch das Coecum des Mitteldarmes.

Drüsen außerordentlich groß, bei der zweiten nicht. Solche Drüsen kommen übrigens auch vor bei anderen Formen; aber man kann nicht mit Gewißheit sagen, ob bei diesen Formen ein dorsales Coecum vorhanden ist. Die Abbildungen sind nicht immer deutlich, z. B. bei *Dorymenia pereopnis* HEATH (HEATH 3, Taf. 7 Abb. 5). Deutlich sind sie aber bei *Proneomenia hawaiiensis* HEATH und *Proneomenia acuminata* HEATH (HEATH 3, S. 83, Taf. 5 Abb. 2, und 5, S. 218, Taf. 5 Abb. 1). Jedenfalls stimmen diese Drüsenanhäufungen in ihrer Lage ziemlich überein, und man kann bei unserer Form von dorsalen Speicheldrüsen sprechen. HOFFMANN (HOFFMANN S. 79) spricht die Meinung aus, daß die dorsalen Speicheldrüsen mit den sogenannten diffusen oder akzessorischen Drüsen, welche den Vorderdarm umgeben, verglichen werden könnten, weil in Fällen, wo die dorsalen Speicheldrüsen fehlen, diese Drüsen vorkommen und umgekehrt. Dies dürfte aber kaum richtig sein, denn bei unserer Form kommen außer den dorsalen Speicheldrüsen auch noch zahlreiche kleine, subepitheliale, einzellige Drüsen vor (Abb. 5). Diese können sogar

in der Form von „traubenförmigen" Anhäufungen von Drüsenzellen vorhanden sein, welche mit zahlreichen, feinen Ausführgängen in die lateralen Wände des Vorderdarmes ausmünden (Abb. 5). Beide Arten von Drüsen sind zu gleicher Zeit vorhanden. Die Beschaffenheit der Drüsen am Vorderdarm ist nie genügend untersucht worden; mit Recht sagt HOFFMANN, daß neue Untersuchungen erwünscht sind. Im Verband mit der Lebensweise und dem Bau des Vorderdarmes aber ist kaum zu erwarten, daß ein genügender Vergleich über den Bau und die Beschaffenheit der Drüsen gezogen werden kann.

Mitteldarm. Der geräumige Mitteldarm gibt ein kleines dorso-rostrales Coecum ab (Abb. 19). Das Coecum zeigt überall Keulen- und Körnerzellen (Abb. 10). Nur HEATH gibt solche Zellen im Coecum bei *Strophomenia triangularis* HEATH an; er sagt, daß sie gewöhnlich vorkommen (HEATH 3, S. 127). Übrigens befinden sich solche Zellen auch in der Wand des

Abb. 11.

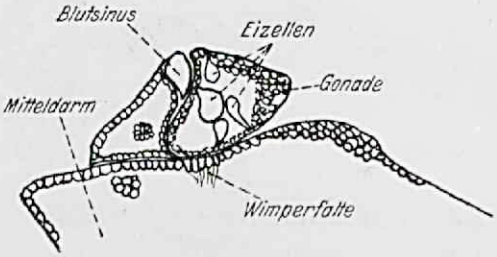

Abb. 12.

Abb. 11. Durchschnitt durch den Mitteldarm. — Abb. 12. Durchschnitt durch den ovarialen Teil der Gonade.

Mitteldarmes selbst, aber nur vereinzelte (Abb. 11). Die Anhäufung der Drüsenzellen im dorsalen Coecum ist jedenfalls interessant, weil es funktionell mit der Mitteldarmdrüse von *Chaetoderma* zu vergleichen ist.

Der Mitteldarm zeigt nur kleine, unregelmäßige Ausbuchtungen und geht unvermittelt in den sehr kurzen und engen Enddarm über. In der Medio-dorsallinie befindet sich die Wimperleiste (Abb. 12), weil der Enddarm ganz bewimpert ist.

Nervensystem. Das Schema des Nervensystems ist in Abb. 13 angegeben. Das Cerebralganglion zeigt in den Schnitten nur sehr undeutliche Spuren von Duplicität. Die Anfangsganglien der Cerebralnerven, welche man z. B. bei *Neomenia grandis* THIELE (HOFFMANN 1, Abb. 93) und *Dorymenia* (HEATH 3, S. 104, Taf. 13 Abb. 1) findet, fehlen auch hier nicht. Das Cerebro-lateralconnectiv verläßt das Cerebralganglion an der rostro-dorsalen Seite, caudal von diesem das Cerebro-ventralconnectiv und noch weiter caudal das Buccalconnectiv, ebenso wie bei *Spengelomenia*, *Depranomenia* und den Proneomeniiden; am besten zeigt dies *Strophomenia scandens* HEATH (HEATH 11, S. 401, Taf. 27 Abb. 1). Das Cerebro-lateralconnectiv enthält Ganglienzellen, was beinahe überall der Fall ist. Das Lateralganglion ist nicht groß, aber deutlich. Die beiden lateralen

Endganglien (Ganglia posteriora superiora) werden durch eine dorsale Commissur miteinander verbunden. Die Bauchganglien (Ganglia ventralia) sind groß; deutlich sind auch die ventralen Endganglien (Ganglia posteriora inferiora), wie bei *Spengelomenia* (HEATH 4, S. 471, Taf. 24 Abb. 12), *Lophomenia* (HEATH 3, S. 133) und *Neomenia* (THIELE 4, S. 3, Abb. 4). Die ventralen Commissuren sind regelmäßig und korrespondieren mit den Latero-ventralconnectiven; Anschwellungen der Stränge fehlen aber. Die Suprarektalcommissur, welche nirgends fehlt (HOFFMANN 1, S. 47), ist auch hier vorhanden. Nirgends sind die Latero-ventralconnective oder die ventralen Commissuren am Lateralstrang oder am Ventralstrang verdoppelt, wie es ist bei *Dorymenia acuta* HEATH

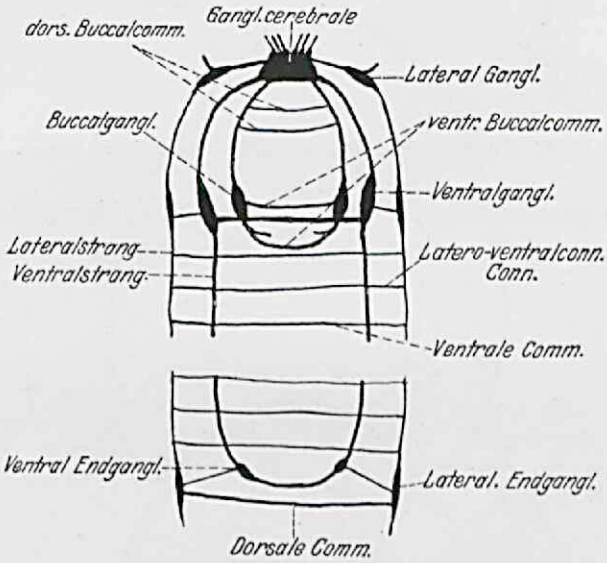

Abb. 13. Schema des Nervensystems.

(HEATH 3, S. 105, Taf. 13 Abb. 1) und *Drepanomenia vampyrella* HEATH (HEATH 3, Taf. 11 Abb. 1) vorkommen kann; niemals haben zwei Connective eine gemeinsame Ansatzstelle, wie ebenfalls die letztgenannte Art zeigt. Auch fehlen Anastomosen zwischen zwei aufeinander folgenden Connectiven und Commissuren. Die letzte ventrale Commissur ist stärker als die vorhergehenden, gangliös ist sie aber nicht. Der Buccalring entspringt, wie gesagt, gesondert von der caudalen Seite des Cerebralganglions. Die Buccalganglien liegen in der Höhe der Ventralganglien, etwas rostral der Radula (Abb. 5). Ihre Commissur gibt zwei Äste ab, welche zur Radula ziehen. Außerdem kommen zwei dorsale Buccalcommissuren vor, und zwar in der rostralen Hälfte des Ringes (Abb. 13), wie bei *Dorymenia acuta* HEATH (HEATH 3, S. 105, Taf. 13 Abb. 1); bei dieser Form ist die Lage der hinteren Dorsalcommissuren aber ganz anders. Überdies findet sich noch eine zweite Ventralcommissur (Abb. 13). Im ganzen sind deshalb vier Commissuren vorhanden, eben wie bei *Neo-*

menia verrilli HEATH (HEATH 5, S. 210, Taf. 3 Abb. 4), nur ist die Lage der Dorsalcommissur bei *Hypomenia* eine ganz andere, ebenso die der

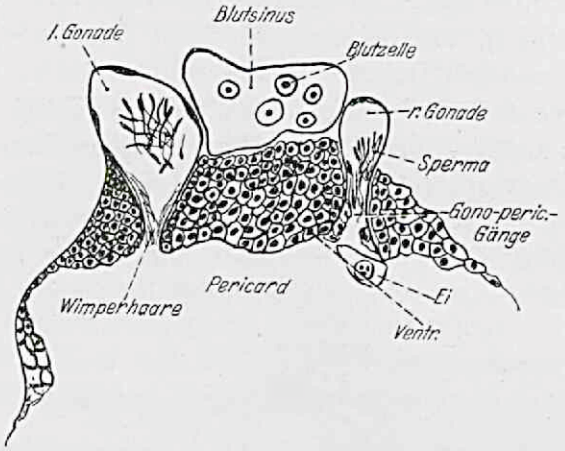

Abb. 14. Durchschnitt durch die Gono-pericardialen Gänge.

vorderen Ventralcommissur. Bei den Proneomeniiden sollen *Dorymenia pereonopsis* HEATH (HEATH 5, S. 228), *Strophomenia scandens* HEATH

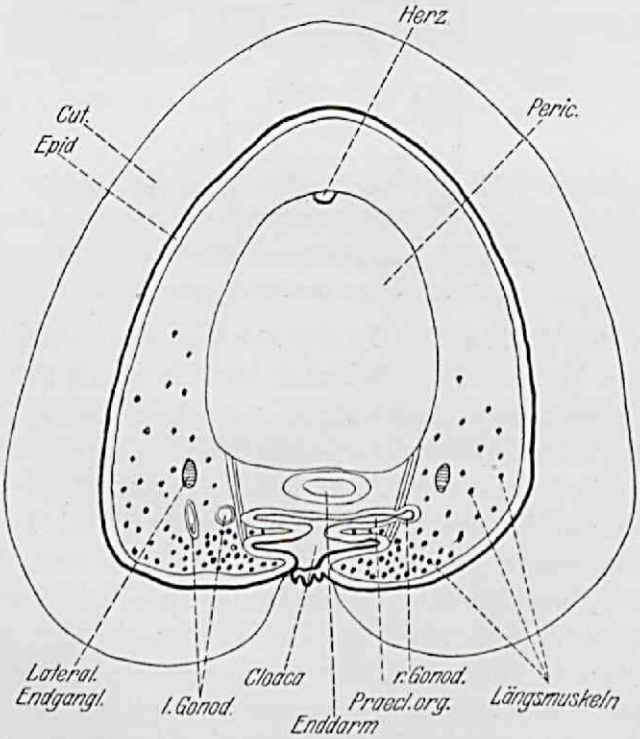

Abb. 15. Querschnitt durch das Hinterende des Tieres, Linie d in Abb. 20.

(HEATH 3, S. 111, Taf. 6 Abb. 6) und *Anamenia triangularis* HEATH (HEATH 3, S. 128) drei Commissuren besitzen; keine einzige der anderen

Proneomeniiden zeigt dagegen vier Commissuren. *Dorymenia pereonopsis* HEATH hat aber noch ein Subradularcommissur (HEATH 5, S. 229). Diese kann vielleicht mit der vierten Commissur verglichen werden, und dann kommen auch bei den Proneomeniiden vier Commissuren vor. Ein Subradularsystem fehlt völlig.

Die sechs Nerven des Cerebralganglions, welche sich zum Atrium und der Mundöffnung hinziehen, sind auch hier vorhanden. Sie fangen an mit kleinen gangliösen Anschwellungen, den Anfangsganglien (Abbild. 13). Ganglienzellen findet man außer in den Ganglien auch in den

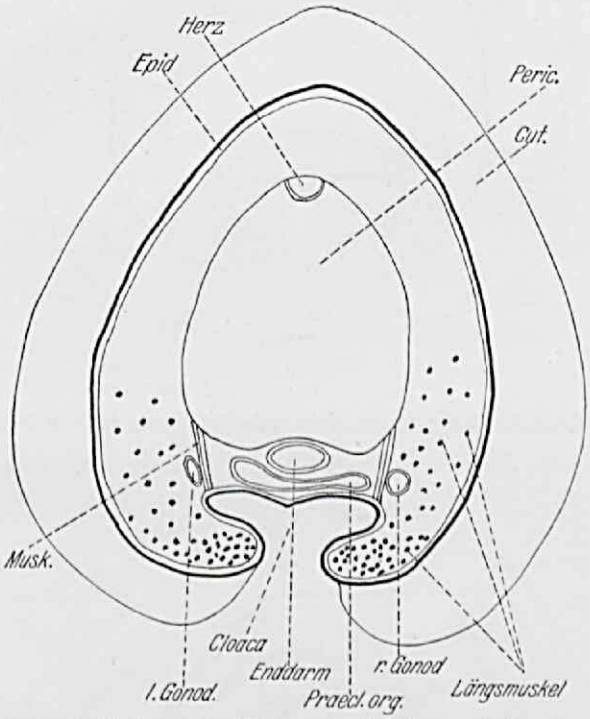

Abb. 16. Querschnitt durch das Hinterende des Tieres, Linie c in Abb. 20.

lateralen und ventralen Strängen; nicht aber in den Commissuren und Connectiven.

Genitalorgane. Die langen, hermaphroditischen Gonaden bleiben voneinander getrennt, Ausstülpungen zeigen sie nicht. Eine Besonderheit liegt in der Lage der Stelle, an welcher Eier und Spermatozoen gebildet werden. Die Verteilung ist normaliter, daß die Eier an den medianen und die Spermatozoen an den lateralen Wänden sich entwickeln. Bei *Hypomenia* aber sind die Verhältnisse anders. Die Eier entwickeln sich im rostralen Ende der Gonaden; caudal von dieser Keimstätte, also in der caudalen Hälfte der Gonaden, werden die Spermatozoen gebildet. Meines Wissens kommt dieser Zustand bei keiner anderen Form vor. Ich habe nur ein einziges reifes Ei bei *Hypomenia* gefunden, aber eine Menge reifer Spermatozoen, mit welchen u. a. das ganze Pericard gefüllt ist.

Auch im caudalen Teil der Gonaden und in den Gonoducten kommen sie vor.

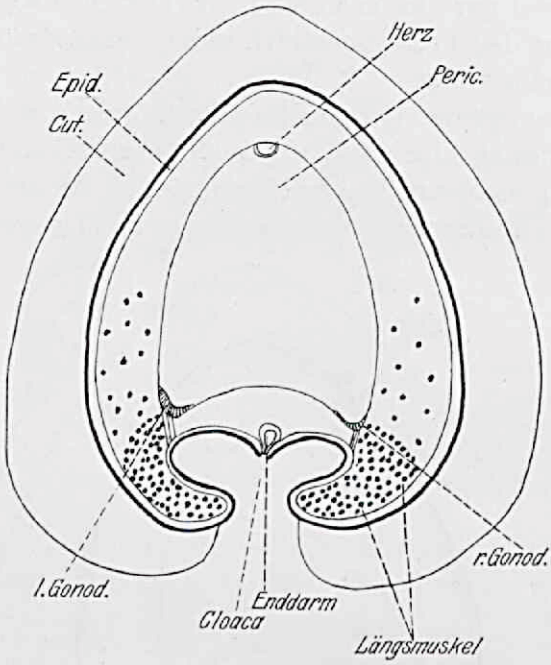

Abb. 17. Querschnitt durch das Hinterende des Tieres, Linie b in Abb. 20.

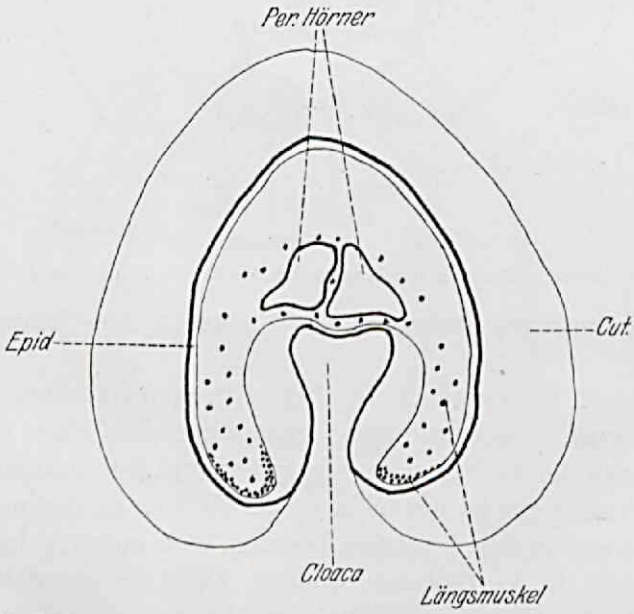

Abb. 18. Querschnitt durch das Hinterende des Tieres, Linie a in Abb. 20.

Die Gonopericardialgänge sind kurz (Abb. 14); das Pericard ist sehr groß (Abb. 15). Für den Bau des Herzens vergleiche S. 371. Ungefähr in der Mitte des Pericards treten die Gonoducte aus, welche zuerst

rostrad verlaufen, dann umbiegen und schließlich caudad ziehen; der caudad verlaufende Teil ist aber sehr kurz (Abb. 20). Beide Gonoducte vereinigen sich zu einem kleinen Präcloacalorgan, welches rostral von der

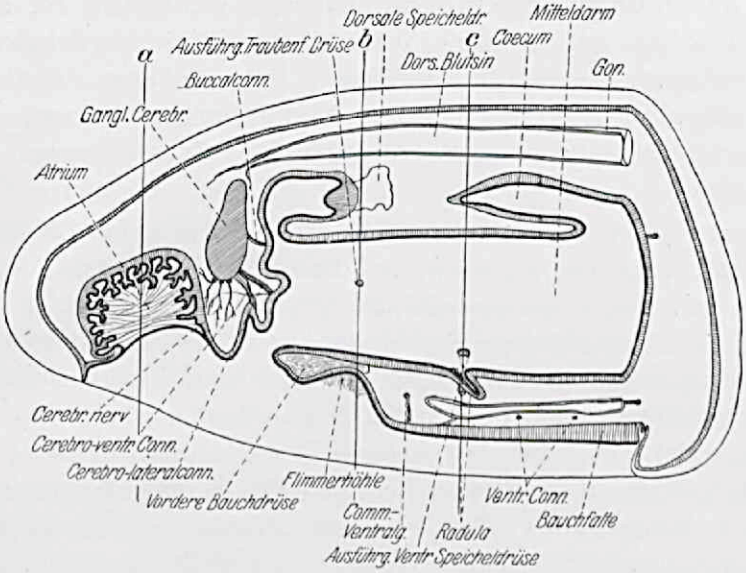

Abb. 19. Rekonstruktion des Vorderendes.

Analöffnung in die Cloacenhöhle ausmündet. Die Wände der Gonoducte bestehen aus niedrigem Epithel; Drüsengewebe fehlt, und man kann hier

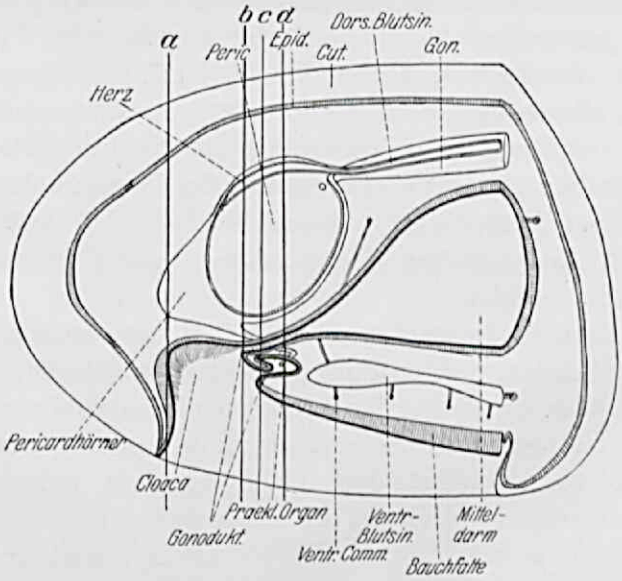

Abb. 20. Rekonstruktion des Hinterendes.

also nicht von Schalendrüsen sprechen. Ebensowenig zeigt das Präcloacalorgan Drüsen; seine Wand besteht aus unregelmäßigen Epithelzellen. Bei den übrigen Formen kommen Schalendrüsen und sehr oft

auch ein drüsenreiches Präcloacalorgan im erwachsenen Zustande vor, bei den jungen Tieren sollen die Drüsenzellen nicht vorhanden sein; sie scheinen sich erst bei der Geschlechtsreife zu entwickeln. Meines Erachtens haben diese Drüsen dann auch eine Bedeutung für die reifen Eier, und es liegt auf der Hand, ihnen die Funktion von Schalenbildung zuzuschreiben, wie schon PURVOT getan hat. Anhänge der Gonoducte fehlen völlig. Ebensowenig kommen Copulationsorgane vor.

Cloaca. Hier münden das Rectum und das Präcloacalorgan. Kiemenfalten fehlen.

Zusammenfassung. Mit Rücksicht auf die Spicula schließt sich *Hypomenia* den Proneomeniiden an, am besten an *Metamenia intermedia* (THIELE) und *Anamenia amboinensis* THIELE (HOFFMANN 1, Abb. 59), aber auch einigen Neomeniiden und hier am besten an *Pachymenia*, *Alexandromenia agassizi* HEATH, *Lophomenia* und *Kruppomenia borealis* ODHNER (HOFFMANN 1, Abb. 58). Es sei aber bemerkt, daß flache, solide Stacheln, welche man bei den anderen Formen antrifft, hier fehlen.

Die dicke Cuticula trifft man bei allen Proneomeniiden an, aber auch bei einigen Neomeniiden (*Proparamenia*, *Alexandromenia*, *Lophomenia*, *Spengelomenia* und *Halomenia*) (HOFFMANN 1, S. 7). Epidermalpapillen, wie bei *Hypomenia*, findet man bei den Proneomeniiden, aber auch bei den Neomeniiden.

In der Bauchgrube befinden sich drei Falten, eine größere und zwei viel schwächere. Bei den Neomeniiden haben *Hemimenia*, *Proparamenia*, *Cyclomenia*, *Spengelomenia* und *Lophomenia* und bei den Proneomeniiden *Amphimenia*, *Dinomenia*, *Dorymenia*, *Driomenia*, *Proneomenia weberi* NIERSTRASZ, *Proneomenia antarctica* THIELE, *Proneomenia discoveryi* NIERSTRASZ und *Proneomenia tricarinata* THIELE drei Falten.

Die Baugrube steht in Verbindung mit der Cloacenhöhle, wie bei *Proneomenia weberi* NIERSTRASZ, *Dinomenia hubrechti* NIERSTRASZ (Proneomeniiden), *Kruppomenia* (Neomeniiden) und *Dondersia californica* HEATH (Lepidomeniiden).

Die Flimmerhöhle ist groß, wie z. B. bei *Alexandromenia*. Die Cloacenhöhle ist, wie bei den meisten Formen, mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet. Kiemen, wie bei den Proneomeniiden, sind nicht vorhanden.

Was das Nervensystem betrifft, so muß bemerkt werden, daß die Hauptconnective gesondert dem Gehirnganglion entspringen. Dies scheint ein allgemeines Merkmal der Proneomeniiden zu sein. Bei Neomeniiden kommt es vor, daß ein Hauptconnectiv austritt, welches sich bald teilt (*Alexandromenia*, *Neomenia*). Ein Subradularsystem fehlt, weil auch kein Subradularorgan da ist. Dieses ist bei beinahe allen Formen der Fall. Das Fehlen von Anschwellungen an der Stelle, an welche Connective und Commissuren der Ventral- und Lateralstränge entspringen, kommt bei anderen Formen ebenso vor z. B. bei *Dorymenia acuta* HEATH

und *Strophomenia scandens* HEATH (HOFFMANN 1, Abb. 95 A) und *Rhopalomenia aglaophenia* (KOWALEVSKY u. MARION) (S. 370, Abb. 31) (Proneomeniiden) und bei den Neomeniiden unter mehr bei *Alexandromenia agassizi* HEATH (HOFFMANN 1, Abb. 92 A).

Der Buccalring zeigt die höchste Differenzierung, welche bis jetzt wahrgenommen worden ist, d. h. es gibt vier Commissuren. Dies zeigt bei den anderen Formen nur *Neomenia verrilli* HEATH (HEATH 5, S. 210, Taf. 3 Abb. 4), welche Form zu den Neomeniiden gehört. Bei den Proneomeniiden kommen nur drei Commissuren vor; nur *Dorymenia* hat noch ein Subradularsystem, das auch ventral liegt und vielleicht mit der zweiten ventralen Commissur anderer Formen zu vergleichen wäre (HOFFMANN 1, S. 50). Das Vorkommen von vier Commissuren bei *Hypomenia* weist auch darauf hin, daß vier Commissuren vorkommen können; eine Tatsache, auf welche HOFFMANN schon indirekt hinweist und welche erst durch sorgfältige Studien auch für andere Proneomeniiden ausgetragen werden kann.

Das Atrium ist ziemlich groß, wie bei den meisten Formen. Die Mundöffnung ist von dem Atrium getrennt, ebenso wie auch bei *Alexandromenia*, *Stylomenia*, *Dondersia* und *Notomenia* (Lepidomeniiden) und *Halomenia* und *Wirenia* bei den Neomeniiden und unter den Proneomeniiden bei *Metamenia*, *Rhopalomenia* und *Driomenia*.

In Gruppen stehende Cirren sind gefunden worden bei *Dondersia* (Lepidomeniiden), *Pruvotina* (Neomeniiden) und *Strophomenia* (Proneomeniiden). Gegabelte Cirren findet man bei *Kruppomenia*, *Neomenia*, *Hemimenia* und *Cyclomenia* (Neomeniiden) und bei *Proneomenia*. Beide Formen kommen vor bei *Hypomenia*. Ein dorsales Coecum des Vorderdarmes, in welches die dorsalen Speicheldrüsen ausmünden, kommt vor bei Neomeniiden (*Pruvotina*), bei den Proneomeniiden (*Metamenia*) und bei den Lepidomeniiden (*Dondersia*).

Meines Erachtens gehört *Hypomenia* zu den Proneomeniiden, da die Form die meisten Merkmale dieser Gruppe besitzt (Nervensystem, Cuticula, Spicula u. a.). Da sie aber auch den Neomeniiden in verschiedener Hinsicht ähnelt, darf ich *Hypomenia* wohl dicht an die letzte Gruppe stellen.

Kapitel 2.

Dondersia festiva Hubrecht (Abb. 21—27).

HUBRECHT hat 1888 *Dondersia festiva* beschrieben (HUBRECHT 1). Er hat ein einziges Exemplar geschnitten. Später hat NIERSTRASZ ein anderes Exemplar geschnitten. Beide waren erwachsene Tiere. Ich habe beide Tiere nochmals untersucht und noch einige neue Sachen gefunden.

Epidermis. Die Cuticula ist sehr dünn, die Spicula sind klein. Die Form der Spicula habe ich selbst nicht feststellen können. Was ich den

Präparaten von Hubrecht noch entnehmen konnte, führte mich zu einer gleichen Auffassung wie ihn. In der Epidermis kommen verschiedene Zellformen vor, von denen die auffallendsten groß und blasenförmig und fast ohne Inhalt sind. Wahrscheinlich haben wir es hier mit Drüsenzellen zu tun. Zwischen ihnen liegen hohe, schmale Zellen. Eine dritte Art von vereinzelten Zellen mit körnigem Inhalt liegt tiefer gegen die Epidermis an oder zwischen den Muskeln. Heath sah bei *Dondersia californica* Heath auch tiefliegende Zellen mit körnigem Inhalt, aber er gab auch Ausmündungen an, die ich nicht gesehen habe. Auf seiner Abbildung (Heath 3, Taf. 32 Abb. 8) sah ich auch keine Ausläufer. Er hielt sie für Secretionszellen. Thiele fand bei *Proneomenia neapolitana* Thiele auch Drüsenzellen, wie Heath, zwischen den Muskeln (Thiele 1, Taf. 14 Abb. 56). Ich kann nicht sagen, was dies für Zellen sind. Die Auffassung von Thiele und Heath kann richtig sein; da ich aber keine Ausmün-

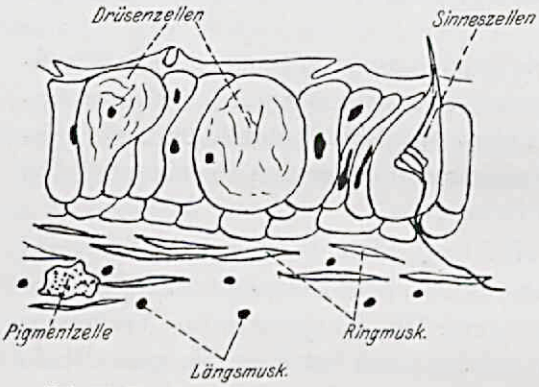

Abb. 21. Durchschnitt durch die Epidermis.

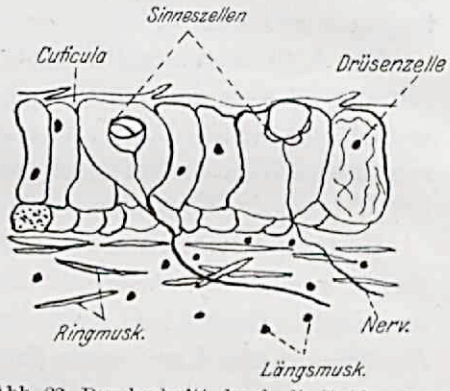

Abb. 22. Durchschnitt durch die Epidermis.

dungen fand, habe ich auch an Pigmentzellen gedacht. Von den Nervensträngen und ihren Ganglien ziehen dünne Nerven der Haut zu; die Ganglien der Lateralstränge geben auch dorsale Hautäste ab, wie z. B. auch bei *Proneomenia sluiteri* Hubrecht (Heuscher 1, S. 16, Abb. 8). Diese verzweigen sich bald und treten in die Haut ein, wo man sie selten in Sinneszellen eindringen sieht. Diese Zellen sind verschieden gebaut; einzelne haben ein Körperchen, das einem dicken, aufgewickelten Faden ähnelt (Abb. 21 und 22), bei anderen sah ich ein winziges Haar herausstehen (Abb. 21); wahrscheinlich sind dies Tastzellen; bei einer dritten ist das Zellkörperchen linsenförmig. Überall in der Körperwand kommen dergleiche Sinneszellen vor.

Ich konnte undeutlich zwei Dorso-terminalorgane auffinden. Nierstrasz gab auch zwei solche Organe an (Nierstrasz 1, S. 36). Hubrecht sagt, daß sie fehlen (Hubrecht 1, S. 13). Bei *Dondersia annulata* Nierstrasz sind drei und bei *Dondersia californica* Heath elf solche Organe vorhanden (Heath 3, S. 155, Taf. 6 Abb. 2).

An der Bauchseite läuft die Bauchfalte, in der sich das Epithel der Flimmerhöhle fortsetzt. Es gibt nur eine Falte; sie ist ganz bewimpert. Die Bauchgrube endigt getrennt von der Cloacenhöhle. Bei *Dondersia californica* ist die Grube nicht von der Cloaca getrennt, aber am Ende doch sehr undeutlich (HEATH 3, S. 155). Die Flimmerhöhle ist ziemlich klein, in sie öffnen sich wie gewöhnlich die vorderen Bauchdrüsen.

Darmkanal. Rostral vom Atrium sieht man eine kleine, mit stark bewimpertem Epithel bekleidete Höhle (Abb. 25). Die apicalen Zellen der Cirren sind vacuolisiert. Das ganze Atrium wird von starken Ringmuskeln umgeben, von denen viele radiäre Muskeln nach der Haut ziehen.

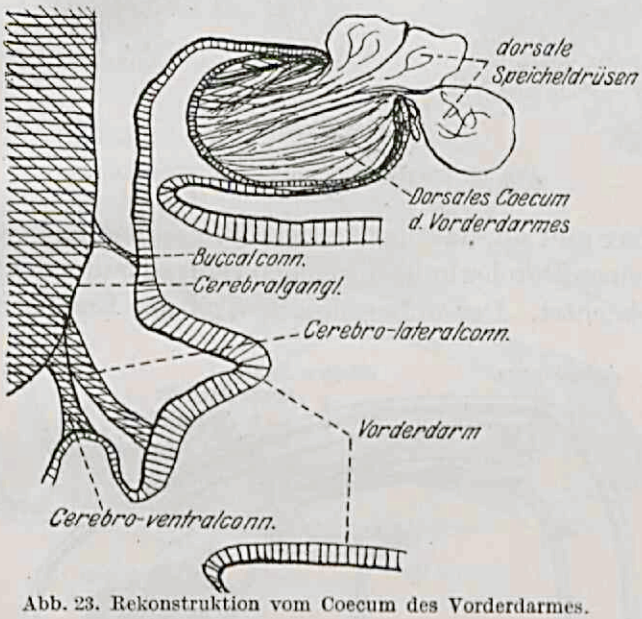

Abb. 23. Rekonstruktion vom Coecum des Vorderdarmes.

Auch bei *Dondersia festiva* ist ein dorsales Coecum des Vorderdarmes vorhanden, in das die dorsalen Speicheldrüsen, d. h. mehrere aus verschiedenen Zellen bestehende Drüsen, ausmünden (Abb. 23 und 25). HUBRECHT nennt diese nicht, ebensowenig wie NIERSTRASZ bei *Dondersia annulata* NIERSTRASZ; HEATH dagegen wohl bei *Dondersia californica* HEATH (HEATH 3, S. 157). Dicht hinter der Radula mündet der gemeinsame Ausfuhrgang der ventralen Speicheldrüsen, wie auch bei *Dondersia annulata* NIERSTRASZ (NIERSTRASZ 1, S. 34). Der Vorderdarm selbst ist von vielen kleinen einzelligen Drüsen umgeben, die manchmal große Klumpen bilden. Um den Vorderdarm liegt eine starke Schicht von Ringmuskeln.

Das Mitteldarmcoecum enthält Körner- und Keulenzellen. Die gefaltete Wand des Mitteldarmes zeigt ziemlich regelmäßige große Falten; die Körnerzellen liegen zwischen, die Keulenzellen auf den Falten (Abb. 24).

Die Wand des Enddarmes besteht aus einer Lage von hohen Eipthelzellen und ist ganz besetzt mit Wimperhaaren.

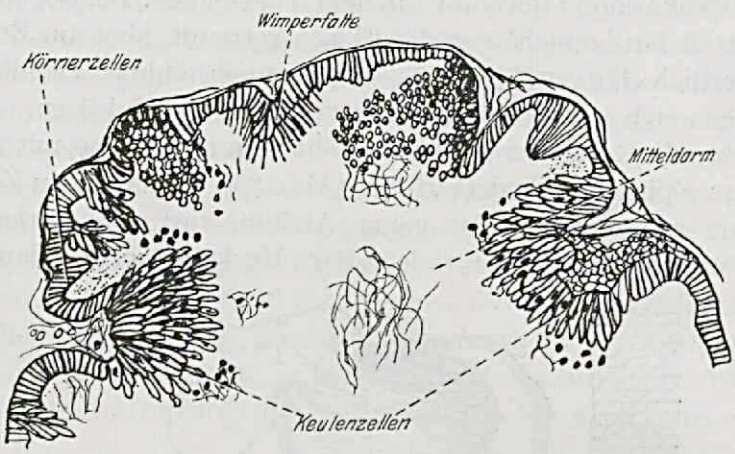

Abb. 24. Durchschnitt durch den Mitteldarm.

Hubrecht gibt an, daß nur $^3/_4$ mit Wimperhaaren besetzt sein soll, aber er hat einen Durchschnitt durch den ventrad laufenden Teil des Enddarmes beobachtet. Der unbewimperte Teil des Enddarmes in diesem

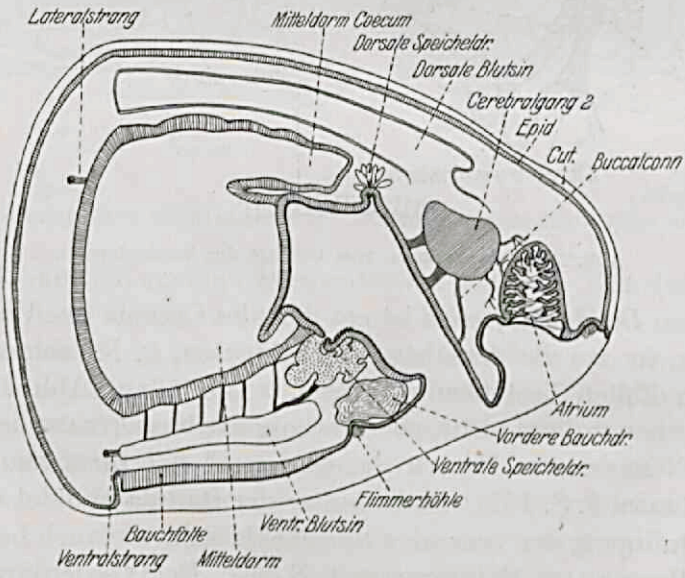

Abb. 25. Rekonstruktion des Vorderendes.

Präparat ist sehr wahrscheinlich ein Längsdurchschnitt durch die Wand (Hubrecht 1, S. 5, Taf. 9 Abb. 4 D).

Genitalorgane. Hubrecht beschreibt die Anhänge der Cloacengänge, nämlich beiderseits ein gewundenes, röhrenförmiges Organ, am rostral verlaufenden Teil entspringend (Hubrecht 1, S. 10, Taf. 9 Abb. 31, *1'*) und einen blasenförmigen Anhang, der mehr in der Nähe der Schalen-

drüsen liegt (HUBRECHT 1, S. 11, Taf. 9 Abb. 3 A). HUBRECHT läßt es offen, mit welchem Organ man zu tun hat. Die erstgenannten Gebilde sind prall mit Sperma gefüllt und könnten deshalb als Vesiculae seminales gedeutet werden. Was aber die Bedeutung der blasenförmigen Anhänge betrifft, so kann man hierüber nichts Positives sagen. Ihre Wand besteht, wie HUBRECHT schon angibt, aus hohem Epithel (HUBRECHT 1, S. 11, Taf. 6 Abb. 4). Übrigens sollen sie nach HUBRECHT leer sein (HUBRECHT 1, S. 11). Bei dem Exemplar, das NIERSTRASZ geschnitten hat, befinden sich im Lumen aber an verschiedenen Stellen Anhäufungen von kleinen, dunklen Körnern. Dies bringt auf die Frage, ob wir es hier nicht mit einem Excretionsorgan zu tun haben könnten. Freilich deutet der ganze

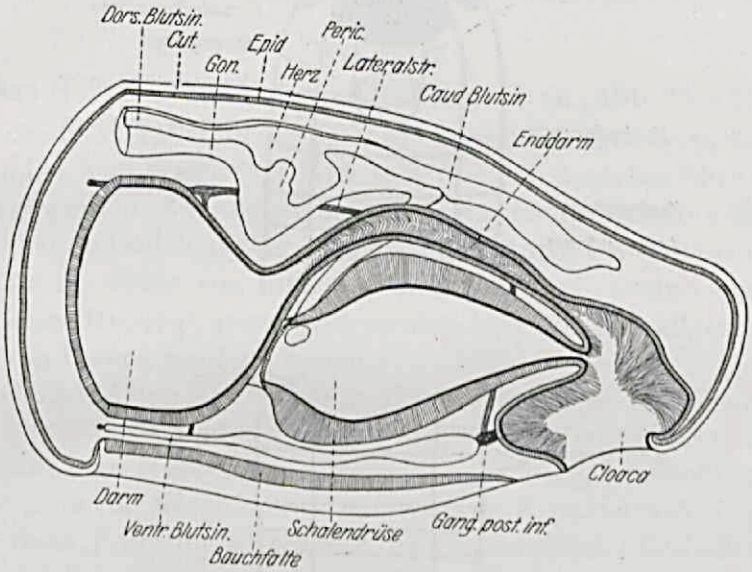

Abb. 26. Rekonstruktion des Hinterendes.

Bau mehr auf eine Spermatotheca oder Vesicula seminalis hin, aber doch ist eine excretorische Funktion nicht ausgeschlossen und dies desto mehr, weil die Excretionsorgane noch ganz unbekannt sind. Beiläufig sei bemerkt, daß NIERSTRASZ bei *Proneomenia weberi* NIERSTRASZ in dem Teil der Gonoducte, welchen er mit einer Vesicula seminalis vergleicht, auch solche Körner gefunden hat und hier ein excretorische Funktion nicht für unmöglich hält (NIERSTRASZ 1, S. 5).

Nervensystem. Im Nervensystem (Abb. 27) ist speziell vom Buccalring beinahe nichts bekannt. HUBRECHT erwähnt nur das Vorkommen dieses Ringes, aber unter Vorbehalt. Bei *Dondersia annulata* NIERSTRASZ hat NIERSTRASZ nichts davon gemeldet. HEATH erwähnt bei *Dondersia californica* HEATH nur eine Commissur, läßt es aber dahingestellt, ob noch mehrere dieser Commissuren vorkommen könnten, weil seine Präparate ein genaues Studium nicht zuließen (HEATH 3, S. 159). Bei meiner *Don-*

dersia festiva gibt es drei Commissuren, nämlich eine dorsale und zwei ventrale.

Was den allgemeinen Bau betrifft, so entspringen die Lateral- und Ventralstränge gesondert vom Gehirn (Abb. 37). HUBRECHT aber läßt beide vereint entspringen. HEATH erwähnt bei *Dondersia californica* HEATH nichts Besonderes. Aus seiner Abb. 4 (HEATH 3, Taf. 5) kann man aber vielleicht schließen, daß auch hier beide Stränge gesondert austreten. Bei *Dondersia annulata* NIERSTRASZ gibt NIERSTRASZ an, daß sie mit

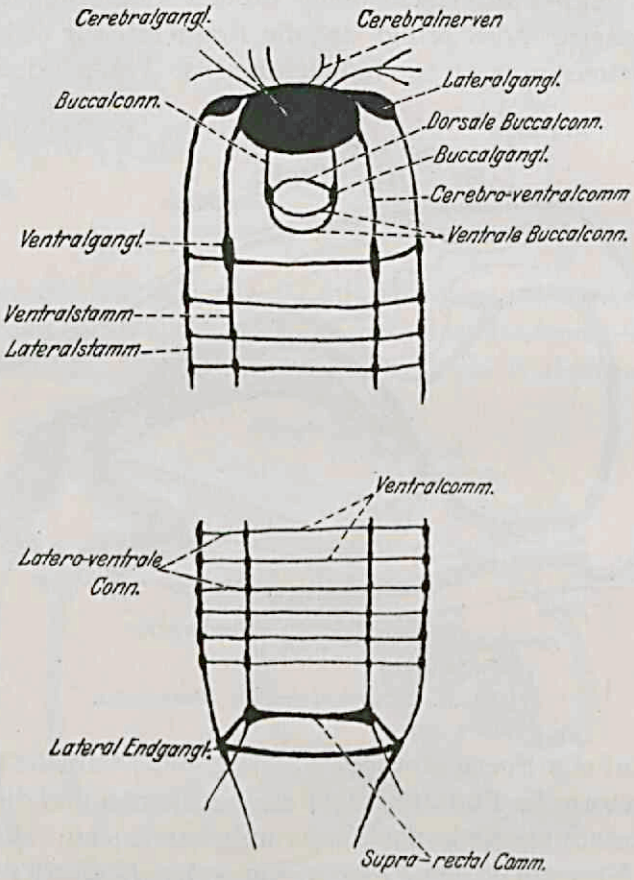

Abb. 27. Schema des Nervensystems.

Stylomenia übereinstimmen soll, bei welcher Form beide Stränge gesondert, obschon dicht nebeneinander (NIERSTRASZ 1, S. 34) entspringen. HEATH behauptet bei *Dondersia californica* HEATH, daß beide ventrale Stränge allmählich verschwinden, so daß die Ganglia posteriora inferiora wohl nicht vorhanden sind. Die Lateralstränge werden ebenfalls schwächer, aber sind noch durch eine Commissur verbunden; Ganglia posteriora superiora scheinen aber auch zu fehlen (HEATH 3, S. 159). NIERSTRASZ gibt bei *Dondersia annulata* NIERSTRASZ an, daß die Commissuren zwischen dem unpaaren Ganglion posterius superius und den Ganglia

posteriora inferiora undeutlich seien (NIERSTRASZ 1, S. 35). Bei *Dondersia festiva* nun sind die Ganglia posteriora superiora schwach, die Ganglia posteriora inferiora dagegen deutlich entwickelt, während beide Connective und Commissuren vorhanden sind. Fragt man sich also, wie die übrigen Lepidomeniiden sich in dieser Hinsicht verhalten, so findet man folgendes: *Lepidomenia hystrix* KOWALEVSKY u. MARION (KOWALEVSKY u. MARION 1, S. 21) hat alle vier Ganglia und alle Commissuren und Connective. *Heathia porosa* (HEATH) besitzt nur die Ganglia posteriora inferiora, durch eine Commissur miteinander verbunden; für die beiden anderen Ganglia fehlen die Angaben. Auch für die anderen Formen sind neue Untersuchungen erwünscht. Überhaupt scheinen die Variationen in diesem Teil des Nervensystems wenigstens, sehr groß zu sein.

Kapitel 3.

Das Nervensystem einiger Solenogastren (Abb. 28—32).

Was das Nervensystem der Solenogastren betrifft, so ist in der letzten Zeit, nämlich von HEATH (HEATH 1, 2, 3, 4, 5), manches über den Bau bekannt geworden. Im allgemeinen steht das Hauptschema wohl fest, in Besonderheiten bestehen aber größere und kleinere Unterschiede, welche vielleicht nicht direkt von Interesse sind, aber doch, wenn mehrere Formen in dieser Hinsicht untersucht worden sind, für eine allgemeine Auffassung von Belang werden können.

Von einigen Arten ist überhaupt nichts bekannt, so von *Kruppomenia minima* NIERSTRASZ und *Uncimenia neapolitana* NIERSTRASZ. Sehr ungenau kennt man *Nematomenia banuylensis* (PRUVOT), unvollständig das Nervensystem von *Rhopalomenia aglaophenia* (KOWALEVSKY u. MARION), obschon diese Form im Mittelmeer die gemeinste ist. Deshalb gebe ich hier Beschreibungen und Rekonstruktionen der Nervensysteme dieser vier Formen. Überdies habe ich noch den Buccalring von *Neomenia grandis* THIELE untersucht, welcher zwar von THIELE beschrieben worden ist, dessen Beschreibung aber dennoch eine Verbesserung fordert.

Bei *Kruppomenia minima* NIERSTRASZ (Abb. 28) ist von einer Duplizität des Cerebralganglions von außen nichts zu sehen, der innere Bau weist nur sehr undeutlich auf Duplizität hin. Die sechs Buccalnerven fangen ohne Anschwellungen an. Die Lateral- und Ventralstränge treten gesondert aus, und in dieser Hinsicht besteht Anschluß an *Spengelomenia*, *Depranomenia* und *Pachymenia*. Wahrscheinlich besitzt das Cerebrolateralconnectiv Ganglienzellen, so daß das Wort „Connectiv" nicht zu halten wäre. Das Lateralganglion ist deutlich. Die Ganglia posteriora superiora sind klein, die Suprarektalcommissur dagegen stark; es fehlen hier Ganglienzellen, so daß diese Verbindung als Commissur aufgefaßt werden kann. Die Ventralganglien sind klein, aber deutlich. Am caudalen Ende der Ventralstränge findet man ein großes, unpaares Ganglion

posterius inferius; in den Querschnitten läßt sich noch wahrnehmen, daß es von doppelter Herkunft ist. Diese Verwachsung der caudalen Anschwellungen der Ventralstränge ist bis jetzt von keiner anderen Form beschrieben worden. Zwischen den Ventral- und Lateralsträngen befinden sich zahlreiche, durchgehends regelmäßige Connective, welche sowohl bei den Lateral- wie bei den Ventralsträngen mit Anschwellungen beginnen. Auch die Commissuren zwischen den Ventralsträngen sind regelmäßig; Anastomosen fehlen. Die Ganglia posteriora inferiora und

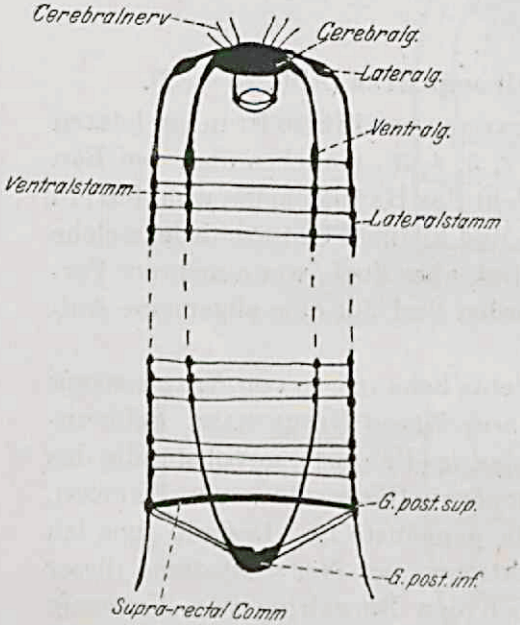

Abb. 28.

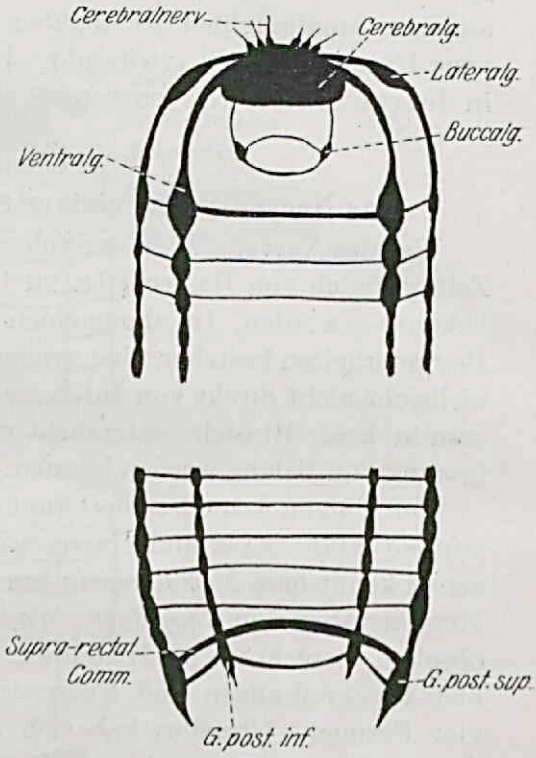

Abb. 29.

Abb. 28. Schema des Nervensystems von *Kruppomenia minima* NIERSTRASZ.
Abb. 29. Schema des Nervensystems von *Uncimenia neapolitana* NIERSTRASZ.

superiora werden durch zwei feine Connective verbunden, was sonst nur von *Neomenia grandis* THIELE (THIELE 4, Abb. 4) und *Rhopalomenia aglaophenia* (KOWALEVSKY u. MARION) (S. 310, Abb. 31) bekannt ist. Der Buccalring zeigt eine dorsale und zwei ventrale Commissuren, welche alle den Buccalganglien entspringen.

Uncimenia neapolitana NIERSTRASZ (Abb. 29). Das Cerebralganglion ist undeutlich paarig, was sich nur an Schnitten feststellen läßt. Die sechs Cerebralnerven fangen mit Anschwellungen an; Lateral-, Ventral- und Buccalstränge entspringen hier auch wieder getrennt. Das Cerebrolateralconnectiv enthält Ganglienzellen. Das Lateralganglion ist klein, das Ventralganglion groß. Die vorderen zwei Anschwellungen der Ven-

tralstränge sind groß, die caudalen Anschwellungen sind klein. Die Commissuren und Latero-ventralconnective sind regelmäßig, die Lateralstränge zeigen kleine Anschwellungen an der Stelle, wo die Connective austreten; Anastomosen fehlen. Die Ganglia posteriora superiora sind groß, die Suprarektalcommissur ist stark und gangliös. Die Ganglia posteriora inferiora sind klein.

Im Buccalsystem findet man nur eine dorsale und eine ventrale Commissur, welche beide den Buccalganglien entspringen. Die Beschaffenheit der Schnitte macht es unmöglich nachzugehen, ob es vielleicht noch mehrere Commissuren gibt.

Nematomenia banuylensis (Pruvot) (Abb. 30). Thiele (Thiele 1, S. 275) hat eine Be-

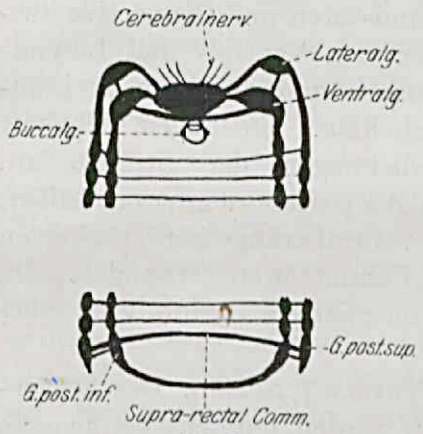

Abb. 30.

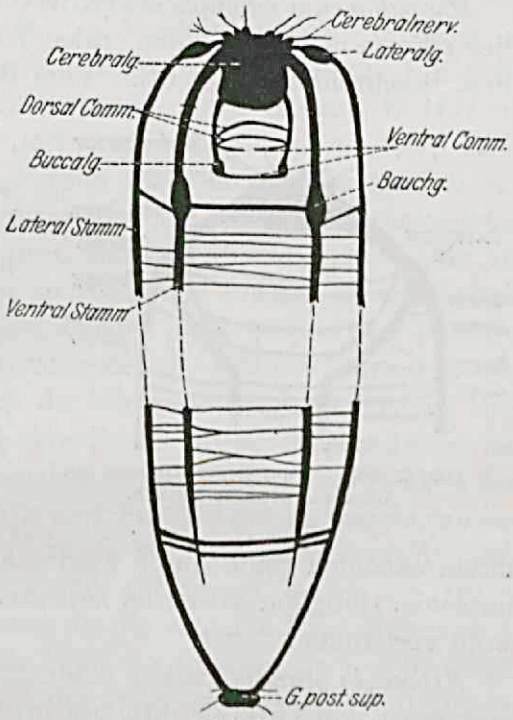

Abb. 31.

Abb. 30. Schema des Nervensystems von *Nematomenia banuylensis* (Pruvot).
Abb. 31. Schema des Nervensystems von *Rhopalomenia aglaophenia* (Kowalevsky und Marion).

schreibung des oralen Teiles gegeben, welche richtig ist und angibt, daß die Lateral- und Ventralganglien stark rostrad verschoben sind. Nach Thiele sollen sie mit dem Cerebralganglion in einer Ebene liegen, was bei meinem Exemplar nicht der Fall ist; auch liegen die Lateral- und Ventralganglien mehr lateral. Die sechs Cerebralnerven entspringen ohne Anschwellungen. Die Cerebro-lateralconnective zeigen Ganglienzellen. Die Ventralcommissur verläuft ventral vom Cerebralganglion. Im Verband mit der Tatsache, daß die genannten Ganglien so stark orad verschoben sind, findet man zwischen den Lateralganglien und den Ventralganglien Connective. Diese Connective findet man aber beinahe bei keiner anderen Form; nur bei *Dorymenia acuta* Heath verläuft ein Connectiv zwischen dem Lateralganglion und dem Cerebro-lateralconnectiv

(HEATH 3, Taf. 13 Abb. 1), und bei *Neomenia grandis* THIELE sollen die Lateral- und Ventralganglien, ebenso wie bei *Nematomenia banuylensis* (PRUVOT) durch ein Connectiv miteinander verbunden sein (THIELE 1, S. 275). Die Commissuren und Connective der Lateral- und Ventralstränge sind regelmäßig und entspringen aus Anschwellungen.

Die vier Ganglia posteriora und ihre Commissuren und Connective sind vorhanden.

Der Buccalring zeigt zwei ventrale und eine dorsale Commissur.

Rhopalomenia aglaophenia (KOWALEVSKY u. MARION) (Abb. 31). Von dieser Form hat THIELE den oralen Teil beschrieben (THIELE 1, S. 260); diese Beschreibung ist richtig. Vom Buccalring erwähnt er aber nur die ventrale Commissur zwischen den Ganglien. Es gibt aber zwei dorsale und noch eine zweite ventrale Commissur, obschon die letzte nicht ganz zu verfolgen ist. Die Commissuren und Connective zwischen den Ventral- und Lateralsträngen sind zahlreich und unregelmäßig. Sie fangen nicht mit Verdickungen der Stränge an. Ganglia posteriora inferiora fehlen; die Ventralstränge werden aber an ihrem caudalen Ende durch zwei dicke Commissuren verbunden. Ein unpaares Ganglion posterius superius von paariger Herkunft ist aber wohl vorhanden.

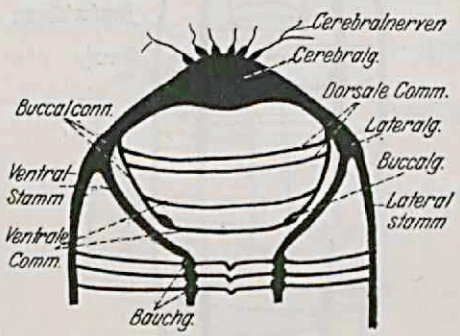

Abb. 32. Schema des Nervensystems von *Neomenia grandis* THIELE.

Neomenia grandis THIELE (Abb. 32) (THIELE 1, S. 238). Das Nervensystem ist von THIELE richtig beschrieben worden, nur tritt bei meinem Exemplar der Buccalring schon aus dem Cerebro-lateralconnectiv und nicht aus dem Lateralganglion, wie THIELE sagt. Ich habe das Connectiv zwischen den Lateral- und Ventralganglien nicht gefunden, welches THIELE angibt: Die drei Anschwellungen der Ventralstränge liegen so dicht beieinander, daß sie miteinander faktisch das Ventralganglion bilden. Weiter kommen keine Anschwellungen in den Ventralsträngen vor. THIELE gibt für den Buccalring nur drei Commissuren an; ich habe aber deutlich vier angetroffen.

Kapitel 4.

Allgemeine Betrachtungen (Abb. 33—37).

Neuerdings hat HOFFMANN in seiner vorzüglichen Arbeit über die Solenogastren und Chitonen (HOFFMANN 2) eine ausführliche Übersicht gegeben von allen Fragen, welche sich auf den Zusammenhang dieser Gruppen beziehen. Es ist beinahe unmöglich, dieser Beschreibung noch

etwas zuzufügen. Nur in einer Hinsicht bedarf sie vielleicht noch einer Erweiterung. Selbstverständlich hat HOFFMANN der Meinung von PELSENEER, die Solenogastren seien jünger als die Chitonen und ließen sich auf diese zurückbringen, seine Aufmerksamkeit geschenkt. Wie zu erwarten war, kommt HOFFMANN zum Resultat, daß die Auffassung von PELSENEER nicht richtig sein kann (HOFFMANN 2, S. 390). PELSENEERS Auffassung wurde zum ersten Male 1890 veröffentlicht (PELSENEER 1), sie wurde einige Jahre später von GROBBEN (GROBBEN 1), VERRILL (VERRILL 1) und HALLER (HALLER 1) unterstützt; schließlich rückt PELSENEER sie in den Jahren 1898—1899 noch einmal in den Vordergrund. Später aber ist PELSENEERS Auffassung durch die Arbeiten von PLATE (PLATE 1, S. 550), THIELE (THIELE 3, S. 438) und NIERSTRASZ (NIERSTRASZ 5, S. 417) angefochten worden, und dies zwar mit starken Argumenten, deren Wert von HOFFMANN völlig anerkannt worden ist. Um so mehr muß es befremden, daß 1911 und 1918 HEATH wieder auf die Sache zurückgekommen ist und sich tatsächlich der alten Meinung PELSENEERS wieder anschließt, wenn er sich auch nicht so stark und positiv ausspricht wie dieser. HOFFMANN hat HEATHS Argumente nicht besprochen, obschon er in seiner Übersicht über die Amphineuren (HOFFMANN 2) HEATH wohl hier und da nennt. Es wird doch die Mühe lohnen, sich HEATHS Meinung etwas näher anzusehen, weil ohne Zweifel dieser Forscher einer der besten Solenogastrenkenner ist, welcher in den letzten Jahren nach den Untersuchungen von PLATE, THIELE und NIERSTRASZ am meisten zu der jetzigen Kenntnis dieser Tiere beigetragen hat. Überdies wiegt die Meinung von einem ausgezeichneten Forscher auf diesem Gebiet, wie HEATH es doch sicher ist, eigentlich schwerer als die Aussage PELSENEERS, welcher, wie groß seine Verdienste als Molluskenforscher auch sein möge, sich doch praktisch sehr wenig mit den Solenogastren beschäftigt hat.

In seiner schönen Arbeit von 1918 rekonstruiert HEATH sogar eine Ahnenform der Solenogastren. Ganz mit Recht sagt er hierzu (HEATH 5, S. 259): „*Personally* I am strongly of the believe.“ Mit Recht, denn von einer solchen anzestralen Form wissen wir nichts, ebensowenig wie von anzestralen Formen anderer Tiergruppen. Die Vorfahren der rezenten Tiergruppen sind uns nun einmal ganz unbekannt; jede Rekonstruktion ist nur ein Geistesbild, das man sich nach *persönlichen* Einsichten bilden kann. Was ist primitiv und sekundär? Dies sind nur Abstraktionen, denn die Beweise liegen wohl für immer in der Erdkruste begraben. Es läßt sich über diese Sache diskutieren, nicht aber streiten; es handelt sich hier größtenteils um Geschmackssachen. HEATH hat speziell dem Bau des Herzens seine Aufmerksamkeit gewidmet, und zwar deshalb, weil 1903 NIERSTRASZ ausführliche Untersuchungen über dieses Organ gemacht hat, welche von zahlreichen Zeichnungen begleitet waren (NIERSTRASZ 3). Der letztere hat versucht zu beweisen, daß das Herz doppelten Ursprunges

ist; Atrium und Ventrikel entstehen unabhängig voneinander, und zwar beide aus medianen Einstülpungen der in das Pericard sich öffnenden Gänge; diese Einstülpungen setzen sich an der dorsalen Wand des Pericards fort. Das Atrium selbst ist deshalb von doppeltem Ursprung und der Ventrikel ebenso. Vereinigen sich Atrium und Ventrikel, so können auch zwei atrio-ventrikulare Öffnungen diesen doppelten Ursprung beweisen. Bei allen Formen, welche von NIERSTRASZ untersucht worden sind, ist diese Herzentwicklung in verschieden weit geförderten Stadien wiederzufinden. Ich selbst habe mir von den von NIERSTRASZ behandelten Formen die Herzbildungen von *Rhopalomenia aglaophenia* (KOWALEVSKY u. MARION), *Nematomenia banuylensis* (PURVOT) und *Neomenia grandis* THIELE näher angeschaut und ebenfalls gefunden, daß seine Auffassung richtig ist, und daß zwei atrio-ventrikulare Öffnungen vorhanden sind. Ebenso bin ich dem Bau des Herzens bei der neuen Form *Hypo-*

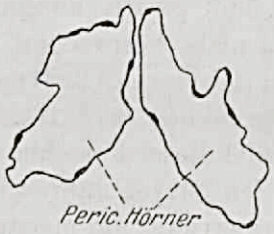

Abb. 33. Querschnitt durch die pericardialen Hörner, Linie $k-i$ in Abb. 37.

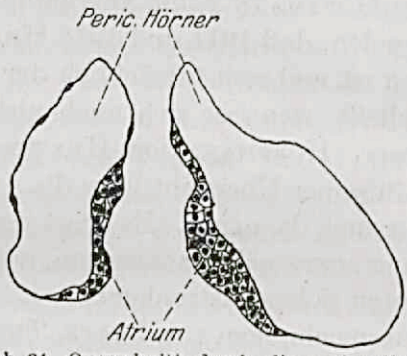

Abb. 34. Querschnitt durch die pericardialen Hörner, Linie $g-h$ in Abb. 37.

menia nachgegangen. Man vergleiche hierzu die Abb. 33, 34, 35, 36, 14, welche Schnitte durch das Pericard zeigen, abgebildet in Abb. 37. Es stellt sich heraus, daß die Herzbildung bei *Hypomenia* sich wahrscheinlich wie bei den von NIERSTRASZ beschriebenen Formen vollzieht. Nun gibt es einige Modifikationen, welche ihren Ursprung in dem eigenartigen Bau des Pericards und der Gonoducte finden. Im normalen Fall entspringen die Gonoducte der caudalen Wand des Pericards; bei *Hypomenia* aber öffnen sie sich ungefähr in seiner Mitte. In den normalen Fällen wird die Bildung der beiden atrialen Anlagen durch Einstülpungen der medialen Wände der caudal vom Pericard entspringenden Gonoducte hervorgerufen. Bei *Hypomenia* ist das natürlich unmöglich. Bei dieser Form übernehmen die zwei caudad verlaufenden, pericardialen Hörner (Abb. 34) mit Rücksicht auf die Herzbildung, die Funktion der Gonoducte. Dennoch ist das Prinzip der Atriumbildung dasselbe, nämlich das einer doppelten Anlage des Atriums, hervorgerufen durch Einfaltung der medialen Wände der pericardialen Hörner. Diese findet man abgebildet in Abb. 34. Sie sind nur klein, aber dickwandig und befanden sich im Moment des Fixierens in Systole. Sie setzen sich an der dorsalen Wand des

Pericards fort und vereinigen sich zu einem unpaaren Atrium, welches aber seinen doppelten Ursprung noch erkennen läßt (Abb. 35). Dasselbe Prinzip wird wahrscheinlich auch bei der Ventrikelbildung durchgeführt. Der Ventrikel (Abb. 36) entsteht in vielleicht gleicher Weise an den gonopericardialen Gängen. Diese sind aber ganz kurz und stehen beinahe senkrecht, so daß man sie auf einem Querschnitte durch das Tier der Länge nach trifft (Abb. 14). Der Zustand des Präparates ist aber nicht so, daß ich es mit Sicherheit sagen kann. Ist meine Auffassung richtig,

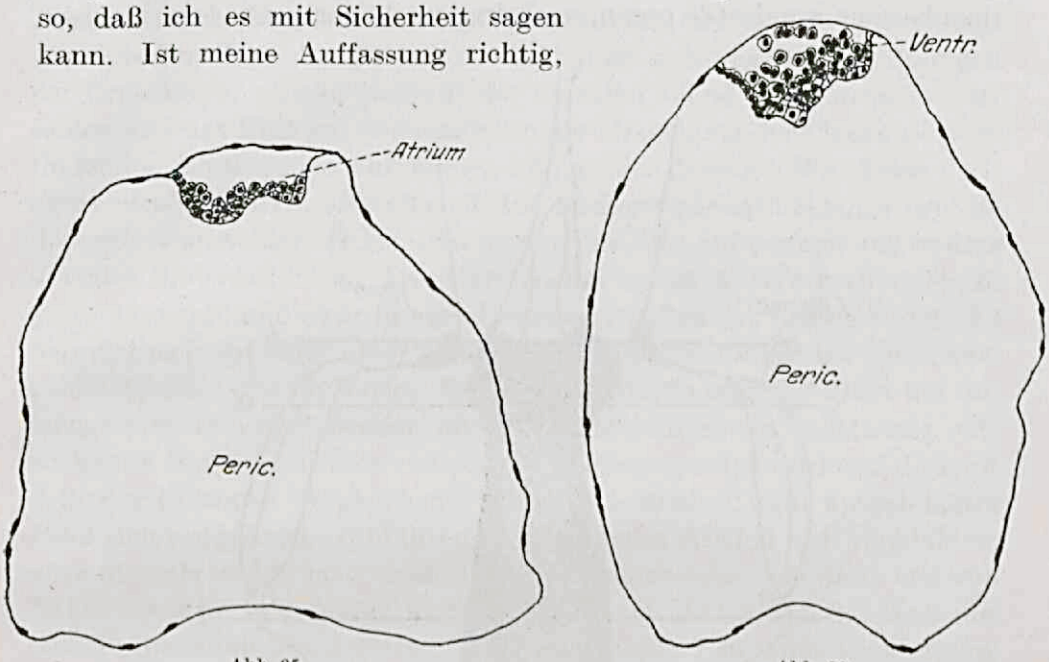

Abb. 35. Abb. 36.

Abb. 35. Querschnitt durch das Pericard und das Atrium, Linie *e—f* in Abb. 37.
Abb. 36. Durchschnitt durch das Pericard und den Ventrikel, Linie *c—d* in Abb. 37.

dann ist auch der Ventrikel doppelten Ursprunges, wie dies gefordert wird. Dann schließt *Hypomenia* sich prinzipiell den von Nierstrasz beschriebenen Formen an. Interessant ist die Tatsache, daß die Hörner die Rolle der Gonoducte übernehmen. Dies ist ein Beweis, daß das Herz einfach als intermediäres Organ zwischen dem Atemepithel der Cloacenhöhle und dem dorsalen Blutsinus aufzufassen ist, mit der Funktion, das Blut in rostraler Richtung zu bewegen. Hierzu fügen sich noch die topographischen Verhältnisse der anderen Organe: entspringen die Cloacengänge caudal, dann werden diese zur Herzbildung benützt; entspringen sie aber lateral, so werden sie bei der Herzbildung durch zwei caudale pericardiale Hörner ersetzt.

Hieraus ergibt sich, daß das Prinzip der Herzbildung nach Nierstrasz wahrscheinlich auch für *Hypomenia* zutrifft, sicher was das Atrium betrifft, wodurch seine Meinung bestärkt wird, daß dieses Prinzip allgemein für alle Solenogastren Geltung hat. Darum muß es uns befremden, wenn

Heath schreibt: „At the suggestion of Nierstrasz I have made a careful examination of the heart in all the species of Solenogastres, described in the Pacific and in the present report; as a result I cannot feel that much dependence can be placed on this organ as indicating relationships or relative primitiveness considering our scanty knowledge of the group. To me it appears clear, that the dorsal bloodvessel in the pericardial region has been provided with a highly developed muscular coat, has thus become a pulsatile organ, wich frequently comprises two divisions,

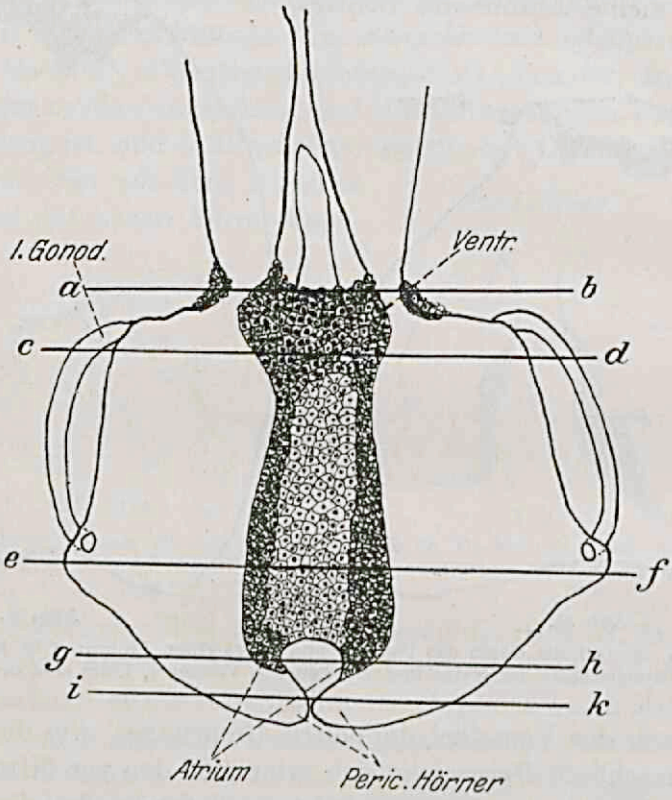

Abb. 37. Rekonstruktion des Pericards und des Herzens.

a ventricle and a auricle or atrium, as certain authors prefer to term it.“ Und weiter: „The impression is given, that the heart is a relatively simple tube, usually with two divisions, sometimes sacculated, but I have never found more than one auriculo-ventricular opening or any other evidence, that the heart is a paired organ.“ Meines Erachtens hat Heath hier Unrecht. Es wäre doch undenkbar, daß bei allen zahlreichen, von Heath untersuchten Formen, die Herzbildung ganz anders wäre als bei den ebenso zahlreichen Typen, welche von Nierstrasz untersucht worden sind. Ohne Zweifel wird man bei genauem Studium der pazifischen und atlantischen Formen von Nord-Amerika ebenso Verhältnisse antreffen, welche mit denen der von Nierstrasz behandelten Tiere übereinstim-

men. Hiermit ist natürlich nicht gesagt, daß NIERSTRASZ in seinen Betrachtungen immer Recht hat, und daß seine Interpretierung immer die richtige ist. Dennoch läßt sich für seine Meinung vieles sagen. Die Atemfunktion lokalisiert sich bei den Solenogastren sicher zum großen Teil in der Wand der Cloaca; ringsum diese sammelt sich das Blut in großer Menge und die Cloaca selbst bildet zwecks Oberflächenvergrößerung Falten, welche zu Kiemen werden können. Das an dieser Stelle oxydierte Blut muß dem dorsalen Sinus zugeführt werden, und das geschieht längs der dorsalen Seite des Pericards. Es bilden sich hierzu Einstülpungen der Gonoducte, welche sich auf der dorsalen Wand des Pericards fortsetzen und das Blut aus den caudal in der Umgebung der Cloaca sich befindenden Blutlacunen aufnehmen und an der dorsalen Wand des Pericards entlang führen. Dasselbe gilt für die Gono-pericardialgänge, welche doppelte ventriculare Herzfalten bilden, das Blut aufnehmen und es dem dorsalen Sinus zuführen. Das Herz ist nur in der Anlage vorhanden, in statu nascendi, und zwar in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Es befindet sich auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe als das schon ausgebildete Herz der Chitonen. Keineswegs könnte man das Herz der Solenogastren reduziert nennen und ausgehen von einem vollständig entwickelten Herzen, wie dies von einigen Formen gezeigt wird und dies mit dem der Chitonen vergleichen. Würde ein solches wohl ausgebildetes Herz sich reduzieren, so müßten Ventrikel und Atrium sich rückbilden, aber niemals würde man dann die Bilder bekommen, wie diese uns von NIERSTRASZ herbeigebracht worden sind. Nach HEATH soll das Herz nur eine Fortsetzung des dorsalen Sinus sein, welcher in einer Einstülpung der dorsalen Wand des Pericards verläuft und eine Muskelbekleidung enthält. Wäre diese Auffassung richtig, so ist nicht einzusehen, wie dann eine Teilung des Herzens in Ventrikel und Atrium oder Atria entstanden sein könnte, und eben diese Erscheinung wird aus der Auffassung von NIERSTRASZ klar.

HEATH hat vollkommen Recht zu behaupten, daß, mit Rücksicht auf die verschiedene Lebensweise, es unmöglich ist, anzugeben, welches die primitiven Bildungen des Vorderdarmes sein könnten; man könnte sich nur fragen, wie es sich mit der Radula und den Speicheldrüsen verhält. Natürlich ist es schwer hier eine Entscheidung zu fällen, denn die Ausbildung von Radula und Speicheldrüsen steht gleichfalls mit Lebensweise und Nahrung in sehr engem Verband. Am schwierigsten ist dies für die Speicheldrüsen. HEATH nimmt einfach an, daß die primitiven Formen sowohl dorsale wie ventrale Speicheldrüsen besessen haben sollen. Hierfür läßt sich kein Argument beibringen. Die ventralen sind meistens vorhanden, können aber auch fehlen. Die dorsalen fehlen oft. Zwischen Formen aber, bei welchen die dorsalen Speicheldrüsen vorkommen, und anderen, bei welchen diese fehlen, bestehen gewissermaßen Übergänge.

Es gibt Formen, wie z. B. *Dondersia californica* HEATH und *Dondersia festiva* HUBRECHT, die dorsal vom Vorderdarm nur Anhäufungen von einzelligen Drüsen zeigen, welche sich durch dünne Ausfuhrgänge in den Vorderdarm öffnen, bei *Dondersia festiva* sogar in ein kleines, dorsales Coecum. Bei *Hypomenia* und *Nematomenia flavens* (PRUVOT) und *Pruvotina impexa* (PRUVOT) findet man Anhäufungen von Drüsen, welche aus mehreren Zellen bestehen (PRUVOT 1, Abb. 10 und 14). Jede Anhäufung mündet durch einen Ausfuhrgang in den Vorderdarm. Dies macht mehr den Eindruck von Konzentration, und es wäre vielleicht besser, anzunehmen, daß die gut entwickelten dorsalen Speicheldrüsen sich durch Vereinigung von einzelligen Drüsen ausgebildet haben, und daß deshalb diese Formen in dieser Hinsicht hoch differenziert sind, nicht aber primitiv, wie HEATH will.

Mit Rücksicht auf die Radula behauptet HEATH: „Since a radula exists in *Limnifossor talpoideus* and *Halomenia gravida*, for example, with odontoblasts and basement membrane typically located, and the entire organ holding essentially the same position, with reference to the ventral salivary glands and the pharynx generally, as in the Chitons, it is difficult to avoid the belief, that it was present before the Solenogastres became an independent group. The radula may indeed have originated as a cuticular product of the fore gut with separate teeth or as minute projections of a more or less extensive buccal lining, but that this has been its history since the Solenogastres branched off from the parent stock is hihgly impropable. It is true, that the radula in present day species is a hihgly variable structure — distichous, polystichous, with or without a basement membrane, reduced to a conical peg, or absent alltogether —, but in my opinion the *Limnifossor* and *Halomenia* types of radula have preserved their ancestral characters, while the others represent different stages of degeneration.“ Diese Meinung kommt mir nicht haltbar vor. Vorerst ist nicht einzusehen, warum die gut entwickelte Radula von *Limnifossor* und *Halomenia*, welche denen der Chitonen ähnlich sind, schon vorhanden wären, bevor die Solenogastres eine selbständige Gruppe wurden. Diese Entwicklung der Radula kann man ebensogut als progressiv auffassen und die Übereinstimmung der genannten Radulae durch Parallelentwicklung erklären. Tut man dies nicht, so müssen die Radulae der übrigen Solenogastren durch Degeneration aus denen von *Limnifossor* und *Halomenia* entstanden sein, wie auch HEATH sich dies vorstellt. Dies ist aber nicht denkbar, denn bei Degeneration würden nur einfach Zähne wegfallen und die allgemeine Struktur der Radula sich vereinfachen. Niemals würde man aber dann auf eine Ausbildung kommen, wie sie z. B. *Cyclomenia* (NIERSTRASZ 4, Abb. A b S. 691) zeigt. Meines Erachtens wäre es auch viel plausibler, anzunehmen, daß die Radula sich in progressiver Entwicklung befindet, und zwar den Weg entlang, wel-

chen auch HEATH selbst angibt, nämlich: „The radula may indeed have originated as a cuticular product of the fore gut with separate teeth or as projections of a more or less exstensive lining.“ Tatsächlich kommt es mir vor, daß dies die einzige Lösung der Frage nach der Herkunft der Radula ist, nämlich sie muß auf eine einfache cuticulare Bekleidung des Vorderdarmes zurückgebracht werden, welche sich an der ventralen Wand konzentrierte und eine eigene Bildungsstätte in Form eines Radulasackes erhielt. Solche cuticuläre Bildungen zeigen auch die Anneliden, aber bei diesen Formen kommt es niemals zu einer Konzentration, zu einer Radula; wohl können sich bei den Anneliden diese cuticulären Bildungen an der ventralen Wand des Vorderdarmes konzentrieren und sogar in einem Blindsack sich gruppieren; zu einer wahren Radulabildung kommt es nie. Die Solenogastren aber zeigen die Möglichkeit zur Radulabildung, welche die Anneliden niemals gefunden haben. Hierauf hat NIERSTRASZ schon hingewiesen (NIERSTRASZ und HOFFMANN 1, S. 13) und überdies den Weg gefunden, auf dem eine solche Entwicklung stattgefunden haben könnte, natürlich mit einigen Lücken in der Reihe der aufeinander folgenden Stadien. In diese Gedankenreihe paßt die Annahme, daß die distiche Radula die primitive und die polystiche die sekundäre ist. Die Radula selbst aber ist ebensogut wie das Herz in statu nascendi und die Solenogastren repräsentieren in dieser Hinsicht primitivere Stadien als die Chitonen. Daß daneben eine Degeneration der Radula in Zusammenhang mit der Lebensweise stattfindet, muß zugegeben werden, aber dies tut dem allgemeinen Prinzip der Radulabildung keinen Abbruch.

Der Mitteldarm gibt ebenso eine Perspektive, nämlich in die Lage der Drüsenzellen; diese liegen im allgemeinen zerstreut in der Wand des Mitteldarmes; sie können sich aber an der ventralen Wand konzentrieren, wie THIELE dies bei *Nematomenia* (THIELE 1, S. 276) und später auch NIERSTRASZ bei *Metachaetoderma challengeri* (NIERSTRASZ) (NIERSTRASZ 2, S. 364) gefunden haben. Auf diese Formen läßt sich das Entstehen einer echten Mitteldarmdrüse zurückbringen, wie *Chaetoderma* diese zeigt. Die Mitteldarmdrüse ist deshalb auch in progressiver Entwicklung begriffen, denn bei Degeneration wäre dieser Weg sicher nicht eingeschlagen worden. Auch HEATH teilt diese Meinung (HEATH 5, S. 254).

Interessant sind die Verhältnisse der Kiemenfalten. Diese kommen in sehr verschiedener Zahl und Ausbildung vor, fehlen aber oft. Sie liegen innen in der Cloacenhöhle. Letztere ist eine Einstülpung des Integuments oder, wenn man will, eine Erweiterung des Enddarmes (nach HEATH vom „Anus“, HEATH 5, S. 254). Weil der Enddarm doch wahrscheinlich von ursprünglich ectodermaler Herkunft ist, — Sicherheit hat man aber nicht —, so macht das nicht viel aus. Mit einer Mantelhöhle, wie diese z. B. von Gastropoden gezeigt wird, hat die Cloacenhöhle wohl nichts zu schaffen. Denn die Mantelhöhle ist eine Duplikatur des dorsalen Inte-

guments, die Cloacenhöhle der Solenogastren dagegen eine ventrale Einstülpung davon. HEATH scheint hierüber keine feste Meinung zu haben, denn 1911 behauptet er: „Regarding the mantle cavity I believe, that it as truly exists in the Solenogastres as in the Chitons or Prosobranchs for example," 1918 aber: „In this connection the so-called anal, cloacal or branchial chamber may be considered to be a development of the anus, as certain authors maintain, and nowise the homologue of the mantle cavity". Auf S. 255 schreibt HEATH noch: „As a matter of fact the grove passes into the branchial chamber in the larger number of Neomenians I have studied, and has led me to suspect, that at least a portion of this last named space may be a true mantle cavity, though at present there is no more actual prove for such a view than for the one, which considers it to be an anal space!"

Dies wäre doch sehr eigenartig, denn, angenommen die ventrale Falte wäre mit einem Fuß zu vergleichen, so ist durchaus nicht einzusehen, warum die Tatsache, daß die Fußgrube in vielen Fällen in die Cloacenhöhle übergeht, ein Argument für die Meinung sein muß, daß diese Höhle selbst mit der Mantelhöhle zu vergleichen sei. Die Mollusken, bei welchen die Mantelhöhle mit der Grube, welche den Fuß umgibt, zusammenhängt, müssen noch geschaffen werden.

Die Kiemenfalten der Solenogastren haben nichts mit Ctenidien zu tun, die sich immer in der Mantelhöhle befinden. Es ist mir ganz unklar, warum die Kiemen der Chaetodermatiden denen der Neomeniiden nicht homolog sein sollen. Gibt es wirklich einen Unterschied zwischen den Kiemen dieser Familien? Ich glaube es nicht. Die Kiemen sind ganz einfach nur als Oberflächenvergrößerungen des Atmungsepithels aufzufassen; im einfachsten Falle sind es nur glatte Falten, aber die Falten können sich zu fiederförmigen Organen entwickeln, welche Kiemen ähneln. Dies ist doch überall bei sekundären Kiemen der Fall; man denke an die Kiemen der Nacktschnecken. Es haben sich nun solche Falten in verschiedener Zahl gebildet, so vier bei *Pruvotina caryophila* PELSENEER (HOFFMANN 1, S. 34), andere Arten von *Pruvotina* haben 10—20, sogar bis 28 (*Pruvotina sierra* [PRUVOT] HOFFMANN 1, S. 34), bei *Alexandromenia agassizi* HEATH 40 (HEATH 3, S. 133, HOFFMANN 1, S. 34), bei *Neomenia grandis* THIELE bis 42 (HOFFMANN 1, S. 34), solche Falten können natürlich auch gefiedert sein. Warum sich *Chaetoderma* in dieser Hinsicht anders verhalten soll, ist mir durchaus unklar; nur erreichen bei diesen Formen die zwei Kiemen eine sehr hohe Entwicklung. Bei den Chitonen kommen zahlreiche Kiemen vor, welche ebensowenig als Ctenidien aufzufassen sind, wie PLATE überzeugend bewiesen hat (PLATE 1, S. 414); dennoch sind diese sekundären Kiemen ebenso gefiedert, und sie stimmen übrigens auch mit den Kiemen der Chaetodermatiden überein, wie HEATH auch zugibt. Die Ctenidien der Chitonen sind unbekannt, man

kennt nur die Osphradien. Und von Osphradien ist bei Solenogastren überhaupt nichts bekannt. Ein Ctenidium ist doch prinzipiell nichts anderes als eine Kombination einer gefiederten Kieme und eines Osphradiums. Demnach scheint mir die Meinung von NIERSTRASZ richtig, welcher behauptet, daß die Kiemenfalten der Solenogastren nichts anderes als Neubildungen sind, welche mit Ctenidien nichts zu schaffen haben. Das Fehlen der Falten muß man als primitiv ansehen, was auch HOFFMANN zugibt (HOFFMANN 1, S. 35), der ebenfalls sagt, daß bei unserer jetzigen Kenntnis kein genügender Grund vorliegt eine Homologie aller Kiemenformen der Solenogastren auszuschließen (HOFFMANN 1, S. 35). Demnach würden die Solenogastren mit Rücksicht auf ihre Kiemen sich primitiver verhalten als die Chitonen, welche wenigstens einen Zustand, in welchem Ctenidien vorhanden waren, schon durchlaufen haben und jetzt im Besitz von sekundären Kiemen sind.

Die ventrale Falte ist eine Bildung, über deren Bedeutung sich streiten läßt. HEATH hält sie für einen wahren Fuß, homolog mit dem Fuß der Chitonen. Argumente für die Meinung sieht er in der Existenz der Fußdrüsen und in der Lage des Fußes der Chitonen und der ventralen Falten der Solenogastren. Beide Argumente können nicht schwer wiegen. Die ventralen Falten der Solenogastren und der Fuß der Chitonen haben beide eine locomotorische Bedeutung, sei es auch auf anderem Wege. Daß beide dieselbe Lage haben ist natürlich, denn die ventrale Körperfläche ist für kriechende Tiere als Stelle der Bewegung angewiesen. Daß sich an der Kriechfläche Drüsen befinden, wird nicht befremden können. Morphologisch aber steht die Sache anders. Der Fuß der Chitonen ist ein starkes Muskelorgan mit starken Pedalnerven; die Falten der Solenogastren sind nur Epithelfalten ohne Muskeln und ohne solche Nerven, letztere liegen ventrolateral im Körper. HEATH stützt seine Meinung weiter auf einen Vergleich von Anneliden und Mollusken, offenbar hält er beide Typen für nahe verwandt, ohne daß er indessen diese Meinung klar ausspricht. Hierüber läßt sich streiten, aber es fällt nicht in den Rahmen dieser Arbeit, um hierüber eine Diskussion zu eröffnen, wie sie z. B. vor einigen Jahren von NIERSTRASZ geführt worden ist (NIERSTRASZ 6).

Hinsichtlich des Nervensystems wurden von HEATH keine neuen Perspektiven eröffnet, nur gibt er eine gute Übersicht des Baues. Es fällt schwer, in diesem System Anhaltspunkte für einen Vergleich in Bezug auf Primitivität zu finden. In einigen Hinsichten stehen die Solenogastren höher, z. B. in der zwar nicht ganz durchgeführten, aber dennoch deutlich ausgesprochenen Konzentrierung von Ganglien. Primitive Merkmale zeigen sie vielleicht im Besitz der getrennt aus dem Cerebralganglion austretenden Hauptconnective; bemerkt muß aber werden, daß in dieser Hinsicht ein Vergleich mit den Chitonen schwer durchführbar

ist, weil diese Tiere einen cerebralen Ring, aber kein Cerebralganglion besitzen.

Die verschiedene Weise, in welcher Solenogastren und Chitonen atmen — Cloacalepithel mit oder ohne Falten bei den Solenogastren und sekundäre Kranzkiemen bei den Chitonen —, muß auch eine verschiedene Innervierung hervorrufen und sonst eine verschiedene Lage der Ganglien-centren im caudalen Teile des Tieres. Der Buccalring der Solenogastren mit seinen vier Commissuren in höchster Zahl ist höher differenziert als der der Chitonen; andererseits kann man bei den Chitonen mehrere Buccalganglien antreffen, bis vier bei *Cryptoplax larvaeformis* (Wettstein 1, S. 483) und sogar fünf bei *Callochiton doriae* (Thiele 2, S. 312). Das Vorkommen einer Subradulärcommissur bei einigen Formen — alle mit gut entwickelter Radula —, stimmt mit dem Zustand bei den Chitonen überein; dies könnte natürlich ebensogut wie bei der Radula selbst einer Parallelentwicklung zugeschrieben werden, ebensogut wie bei den Prosobranchiaten, welche doch sicher nicht direkt auf die Chitonen zurückzubringen sind.

Äußerst interessant bleibt natürlich der Vergleich der Genitalorgane mit ihren Ausfuhrgängen. Erstens die Tatsache des Hermaphroditismus, der bei den Solenogastren vorherrschend ist, nur die Chaetodermatiden sind diöcisch. Ist Hermaphroditismus als primitiv aufzufassen? Hierauf läßt sich keine Antwort geben (Nierstrasz 5, S. 399). Aber stellt man sich auf den Standpunkt, daß die Solenogastren und die Mollusken im allgemeinen auf die Turbellarien zurückzuführen sind, wie manche Forscher tun, so ist der Hermaphroditismus als primitiv anzusehen. Die Gonaden sind paarig, wenigstens bei beinahe allen Solenogastren, was als primitiver aufzufassen ist als der unpaare Zustand bei den Chitonen, bei welchen freilich Paarigkeit hier und da nachzuweisen ist und überdies die Gonaden sich embryologisch als paarige Anlagen zeigen. Die Lage und Beschaffenheit des Pericards ist bei beiden Gruppen dieselbe, auch das Herz läßt sich vergleichen, nur ist dies, wenn wir den Betrachtungen von Nierstrasz über die Entwicklung dieses Organes folgen (vgl. S. 371), sicher primitiver als bei den Chitonen, wo es ganz fixiert und gut entwickelt ist. Ebenso sind die Chitonen durch die Emanzipation der Gonaden, welche sich vom Pericard gelöst und eigene Ausfuhrgänge erworben haben, weiter fortgeschritten. Die Gonoducte der Solenogastren sind bei den Chitonen als Excretionsorgane vorhanden; morphologisch sind diese aber miteinander vergleichbar. Im allgemeinen repräsentieren die Chitonen jedoch einen höheren morphologischen Zustand, und sie lassen sich besser auf die Solenogastren zurückführen als umgekehrt.

Heath schließt seine Betrachtungen mit der persönlichen Meinung, daß „the ancestral solenogastre was provided with a mantel cavity, containing a pair of ctenidia and the openings of the coelomoducts and

digestive tract; and a creeping surface or foot provided with two sets of glands. Whether a shell was present or absent cannot be decided. The digestive tract was provided with a typical radula, dorsal and ventral salivary glands, while the mid-gut lacked a clearly defined digestive gland. The heart, in the posterior end of the body, communicated on one hand with a sinus of the ctenidia and is in the other direction connected with the dorsal aorta, which supplied the gonad and opened through a septum, limiting the head cavity. This septum was also perforated ventrally to allow the flow of blood into the visceral cavity and probably a ventral sinus, from which it passed to the ctenidia. The coelom comprised a genital section opening into the pericardium, which communicated with the anterior by means of two simple, distinct coelomoducts. The nervous system having essentially the same configuration as it now possesses, was probably more diffuse.

Persönlich bin ich anderer Meinung, nämlich: Die anzestralen Solenogastren kann man sich vorstellen im Besitz einer Cloacenhöhle, die mit einer Mantelhöhle nichts zu schaffen hat und deren Epithel Atmungsfunktion besaß und sich durch die Bildung von Falten vergrößerte, wodurch sogar gefiederte Kiemen entstehen könnten, aber keine Ctenidia. In diese Höhle öffnen sich die Gonoducte, durch welche die Geschlechtsprodukte aus dem durch Verschmelzen der Gonadengänge entstandenen Pericard nach außen befördert wurden. Die ventrale Seite zeigt eine bewimperte Falte, Kriechsohle ohne Muskeln, welche nicht mit einem Fuß zu vergleichen ist; eine Schale fehlte. Die ursprünglich distiche Radula war potentiell vorhanden und in Entwicklung begriffen, ebenso das Herz und die Ausbildung der Mitteldarmdrüse. Daneben sei noch hingewiesen auf das Wort Cölom, welches nach Auffassung von manchen Forschern im Pericard vorhanden sein soll. Heath sieht in den Gonaden selbst das Cölom, wie aus seinen oben wiedergegebenen Worten deutlich wird. Diese Auffassung kann ich keineswegs unterschreiben; die Gonaden selbst repräsentieren sicher kein Cölom. Wäre dies der Fall, so würde die äußerst schwierige Cölomfrage in einfacher Weise gelöst sein, denn weil bei allen Tieren Gonaden vorkommen, so könnte man diese auch bei allen Tieren Cölom nennen. Die Sache geht aber viel tiefer, und Heath will sich wahrscheinlich nur als Anhänger der Gonocöltheorie bekennen. Über diese Frage hat sich Nierstrasz ausführlich geäußert (Nierstrasz 7); er verwirft das Vorkommen eines Cölom bei den Mollusken überhaupt. Meines Erachtens darf man aber das Pericard der Mollusken wohl als Cölom auffassen, eine Meinung, auf die wir aber hier nicht weiter eingehen können.

Ganz fehlerhaft scheint mir der Gedankengang von Heath, wenn er sagt: „When I made the claim, that the Chitons represent the most archaic type of modern molluscs, I had in mind the hihgly modified So-

lenogastres just noted, which appeared to me to have departed more widely from the ancestral mollusc than any of the Chitons. It doubtless is possible to select a character here and there from the various species of known Solenogastres and produce a list oft primitive features of greater length and more importance than in the case of the Chitons. On such a basis of selection the Solenogastres may be considered to be the more primitive group, but where a single species of Solenogastres (especially from one of the genera noted above) is compared with a single species of Chiton, it appears to me, that more primitive features will be found to exists in the last named. However this is not a matter upon which I would lay great stress, since it appears to rest upon much less conclusive evidence than does the theory, whereby the Solenogastres are considered to be more closely related to the Chitons than to any other group of the molluscs" (HEATH 5, S. 260).

HEATH wählt für seine Betrachtungen eine hochentwickelte Form der Solenogastren, und diese soll sich von den archaischen Mollusken weiter entfernen als die Chitonen. Das ist nun sehr wohl möglich, aber nicht zulässig. Will man den Zusammenhang näher studieren, so wird man die Entwicklung an und für sich verfolgen müssen. Es gibt nun einmal keine primitiven Tiere. In jeder Tiergruppe kommen sowohl primitive als höher entwickelte Tiere vor, sei es auch in verschiedener Zusammensetzung. Das kann man in HEATHS Worten auch deutlich lesen. Zu phylogenetischen Spekulationen eigenen sich nur die primitivenFormen, nicht die sekundären und hochentwickelten. Weil es nun auch hier keine primitive Form gibt, so müssen wir die Entwicklungslinien der Organe in beiden Gruppen vergleichen, und tut man dies, so sind die Solenogastren sicher primitiver, was HEATH selbst zugibt (on such a base of selection the Solenogastres may be considered the more primitiv group). Ein Vergleich, zwischen welcher Form der Solenogastren auch (but when a single species of Solenogastres is compared with a single species of Chiton), mit dem einen oder anderen Chiton, ist nicht erlaubt. Nicht eine einzige Form oder Familie der Solenogastren darf mit den Chitonen verglichen werden, sondern nur die Gruppen als Ganzes mit der Ausbildung von allen Organen, wie diese über die verschiedenen Repräsentanten verteilt sind.

Literaturverzeichnis.

Grobben, K.: 1. Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, **103** (1894). — **Haller, B.:** 1. Beiträge zur Kenntnis der Placophora. Morph. Jb. **21** (1894). — **Heath, H.:** 1. The nervous system and subradular organ in 2 Solenogastres. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **20**, 399—408 (1904). — 2. The Solenogastre subradular nervous system. Anat. Anz. **33**, 365—367 (1908). — 3. The Solenogastres. Reports on scient. results of the Exp. to the trop. Pa-

cific, usw. Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. **45**, Nr 1 (1911). — 4. *Spengelomenia*, a new genus of Solenogastres. Zool. Jb., Suppl. 15, **1**, 465—479 (1912). — 5. Solenogastres from the Eastern Coast of North-America. Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. **45**, Nr 2 (1918). — **Heuscher, J.:** 1. Zur Anatomie und Histologie der *Proneomenia sluiteri* HUBRECHT. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, **37**, 1—15 (1892). — **Hoffmann, H.:** 1. Aplacophoren. Bronns Tierreich, Nachtrag **3**, Abt. 1, H. 1 (1929). — 2. Übersicht über die Amphineuren. Ebenda, Nachtrag **3**, Abt. 1, H. 3 (1929). — **Hubrecht, A. A. W.:** *Dondersia festiva*, gen. et spec. nov. Dondersfeestbundel 1888, 324—339. — **Kowalevsky, A. O.** u. **Marion, A. F.:** 1. Bau und Lebenserscheinungen von *Neomenia gorgonophylla*. Zool. Anz. **3**, 190—191 (1880). — **Nierstrasz, H. F.:** 1. The Solenogastres of the Siboga-expedition. Siboga-expedition. Monography **47** (1902). — 2. Neue Solenogastren. Zool. Jb.. Abt. Anat. u. Ontog. **18**, 359—386. ((1903). — 3. Das Herz der Solenogastren. Verh. kon. Akad. Wetensch. Amsterd., Ser. 2, Nr 8/10, 1—52 (1903). — 4. *Kruppomenia minima* und die Radula der Solenogastren. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ont. **21**, 655—702 (1905). — 5. Die Amphineuren. Solenogastren. Erg. Zool. **1**, 239 bis 306 (1908). — 6. Die Amphineuren. Chitonen. Ebenda **2**, 368 (1910). — 7. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Mollusken und Anneliden. Bijdr. tot Dierk. Natura Artis Magistra **1922**, 33—36 (Feestnummer Weber). — **Nierstrasz, H. F.** u. **Hoffmann, H.** Aculifera. Die Tierwelt der Nord- und Ost-See, Lief. 15 (1929). — **Odhner, N. Hj.:** 1. Norwegian Solenogastres. Bergens Mus. Aarbok 1918/1919 (1921). — **Plate, L.:** 1. Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen (Teil C). Zool. Jb., Supl. **5**, 281—600 (1901). — **Pruvot, G.:** 1. Sur l'organisation de quelques Néoméniens des Côtes de France. Archives de Zool., Sér. 2, Nr 9, 699—805 (1891). — **Thiele, J.:** 1. Beiträge zu der vergleichenden Anatomie der Amphineuren. Z. Zool. **58** (1894). — 2. Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Ebenda **72**, 249—467 (1902). — 3. Antarktische Solenogastren. Deutsche Südpolarexpedition **14**, H. 1 (1913). — 4. Solenogastres. W. Kükenthal u. Krumbach, Handbuch der Zoologie, Liefg 5 (1925). — **Verrill, A. E.:** 1. Molluscan archetype, considered as a veliger-like form, with discussions of certain points in molluscan morphology. Amer. J. Sci. (4) 2 (1896). — **Wettstein, E.:** 1. Zur Anatomie von *Cryptoplax larvaeformis* BURROW. Jena. Z. Naturwiss. **38**, 473—503 (1904). — **Woodland, W.:** 1. Studies in spiculaformation. 6. The scleroblastic development of the spicules in some Mollusca and in one genus of colonial Ascidians. Quart. J. microsc. Sci. Lond., Ser. 2, **51**, 45—47 (1907).

STELLINGEN.

I.

Solenogastres zijn geen mollusken.

II.

De differentiatietheorie van Osborn is te verkiezen boven de dimeertheorie van Bolk.

III.

De groote zeeslang is een zoogdier, gelijk A. C. Oudemans in zijn boek „The great Seaserpent" tracht aan te toonen.

IV.

Het is niet bewezen, dat alleen de temperatuur van invloed is op de beweging der bladen van Phaseolus (thermonastie); ook hygronastie kan hier een rol spelen.

V.

De meeste geslachten van lichtende bacteriën moeten tot varieteiten worden teruggebracht.

A. Pratje. Ergeb. der Physiol. Bd. 21 Abt. I. 1923.

VI.

De verschuivingstheorie van Wegner is onbevredigend.

VII.

Het is niet bewezen, dat alle Ichtyosauriërjongen, die met den kop naar voren liggen in een volwassen dier, verslonden exemplaren zijn.

VIII.

Koraaleilanden kunnen op verschillende wijzen en bodem ontstaan.

IX.

De levende plantenwereld van Krakatau is door de uitbarsting van 1883 niet totaal verwoest.

X.

De onderzoekingen van Driesch over de ontwikkeling van zeeëgeleieren zijn te veel philosofisch en te weinig morphologisch uitgewerkt.

XI.

In de middendarmklier van Helix pomatia komen cellen voor, die zoowel voor secretie als resorbtie dienen.