

Studien zur Entwicklungsgeschichte

der

Pulmonaten.

I. Die Entwicklung des Nervensystems.

Von

**Dr. Ferdinand Schmidt.**

Dorpat.

Druck von C. Mattiesen.

1891.

Studien  
zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten.

I. Die Entwicklung des Nervensystems.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Grades eines

Magisters der Zoologie

verfasst und mit Bewilligung

Einer Hochverordneten Physiko - Mathematischen Facultät der Kaiserlichen  
Universität Dorpat

zur öffentlichen Vertheidigung bestimmt

von

**Dr. Ferdinand Schmidt.**

Ordentliche Opponenten:

Cand. zool. D. Rywosch. — Prof. Dr. D. Barfurth. — Prof. Dr. J. v. Kennel.

Fr. R. Kreutzwaldi  
nim. ENSy Riiklik  
Rektorikogu

3- 17 727

Dorpat.

Druck von C. Mattiesen.

1891.

Gedruckt mit Genehmigung der physiko-mathematischen Facultät.  
Dorpat, den 11. Mai 1891.  
Nr. 55.

Decan : C. Schmidt.



Die Literatur über die Entwicklungsgeschichte der Mollusken ist im Laufe der letzten Jahrzehnte durch eine Reihe zum Theil sorgfältiger Untersuchungen, die an Formen aus den verschiedensten Gruppen des Typus angestellt wurden, bereichert worden. Eine Reihe von Fragen ist durch diese Untersuchungen in zur Zeit genügender Weise beantwortet worden, eine Reihe von Fragen aber, die allmählig in den Vordergrund des Interesses getreten, harrt noch der Lösung. So sind über die Entwicklung einzelner Organe, ja ganzer Organsysteme bisher nur vereinzelte Beobachtungen mitgetheilt worden, die sich in mancher Hinsicht zudem noch auf das Entschiedenste widersprechen. Den älteren Autoren war die jetzt so hochentwickelte Technik der Untersuchung noch unbekannt, es mussten daher in mancher Hinsicht die Beobachtungen unvollständig bleiben, da viele Verhältnisse nur durch Vermittelung dieser modernen Untersuchungstechnik erkannt werden können. Aber auch viele der neuesten Abhandlungen, deren Autoren die jetzt so ausgebildeten, vortreffliche Dienste leistenden Färbe- und Schnittmethoden zu Gebote standen, lassen wichtige Fragen vollständig unberücksichtigt und daher empfindliche Lücken in der Entwicklungsgeschichte übrig, da in der Regel nur die erste Entwicklungsperiode, die embryonale Entwicklung untersucht, nach der „ersten Anlage“ dieses oder jenes Organes geforscht und deren Verhältniss zu den Keimblättern zu bestimmen versucht wurde. Ob die glücklich gefundene „erste Anlage“ wirklich zu dem in ihr vermutheten Organ werde und — selbst wenn dieses der Fall — ob das letztere ausschliesslich aus ihr hervorgehe oder ob noch etwa andere, erst später auftretende Elemente zum Aufbau des fraglichen Organes mit beitragen, dass musste bei einer derartigen, einseitigen Berücksichtigung einer nur engbegrenzten Entwicklungsperiode nur zu oft unergründet bleiben. So sind in der That von allen Organen und Organsystemen der Mollusken und besonders der hier zunächst in Betracht kommenden Gastropoden eigentlich nur die Geschlechtsorgane und einzelne Sinnesorgane bei einigen wenigen Formen in ihrer ganzen Entwicklung, von der ersten Anlage bis zu ihrer vollen Ausbildung, untersucht worden. Da aber nicht immer die Kenntniss der ersten Anlage allein zum vollen Verständniss eines Organes, seiner phylogenetischen und vergleichend-anatomischen Bedeutung führen kann, ist die genaue Untersuchung desselben auf allen Entwicklungsstufen dringendes Bedürfniss.

Diese Umstände veranlassten mich, die so oft schon behandelte Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten einer erneuten, sich nicht nur auf die ersten

Stadien des embryonalen Lebens beschränkenden Untersuchung zu unterziehen. Die folgenden Blätter enthalten den ersten Theil der noch nicht völlig abgeschlossenen Studien, die *Entwicklungsgeschichte des Nervensystems*.

Ich hatte Gelegenheit ein reiches Material von Embryonen verschiedener Land-Pulmonaten zu sammeln; die in der vorliegenden Abhandlung gemachten Mittheilungen beziehen sich aber ausschliesslich auf *Limax agrestis*.

Die Embryonen der Land-Pulmonaten sind bekanntlich in eine mächtige Eiweissmasse eingebettet, die von einer bei *Helix* und *Clausilia* undurchsichtigen, bei anderen Formen aber, wie bei *Limax* und *Succinea*, vollkommen durchsichtigen Hülle umschlossen wird. Nur zum geringsten Theil lassen sich die Entwicklungsvorgänge am lebenden Object verfolgen, die Untersuchung der gut conservirten Embryonen auf ununterbrochenen Schnittserien vermag in den meisten Fällen allein zu sicheren Resultaten zu führen. Es ist schwierig, die auf weiter vorgeschrittener Entwicklungsstufe stehenden Embryonen aus der sie umhüllenden Eiweissmasse herauszupräpariren, da bei der geringsten Verletzung des dieselbe umgebenden, gespannten Häutchens die Eiweissmasse in heftigem Strom hervorquillt, wobei der zarte Embryo meist derartig beschädigt wird, dass dessen Conservirung unnütz erscheint. Es ist daher rathsam, die Embryonen in ihrer Umhüllung durch geeignete Mittel zu tödten, ihre Gewebe gleichsam erstarren zu machen und sie erst dann von dem umgebenden Eiweiss zu befreien. Nach verschiedenen Versuchen mit Chrom- und Pikrinsäure<sup>1)</sup> wandte ich ausschliesslich kalte concentrirte Sublimatlösungen an. Nach 10 bis 15 Min. langer Einwirkung ist der Embryo getödtet, was daran zu erkennen ist, dass er vollständig undurchsichtig geworden. Nach längerem Abspülen in dest. Wasser lassen sich aus so behandelten Eiern die Embryonen bei einiger Vorsicht unverletzt aus dem zähflüssigen Eiweiss herauspräpariren. Die Härtung geschah in üblicher Weise in sehr allmählig zu concentrirendem Alkohol, die Färbung in Haematoxylin, Borax- oder Alaunkarmin. Derartig behandelte Embryonen lassen sich dann, in Paraffin eingebettet, ohne Schwierigkeit in Schnittserien von  $\frac{1}{100}$  bis  $\frac{1}{200}$  mm. Schnittdicke zerlegen. Dass die Conservirung eine vorzügliche war, beweisen die an den Schnitten deutlichst erkennbaren Cilien der Wimperepithelien und die mit vollster Klarheit nachweisbaren Kerntheilungsfiguren.

Ich gebe zunächst als ersten Abschnitt meiner Studie eine gedrängte, zusammenfassende Literaturübersicht. Es wird durch diese ersichtlich, wie weit die Kenntniss in der uns interessirenden Frage durch die bisherigen Untersuchungen gefördert worden und dadurch präcisirt, wo eine erneute Bearbeitung des Stoffes ergänzend einzugreifen hat, wo

---

1) Chrom- und Pikrinsäure, die in verschiedenen Fällen so vorzügliche Dienste leisten, sind nach meinen Erfahrungen für die Behandlung vieler Schneckenembryonen und besonders der Landpulmonaten nicht zu empfehlen. Die in den enorm vergrößerten Entodermzellen, der Leberanlage, angesammelten Eiweissstoffe werden durch die genannten Conservierungsmittel in ungünstiger Weise beeinflusst: die den grössten Theil des embryonalen Körpers bildende primitive Leber wird ausserordentlich hart und spröde, was die Herstellung brauchbarer Schnitte sehr erschwert.

noch unaufgeklärte oder bisher garnicht berührte Fragen der Lösung harren, wo einander unvermittelt gegenüber stehende Anschauungen vorhanden, die vielleicht nur in ungenügender Beobachtung begründet sind — die Lösung der so gewonnenen Aufgaben soll dann im zweiten Abschnitt der vorliegenden Abhandlung versucht werden.

Unter den zahlreichen Arbeiten über die Embryologie der Mollusken finden sich verhältnissmässig nur wenige, die vollständig einwurfsfreie Angaben über die Genese des Nervensystems enthalten, unter diesen nur wenige, die mehr als Bemerkungen über die allererste Anlage desselben bieten und nur wenige unter diesen letzteren, die alle Theile des gesammten Nervensystems berücksichtigen.

Ich beginne mit einer Musterung derjenigen Untersuchungen, welche die hier in erster Linie in Betracht kommenden Pulmonaten behandeln, wobei ich eine Reihe älterer Abhandlungen, die nur noch historischen Werth haben, gänzlich übergehe.

In seinen schönen Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden macht Gegenbaur<sup>1)</sup> schon im Jahre 1851 Angaben über die Entstehung des Nervensystems bei *Limax*: „Das Nervensystem findet seine erste Anlage in der Bildung der unteren Schlundganglien, die sich bald nach Anlage des Ohres als eine gelbliche birnförmige Masse im Vordertheile des Fusses erkennen lassen; verfolgt man die weitere Entwicklung, so zeigt sich hierauf das obere Schlundganglienpaar nebst seinen Commissuren“. Ganz dieselben Erscheinungen kann der genannte Autor auch für *Clausilia* constatiren.

Wenig bestimmtere Aussagen bringt die folgende Abhandlung: v. Ihering<sup>2)</sup> macht in seiner Entwicklungsgeschichte der *Helix pomatia* die kurze Angabe, dass die „Hirnganglien“ durch locale Wucherung des äusseren Keimblattes entstehen und untersucht dann eingehender den Bau der embryonalen Pedalganglien und Visceralganglien ohne über die Anlage der letzteren Bestimmtes mitzuthellen.

Rabl untersuchte die Entwicklung verschiedener Süsswasser-Pulmonaten<sup>3)</sup> und kam zu dem Resultat, dass die oberen Schlundganglien aus einer nach vorne gerichteten „Einstülpung des Exoderms, welche allmählich gegen die obere Seite des Schlundes hinwächst und dort mit einer kolbenförmigen Verdickung endigt“ hervorgehn. In anderer Weise sollen sich die Pedalganglien bilden: „während sich nämlich beim oberen Schlundknoten-Paare wahrscheinlicher Weise die beiden Knoten durch Einstülpung der äusseren Haut bilden, entstehen sie hier ganz sicher durch Verdickung derselben. Die beiden unter der äusseren Zellenschichte gelegenen, verdickten Theile des Exoderms lösen sich sodann

1) Gegenbaur, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. III, 1851.

2) v. Ihering, Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Helix*. Zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Phylogenie der Pulmonaten. Jen. Zeitschr. für Naturwiss., Bd. IX, 1875.

3) Rabl, Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jen. Zeitschr. für Naturwiss., Bd. IX, 1875.

von dieser ab und rücken allmählich gegen die untere Seite des Schlundes hin. Dasselbst angelangt, wachsen sie mit ihren Innenrändern gegen einander, verschmelzen und bilden auf diese Weise das untere Schlundknoten-Paar“. Ueber die Bildung der Visceralganglien weiss der Autor nichts Bestimmtes zu berichten.

In einer späteren Publication, seiner bekannten *Entwicklungsgeschichte der Tellerschnecke* <sup>1)</sup> theilt dann Rabl eine Reihe von Beobachtungen über die Entwicklung des Nervensystems bei *Planorbis* mit, die nicht nur am lebenden Object, sondern auch am conservirten, in Schnitte zerlegten gewonnen wurden und aus diesem Grunde von höherem Werthe sind. Die Cerebralganglien, die Ganglien des „oberen Schlundknotens“ entstehen als solide epitheliale Wucherungen der Scheitelplatte, die sich allmählig vom Mutterboden lösen und zwar derart, dass die „Ablösung an dem medialen Rande der Scheitellappen <sup>2)</sup> beginnt und nach den Seiten hin weiterschreitet“. Ueber die Entwicklung der beiden Knoten des unteren Schlundganglions ist Rabl „leider nicht ganz ins Klare gekommen“ und glaubt nur behaupten zu können „dass der Bildung dieses Ganglions keine Verdickung des Ektoderms zu den Seiten des Fusses vorausgeht und dass daher dasselbe anderswoher seinen Ursprung nehmen muss“. Da Rabl für die Entwicklung des unteren Schlundknotens aus dem Mesoderm keinen triftigen Grund zu finden vermag, scheint ihm nur die Annahme übrig zu bleiben „dass es aus gleicher Anlage mit dem oberen Schlundganglion, also gleichfalls aus der Scheitelplatte seinen Ursprung nehme“. Für diese Annahme scheinen Rabl in der That alle seine Beobachtungen zu sprechen und er weist ausdrücklich darauf hin „dass man in dem Stadium, welches unmittelbar der Bildung des Fussganglions vorausgeht, von dem hinteren unteren Theile jedes Scheitellappens einen Zellstrang ausgehen sieht, der genau nach jener Gegend verläuft, in welcher bald darauf die erste Anlage des Ganglions erscheint“ — Rabl hat zweifellos die Entstehung der Pedalganglien aus dem Epithel des Fusses völlig übersehen, die von ihm erwähnten Zellstränge aber sind wohl die Anlage der Cerebropedalcommissur.

Im selben Jahre erschien eine Abhandlung Wolfson's über die Entwicklung von *Limnaeus stagnalis* <sup>3)</sup>, in der der Autor die Entstehung der Cerebral- und Pedalganglien aus soliden epithelialen Wucherungen nachweist, auch der Gruppe der

---

1) Rabl, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb., Bd. V, 1879.

2) Rabl lässt die „Scheitellappen“, in denen wir die von mir weiter unten für *Limax* beschriebenen Sinnesplatten wiedererkennen, durch Theilung aus einer ursprünglich einheitlichen „Scheitelplatte“ die er „dem entsprechenden Organ vieler Würmer“ vergleicht, hervorgehn. Ich muss im Gegensatz dazu betonen, dass bei allen von mir untersuchten Pulmonaten — verschiedenen Arten der Genera *Limax*, *Clausilia* und *Succinea* — die Sinnesplatten in ihrem ersten Erscheinen stets als zwei vollständig gesonderte Gebilde auftreten.

3) Вольфсонъ, Эмбриональное развитие *Limnaeus stagnalis*. Зап. имп. Академіи наукъ. III. XXXVI, 1879, Ст. Петербургъ.

Diese ausführliche Arbeit scheint nur wenig Beachtung bei den Fachgenossen gefunden zu haben — wohl in Folge des Umstandes, dass sie in einer nicht Allen verständlichen Sprache geschrieben ist.

Visceralganglien im Embryo Erwähnung thut, über ihren Ursprung aber keine Mittheilung macht.

Ausführlicher geht dann Fol, dem die Wissenschaft mehrere werthvolle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken verdankt, in seinen „Études sur le développement des Mollusques“ auf die Entwicklung des Nervensystems ein. Bei den von Fol<sup>1)</sup> untersuchten Landpulmonaten *Helix*, *Arion*, *Limax* bildet sich das Nervensystem „de deux côtés à la fois. Les ganglions pedieux se différencient en lieu et place, au sein des tissus mésodermiques du pied. Un peu avant cette paire de ganglions, se montrent les ganglions céphaliques ou cérébroïdes. Ils se forment par invagination de l'ectoderme à la base du tentacule oculaire, chacun de son côté, pour se rapprocher ensuite et se réunir par une commissure. L'enfoncement qui donne naissance à chaque ganglion est très large, puis il se change en une fossette profonde et enfin une petite vésicule à parois très épaisses communiquant au dehors par un fin canal. Le canal et la cavité interne s'oblitérent, et le ganglion se détache complètement de l'ectoderme“. Zu ganz anderen Resultaten führten dagegen Fol hinsichtlich der Entstehung der Cerebralganglien seine Untersuchungen an verschiedenen Süßwasserpulmonaten, *Limnaeus*, *Planorbis*, *Physa*: hier entwickeln sich die oberen Schlundganglien nicht aus ectodermalen Einstülpungen, sondern aus soliden Wucherungen des Ectoderms, welche in Form einer doppelten Keule gegen das Körperinnere vordringen und sich schliesslich vom Mutterboden loslösen.

Fassen wir das bisher über die Genese des Nervensystems der Pulmonaten Ermittelte kurz zusammen, so ergibt sich, dass nach den wenigen bestimmten Mittheilungen die Pedalganglien als solide Wucherungen des Fussepithels entstehen, dass über den Ursprung der Cerebralganglien die Ansichten der Autoren aber vollständig auseinander gehen; während die einen die betreffenden Ganglien gleich den Pedalganglien aus soliden ectodermalen Wucherungen hervorgehen lassen, finden die anderen die erste Anlage derselben in sich später abschnürenden Einstülpungen des Epithels. Ueber die Entstehung der Gruppe der Visceral- und der Buccalganglien, der kleinen Centren des Kopfabschnittes herrscht vollständiges Dunkel.

Vergleichen wir hiermit das aus der Entwicklungsgeschichte zunächst der übrigen Gastropoden, dann der übrigen Mollusken Bekannte.

Für *Calyptraea* weist Salensky<sup>2)</sup> nach, dass das Nervensystem „aus dem oberen Blatte und — auffallender Weise — zuerst aus dem Fuss, nicht aus den Kopf-

---

1) Fol, sur le développement de Gastéropodes pulmonés. Arch. de Zool. expér. et générale. T. VII. 1879.

2) Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. XXII, 1872.

ganglien“ entsteht und für *Aplysia* macht Ray-Lankester<sup>1)</sup> den ectodermalen Ursprung der Cerebralganglien wahrscheinlich, während er für *Pleurobranchidium* schon bestimmtere Angaben liefert; die oberen Schlundganglien erscheinen bei dieser Form als „a thickening of the epiblast in the velar region“.

Bütschli<sup>2)</sup> erkennt zwar schon frühzeitig im Embryo von *Paludina* einzelne Theile des Nervensystems; vermag über ihre Entstehung aber keine Auskunft zu geben und betont nur, dass er „nichts von einem etwaigen Einstülpungsprocess des Ektoderms wahrzunehmen vermocht, der mit der Entstehung dieser Ganglien in Beziehung zu setzen wäre“.

Ferner macht Bobretzky in seinen bekannten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte verschiedener Gastropoden<sup>3)</sup> Angaben über die Entstehung des Nervensystems bei *Fusus*. Obgleich der Autor die Genese des Nervensystems an Schnitten untersucht, welche Methode, wie er selbst sehr richtig bemerkt, „allein in der Frage nach der Herkunft des Nervensystems entscheidende Auskunft zu geben im Stande ist“, ist es ihm doch nicht gelungen, den ectodermalen Ursprung der Ganglien zu ermitteln und er gelangt daher zur Ueberzeugung, dass das Nervensystem aus mesodermalen Elementen hervorgehe. Wir sind jetzt wohl berechtigt, von dieser Anschauung ganz abzusehn indem wir sie durch die Annahme erklären, dass der Autor die Stadien, auf denen die Ganglienanlagen noch mit dem Ectoderm verbunden waren, nicht untersucht hat<sup>4)</sup>. Von Wichtigkeit ist aber, dass Bobretzky die — allerdings schon vom Ectoderm getrennte Anlage sowohl der Cerebral- als auch der Pedalganglien fand und auch eines dritten Ganglienpaares, der Visceralganglien, erwähnt.

Haddon<sup>5)</sup> untersuchte die Entwicklungsgeschichte verschiedener *Prosobranchier* und fand bei *Purpura* und *Murex* ectodermale Verdickungen im Gebiete des Velums und ähnliche Massen im Epithel des Fusses: „a transverse section through this region shows us that the nervous system is in process of development by proliferation from these paired thickenings of the epiblast“.

Während nun die bisher genannten Arbeiten doch nur einzelne fragmentarische Mittheilungen bringen, wird unsere Kenntniss bedeutend gefördert durch die 1883 erschienene Untersuchung Sarasin's über die Ontogenie der *Bithynia tentaculata*.

---

1) Ray-Lankester, Contributions to the developmental history of the mollusca. Phil. Transact. London Vol. 165.

2) Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. I. Zur Entwicklungsgeschichte von *Paludina vivipara*. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXIX, 1877.

3) Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. XIII. 1877.

4) Bobretzky gibt gute Abbildungen mehrerer Schnitte durch verschieden alte Embryonen; auf den in Fig. 92 und 93 dargestellten zeichnet er die Ganglien noch dicht unter dem, allerdings schon wieder in einfacher Lage über dieselben hinwegziehenden Epithel; auf den folgenden Schnitten sehen wir dann die Ganglien allmählig tiefer in die Gewebe des Körpers eindringen.

5) Haddon, Notes on the development of Mollusca. Quart. Journal of microsc. sc. Vol. XXII, 1882.

lata<sup>1)</sup>, denn Sarasin berücksichtigt im Gegensatze zu den meisten älteren Autoren alle Theile des Nervensystems und stützt seine Schilderungen durch die Mittheilung zahlreicher Abbildungen. Da ich später noch Gelegenheit haben werde, auf die Beobachtungen Sarasin's genauer einzugehen, führe ich hier nur in Kürze die zusammenfassenden Schlussworte des Autors selbst an. Nach den Mittheilungen Sarasin's entsteht das gesammte Nervensystem bei *Bithynia tentaculata* aus soliden ectodermalen Wucherungen: „zwei seitlich vom Mund gelegene Sinnesplatten lieferten Cerebral- und Pleuralganglien. Eine ventral gelegene mediane Einwucherung lieferte successive von vorn nach hinten: 1) zwei Pedalganglien, 2) zwei Visceralganglien, 3) ein Abdominalganglion. . . . Das Buccalganglienpaar entsteht aus dem Oesophagus und endlich das Ganglion olfactorium rechts oder dorsal median“.

Weniger glücklich war der demnächst zu nennende Autor: in seiner Entwicklungsgeschichte von *Patella*<sup>2)</sup> bedauert Patten, dass es ihm gleich manchem anderen Untersucher nicht möglich sei, genaue Angaben über die Entwicklung des Nervensystems machen zu können, führt jedoch einige Beobachtungen an, die von Interesse sind. Patten bemerkte zwei seitliche Wucherungen der „apical plate“, ist aber nicht im Stande, zu entscheiden, ob diese ectodermalen Gebilde den Cerebralganglien den Ursprung geben. Dass der Autor in der That die erste Anlage der oberen Schlundganglien gesehen, scheint zweifellos und ebenso, dass er sich nicht irrt, wenn er in „a paired thickening of the ectoderm constituting the anterior wall of the foot“ die erste Anlage der Pedalganglien vermuthet.

Im Jahre 1885 erschien dann eine kurze Abhandlung Salensky's über die Entwicklungsgeschichte von *Vermetus*<sup>3)</sup>, der später eine ausführliche Publication<sup>4)</sup> über denselben Gegenstand folgte. Salensky macht Angaben über die Entstehung der Pedal- und Cerebralganglien; die ersteren entwickeln sich aus soliden Wucherungen des Fussepithels, die Cerebralganglien aber in ganz anderer Weise. „Die Kopfganglien erscheinen zuerst in Form von zwei vor dem Velum liegenden ectodermalen Platten“ welche sich allmähig verdicken und dann „in Form von kleinen flachen Grübchen“ nach innen eingestülpt werden. „Diese Einstülpungen dienen gleichzeitig als Anlage für das Nervensystem sowie für die Augen“. Was die Cerebralganglien betrifft, so „bilden sie in den mittleren Stadien zwei ziemlich grosse blinde Röhren mit engem Lumen, welches mittels einer schalenförmig erweiterten Oeffnung nach aussen mündet. Sie richten sich schräg zum Oesophagus, wachsen an ihren blinden Enden in zwei Fortsätze, welche sich gegenseitig treffen und mit einander verwachsen. Bevor die Verwachsung stattfindet,

---

1) P. B. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*. Arb. aus dem zool. zootom. Inst. Würzburg. Bd. VI.

2) Patten, The embryologie of *Patella*. Arb. aus dem zoolog. Inst. Wien. Bd. VI. 1885.

3) Salensky, Zur Entwicklungsgeschichte von *Vermetus*. Biolog. Centralbl. Bd. V. pag. 564—68.

4) Salensky, 'Etudes sur le développement du Vermet. Arch. de Biologie. T. VI. 1887.

verschwinden die Höhlen der Gehirnröhren; im Innern der letzteren bildet sich eine Punktsubstanz, während die zelligen Elemente die äusseren Theile der Ganglien einnehmen. Die Abtrennung der Ganglien erfolgt erst in den spätesten Entwicklungsstadien. In auffallender Weise stimmen mit diesen Angaben über die Entwicklung der Cerebralganglien bei *Vermetus* die Beobachtungen Fol's über die Entstehung dieser Organe bei den Pteropoden<sup>1)</sup> überein. Es gehen auch bei diesen die Ganglien aus Blindsäcken, aus ectodermalen Einstülpungen hervor, während für die Heteropoden<sup>2)</sup> derselbe Autor den Nachweis liefert, dass die supraoesophageale Nervenmasse nicht als Einstülpung, sondern als solide Wucherung des Ectoderms angelegt werde.

Es wird also auch durch die zuletzt genannten Untersuchungen in übereinstimmender Weise die Entstehung der Pedalganglien aus soliden Wucherungen des Fussepithels nachgewiesen, während hinsichtlich der Entwicklung der oberen Schlundganglien die Angaben wie bei den Pulmonaten in schärfstem Gegensatze zu einander stehen.

Wenden wir uns nun zum Schlusse zu den wenigen hier in Betracht kommenden Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte der Lamellibranchiaten, Scaphopoden und Cephalopoden.

Was die Entwicklung des Nervensystems der Lamellibranchiaten betrifft, so stimmen die wenigen zuverlässigen, in neueren Arbeiten enthaltenen Beobachtungen im Wesentlichen durchaus überein.

Für die Najaden ergaben meine Untersuchungen<sup>3)</sup>, dass das gesammte Nervensystem sich vom Epithel der Körperoberfläche aus entwickelt „und zwar entstehen die drei Ganglienpaare, sowie auch die einzelnen Ganglien unabhängig von einander, um erst später durch Commissuren mit einander in Verbindung zu treten“. Die einzelnen Ganglien entstehen als solide Epithelwucherungen<sup>4)</sup> in den, der Lage der Ganglien in der ausge-

---

1) Fol, Sur le développement des Pteropodes. Arch. de Zool. expér. et génér. T. IV. 1875.

2) Fol, Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch. de Zool. expér. et génér. T. V. 1876.

3) Ferd. Schmidt, Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. für Nat. Gesch. Jahrg. 51. Bd. I.

4) Angaben über die Entstehung des Nervensystems der Najaden hat ausser mir Schierholz gemacht, Angaben, die mit den meinigen keineswegs übereinstimmen. Obgleich ich schon früher die Ansicht Schierholz's als irrthümlich zurückgewiesen, muss ich hier nochmals auf dieselbe eingehn, da Schierholz in einer neueren grösseren Publication („Ueber Entwicklung der Unioniden. Denkschr. der Kais. Akad. d. Wiss., Bd. 55, Wien 1888) bei der Anschauung beharrt, dass „das Nervensystem doch zum grösseren Theil im Embryo angelegt ist.“ Schierholz fand (in einer kurzen, vorläufigen Mittheilung „Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flussmuschel. Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. XXXI) die erste Anlage des Nervensystems schon im Embryo in Gestalt strangartiger, die Leibeshöhle durchziehender Zellen, während meine Untersuchungen ergaben, dass die Entstehung des Nervensystems erst in postembryonaler Zeit in oben kurz angedeuteter Weise vor sich geht. In seiner neuen Publication gibt nun Schierholz pag. 23 zu, dass die von mir gegebene Darstellung der Entwicklung des Nervensystems für die Cerebral- und Pedalganglien allerdings „vollständig“ zutrefte — im Gegensatz zu der von ihm früher ausgesprochenen Ansicht — während

wachsenen Muschel entsprechenden Körperregionen: die beiden Cerebralganglien zu beiden Seiten der Mundöffnung, die Pedalganglien aus dem Epithel des Fusses, die Visceralganglien unter dem Enddarm in der Gegend der Nierenanlagen. Mit diesen Thatsachen stimmen in jeder Hinsicht vollkommen überein die Angaben Ziegler's<sup>1)</sup> über die Entwicklung des Nervensystems bei *Cyclas*, die Hatschek's<sup>2)</sup> über die Entstehung der Pedal- und Cerebralganglien bei *Teredo* und die Mittheilungen Horst's<sup>3)</sup> über die Genese der letzteren Ganglien bei der *Auster*.

Mit dem Nervensystem der *Lamellibranchiaten* stimmt bekanntlich das der *Scaphopoden*<sup>4)</sup> fasst vollständig überein — die Entwicklungsgeschichte aber weist, soweit sie durch die Untersuchungen Kowalewsky's bekannt geworden, bedeutende Unterschiede auf. Kowalewsky untersuchte die *Ontogenie* von *Dentalium*<sup>5)</sup> und liefert eine ausführliche Schilderung der Entstehung der Cerebralganglien. An den Larven von *Dentalium* fand Kowalewsky jederseits starke ectodermale Verdickungen, die sich später einsenkend zu tief in den Körper eindringenden Canälen wurden, den „*tubes sincipitiaux*“ oder „*tubes cephaliques*“. Im peripheren Theile dieser Tuben werden die Wandungen aus einschichtigem Epithel gebildet, während an ihrem blindsackförmigen Ende eine lebhaft wuchernde Wandung nachzuweisen ist. Aus diesen Tuben, die in älteren Entwicklungsstadien nicht mehr mit der Aussenwelt in Verbindung stehen, gehen die oberen Schlundganglien hervor.

Was nun endlich die Entwicklung des Nervensystems der *Cephalopoden* betrifft, so finden wir in den nicht zahlreichen, meist schon älteren Arbeiten nur vereinzelte, grössten Theils unsichere Angaben. In übereinstimmender Weise

---

in Bezug auf die Visceralganglien auch seine erneuten Beobachtungen gänzlich von den meinigen abweichen. Schierholz lässt die letzteren Ganglien schon in embryonaler Zeit entstehen. „Ich habe“ äussert er sich „nur das Auftreten derselben in unmittelbarer Nähe der Nieren constatiren können. Da nun die Niere aus den Zerkleinerungsprodukten der dicken Strangzelle entsteht, daher mesodermalen Ursprungs ist, könnte dasselbe für die Kiemenganglien auch gelten.“ Ich glaube diesen doch sehr unbestimmten Angaben mit Recht die meinen als jene vollkommen widerlegend gegenüber stellen zu müssen; die von mir gegebene, durch Zeichnungen nach Schnitten gestützte Darstellung steht in vollem Einklang mit allen übrigen zuverlässigen Beobachtungen neuerer Autoren. Schierholz hat positive Angaben über die Entstehung der Ganglien, deren eventuellen mesodermalen Ursprunger für möglich hält, nicht gemacht.

1) Ziegler, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* Lam. Zeitschr. für wiss. Zool, Bd. XLI, 1885.

2) Hatschek, Ueber Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. Arb. aus dem zool. Inst. Wien, Bd. III, 1881.

Die Entwicklung der Visceralganglien hat Hatschek nicht beobachtet — sie entstehen wie bei den *Najaden* und *Cyclas* wohl erst nach Anlage der beiden anderen Ganglienpaare.

3) Horst, On the development of the European Oyster. Quart. Journ of microsc. sc. Vol. XXII, 1882.

4) Das Vorhandensein von Buccalganglien ist das einzige wesentliche Merkmal, das das Nervensystem von *Dentalium* von dem der *Lamellibranchiaten* unterscheidet.

5) Kowalewsky, Étude sur l'embryogénie du *Dentale*. Ann. du musée d'hist. nat de Marseille-Zoologie. T. I. mèm. 7, 1883.

sprechen sich Ray-Lankester<sup>1)</sup> und Grenacher<sup>2)</sup> für den mesodermalen Ursprung des Nervensystems — wenigstens der von ihnen im Embryo gefundenen Theile desselben, der beiden Cerebralganglien — aus, eine Ansicht, die auch von Bobretzky<sup>3)</sup> und Ussow<sup>4)</sup> vertreten wird. Wie aus den Ausführungen der beiden letzteren Autoren, die mit Entschiedenheit die mesodermale Abstammung des gesammten Schlundringes betonen, hervorgeht, verlegen sie die erste, zweifellos ectodermale Anlage der einzelnen Ganglien in ein zu spätes Stadium; doch sind abgesehen davon die Angaben, im Besonderen die Ussow's von Interesse. Ussow beschreibt nicht nur „das Rudiment des anfangs paarigen Cerebralganglion, das auf der Rückenseite, zu beiden Seiten des blinden Oesophagus — rudiments liegt“ und die gleichfalls paarige Anlage des Pedalganglion, sondern findet auch „das aus zwei, später zusammenwachsenden Hälften bestehende Visceralganglion“. „Alle drei obengenannte, anfangs paarige Ganglien nähern sich einander allmählich und verbinden sich zu einer Schlundnervenmasse erst gegen das Ende des Embryonallebens“ — ich werde auf diese Angaben später noch zurückkommen.

Wie diese kurze, das Wesentlichste zusammenfassende Literaturübersicht zeigt, ist also die Kenntniss der Entwicklung des Nervensystems der Mollusken bis in die neueste Zeit eine unvollständige geblieben. Die meisten Autoren beschränken sich in ihren Angaben darauf, die erste Anlage dieses oder jenes Theiles des Nervensystems gefunden zu haben, ohne deren weitere Ausbildung zu verfolgen und zwar sind es in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur die Cerebral- und Pedalganglien, deren überhaupt Erwähnung gethan wird, während über die Genese der Gruppe der Visceralganglien und der übrigen Theile des Nervensystems nur ganz vereinzelte, lückenhafte Beobachtungen vorliegen. Stets waren es vor allem die oberen Schlundganglien, deren Entwicklung mit besonderem Interesse verfolgt wurde, doch haben diese Bestrebungen keineswegs zu übereinstimmenden Resultaten geführt — die Angaben der vorzüglichsten Beobachter, an deren Richtigkeit in den meisten Fällen nicht zu zweifeln ist, stehen einander in vollem Widerspruch gegenüber. Die Entwicklungsgeschichte der Pedal- und in noch höherem Grade die der Visceralganglien bedarf daher einer weitgehenden Ergänzung, der Widerspruch in den Angaben über die Genese der Cerebralganglien aber einer genügenden Erklärung.

Eine solche bringt die neueste Abhandlung über die Entwicklung der Cerebralganglien der Gastropoden, die Arbeit der Herren Sarasin über die Entwick-

---

1) Ray-Lankester, Observations on the development of the Cephalopoda. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XV 1875.

2) Grenacher, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der höheren Mollusken. Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. XXIV 1874.

3) Бобреткій, Исследованія о развитіи головоногихъ. Извѣстія имп. общ. любителей естест. антроп. и этногр. сост. при Московскомъ унив. XXIV.

4) Ussow, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. für Nat. Gesch. Jahrg. 40 I 1874.

lungsgeschichte von *Helix* 1). Da die Resultate dieser Untersuchungen in mancher Hinsicht mit den von mir an einer verwandten Form gewonnenen übereinstimmen, in mancher Hinsicht aber den meinigen widersprechen und daher einer ausführlichen Vergleichung mit diesen bedürfen, gehe ich erst nach Besprechung meiner eigenen Beobachtungen auf die werthvollen Sarasin'schen Mittheilungen und die aus denselben zu ziehenden Schlüsse ein.

Es wird also meine Aufgabe sein: erstens, die Entwicklung der einzelnen Theile des Nervensystems und zwar aller Theile desselben von ihrer ersten Anlage bis zur vollen Ausbildung zu verfolgen und die so gewonnenen Resultate mit den bisher bekannten Beobachtungen, die wir in der vorliegenden Literaturübersicht kennen lernten, zu vergleichen — zweitens der Versuch, die so durch Untersuchung der Ontogenie gewonnenen Thatsachen für die Beurtheilung der vergleichend-anatomischen und phylogenetischen Beziehungen der Mollusken zu verwerthen.

Das Nervensystem von *Limax agrestis* wird zusammengesetzt aus den das Centralorgan, den sog. Schlundring bildenden Ganglienmassen, einer Anzahl kleiner, dem Kopfabschnitt angehörender Centren und den Buccalganglien 2) — am Schlundring unterscheiden wir die drei bekannten Gruppen der Cerebral- oder oberen Schlundganglien, der Pedal- und der Visceralganglien.

---

1) P. und F. Sarasin, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. I. Heft 2: Aus der Entwicklungsgeschichte der *Helix Waltoni* Reeve.

2) Mit dem Supraintestinalganglion der Prosobranchier und dem rechten Ganglion viscerales der rechtsgewundenen Süsswasserpulmonaten, dem linken der linksgewundenen steht bekanntlich ein am Eingang der Kiemen- oder Lungenhöhle liegendes Ganglion in Verbindung, das von seinem Entdecker Lacaze Duthiers (Du système nerveux des Mollusques Gastéropodes Pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. Arch. de Zool. expér. et gén. T. I, 1872) als „nouvel organe d'innervation“ bezeichnet und genau untersucht wurde. Dieses „Lacaze'sche Organ“ über dessen Bau dann Simroth (Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. XXVI) weitere Angaben machte, ward von Spengel in seiner wichtigen Arbeit: Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken (Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. XXXV) bei einer grossen Zahl, den verschiedensten Gruppen angehörender Mollusken nachgewiesen und als „Ganglion olfactorium“ gedeutet. Die Landpulmonaten waren in dieser Arbeit unberücksichtigt geblieben. Bei verschiedenen Formen dieser letzteren suchte dann P. B. Sarasin (Ueber Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gastropoden. Arb. aus dem zool. zootom. Inst. Würzburg. Bd. VI, 1883) nach dem Organ, jedoch mit negativem Resultat — nur bei *Helix personata* war es wohl ausgebildet vorhanden. In Uebereinstimmung mit Sarasin habe auch ich vergeblich bei *Limax* nach dem Ganglion olfactorium gesucht und muss das Nichtvorhandensein desselben bei dieser Form constatiren, da ich nicht nur eine grosse Zahl Embryonen der verschiedensten Altersstufen, sondern auch mehrere vollkommen ausgebildete Schnecken auf Schnittserien untersuchte. Ich fand nur das Epithel im Umkreis des Einganges zur Lungenhöhle von dem der weiteren Umgebung auffällig verschieden, es bestand hier aus sehr hohen, schlanken Cylinderzellen, die auch auf Schnitten noch deutlich erkennbare starke Cilien trugen, eine Thatsache, die auch Brock kurz erwähnt (Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylom. Pulmonaten. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. XLIV, 1886). Dieses Flimmerepithel tritt schon während des embryonalen Lebens auf.

In der gegenseitigen Lagerung der einzelnen Ganglien zu einander und in der Vertheilung der aus ihnen hervorgehenden Nervenstämme zeigt *Limax agrestis* im Wesentlichen Uebereinstimmung mit den nächstverwandten Formen, in mancher Hinsicht jedoch Abweichungen, die aber zum Theil nur individuellen Charakters sind.

Ich untersuchte das Nervensystem<sup>1)</sup> an einer Reihe verschieden alter Exemplare; die Präparation gelingt leicht, da die Ganglienmassen nur von lockerem Bindegewebe eingehüllt sind. Die einzelnen, den dicht hinter dem mächtigen Schlundkopf gelegenen Schlundring bildenden Gangliengruppen sind durch sehr kurze aber starke Commissuren in der bekannten Anordnung mit einander verbunden, einander daher fast bis zur Berührung genähert.

Ein jedes der beiden unregelmässig-eiförmigen Cerebralganglien hat von oben betrachtet die Gestalt einer gleichseitig-dreieckigen gewölbten Scheibe mit stark abgerundeten Ecken. Die eine Seite ist nach vorn, also frontal gerichtet, die beiden anderen können daher als mediale und laterale bezeichnet werden. Die breite, bandförmige Cerebralcommissur verbindet die vorderen medialen Ecken, von den hinteren gehen die kräftige Commissur zu den Visceralganglien und unter dieser die ebenso starke Cerebropedalcommissur aus. Die vordere laterale Ecke eines jeden Ganglion erscheint zu einem kurzen, stumpfen, schräg nach unten und vorn gerichteten Fortsatz ausgezogen, der sich bei genauer Untersuchung als Ausläufer eines besonderen Theiles des Ganglion erweist: die laterale Seite eines jeden Ganglion zeigt nämlich einen schwach vorgewölbten, wulstartigen Abschnitt, der von der übrigen Masse des Ganglion durch eine allerdings nur äusserst seichte und daher schwer wahrnehmbare Furche — oft ist eine solche überhaupt nicht nachweisbar — abgesetzt erscheint. Durch diesen besonderen, in einer kegelförmigen Spitze endenden Hirnabschnitt und den Umstand, dass die Oberfläche des Ganglion an den Austrittstellen der Commissuren in Form von starken Höckern vorgewölbt ist, wird die bei Betrachtung von oben auffallende dreieckige Gestalt bedingt.

---

1) In der Literatur finden sich vereinzelte Angaben über die Anatomie des Nervensystems von *Limax*. So gibt Swan in seinen „Illustrations of the comparative anatomy of the nervous system (London 1835)“ eine Abbildung und kurze Beschreibung des Nervensystems von *Limax ater*. Die Cerebralganglien, the brain, werden dem unter dem Oesophagus gelegenen Ganglion, das hauptsächlich den Fuss und die Eingeweide innervirt, gegenüber gestellt. Das dieses „untere Schlundganglion“ aus mehreren Ganglien zusammengesetzt ist, ist dem Autor unbekannt.

Eine ausführliche Darstellung gibt Lawson vom Nervensystem des *Limax maximus* (Lawson, On the general anatomy, histology and physiologie of *Limax maximus*. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. III, 1863). Lawson unterscheidet „four separate ganglionic masses, two superior“ — die Cerebral- und Buccalganglien — „and two inferior“ — die Visceral- und Pedalganglien. Wenn auch die Abbildung äusserst schematisch erscheint, dem thatsächlichen Verhalten nicht ganz entspricht, so ist doch anzuerkennen, dass der Autor im Wesentlichen die Verhältnisse erkannte.

Einzelne Bemerkungen über das Centralnervensystem von *Limax* macht unter den neueren Autoren Lacaze Duthiers in seiner bekannten Arbeit: *Otocystes ou capsules auditives des Mollusques* (Arch. de Zool. expér. et gén. T. I, 1872). Auch gibt der Autor eine Abbildung des Schlundringes in der Seitenansicht.

Die ungefähr eiförmigen Pedalganglien liegen in ihrer ganzen Länge einander dicht an, sind jedoch nicht vollständig zu einer Masse verschmolzen. Wie an Schnittserien nachweisbar, stehen sie durch zwei Commissuren mit einander in Verbindung, von denen die erste, vordere bedeutend kräftiger entwickelt ist. Diese Thatsache, die von Böhmig<sup>1)</sup> auch an *Helix pomatia* nachgewiesen wurde, führte den genannten Autor zur Ansicht, dass die Pedalganglien durch Verschmelzung je zweier Ganglien entstanden, dass also „überhaupt vier Pedalganglien vorhanden sind“ — ich werde auf diese Anschauung und die von Böhmig für dieselbe vorgebrachte Begründung später noch einzugehen haben.

Bei allen von mir untersuchten Exemplaren von *Limax agrestis* zeigten die Cerebral- und Pedalganglien in übereinstimmender Weise den hier kurz geschilderten Bau; nur unbedeutende individuelle Abweichungen, die meist in geringer Verschiebung der Austrittstellen verschiedener Nervenstämmen oder in der Verschmelzung einiger gewöhnlich getrennter Nerven zu einem einheitlichen Stamme bestanden, liessen sich bei einzelnen Exemplaren nachweisen. Ganz andere Verhältnisse fand ich hinsichtlich der Gruppe der Visceralganglien.

Unter den zahlreichen von mir untersuchten Exemplaren von *Limax agrestis* — ich präparirte den Schlundring an etwa 30 Individuen — fand ich im Bau der Visceralganglien mehrfache, nicht unerhebliche Variationen, die nicht nur in weitgehenden Verschiebungen der Austrittstellen einzelner Nerven, sondern auch in oft bedeutenden Formverschiedenheiten der Ganglien selbst bestanden.

In allen Fällen liess sich deutlichst eine rechte und linke Visceralganglienmasse unterscheiden, deren jede in der Regel in zwei, jedoch nur undeutlich gesonderte Abschnitte, einen kleinen rundlichen, vorderen und einen grossen, langgestreckten hinteren zerfiel.

Aus dem vorderen Abschnitt gehen jederseits die starken, kurzen Commissuren zu den Cerebral- und Pedalganglien hervor; die beiden hinteren liegen einander in etwa der halben Ausdehnung ihrer Länge dicht an. In Fig. 17 ist ein Flächenschnitt durch die Masse der beiden Visceralganglien dargestellt; da die Ganglien in der Regel — und so auch in diesem Falle — nicht in einer Ebene liegen, sondern das rechte meist höher d. h. mehr dorsal im Körper gelagert ist, erscheint nur dieses letztere auf dem in der Abbildung wiedergegebenen Schnitte in ganzer Ausdehnung getroffen.

Doch nicht in allen Fällen fand ich so einfache Verhältnisse; bei mehreren Individuen liess sich eine höhere Complication nachweisen: eine allerdings nur sehr seichte Querfurche theilte jederseits den grösseren hinteren Abschnitt der Visceralganglien in zwei kaum merklich von einander geschiedene Portionen und bei einigen wenigen Individuen

---

1) Böhmig, Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gastropoden: *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis*. Inaug.-Dissert. Leipzig 1883.

endlich fand diese weitere Differenzirung der Visceralganglien nur einseitig statt, so dass das rechte Visceralganglion aus zwei, das linke aus drei hinter einander liegenden Abschnitten bestand.

Die histologische Untersuchung weist für alle Ganglien in übereinstimmender Weise den bekannten charakteristischen Bau nach: eine centrale Fasermasse wird von einem dichten Stratum von Ganglienzellen, deren protoplasmatische Ausläufer diese sog. Leydig'sche Substanz bilden, umgeben. Auf die mehrfachen Eigenthümlichkeiten der Ganglienzellen in den verschiedenen Centren, ihre Anordnung zu einzelnen mehr oder weniger gesonderten Gruppen habe ich hier nicht einzugehn und will daher nur noch eines Umstandes Erwähnung thun, der von grösstem Interesse ist. Quer- und Flächenschnitte durch ein Cerebralganglion lassen schon bei schwacher Vergrösserung einen besonderen Abschnitt erkennen, der durch seinen histologischen Bau von der übrigen Masse des Ganglion unterschieden ist — den schon kurz erwähnten, in einen nach vorn und unten gerichteten kegelförmigen Fortsatz auslaufenden Gehirntheil. Die ganze Masse desselben wird von äusserst dichtgedrängten, kleinen Elementen gebildet, die durch die von mir angewandten Farbstoffe intensiv gefärbt werden (man vergl. Fig. 11 und die Tafelerklärung).

Dieser Hirnabschnitt, der „Lobus accessorius“<sup>1)</sup> wurde von mehreren Autoren auch bei anderen Gastropoden gefunden — so von Lacaze Duthiers<sup>2)</sup> bei verschiedenen Pulmonaten — und von Böhmig für *Limnaeus* ausführlich beschrieben.

Böhmig unterscheidet an den oberen Schlundganglien zwei gänzlich verschiedene Partien, die schon bei oberflächlicher Betrachtung des frisch herauspräparirten Nervensystems deutlich erkennbar sind, einen „orange und einen grünlich-weiss gefärbten“ Abschnitt. Ersteren hält Böhmig für den „eigentlich nervösen Theil, die grünlich-weisse Masse aber, den Lobus accessorius, für ein accessorisches Gebilde, eine Anschauung, die ich hier zunächst nicht discutiren will, da ich später noch ausführlich auf den fraglichen, phylogenetisch äusserst wichtigen Gehirntheil einzugehen habe.

Bevor ich nun nach diesen orientirenden Bemerkungen über den Bau des ausgebildeten Nervensystems an die Darstellung meiner Beobachtungen über die Entwicklung desselben gehe, gebe ich eine kurze Schilderung vom Bau eines Embryo in dem Entwicklungsstadium, das der ersten Anlage der Ganglien vorausgeht.

Der junge, lebhaft in seiner Eiweissumhüllung rotirende Embryo ist von Kugelgestalt. Das Epithel der Körperoberfläche wird aus grossen kubischen Zellen gebildet, deren Protoplasma und Kerne durch die von mir angewandten Tinctionsmittel — Alaunkarmin und Haematoxylin — nur sehr schwach gefärbt werden.

---

1) P. und F. Sarasin, Ergebnisse naturwissenschaftlichen Forschungen auf Ceylon. Bd. I, Heft 2.

2) Lacaze-Duthiers, Otcystes ou capsules auditives des Mollusques. Arch. de Zool. expér. et gén. T. I, 1872.

Lacaze-Duthiers, Du système nerveux des Mollusques Gastéropodes Pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. Arch. de Zool. expér. et gén. T. I, 1872.

An vier scharf umschriebenen Körperregionen aber finden wir andere Verhältnisse. An jeder Seite der weiten Mundöffnung besteht das Epithel aus dichtgedrängten, hohen, schlanken Cylinderzellen, deren Protoplasma und Kerne durch die genannten Farbstoffe lebhafter gefärbt werden; es erscheinen daher diese leicht prominirenden Theile der Körperoberfläche bei auffallender Beleuchtung als zwei dunkle, ovale Scheiben: die Sinnesplatten.

Hinter der Mundöffnung, der späteren Ventralseite entsprechend, finden wir ein kreisförmiges, gleichfalls schwach vorgewölbtes Feld, dessen Zellen denen der beiden Sinnesplatten gleichen: die erste Anlage des Fusses; hinter dieser, auf die spätere Dorsalseite sich ausdehnend als kreisförmige, aus weniger hohen Elementen gebildete Scheibe die Anlage des Mantels, unter deren Epithel die schon geschlossene Schalendrüse liegt.

Von inneren Organen sind ausser dem noch auf tiefer Entwicklungsstufe stehenden Darmtractus in voller Ausbildung nur die embryonalen Nieren und die schon erwähnte geschlossene Schalendrüse vorhanden.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung — ich verweise hier auf die Untersuchungen Gegenbaur's<sup>1)</sup> — wölbt sich die Fussanlage immer mehr als stumpfer Kegel vor, an dessen nach hinten gerichteter Spitze sich bald das als „Podocyste“ bekannte, für die Landpulmonaten so charakteristische Larvenorgan ausbildet.

Gleichzeitig erfahren auch die uns hier besonders interessirenden, weil wichtigen Theilen des Nervensystems den Ursprung gebenden Sinnesplatten bedeutende Veränderungen; sie nehmen zunächst Nierengestalt an mit der Mundöffnung zugewandter Concavität. Dann wölbt sich der laterale Theil einer jeden Sinnesplatte in Gestalt von drei über einander liegenden Höckern nach aussen vor, die erste Anlage der beiden Tentakel — der obere grosse, das Auge tragende Fühler entsteht zuerst — und der Mundlappen, während der mediale, der Mundöffnung zugewandte Abschnitt jederseits durch Querfurchen in sechs Querwülste getheilt wird; die erste Anlage des Semper'schen Organes.

Wie an guten Querschnitten deutlich zu erkennen ist, findet in den Sinnesplatten während dieser Vorgänge eine äusserst lebhaftige Zellvermehrung statt; die Kerne der dichtgedrängten cylindrischen Epithelzellen liegen in verschiedener Höhe, wodurch bei nur schwacher Vergrösserung das Epithel mehrschichtig erscheint, was besonders für die Tentakel- und Mundlappenanlagen gilt.

Während in dieser Weise aus den Sinnesplatten verschiedene embryonale Anlagen hervorgehn, hat das Epithel der Körperoberfläche des schnell an Grösse zunehmenden Embryo mit Ausnahme des zwischen Mund und vorderem oberem Mantelrande gelegenen Theiles — der späteren sogenannten „Nackenblase“ — grosse Umwandlungen erfahren: in Folge lebhafter Zellvermehrung ist das bisher aus grossen kubischen Zellen bestehende Epithel in ein aus kleinen, mehr cylindrischen, sich intensiver färbenden Elementen zu-

---

1) Gegenbaur, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. III, 1851.

sammengesetztes umgewandelt. Nur in der schon bezeichneten Körperregion, der späteren Nackenblase, bewahrt das Epithel seinen alten Charakter. Ich verweise hier auf Fig. 12 in der ein Längsschnitt durch einen *Limax*-Embryo auf dem betreffenden Entwicklungsstadium abgebildet ist, ein Schnitt, der die wesentlichsten Organisationsverhältnisse in übersichtlicher Weise zeigt. Da der Schnitt nicht absolut der Medianebene entspricht, füge ich einen Theil eines der nächstfolgenden Schnitte, der die Mundöffnung und den sich anschliessenden Abschnitt des Vorderdarmes mit der zur Radulascheide werden den ventralen Ausstülpung enthält in Fig. 13 hinzu -- durch Combination der beiden Abbildungen erhält man vor allem eine klare Vorstellung von dem Bau des Darmtractus auf diesem Stadium, was für das Verständniss der Topographie der einzelnen Theile des embryonalen Nervensystems und der späteren Veränderung derselben von Wichtigkeit ist.

Wie auf der Fig. 12 ersichtlich, schliesst sich an den in gerader Richtung den Körper durchziehenden embryonalen Vorderdarm ein stark erweiterter Abschnitt, dessen Epithel von enorm grossen Zellen gebildet wird — die erste Anlage der Leber — und an diesen der kurze, abwärts gerichtete Enddarm, der schon das Epithel der Körperoberfläche berührt, jedoch noch nicht durch einen After mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Zu beiden Seiten dieses, als hinteres Körperende des noch bilateral-symmetrisch gebauten Embryo zu bezeichnenden Punktes finden wir die Mündungen der beiden embryonalen oder „Vornieren“, deren eine in ihrem vorderen Abschnitt auf dem hier abgebildeten Schnitte tangential getroffen erscheint. Ueber dem Enddarm, dorsal gelagert, sehen wir die geschlossene Schalendrüse.

Der ganze Raum zwischen dem Epithel der Körperoberfläche und den genannten Organen wird von einem lockeren embryonalen Muskel- und Bindegewebe erfüllt; die einzelnen Elemente desselben sind langgestreckte, spindelförmige oder multipolare durch zarte protoplasmatische Ausläufer mit einander verbundene Zellen. Das so gebildete, aus zahllosen mit einander communicirenden Räumen bestehende Lakunensystem ist von einer klaren Flüssigkeit erfüllt, die durch die Contractionen der sich allmählig entwickelnden Podocyste und Nackenblase — welchen Gebilden in erster Linie wohl die Function embryonaler Circulationsorgane zuzuschreiben ist — in Bewegung erhalten wird.

Nach diesen orientirenden Bemerkungen gehe ich zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems über.

Das gesammte Nervensystem entwickelt sich aus dem Epithel der Körperoberfläche — ist also rein ectodermalen Ursprungs — und zwar wird der spätere Schlundring in seiner ersten Anlage durch drei, unabhängig von einander in verschiedenen Körperregionen entstehende Ganglienpaare gebildet, die Cerebral-, Pedal- und Visceralganglien, die erst secundär durch Commissuren mit einander in Verbindung treten.

Die Cerebralganglien entwickeln sich aus dem Epithel der Sinnesplatten und zwar zu der Zeit, da diese sich in der oben kurz geschilderten

Weise in die Fühler- und Mundlappenanlagen sowie das Semper'sche Organ zu differenzieren beginnen.

Als Anfang dieser Entwicklungsvorgänge erscheint am oberen lateralen Rande einer jeden Sinnesplatte die erste Anlage des oberen Tentakels, zunächst als ganz flache, kaum wahrnehmbare Vorwölbung nach aussen. An einer scharfumschriebenen Stelle des flachen Höckers stülpt sich dann das Epithel in Gestalt eines anfangs seichten Grübchens ein, welches sich, allmählig sich vertiefend, schliesslich als geschlossenes Säckchen vom Epithel abschnürt — die Anlage der Augenblase — während gleichzeitig unterhalb der Tentakelanlage eine starke epitheliale Wucherung bemerkbar wird, die zapfenförmig aber ohne scharfe Contouren gegen das Körperinnere vordringt.

Diese jederseits auftretenden Zellwucherungen sind die erste Anlage eines Theiles der späteren Cerebralganglien, eines Theiles nur, denn wie bei der speciellen Besprechung der weiteren Entwicklung der einzelnen Ganglienpaare nachgewiesen werden wird, entstehen die Cerebralganglien nicht als einheitliche Gebilde, sondern durch Verschmelzung ursprünglich getrennter Anlagen, der eben erwähnten epithelialen Wucherungen und der später erst auftretenden, zu den *Lobi accessori* sich umbildenden „Cerebraltuben“.

Die erwähnte Zellwucherung der Sinnesplatte steht jederseits mit dem Epithel mit breiter Basis in Verbindung und wuchert, während vom Epithel immer neue Elemente geliefert werden, der von der anderen Körperseite ausgehenden entsprechenden Zellmasse entgegen um mit ihr schliesslich über der Mundöffnung zu verschmelzen. In fig. 6 ist ein Theil eines Querschnittes durch das vordere Körperende eines Embryo dargestellt. In dem Gewebe des sanft vorgewölbten Augententakels sehen wir die tangential getroffene, daher kein Lumen zeigende Augenblase, bei Cgl die Anlage des rechten Cerebralganglion, das mit dem der anderen Seite schon durch nervöse Zellmassen über der Mundöffnung verbunden ist, der ersten Anlage der Cerebralcommissur.

Die beiden Ganglien lösen sich allmählig vom Epithel der Sinnesplatten ab und liegen dann als zwei etwa eiförmige, aber unregelmässig contourirte, durch einen breiten über dem vordersten Theile des Darmtractus hinziehenden Strang verbundene Massen zu beiden Seiten der weiten Mundöffnung in lockeres embryonales Gewebe eingebettet.

Gleichzeitig mit den Cerebralganglien entstehen als epitheliale Wucherungen an der unteren Fläche des Fusses die beiden Pedalganglien, während aus dem Epithel der Seitentheile desselben jederseits als kleine Einstülpung, die allmählig zum tiefen Säckchen wird, das sich schliesslich vom Mutterboden löst, die Gehörbläschen hervorgehn<sup>1)</sup>. Die Pedalganglien rücken bald als zunächst auffallend kleine, rundliche Zellmassen ins Innere des schnell auswachsenden Fusses.

---

1) Alle zuverlässigen neueren Untersuchungen haben zu dem Resultat geführt, dass die Gehörorgane sich in allen Gruppen der Mollusken in dieser Weise anlegen. Nur Schierholz macht in seiner

Bald nachdem die beiden genannten Ganglienpaare in ihrer ersten Anlage bemerkbar werden, beginnt die Entwicklung des dritten, der beiden Visceralganglien. Es entstehen dieselben gleichfalls als epitheliale Wucherungen und zwar am hinteren Körperende unter dem Enddarm in der Gegend der Mündung der beiden Urnieren. Fig. 7 stellt einen Theil eines Querschnittes durch die betreffende Körperregion dar. Bei Gvd sehen wir die Anlage des rechten, bei Gvs die des linken Visceralganglion; während letzteres mit dem wuchernden Epithel noch in vollem Zusammenhang steht, ist beim rechten Ganglion die Loslösung vom Mutterboden schon weiter fortgeschritten. Zu beiden Seiten der Ganglienanlagen finden wir die Mündungen der beiden Urnieren. Es sind auf dem abgebildeten Stadium auch schon die ersten Andeutungen der Visceralcommissur sichtbar in Gestalt lockerer Zellstränge, die von jedem Ganglion ausgehend einander in der Mitte schon fast berühren. Nach Loslösung der beiden Ganglien vom äusseren Epithel ist die sie verbindende Commissur deutlich nachweisbar.

In derselben Weise treten bald auch die beiden Pedalganglien mit einander durch eine Commissur in Verbindung.

Die weitere Entwicklung des Nervensystems besteht zunächst in einer schnellen Grössenzunahme der einzelnen Ganglienpaare und dem Auftreten der dieselben verbindenden, bekanntlich jederseits in der Dreizahl vorhandenen Commissuren.

Es ist äusserst schwierig, die Entstehung dieser Commissuren zu verfolgen. Meine Beobachtungen machen es wahrscheinlich, dass sie in ihrer ersten Anlage durch lockere Stränge von nervösen Elementen gebildet werden, die aus jedem einzelnen Ganglion hervorwuchern um mit dem, aus dem entsprechenden anderen Ganglion hervorgehenden Zellstrang zusammenzutreffen und zu verschmelzen.

---

Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Unioniden abweichende Angaben. In seinem vorläufigen Bericht über die Ergebnisse seiner Untersuchungen äusserte sich Schierholz folgendermassen:

„Die erste Anlage der Gehörbläschen wird auf einem sehr frühen Stadium, wenn der Keim zu rotiren beginnt, als kleine, in der Nähe der Vorderflügel, aber aussen gelegene Zellen sichtbar.“ Ich widerlegte diese Angabe durch den Nachweis, dass die Gehörbläschen während der parasitischen Lebensperiode als epitheliale Einstülpungen an den Seiten des Fusses entstehen, welchen Nachweis Schierholz nicht anerkennen will, da er in seiner letzten ausführlichen Publication bei seiner alten Ansicht verharret. Nach Schierholz sind die Gehörbläschen (Ueber Entwicklung der Unioniden. Denkschr. der kais. Akad. d. Wiss. Bd. LV Wien 1888 pag. 32) „bei Anodonta wahrscheinlich, bei Unio aber sicher im Embryo angelegt“. Ueber die erste Anlage der Organe weiss Schierholz zwar nur Vermuthungen auszusprechen; er erwähnt, dass „beim reifen Embryo mitten in den vorderen Grubenwülsten eine grosse, helle Zelle bemerkbar ist, in deren Mitte oft ein kleiner, sehr heller runder Körper vorhanden war, von welchem sich vielleicht das Gehörbläschen ableitet.“ Diese Angabe steht zu allem, was bisher über die Entwicklung der Gehörorgane der Mollusken bekannt geworden, in schärfstem Gegensatz und ich kann dieselbe nur durch Wiederholung meiner schon früher geäusserten Worte. (Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. für Nat. Gesch. Jhrg. LI, Bd. I, pag. 218) beantworten: „Welches die wahre Bedeutung dieser Zellen, über deren späteres Schicksal Schierholz auch in seiner ausführlichen Arbeit nichts weiteres auszusagen vermag, als dass sie in den Fusswulst hineinrücken, an dessen Innenfläche sie nur schwer zu sehen seien, sein mag, entzieht sich meiner Beurtheilung, da ihr Auftreten nicht in die von mir untersuchte Entwicklungsperiode fällt, im reifen Embryo aber nichts zu finden ist, was mit den in Frage stehenden Zellen zu identificiren wäre; zu den Gehörbläschen aber stehen sie bestimmt in gar keiner Beziehung.“

Auf diesem Entwicklungsstadium, auf das wir später noch zurückkommen werden, ist also das Nervensystem in seinen wesentlichsten, den späteren Schlundring bildenden Bestandtheilen schon vorhanden, in Gestalt von drei Ganglienpaaren. Erst später treten die Buccalganglien und die kleinen im Kopfe gelegenen Centren, die Ganglien der Tentakel und des Semper'schen Organes auf; ihre Entstehung wird weiter unten besprochen werden.

Was nun in erster Linie beim Vergleich dieses embryonalen Nervensystems mit dem der ausgebildeten Schnecke auffällt, ist der Umstand, dass die einzelnen Bestandtheile des Centralnervensystems, die verschiedenen Ganglien, bei der erwachsenen Schnecke — abgesehen von ihrem viel complicirteren Bau — scheinbar eine ganz andere Lage zu einander einnehmen, zum Theil mit einander verschmolzen sind oder sich doch berühren und so als einheitliche Masse den vordersten Abschnitt des Darmtractus umgeben, also sämmtlich am vorderen Körperende gelegen sind, während im Embryo die einzelnen Ganglienpaare ganz verschiedenen, weit von einander entlegenen Körperregionen eingelagert sind. Es scheinen also im Verlauf der weiteren Entwicklung bedeutende Veränderungen in der Lagerung der Ganglien einzutreten, es scheinen die Pedal- und in noch höherem Grade die Visceralganglien nach vorn zu rücken, sich den Cerebralganglien zu nähern.

Die Untersuchung ergibt, dass ein solches actives Vordringen der Ganglien, das übrigens ganz unverständlich wäre, nicht stattfindet — die Erklärung für die scheinbare Verlagerung der Ganglien dürfte die folgende sein: die einzelnen Ganglien bleiben, nachdem sie von der Körperoberfläche losgelöst, gleichsam an Ort und Stelle in lockeres embryonales Bindegewebe eingebettet liegen ohne ihre Lage zu ändern; nur ihre allmälige Grössenzunahme ist es, was sie einander nähert.

Ich habe durch directe Messung mich von der Richtigkeit dieser Auffassung zu überzeugen versucht und habe meine Auffassung bestätigt gefunden. So betrug die Entfernung der eben vom äussern Epithel getrennten Cerebralganglien von der ersten Anlage der Visceralganglien ebenso viel, wie die Entfernung der genannten Ganglien von einander in einem bedeutend älteren Embryo, bei dem schon ein vollständiger Schlundring gebildet war, wenn ich bei dieser Messung die Mittelpunkte der Ganglien mit einander verband und danach die Entfernung beurtheilte — ein Verfahren, das berechtigt erscheint, da die einzelnen Ganglien, wenigstens in der ersten Periode ihrer Entwicklung, nach meinen Beobachtungen gleichmässig nach allen Richtungen hin auswachsen.

Sind die einzelnen Ganglienpaare in ihrem Wachsthum bedeutend vorgeschritten und unter einander durch Commissuren verbunden, so bilden sie nun ein einheitliches Organsystem, welches ganz unabhängig von der weiteren Ausgestaltung und in verschiedenen Körperregionen in Folge ungleichen Wachsthums verschiedenen Ausdehnung der äusseren Körpercontouren sich weiter ausbildet. Alle Ganglien nehmen fortwährend an Grösse zu während die sie verbindenden Commissuren nicht in entsprechendem Grade an Ausdehnung gewinnen, wodurch eine stetig fortschreitende Annäherung der Ganglien bis — bei immer

weiterer Massenzunahme derselben — zu schliesslicher Berührung mit einander zu Stande kommen muss, während gleichzeitig die Entfernung der einzelnen Ganglien von ihrem Entstehungsorte, der schnell nach allen Richtungen auswachsenden Körperoberfläche wächst.

Aber nicht nur im Lagerungsverhältniss der Ganglien zur Körperoberfläche treten allmählig Veränderungen ein, auch in den topographischen Beziehungen der nervösen Centren zu den anderen inneren Organen machen sich in Folge des in verschiedenen Körperregionen und bei den einzelnen Organen verschieden energischen Wachsthum bald bedeutende Veränderungen bemerkbar, wie dieses besonders an der in verschiedenen alten Embryonen wechselnden Lage der Cerebralganglien gut zu verfolgen ist. Nachdem die Cerebralganglien sich vom Epithel der Sinnesplatten gelöst, liegen sie ganz am vordersten Körperende zu beiden Seiten der weiten Mundöffnung, durch die über dieser hinziehende breite Cerebralcommissur mit einander verbunden. In beträchtlicher Entfernung hinter den Cerebralganglien finden wir als ventrale Ausstülpung des Vorderarmes die Anlage der Radulascheide. Während nun die Cerebralganglien allmählig an Masse zunehmen, wächst der vorderste Körperabschnitt des Embryo schnell zum Kopfe aus, wobei die durch ihre Commissur verbundenen oberen Schlundganglien allmählig am Darmtractus — der unter ihnen nach vorn wächst — entlang nach hinten rücken, bis sie, entsprechend den Verhältnissen bei der ausgewachsenen Schnecke, endlich hinter die Einmündung der Radulascheide in den Vorderdarm gelangen.

Kehren wir jetzt zur Betrachtung der einzelnen Ganglienpaare und deren weiterer Ausbildung zurück.

### Die Cerebralganglien.

Wie schon erwähnt, entstehen die oberen Schlund- oder Cerebralganglien nicht als einheitliche Gebilde, sondern durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Anlagen. Den zuerst erscheinenden Bestandtheil eines jeden der beiden späteren Cerebralganglien sahen wir als solide Wucherung des Epithels der Sinnesplatten auftreten und sich allmählig von diesen ablösen; auf weiter vorgerückter Entwicklungsstufe fanden wir dann die beiden Ganglienanlagen als eiförmige, durch die breite Cerebralcommissur mit einander verbundene Massen im vordersten Körperabschnitt. Während der Ablösung der Ganglienanlagen vom Epithel der Sinnesplatten entwickelten sich aus diesen die Tentakel, die Mundlappen und das Semper'sche Organ.

Wenn nun der obere, das Auge tragende Fühler schon als rundliche, knopfförmige Masse deutlich ausgebildet ist — während das zweite Tentakelpaar und die Mundlappen erst als stumpfe Höcker erscheinen — bemerkt man an seinem unteren Rande eine seichte, grubchenförmige Einsenkung des Epithels, die sich schnell vertieft und dann am conservirten Embryo bei auffällender Beleuchtung schon bei oberflächlicher Betrachtung als scharf umschriebene, kreisförmige Oeffnung auffällt.

Querschnitte durch den Embryo auf diesem Entwicklungsstadium zeigen das Epithel der Sinnesplatten jederseits am unteren Rande des ersten Tentakels als tiefes, schräg nach oben gerichtetes Säckchen eingestülpt. Die Wandungen der Follikel bestehen aus den dichtgedrängten, schlanken Zellen des Sinnesplattenepithels.

Während die Einstülpungen sich immer mehr vertiefen, beginnt eine äusserst lebhaft Wucherung der epithelialen Elemente ihrer Wandungen in dem den Cerebralganglien zugewandten Abschnitt und bald berühren die „Cerebraltuben“ — denn diese Gebilde haben wir vor uns — mit ihren kolbenförmig verdickten Enden die oberen Schlundganglien. Diese letzteren haben unterdessen an Grösse bedeutend gewonnen und ihre Substanz ist schon deutlich in die beiden charakteristischen Bestandtheile, die centrale Fasermasse und die diese umhüllende Schicht von Ganglienzellen geschieden.

Noch sind die Ganglien nicht durch eine wohlausgebildete Bindegewebskapsel von dem umgebenden Gewebe, das aus spindelförmigen und verästelten embryonalen Zellen besteht, abgesondert; es treten daher die aus epithelialen Elementen zusammengesetzten Wandungen der Cerebraltuben direct an das zellige Statum der oberen Schlundganglien und verschmelzen mit diesem. Die in den Fig. 2 und 5, 22 und 23 abgebildeten Schnitte illustriren in klarer Weise diese Vorgänge.

Die weitere Entwicklung der Cerebraltuben besteht zunächst in einer fortwährenden Massenzunahme ihres cerebralen Abschnittes während ihr peripheres Ende allmählig vom Epithel der Sinnesplatten sich abzulösen beginnt, mit welchem Vorgang ein allmählicher, peripher beginnender Verschluss des Lumens der Tuben Hand in Hand geht. Querschnitte durch Embryonen im entsprechenden Entwicklungsstadium lassen dem entsprechend an jedem Cerebralganglion einen grossen, leicht prominirenden Abschnitt erkennen, der in einen nach unten und vorn gerichteten zapfenförmigen Fortsatz ausläuft.

Im Innern des embryonalen „Lobus accessorius“ — so können wir jetzt den cerebralen Theil der Tuben bezeichnen — ist noch deutlich eine Höhlung nachweisbar, die sich eine Strecke weit in den stielartigen Fortsatz hineinzieht; bald darauf aber obliterirt diese Höhlung vollständig.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung wird der stielartige Fortsatz der Lobi accessorii von deren anwachsender Masse gleichsam aufgesogen, er schrumpft zusehens ein bis er zuletzt nur noch als stumpfer, kleiner Höcker am vorderen Theil der ausgebildeten Ganglien nachweisbar ist, als welchen wir ihn bei Besprechung der Anatomie des ausgebildeten Nervensystems kennen lernten. Es ist also aus den Cerebraltuben ein Bestandtheil der oberen Schlundganglien geworden: der Lobus accessorius.

Während in dieser Weise die Lobi accessorii sich entwickeln, hat der übrige, an Masse überwiegende Theil der Cerebralganglien allmählig seine volle Ausbildung erlangt. Aus dem hinteren Abschnitt jedes Ganglion sind schon frühzeitig die Cerebro-

pedal- und Cerebrovisceralcommissur hervorgewuchert und an den Austrittstellen derselben hat sich die Oberfläche der Ganglien in rundlichen Höckern vorgewölbt. Die bisher unregelmässigen Contouren der Ganglien treten schärfer aus dem umgebenden embryonalen Bindegewebe hervor und es hat in den Ganglien die histologische Differenzirung der zelligen Elemente begonnen.

Auffallend ist es, wie spät erst die histologische Differenzirung nicht nur in den Cerebral- sondern in allen Ganglien zum Abschluss kommt. Fast zum Ausschlüpfen reife Embryonen zeigen in ihren Ganglien erst ganz vereinzelt grössere Zellen; die Masse der die Fasersubstanz umgebenden Gewebeschicht besteht noch aus den embryonalen, dichtgedrängten kleinen Nervenzellen. Ja selbst bei jungen Exemplaren von *Limax*, die schon seit Tagen die Eihüllen verlassen und schon in fast jeder Hinsicht den Bau der ausgebildeten Schnecke zeigten, fand ich noch denselben embryonalen Charakter der Ganglien, die in ihren äusseren Contouren und der gegenseitigen Lagerung doch schon vollkommen entwickelt waren.

In den Fig. 22 und 23 ist die Einstülpung der Cerebraltuben, deren Ablösung vom Epithel der Sinnesplatten und schliessliche Verschmelzung mit dem zuerst angelegten Theile der Cerebralganglien dargestellt. Wie auf Fig. 23 ersichtlich, liegen die *Lobi accessorii* — in deren Innerem noch der Rest der Tubenhöhlung sichtbar ist — an der unteren, lateralen Fläche der Ganglien; im Verlauf der weiteren Entwicklung aber tritt bald eine bedeutende Verlagerung ein. Die *Lobi accessorii* rücken scheinbar an den Ganglien hinauf und zugleich nach vorn, was wohl auf das in den verschiedenen Theilen der Ganglien ungleiche Wachsthum zurückzuführen sein dürfte.

In den Fig. 26 bis 28, die einer Querschnittserie durch einen älteren Embryo, in dem die einzelnen Ganglienpaare schon zum Schlundring vereinigt worden, entnommen sind, lassen sich in übersichtlicher Weise die topographischen Beziehungen der *Lobi accessorii* zu der Hauptmasse der Cerebralganglien und zugleich das Lagerungsverhältniss dieser letzteren zu den anderen Ganglienpaaren verfolgen (vergl. Tafelerkl.).

Vergleichen wir nun mit dem hier Mitgetheilten die wichtigen Ergebnisse der schon erwähnten Untersuchungen der Herren *Sarasin*<sup>1)</sup>. Die genannten Autoren untersuchten eine Reihe verschieden alter Embryonen der tropischen *Helix Waltoni* und machen unter anderem höchst interessante Angaben über die Entstehung der oberen Schlundganglien. Dieselben entwickeln sich in ihrer ersten Anlage als epitheliale Wucherungen aus dem Epithel der Sinnesplatten, aus denen bald darauf die Tentakel hervorgehn. In einer „pfannenförmigen Einsenkung der Sinnesplatte“ treten dann „zwei übereinander liegende runde Oeffnungen auf. Diese führen, wie Querschnitte durch den Embryo zeigen, jederseits in zwei tiefe Blindsäcke, von denen der obere den unteren an Grösse bedeutend übertrifft“ — diese Blindsäcke werden als Cerebraltuben bezeichnet.

---

1) P. und F. *Sarasin*, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. I. Heft 2: Aus der Entwicklungsgeschichte der *Helix Waltoni* Reeve.

„Wir haben also“ heisst es weiter „eine doppelte Einstülpung des Epithels der Sinnesplatten vor uns“.

Bei Untersuchung älterer Embryonen finden dann die Autoren „am Gehirn eine rundliche Partie, die durch ihre dichtgedrängt stehenden kleinen und stark sich färbenden Kerne als ein besonderer Hirnthheil sich charakterisiert. Wir wollen ihn gleich als Lobus accessorius bezeichnen. Derselbe liegt vorne und seitlich am Gehirn.“

In diesem Lobus accessorius nun lassen sich z w e i über einander gelegene Hohlräume nachweisen, von denen der eine einen feinen Ausführungsgang besitzt, durch welchen „er mit der Aussenwelt in Verbindung tritt.“ Für die Herren Sarasin „kann kein Zweifel bestehen, dass die beiden Höhlungen im Lobus accessorius nichts anderes sind als die Blindsäcke der zwei Cerebraltuben, welche sich halbmondförmig um eine, wie wir denken, von ihren Wandungen aus durch Wucherungen gelieferte Ganglienmasse gelegt haben.“ Das „spärliche Material“ erlaubte es den Autoren nicht, die Frage zu entscheiden, wann und ob überhaupt die beiden Hirnhöhlen und der Ausführungsgang der einen obliteriren; ebenso vermögen sie nicht den Umstand zu erklären, dass bei älteren Embryonen nur die eine Hirnhöhle mit der Aussenwelt communicirt.

Die Sarasin'schen Untersuchungen haben also hinsichtlich der Entwicklung der Lobi accessorii zu Resultaten geführt, die in erheblichem Grade von den meinigen abweichen; während ich für *Limax* den sicheren Nachweis führen konnte, dass das Organ jederseits aus einer einzigen einheitlichen Anlage hervorgeht, sollen bei *Helix Waltoni* jederseits zwei Cerebraltuben auftreten und gemeinsam den späteren Lobus bilden.

Bei im System einander so nahe stehenden Formen ist eine derartige Verschiedenheit in der Entwicklung eines Organes auffallend und daher der Gedanke nahe gelegt, dass vielleicht in einem Beobachtungsfehler der Widerspruch in den Angaben begründet.

Meine Angaben basiren auf der Untersuchung einer grossen Zahl von Embryonen der verschiedensten Altersstufen, an denen ich die Entwicklung des in Frage stehenden Gehirnthheiles durch alle Stadien verfolgen konnte — den Herren Sarasin hat nach ihrer eigenen Aussage nur „spärliches Material“ vorgelegen, nur einzelne Stadien wurden, wie aus der ganzen Ausführung hervorgeht, untersucht.

Eine Beobachtung, die ich an meinem reichen Material gemacht, dürfte vielleicht zur Klärung der Frage beitragen. Wie ich schon ausführte, ist an den *Limax*-Embryonen die Mündung der Cerebraltuben jederseits als scharf umgrenzte, kreisförmige Oeffnung erkennbar. Unter den zahlreichen von mir untersuchten Embryonen — es lagen mir über 100 Exemplare aus der betreffenden Entwicklungsperiode vor — fand ich in zwei Fällen eine auffällige Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten: die Tubenmündung hatte die Gestalt eines Hufeisens. Wie die genaue Untersuchung ergab, beruhte dieses auf einer Faltenbildung an der Mündung der Einstülpung.

Nehmen wir nun an, dass diese kleine Falte sich bei einem anderen Embryo stärker entwickelnd die äussere Tubenmündung in zwei über einander liegende Oeffnungen theilt und zugleich tiefer ins Innere der Tube hineinreicht, so kann sehr wohl die blos

äusserliche Betrachtung des Embryo zur Annahme zweier Tuben führen, ja auch die Anwendung der Schnittmethode, wenn die Schnittrichtung eine ungünstige und die einzelnen Schnitte zugleich zu dick waren, dasselbe Resultat, eine Täuschung ergeben. Wie in der Sarasin'schen Arbeit angegeben wird, ist bei älteren Embryonen der *Helix Waltoni* der einzige Ausführungsgang der Cerebraltuben lang und von „manchmal gewundenem Laufe“, welcher Umstand die Möglichkeit einer Täuschung bei Untersuchung von Schnitten noch bedeutend erhöht. Ein sicherer Entscheid in der Frage ist zunächst natürlich nicht möglich und es ist nicht meine Absicht, den Angaben der genannten beiden Autoren Gewalt anthun zu wollen. Sollten die Sarasin'schen Beobachtungen dem thatsächlichen Verhalten entsprechen, so haben wir vielleicht in dem Auftreten von zwei Cerebraltuben jederseits bei der tropischen Form eine Complication der bei *Limax* einfachen Verhältnisse zu sehn, oder es ist das Umgekehrte der Fall: die einfachen Cerebraltuben unserer einheimischen Form sind durch Verschmelzung von ursprünglich d. h. bei ihren Vorfahren in der Zweizahl vorhandenen Gebilden entstanden.

Vergleichen wir nun mit der hier von mir für *Limax* und in der Sarasin'schen Abhandlung für *Helix* gegebenen Darstellung von der Entwicklung der Cerebralganglien die verschiedenen, einander so sehr widersprechenden, im ersten Abschnitt dieser Studie in Kürze wiedergegebenen Angaben der früheren Autoren, so wirft die Thatsache, dass die oberen Schlundganglien durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Anlagen entstehen, ein unerwartetes, alle Widersprüche beseitigendes Licht auf die ältere Literatur. Den Worten der Herren Sarasin ist daher in vollem Maasse beizupflichten: „diejenigen Autoren, welche das Gehirn durch Proliferation des Ectoderm entstehen sahen, untersuchten frühe Stadien, wo von den Sinnesplatten her Zellmaterial geliefert wurde; sie übersahen aber, dass noch später durch Einstülpungen der Sinnesplatten weitere Partien dem Gehirne zugeführt werden. Die anderen Autoren hinwiederum, welche das ganze Gehirn aus zwei Einstülpungen hervorgehen lassen, dürften zu späte Stadien vor sich gehabt haben, wo bereits die eigentlichen Cerebralganglien angelegt waren und die beiden Cerebraltuben nach innen wucherten, um ihrerseits einen Theil des Gehirns zu liefern“.

Es würde zu weit führen — und auch nicht in jedem Falle möglich sein — diesen Nachweis überall zu liefern und ich beschränke mich daher auf ein Beispiel: Fol lässt bei den Landpulmonaten die oberen Schlundganglien durch Einstülpungen entstehen, bei den Süßwasserpulmonaten durch solide Wucherungen des Epithels der Sinnesplatten — ein Widerspruch, der bei einander so nahe stehenden Formen höchst auffallend ist.

Was die Landpulmonaten betrifft, so ist es nun aber zweifellos, dass Fol die erste Anlage der betreffenden Ganglien in einem zu späten Stadium des embryonalen Lebens suchte und daher nur die Cerebraltuben fand, denn er lässt die Cerebralganglien sich erst nach den Tentakeln bilden, übersah also die solide Epithelwucherung der Sinnesplatten, die, wie ich oben nachwies, schon auftritt, wenn der das Auge tragende Tentakel eben erst als kaum merkliche Vorwölbung angelegt ist. Bei den Süßwasserpulmonaten dagegen

fand Fol in der That die allererste Anlage der oberen Schlundganglien, beobachtete aber nicht mehr das Auftreten der Cerebraltuben.

Diese Deutung der Fol'schen Angaben wird noch gestützt, wenn wir die Mittheilungen Rabl's heranziehen. Rabl lässt in seiner Ontogenie der Süßwasserpulmonaten die Cerebralganglien aus Einstülpungen, in seiner Entwicklungsgeschichte von Planorbis dieselben Organe aber wieder aus soliden epithelialen Wucherungen hervorgehen; die Art der Darstellung seiner Befunde berechtigt in beiden Fällen durchaus nicht zur Annahme eines Beobachtungsfehlers — der in ihnen enthaltene Widerspruch ist nur in oben geäußertem Sinne zu erklären.

Wie die oben gegebene Literaturübersicht zeigt, sind die Cerebraltuben bei Formen aus den verschiedensten Gruppen der Mollusken nachgewiesen, denn unzweifelhaft haben wir in den Gehirneinstülpungen der Pteropoden (Fol) und den „tubes sincipitiaux“ der Scaphopoden (Kowalewsky) die nämlichen Gebilde vor uns, die wir als Cerebraltuben bei den Pulmonaten kennen lernten, die Salensky für Vermetus beschrieb.

Die Thatsache der jedenfalls weiten Verbreitung der fraglichen Organe im Stamme der Mollusken, die Art ihrer Anlage, ihre spätere Verschmelzung mit dem Gehirn und schliessliche Umwandlung zu einem Bestandtheile desselben, legen den Gedanken nahe, dass wir es mit altererbten, daher phylogenetisch wichtigen Gebilden zu thun haben und wir finden auch in der Sarasin'schen Abhandlung diesen Gedanken ausgesprochen: die Cerebraltuben der Mollusken werden verglichen mit den verschiedenen, als Kopfgruben oder Nackenorgane bei vielen Anneliden beschriebenen Gebilden, mit den Kopfgruben der Nemertinen, den Geruchsorganen von Lopadorhynchus<sup>1)</sup>.

Zweifellos haben wir in den Cerebraltuben der Mollusken den erwähnten Organen der genannten Thierformen analoge — analoge, nicht homologe — Bildungen zu sehen, zweifelhaft aber bleibt es, welchen Functionen die aus ihnen hervorgehenden Lobi accessorii unserer heutigen Mollusken dienen.

Dass wir in den fraglichen Gebilden Organe nervöser Natur<sup>2)</sup> zu sehen haben, ist durch das über ihre Entwicklung Mitgetheilte festgestellt und ich habe daher die Lobi accessorii als Theile der oberen Schlundganglien bezeichnet.

Wie ich in den einleitenden Bemerkungen über das Nervensystem von *Limax agrestis* erwähnte, ist aber Böhmig, dem allerdings die Entwicklung der betreffenden Hirntheile noch unbekannt war, der daher seine Anschauungen über deren morphologische

---

1) vergl. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. 44.

2) Auch Lacaze Duthiers und vor ihm Walter (Microscop. Studien über das Centralnervensystem wirbellos. Thiere 1863) gelangten zu dieser Anschauung; ja, Walter glaubt sogar in den Lobi accessorii die Centren für die Seh- und Gehörnerven annehmen zu dürfen. Es ist mir nicht gelungen, einen Nerv zu finden, der aus dem fraglichen Gehirntheil entspringt und vielleicht Aufschluss über dessen functionelle Bedeutung geben könnte; es dürfte die Frage wohl am ehesten auf experimentellem Wege gelöst werden

und physiologische Bedeutung nur durch histologische Untersuchung der ausgebildeten Organe gewinnen konnte, zur Ueberzeugung gelangt, dass die Lobi accessorii Gebilde nicht nervöser Natur seien.

Nach Böhmg's Ansicht besteht bei *Limnaeus* der Lobus accessorius „durchaus nicht aus Ganglienkugeln, sondern aus vielkernigen Zellen“ . . . und zwar schwankt „die Anzahl der Kerne in einer Zelle zwischen drei und einigen zwanzig.“ Die einzelnen Zellen sollen durch feine Streifen von Intercellularsubstanz von einander geschieden, das ganze Gebilde von dem Cerebralganglion „scharf abgesetzt und durch einen feinen Bindegewebszug getrennt sein.“ Ich habe die fraglichen Organe bei *Limax* nicht nur auf allen Stadien ihrer Entwicklung sondern auch im vollkommen ausgebildeten Zustande untersucht und bin zu dem Resultate gelangt, dass auch die durch Untersuchung des entwickelten Organes gewonnenen Ergebnisse in demselben nur einen integrierenden Bestandtheil der oberen Schlundganglien erkennen lassen.

In Fig. 11 ist ein Querschnitt durch das linke Cerebralganglion von *Limax agrestis* abgebildet. Bei Lacc sehen wir den aus kleinen, dicht an einander gelagerten, intensiv gefärbten Elementen bestehenden Lobus accessorius, der eine rundliche Masse von Fasersubstanz umgibt, die keineswegs durch Bindegewebszüge von der Masse des Cerebralganglion getrennt ist, sondern im Gegentheil durch starke Faserzüge mit ihr in directer Verbindung steht. Selbst bei Anwendung der stärksten mir zu Gebote stehenden Vergrößerungen vermochte ich die von Böhmg beschriebenen vielkernigen Zellen in der Masse der Lobi accessorii nicht zu unterscheiden. Der ganze fragliche Gehirntheil macht den Eindruck eines auf embryonaler Entwicklungsstufe stehen gebliebenen Ganglion.

### Die Tentakelganglien.

Von den Cerebralganglien treten bekanntlich starke Nervenstämme in die am Kopfe gelegenen Sinnesorgane, die beiden Tentakel, die Mundlappen und das *Semper'sche* Organ <sup>1)</sup>.

Ein jeder dieser Nerven schwillt an seinem peripheren Ende zu einem starken Kolben von Fasersubstanz an, der von einem dichten Stratum von Ganglienzellen umkleidet wird — endet also in einem Ganglion.

Ueber die Entwicklung dieser Ganglien macht *Sarasin* in seiner unten genannten Arbeit eine kurze Bemerkung. *Sarasin* fand an einem *Ancylus*-Embryo die beiden Fühlerganglien den Cerebralganglien noch enge anliegend und das linke Fühlerganglion an einer Stelle noch mit dem Epithel in Verbindung stehend, während am rechten keine solche Verbindung mehr sichtbar war. Diese Verbindung deutet auf eine

---

1) In Betreff dieser Organe verweise ich auf die Untersuchungen *Flemming's*: Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken (*Archiv für microsc. Anatomie* VI.) und die neuere Abhandlung *Sarasin's*: Ueber drei Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gastropoden (Arbeit aus dem zool. zootom. Inst. Würzburg VI. 1883).

Entstehung des Ganglions aus der Sinnesplatte.“ In der That nehmen alle kleinen Ganglien des Kopfes ihre Entstehung aus dem Epithel der Sinnesplatten und zwar vollständig unabhängig von den Cerebralganglien, einige Zeit nach der Loslösung dieser letzteren vom Ectoderm.

Wie schon erwähnt, entwickelt sich aus der Anlage des ersten Tentakels als epitheliale Einstülpung das Auge. Bald nach Abschnürung der Augenblasen wölbten sich auch das zweite Tentakelpaar und die Mundlappen aus den Sinnesplatten nach aussen vor und nun beginnt eine äusserst lebhaft wuchernde Epithelbildung dieser Gebilde. In starken, unregelmässigen Massen wuchern die ectodermalen Elemente nach innen. Diese Zellmassen, die auch in den später auftretenden Falten des Semper'schen Organes nachweisbar sind, bilden die erste Anlage der Ganglien.

Zunächst bestehen die Ganglienanlagen aus dichtgedrängten ectodermalen Zellen; bald aber tritt im Innern dieser Massen Fasersubstanz auf, während die Zellen sich in mehrfacher Schicht um dieselbe anordnen. In Fig. 1 ist ein Querschnitt durch das vordere Körperende eines Embryo abgebildet; der erste Tentakel, dessen Ganglien in ihrer ganzen Entwicklung am leichtesten zu verfolgen sind, ist getroffen. Wir sehen die Augenblase vollkommen umschlossen von den Massen des wuchernden Epithels, welche fast bis an das embryonale Cerebralganglion vorgedrungen sind. Aus den oberen Schlundganglion wuchern unterdessen unregelmässige Zellmassen hervor, die bald mit den vom Epithel der Sinnesplatten gelieferten Ganglienanlagen in Verbindung treten.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung werden dann die Ganglienanlagen von den schnell auswachsenden Tentakeln gleichsam emporgetragen, die sie mit den oberen Schlundganglien verbindenden Zellmassen aber differenzieren sich während dessen zu den Seh- und Tentakelnerven.

### **Die Pedalganglien.**

Wir fanden die Pedalganglien auf dem zuletzt beschriebenen Entwicklungsstadium als kleine, rundliche, durch eine Commissur verbundene Zellanhäufungen im Innern des Fusses in lockeres embryonales Bindegewebe eingebettet, in ihrer Nähe die Gehörbläschen (vergl. Fig. 20.).

Die weitere Entwicklung der Ganglien besteht zunächst in einer stetigen Massenzunahme, wodurch sie, wie schon ausgeführt, den gleichfalls anwachsenden Massen der Cerebral- und Visceralganglien immer mehr genähert werden bis sie, durch die bekannten Commissurenpaare mit jenen verbunden, ein Bestandtheil des Schlundringes geworden sind.

Während des Anwachsens der Ganglien bleibt deren ursprüngliche rundliche Gestalt längere Zeit erhalten. Dann aber tritt eine Gestaltveränderung ein: von jedem Ganglion geht eine starke, nach hinten gerichtete, sich allmähig verjüngende Zellwucherung aus, wodurch die Ganglien Keulengestalt annehmen. Zugleich sind die beiden Ganglien in Folge der stetigen Grössenzunahme in ihrem vorderen Abschnitt einander bis zur Berührung genähert. In Fig. 14 ist ein Theil eines Längsschnittes durch einen Embryo

im betreffenden Entwicklungsstadium dargestellt; das linke Pedalganglion mit der nach hinten gerichteten mächtigen Wucherung ist in ganzer Ausdehnung getroffen.

Wie ich schon erwähnte, sind die beiden Pedalganglien durch zwei Commissuren, eine vordere und hintere mit einander verbunden. Die zweite, hintere, schwächer entwickelte Commissur tritt auf nachdem die Ganglien in Folge des fortwährenden Wachstums in ganzer Längsausdehnung einander fast bis zur Berührung genähert sind und nur noch am hinteren, spitz zulaufenden Ende als zwei lockere, im Gewebe des Fusses sich verlierende Stränge auseinander weichen. Aus diesen Zellsträngen gehen im Verlauf der weiteren Entwicklung die starken Pedalnerven hervor <sup>1)</sup>.

Die beiden so durch zwei Commissuren verbundenen Ganglien gewinnen immer mehr an Masse, wodurch sie einander stetig genähert werden, bis sie schliesslich in ganzer Länge einander dicht anliegen (vergl. Fig. 15 und 16, 18 und 19).

Ein jedes Ganglion ist auf diesem Stadium von etwa birnförmiger Gestalt und zeigt auf dem Querschnitt die central gelegene, von einer starken Schicht von Ganglienzellen umgebene Fasermasse. Im Wesentlichen finden wir also schon die für die Pedalganglien der erwachsenen Schnecke charakteristischen Verhältnisse; die weitere Entwicklung besteht, wie auch bei allen anderen Ganglien, hauptsächlich in der histologischen Differenzirung, der Anordnung der Fasermasse zu gesonderten, in bestimmter Richtung verlaufenden Zügen.

Ich habe an dieser Stelle noch auf die schon kurz erwähnte Anschauung Böhmig's über die Entstehung der Pedalganglien einzugehn. Böhmig ist durch seine Untersuchungen an *Helix pomatia* zur Ansicht geführt worden, dass „die Pedalganglien durch eine Verschmelzung zweier Ganglien entstanden, dass also überhaupt vier Pedalganglien vorhanden sind“, eine Ansicht, die sich auf folgende Thatsachen stützt: „Die Andeutung einer Trennung (nämlich eines jeden Pedalganglion) durch constante eindringende Bindegewebszapfen, die sowohl am unteren wie am oberen Pol eine Spaltung veranlassen“ — „das Vorhandensein zweier Quercommissuren, von denen die eine längere besonders die äusseren Partien verbindet, während die andere den Connex zwischen den inneren herstellt“ — „die Existenz wohl ausgebildeter schräger Faserbündel, die von dem äussern Theil der Punktsubstanz nach dem innern laufen“.

Die Ontogenie widerspricht nun entschieden der Anschauung Böhmig's. Bei allen Gastropoden, ja bei allen Mollusken, bei denen die Entwicklung der Pedalganglien überhaupt verfolgt wurde, legen sich dieselben als ein Paar einheitlicher Gebilde an, eine Andeutung dafür, dass ursprünglich vier Ganglien, also zwei Paare vorhanden waren, ist nirgends gefunden. Wie ich hier für *Limax* nachgewiesen, ist das Auftreten der zweiten,

---

1) Es sind dieses die einzigen Nervenstämmе, deren Entstehung aus Zellsträngen, die aus den Ganglien hervorzuwuchern, deutlich zu verfolgen war. Alle übrigen Nerven, die zweifellos in ganz derselben Weise sich entwickeln, konnte ich immer erst nachweisen, wenn ihre Ausbildung schon verhältnissmässig weit vorgeschritten war.

hinteren Commissur eine secundäre Erscheinung und für eine solche hatte ich auch das Vorhandensein der vorderen und hinteren, an jedem Pedalganglion bei *Helix pomatia* constant zu findenden Einschnitte <sup>1)</sup>. Die Existenz „wohl ausgebildeter schräger Faserbündel“ ist auch in den Pedalganglien von *Limax agrestis* nachweisbar, ist aber wohl gleich den beiden zuerst namhaft gemachten, von B ö h m i g für seine Anschauung angeführten Momenten als Ausdruck einer beginnenden secundären Differenzirung der einheitlichen Pedalganglien in mehrere gesonderte Abschnitte aufzufassen. Es handelt sich also nicht, wie B ö h m i g annimmt, um eine Verschmelzung von zwei Ganglienpaaren zu einem, sondern wohl um den Beginn des gerade entgegengesetzten Processes.

### Die Visceralganglien.

Wie schon erwähnt, entstehen die Visceralganglien als ein Paar solider epithelialer Wucherungen im hinteren Körperabschnitt, die sich vom äusseren Epithel lösen, unter einander durch eine kräftige Commissur in Verbindung treten und dann als einheitliche Masse in lockeres embryonales Bindegewebe eingebettet unter dem Enddarm zu finden sind.

In schon geschilderter Weise nähern sie sich in Folge der schnell fortschreitenden Massenzunahme aller embryonalen Ganglienpaare den Cerebral- und Pedalganglien, treten mit diesen durch die bekannten Commissuren in Zusammenhang und werden so zu einem Bestandtheil des Schlundringes.

Die weitere Entwicklung der beiden Ganglien besteht in einer allmäligen Gestaltänderung und Verlagerung. Der Vergleich der Fig. 15 und 17 lässt diese Vorgänge deutlich verfolgen. In Fig. 15 — man vergl. die Tafelerklärung — liegen die beiden Ganglien in einer Ebene und bilden, durch die starke Visceralcommissur mit einander verbunden, zusammen eine etwa biscuitförmige Masse. In Fig. 17 die einen Flächenschnitt durch die Masse der beiden Visceralganglien einer ausgebildeten Schnecke darstellt, stellen die beiden Ganglien zusammen ein etwa hufeisenförmiges Gebilde dar und liegen nicht mehr in einer Ebene; das rechte Visceralganglion ist mehr dorsal gelagert, daher auf dem dargestellten Schnitte nur die aus dem hinteren Abschnitt dieses rechten Ganglion hervortretenden starken Nervenstämme getroffen sind; erst auf einem der nächstfolgenden Schnitte derselben Serie erscheinen an der mit x bezeichneten Region des linken Ganglion die aus ihm hervorgehenden Nerven.

Aber auch im Bau jedes einzelnen Ganglion sind bedeutende Veränderungen eingetreten. Während im jungen Embryo jedes Visceralganglion einen rundlichen Körper darstellt, sehen wir auf weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstufen die Ganglien allmähig langgestreckte Gestalt annehmen, derart, dass wir nun an jedem ein vorderes und hinteres

---

1) Wie B ö h m i g mit Erstaunen bemerkt, hat v. I h e r i n g in seiner Entwicklungsgeschichte von *Helix pomatia* (Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. IX, 1875) nichts „von einer derartigen Trennung der Pedalganglien erwähnt“. Ich habe mich durch die Präparation mehrerer Exemplare von *Helix pomatia* von der Richtigkeit der Angaben B ö h m i g's überzeugen können.

Ende unterscheiden können. Im hinteren Theile sind die beiden Ganglien durch die Visceralcommissur mit einander verbunden, der vordere aber hat sich durch eine im älteren Embryo nur schwer zu erkennende, am ausgebildeten Nervensystem aber leichter nachweisbare Einschnürung der Ganglienmasse als mehr oder weniger deutlich ausgebildeter kleinerer Abschnitt abgliedert.

Wie ich in der einleitenden Besprechung des entwickelten Nervensystems erwähnte, kann diese Differenzirung noch weiter gehen, da zuweilen an jedem Ganglion drei hinter einander liegende, zwar nur undeutlich gegen einander abgesetzte Theile zu unterscheiden sind; ja, es kann dieser Process auch nur einseitig eintreten und wir finden dann das rechte Visceralganglion aus zwei, das linke aus drei hinter einander liegenden, mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Abschnitten bestehen.

Es gehen also bei *Limax* aus zwei ursprünglich gesondert angelangten Ganglien im Verlauf der weiteren Entwicklung zwei in mehrere hinter einander liegende Abschnitte geschiedene Ganglienmassen hervor.

Wenn ich nun diese entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen und die aus ihnen zu ziehenden Schlüsse erörtere, erscheint es mir nothwendig, in Kürze auf den Bau des Nervensystems der Gastropoden und die durch vergleichend-anatomische Untersuchungen über den morphologischen Werth der einzelnen, dasselbe zusammensetzenden Abschnitte gewonnenen Anschauungen einzugehn.

Bekanntlich wird den Cerebral- und Pedalganglien stets — und dieses mit Recht — die Gruppe der Visceralganglien gegenübergestellt. Während bei der überwiegenden Mehrzahl der bisher untersuchten Gastropoden sich stets je ein Paar Cerebral- und Pedalganglien nachweisen lassen, haben hinsichtlich der Gruppe der Visceralganglien die vergleichenden Untersuchungen eine grosse Mannigfaltigkeit ergeben. Nur bei wenigen Formen finden wir ein Paar Visceralganglien, meist mehrere getrennte Centren, über deren morphologischen Werth die Ansichten der verschiedenen Untersucher keineswegs übereinstimmen und für die noch keineswegs eine einheitliche Nomenclatur geschaffen ist, was zum Theil auf das leider nicht seltene, gewiss nicht fruchtbare Bestreben zurückzuführen ist, für längst bekannte und längst benannte Gebilde bei erneuter Untersuchung derselben neue Benennungen einzuführen. Aber nicht nur über die Bezeichnung und die durch diese ausgedrückte Homologienbestimmung der fraglichen Ganglien, auch über die Zugehörigkeit einiger derselben zur Gruppe der Visceralganglien gehen die Anschauungen der verschiedenen Autoren auseinander.

Es ist nun hier nicht meine Aufgabe, die ausgedehnte Literatur über die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Gastropoden einer Besprechung zu unterziehen, ich habe nur die aus der Entwicklungsgeschichte bekannten Thatsachen zu verwerthen, wobei ich mich darauf beschränken kann, einige wenige vergleichend-anatomische Abhandlungen heranzuziehen.

In seiner schon mehrfach genannten, ausführlichen Arbeit über das Nervensystem von *Helix pomatia* und *Lymnaeus stagnalis* unterscheidet Böhmi g fünf verschiedene, die Gruppe der Visceralganglien bildende Centren: zwei Commissuralganglien, zwei Pallial- oder Visceralganglien und das unpaare Ganglion intestinale. Wie ein Blick auf die vom Autor gegebenen Abbildungen dieser Gangliengruppe bei *Helix pomatia* zeigt, ist die im Text betonte Asymmetrie in der bildlichen Darstellung keineswegs wiedergegeben. In den Fig. 2 und 6 (Taf. I) hat Böhmi g die betreffende Gangliengruppe <sup>1)</sup> dargestellt; sie erscheint deutlichst in zwei Massen, eine rechte und linke getheilt, von denen jede wiederum in einen kleineren lateralen und mehr nach vorn gelagerten und einen grösseren hinteren Abschnitt geschieden ist. Was Böhmi g im Text als Ganglion intestinale und Ganglion palliale oder viscerales sinistrum trennt, — wodurch die Zahl von fünf Ganglien erreicht wird — ist in der Abbildung als vollkommen einheitliche Masse dargestellt. In den Fig. 12 und 13 (Taf. I der Böhmi g'schen Abhandlung), die die betreffende Gangliengruppe von *Lymnaeus stagnalis* wiedergeben, sehen wir allerdings die Visceralganglienmasse aus fünf deutlich von einander gesonderten Centren bestehen. Vergleichen wir nun aber die vier Abbildungen mit einander, so ergibt sich zweifellos, dass bei *Lymnaeus stagnalis* diese Asymmetrie dadurch hervorgerufen ist, dass die linke Ganglienmasse in drei Abschnitte zerfallen ist, welcher Process bei *Helix pomatia* schon im Entstehen angedeutet scheint, denn der hintere Theil der linken Visceralganglienmasse ist stärker entwickelt und zeigt — entsprechend der Lage des Ganglion palliale sinistrum bei *Lymnaeus stagnalis* — eine merklich vorgewölbte Partie. Vergleichen wir nun die Gruppe der Visceralganglien der beiden zuletzt genannten Pulmonaten mit den Visceralganglienmassen von *Limax agrestis*, so finden wir bei dieser Form den Process einer allmählig fortschreitenden Differenzirung der ursprünglich einheitlichen beiden Ganglien zwar schon eingeleitet, jedoch noch nicht so weit fortgeschritten wie bei *Helix pomatia* und in höherem Grade noch bei *Lymnaeus stagnalis*.

Wir haben also bei *Limax agrestis* in dem vorderen kleineren Abschnitt jeder Visceralganglienmasse ein den Commissuralganglien von *Helix* und *Lymnaeus* homologes Gebilde zu sehen, in den hinteren grösseren Abschnitten die den Pallialganglien entsprechenden Theile.

Mit grosser Wahrscheinlichkeit dürfen wir annehmen, dass auch bei denjenigen Pulmonaten, bei denen die Gruppe der Visceralganglien aus mehreren vollkommen getrennten Centren besteht, diese Gangliengruppe sich im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung durch secundäre Differenzirung aus einem einzigen Paar von Ganglien hervor-

1) In den Fig 24 und 25 gebe ich genaue Copien der von Böhmi g mitgetheilten Abbildungen der visceralen Gangliengruppe von *Helix pomatia* und *Lymnaeus stagnalis* (man vergl. die Tafelerklärung).

gebildet hat und in der That spricht eine Beobachtung Rabl's entschieden dafür. Rabl macht in seiner Entwicklungsgeschichte von *Planorbis* 1), bei welcher Form die Gruppe der Visceralganglien wie bei *Lymnaeus* aus fünf vollkommen getrennten Centren zusammengesetzt wird, folgende Mittheilung: „von anderen Gebilden, die aller Wahrscheinlichkeit nach gangliöser Natur sind, bemerkt man zu der Zeit, als die bleibende Niere zum Durchbruche kommt, an jeder Seite des Körpers in der Nähe des Mantelrandes eine, aus einer beträchtlichen Anzahl von Zellen bestehende Masse, von welcher ein Faserstrang nach vorn in der Richtung gegen das obere Schlundganglion zieht, während später auch ein zweiter nach hinten verläuft (Fig. 31 und 32  $\gamma$  und  $\gamma_1$ ). Ueber die Entstehung dieser Gebilde besitze ich keine Beobachtungen“. Diese von Rabl beschriebenen Zellmassen, die ihm „aller Wahrscheinlichkeit nach gangliöser Natur“ zu sein scheinen, sind zweifellos die schon von ihrem Entstehungsorte fortgerückten primären Visceralganglien. Man vergleiche die Fig. 31 A, B und 32 A, B der Rabl'schen Arbeit mit der von mir gegebenen Darstellung von der Entwicklung der Visceralganglien bei *Limax* um meiner Deutung der Rabl'schen Befunde beizustimmen.

Es lässt also die vergleichend-anatomische Betrachtung und die diese stützende ontogenetische Untersuchung bei den Pulmonaten hinsichtlich der Visceralganglien einen allmählig fortschreitenden Differenzirungsprocess erkennen: aus einem Ganglienpaar gehen durch secundäre Theilungsvorgänge eine Reihe gesonderter Centren hervor.

Wenden wir uns nun aber von den Pulmonaten in vergleichender Betrachtung zu den übrigen Gastropoden, so stossen wir auf bedeutende Schwierigkeiten. Wie schon erwähnt, werden nicht nur die einzelnen Centren der visceralen Gangliengruppe bei den Gastropoden von den verschiedenen Autoren verschieden gedeutet und dem entsprechend verschieden benannt, es herrscht auch keineswegs Uebereinstimmung darin, was alles überhaupt zum System der Visceralganglien zu zählen sei. So sieht Spengel in seinen „Pleuralganglien“ — den Commissuralganglien anderer Autoren wie z. B. Böhmig's — nicht Bestandtheile des visceralen Gangliensystems und tritt dadurch in Gegensatz zu anderen Forschern. Wie hier nachgewiesen wurde, liefert die Ontogenie für die Pulmonaten den Nachweis, dass für diese die Anschauung Spengel's nicht Gültigkeit hat, und es entsteht nun die Frage, ob dieselbe nicht für eine andere Gastropodengruppe vielleicht anzuerkennen ist d. h. ob wirklich alle Gebilde, die von den Autoren als einander homolog mit dem Ausdruck Commissural- oder Pleuralganglien bezeichnet werden, in der That homolog sind? Dass dieses nicht der Fall ist, wird durch die Mittheilung Sarasin's erwiesen, dass bei *Bithynia tentaculata* die Pleuralganglien zusammen mit den Cerebralganglien aus dem Epithel der Sinnesplatten hervorgehen, also

---

1) Man vergl. die ausgezeichnete Abbildung vom Nervensystem der genannten Form in der bekannten Abhandlung Lacaze-Duthiers': Du Système nerveux des Mollusques Gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. Arch. de Zool. expér. et gen. I, 1872.

als Theile der oberen Schlundganglien zu betrachten und somit nicht homolog den Commissural- oder Pleuralganglien der Pulmonaten sind.

Wir kommen also zu dem Schlusse, dass die Entwicklungsgeschichte es ist, die den Entscheid zu liefern hat in der Frage nach dem morphologischen Werth <sup>1)</sup> der fraglichen Ganglien.

Es bleibt mir noch die Aufgabe, auf die Beobachtungen Sarasin's über die Entstehung der Visceralganglien bei *Bithynia* ausführlicher einzugehen, da sie die einzigen in der bisherigen Literatur zu findenden bestimmteren Angaben liefern. Nach dem hier von mir Erörterten sollte man erwarten, dass auch bei *Bithynia* die Gruppe der Visceralganglien in erster Anlage als ein Paar von Ganglien erscheint. Die Untersuchungen Sarasin's führten zu anderem Resultat: nachdem die Cerebral- und Pleuralganglien sich vom Epithel der Sinnesplatten gelöst und aus dem Epithel des Fusses die Pedalganglien entstanden, liefert eine starke Ectodermverdickung successive zwei Visceralganglien — das Supra- und Subintestinalganglion — und ein Abdominalganglion. Es liegt kein Grund vor, an der Richtigkeit der Sarasin'schen Beobachtung zu zweifeln und bedarf daher das Ergebniss derselben einer Erklärung, um mit den von mir an *Limax* gewonnenen Beobachtungen in den erwünschten Einklang gebracht zu werden.

Wie schon ausgeführt, sahen wir bei den Pulmonaten den auch ontogenetisch zu verfolgenden Vorgang einer allmäligen secundären Auflösung eines ursprünglich einfachen Visceralganglienpaares in mehrere gesonderte Centren sich entwickeln, wobei die bilaterale Symmetrie der ersten Anlage verloren gehen kann.

Es ist nun sehr wohl denkbar, dass im Vorfahrenstamme der *Bithynia* und der ihr verwandten Formen, bei denen die einzelnen Theile der visceralen Gangliengruppe relativ weit von einander entfernt liegen, der Process der Auflösung des ursprünglichen einen Ganglienpaares im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung allmähig in immer frühere Entwicklungsstufen zurück verlegt wurde, bis derselbe schliesslich schon in der ersten Anlage der betreffenden Gangliengruppe zum Ausdruck gelangte.

Durch die Annahme einer derartigen zeitlichen Verschiebung, einer abgekürzten Entwicklung, dürfte so manche entwicklungsgeschichtliche Thatsache eine befriedigende Erklärung finden.

### **Die Buccalganglien.**

Ueber die Entwicklung der Buccalganglien finden wir in der ganzen Literatur nur eine einzige bestimmte Angabe, die von Sarasin in seiner Ontogenie der *Bithynia*

---

1) Von vielen Autoren wird bei der Deutung der einzelnen Theile des Nervensystems grosses Gewicht gelegt auf die den einzelnen Centren entspringenden Nervenstämmen. Zweifellos verdienen diese Verhältnisse volle Beachtung, doch dürfen die aus ihnen gezogenen Schlüsse nur mit grösster Vorsicht für die Homologienbestimmung der Ganglien verwerthet werden, denn wie die Untersuchung zahlreicher Exemplare ein und derselben Form und auch die vergleichende Anatomie lehren, sind die einzelnen Nervenstämmen, was ihren Ursprung betrifft, die Möglichkeit der Verschmelzung mehrerer Stämme zu einem einheitlichen und umgekehrt der Auflösung in der Regel einheitlicher Stämme zu mehreren gesonderten, weitgehenden Variationen unterworfen.

tentaculata gemachte. Sarasin findet „dass zur Zeit, da die Sinnesplatten in ihrer lebhaftesten Wucherung begriffen sind, auch die Wandung eines schon gebildeten Organes selbst zu wuchern beginnt, nämlich der Mundeinstülpung, wie sich das an der hellen Färbung und dichten Lagerung der Kerne und dem Mangel jeder Grenzlinie an der Stelle vor und hinter der Mündung der Zungenscheide in den Schlund deutlich zu erkennen gibt.“ In einem älteren Stadium lassen sich die Vorgänge noch deutlicher erkennen: „die Wucherung hinter der Zungenscheide wird vom Oesophagus geliefert und wird zu den Buccalganglien.“

Ich habe der schwierigen Frage besondere Aufmerksamkeit zugewandt und bin durch die genaue Untersuchung zahlreicher *Lima x*-Embryonen zu folgenden Resultaten gelangt. Die Buccalganglien treten zu einer Zeit auf, da die Bestandtheile des Schlundringes, die drei bekannten Ganglienpaare schon vom Ectoderm gelöst ins Innere des embryonalen Körpers gerückt sind. Der ectodermale<sup>1)</sup> Vorderdarm zieht in dem betreffenden Entwicklungsstadium als kurzes gerades Rohr von der weiten Mundöffnung nach hinten bis zur mächtig entwickelten embryonalen Leber; an seiner ventralen Seite bildet eine einfache, nach unten und hinten gerichtete Ausstülpung die erste Anlage der Zungenscheide. Diese letztere sowie der vorderste Abschnitt des Darmtractus werden von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet, das nach aussen von einer starken Masse dicht gedrängter embryonaler Zellen umgeben wird.

An der Einmündungsstelle der Zungenscheide in den Vorderdarm scheint nun in der betreffenden Entwicklungsperiode eine lebhafte Wucherung des Darmepithels stattzufinden; die Abgrenzung des Epithels gegen das umgebende Gewebe ist nicht mehr nachweisbar und zahlreiche Kerntheilungsfiguren weisen auf eine lebhafte Zellvermehrung hin. Bald darauf lässt sich am vordersten Abschnitt des Oesophagus, demselben dicht anliegend, jederseits eine kleine Gruppe blass gefärbter Zellen unterscheiden, in deren Mitte bei wenig älteren Embryonen Fasersubstanz auftritt, um welche sich in mehrfacher Schicht embryonale Ganglienzellen lagern: die erste Anlage der Buccalganglien. Es scheint mir nach diesen Beobachtungen, die mit denen Sarasin's vollständig übereinstimmen, nicht mehr zweifelhaft zu sein, dass die Buccalganglien durch Wucherung aus dem Epithel des Vorderdarmes hervorgehn.

Die erste Anlage der Buccalganglien fällt in eine Zeit, da die Cerebralganglien noch ganz am Vorderende des Körpers, dicht unter dem Epithel der Sinnesplatten zu beiden Seiten der Mundöffnung lagern. Wie oben ausgeführt wurde, rücken nun die Cerebralganglien allmähig zu beiden Seiten des unter der Cerebralcommissur nach vorn auswachsenden Vorderdarmes nach hinten, womit in den topographischen Beziehungen zwischen den oberen Schlund- und Buccalganglien eine allmähige Veränderung Hand in

---

1) Ich kann hier nicht auf die Entwicklung der einzelnen Theile des Darmtractus und im Besonderen ihr Verhältniss zu den Keimblättern eingehen — es sollen diese Fragen in einem nächsten Abschnitte meiner „Studien“ ausführlich behandelt werden.

Hand geht. Die erste, mit dem Darmtractus durch mächtige Zellmassen noch eng verbundene Anlage der Buccalganglien liegt hinter den Cerebralganglien und der diese verbindenden Commissur — in der ausgebildeten Schnecke finden wir das entgegengesetzte Verhalten. Die Untersuchung verschieden alter Embryonen lässt die Lagerungsverschiebung deutlich verfolgen: die mit dem Vorderdarm verbundenen Buccalganglien gleiten gleichsam unter der breiten Cerebralcommissur hindurch nach vorn bis sie ihre definitive Lage einnehmen. Nun lösen sie sich von ihrem Entstehungsorte los und rücken als scharf umgrenzte Körper in die lockeren embryonalen Gewebemassen, die den Raum zwischen dem Darmtractus und dem äusseren Körperepithel erfüllen.

Kehren wir zum Schluss noch in wenigen Worten zu dem frühen embryonalen Stadium zurück, auf dem das Nervensystem nur in seiner ersten Anlage vorhanden ist in Gestalt dreier Ganglienpaare, den im vordersten Körperabschnitt liegenden beiden Cerebralganglien, den im Fusse lagernden Pedal- und den am hinteren Körperende unter dem Enddarm zu findenden beiden Visceralganglien, so fällt sogleich die vollkommene Uebereinstimmung dieses embryonalen Nervensystems der Pulmonaten und — wenn den in vorliegender Abhandlung entwickelten Ansichten Berechtigung zugestanden wird — auch der übrigen Gastropoden mit dem der Lamellibranchiaten und Scaphopoden auf. Ziehen wir ferner die in der einleitenden Literaturübersicht wiedergegebenen wichtigen Angaben Usow's über die Genese des Nervensystems der Cephalopoden heran, so finden wir auch in dieser Formengruppe das embryonale Nervensystem in Gestalt dreier Ganglienpaare angelegt.

Während nun bei den Lamellibranchiaten und Scaphopoden das Nervensystem auf dieser niederen Stufe stehen bleibt, gehen in den übrigen Gruppen des Typus einerseits in Folge secundärer Auflösung der einfachen embryonalen Ganglien in mehrere gesonderte, andererseits in Folge wechselnder, oft weitgehender secundärer Verschmelzung der einzelnen ursprünglich getrennten Centren zu einheitlichen Massen — ich erinnere nur an das aus einer einzigen „Protoganglienmasse“ bestehende Nervensystem von *Tethys* — die so mannigfaltig gestalteten Formen des Nervensystems der Mollusken hervor.

Die Thatsache aber, dass die ontogenetische Untersuchung, die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Forschung stützend und erklärend, bei verschiedenen Formen des Molluskenstammes die gleichartige embryonale Anlage des Nervensystems in Gestalt dreier Ganglienpaare nachweist, aus denen erst im Verlauf der weiteren Entwicklung die so verschiedenartigen Formen des Nervensystems hervorgehen, spricht wie so manche andere Thatsache der Ontogenie und vergleichenden Anatomie beredt für den monophyletischen Ursprung des Typus der Mollusken.

## Erklärung der Tafeln.

Abl = Augenblase	Lacc = Lobus accessorius
Bggl = Buccalganglien	Os = Mundöffnung
Ccm = Cerebralcommissur	P = Fuss
Cggl = Cerebralganglion	PC = Podocyste
Ct = Cerebraltube	Pggl = Pedalganglion
D = Darmkanal	Rsch = Radulascheide
ED = Enddarm	Schdr = Schalendrüse
Fdr = Fussdrüse	VD = Vorderdarm
Gbl = Gehörbläschen	Vggl = Visceralganglion
L = Leber	Vn = Vorniere

- Fig. 1. Theil eines Querschnittes durch den Kopfabschnitt eines Embryo von *Limax agrestis*. Vergr.  $250/1$ .
- Fig. 2. Theil eines Querschnittes durch den Kopfabschnitt eines älteren Embryo; Entwicklung der Cerebraltube.  $300/1$ .
- Fig. 3. Theil eines Querschnittes durch den vorderen Körpertheil eines reifen Embryo.  $300/1$ .
- Fig. 4. Querschnitt durch den vorderen Körpertheil eines älteren Embryo.  $200/1$ .
- Fig. 5. Theil eines Querschnittes durch den vorderen Körpertheil eines älteren Embryo; die vom Epithel der Sinnesplatte losgelöste Cerebraltube liegt als dickwandige Blase dem Cerebralganglion an.  $300/1$ .
- Fig. 6. Theil eines Querschnittes durch den vordersten Körperabschnitt eines jungen Embryo; erste Anlage des rechten Cerebralganglion.  $300/1$ .
- Fig. 7. Theil eines Querschnittes durch den hinteren Körperabschnitt eines jungen Embryo; erste Anlage der Visceralganglien.  $200/1$ .
- Fig. 8. Theil eines Querschnittes durch den hinteren Körperabschnitt eines jungen Embryo; die beiden Visceralganglien schon vom Epithel der Körperoberfläche abgelöst.  $200/1$ .
- Fig. 9. u. 10. Zwei Querschnitte durch die Pedalganglien eines Embryo; in Fig. 10 erscheint die erste, vordere Pedalcommissur, in Fig. 9 die schwächer entwickelte hintere getroffen.  $250/1$ .

- Fig. 11. Querschnitt durch das linke Cerebralganglion von *Limax*.  $60/1$ .
- Fig. 12. Längsschnitt durch einen jungen Embryo.  $250/1$ .
- Fig. 13. Theil eines Längsschnittes durch einen jungen Embryo.  $250/1$ .
- Fig. 14. Theil eines Längsschnittes durch einen älteren Embryo.  $250/1$ .
- Fig. 15. u. 16. Schlundring eines reifen Embryo; aus einer Schnittserie reconstruirt; der Schlundring ist in Fig. 15 von der Dorsal- in Fig. 16 von der Ventralseite aus gesehen dargestellt.
- Fig. 17. Flächenschnitt durch die Masse der Visceralganglien einer ausgebildeten Schnecke.  $30/1$ .
- Fig. 18. u. 19. Halbschematische Flächenschnitte durch die Pedalganglien zweier Embryonen.
- Fig. 20 u. 21. Zwei Querschnitte durch einen jungen Embryo.  $100/1$ .
- Fig. 22 u. 23. Zwei Querschnitte durch den vorderen Körpertheil; Entwicklung der Cerebraltuben und Umwandlung derselben zu den *Lobi accessorii*.  $100/1$ .
- Fig. 24 u. 25. Visceralganglien von *Helix pomatia* und *Lymnaeus* (nach Böhmig).
- Fig. 26 bis 28. Drei Schnitte aus einer Querschnittserie durch einen reifen Embryo.  $100/1$ .
-

# Thesen.

---

- I. Weder die Pedal- noch die Visceralganglien der Mollusken sind homolog der Bauchganglienreihe der Anneliden.
  - II. Die Tentakel der Gastropoden sind nicht homolog den Mundlappen der Lamellibranchiaten.
  - III. Die Mundlappen der Gastropoden sind als ein drittes Tentakelpaar aufzufassen.
  - IV. Der Amphioxus ist kein Wirbelthier.
  - V. Mit den Ausdrücken „Gastrula“ und „Blastoporus“ werden verschiedenartige, einander weder homologe noch analoge Bildungen bezeichnet.
  - VI. Die verschiedenen Formen des Furchungsprocesses und der Keimblätterbildung haben für die Erkenntniss phylogenetischer Beziehungen nur äusserst geringen Werth.
  - VII. Die auch jetzt noch vielfach übliche Vereinigung verschiedenartiger Formen zu einem Typus „Vermes“ ist als unwissenschaftlich zu verwerfen.
  - VIII. In phylogenetischen Fragen hat in den meisten Fällen die Entwicklungsgeschichte, nicht die vergleichende Anatomie das entscheidende Wort zu sprechen.
-

Fig 1.

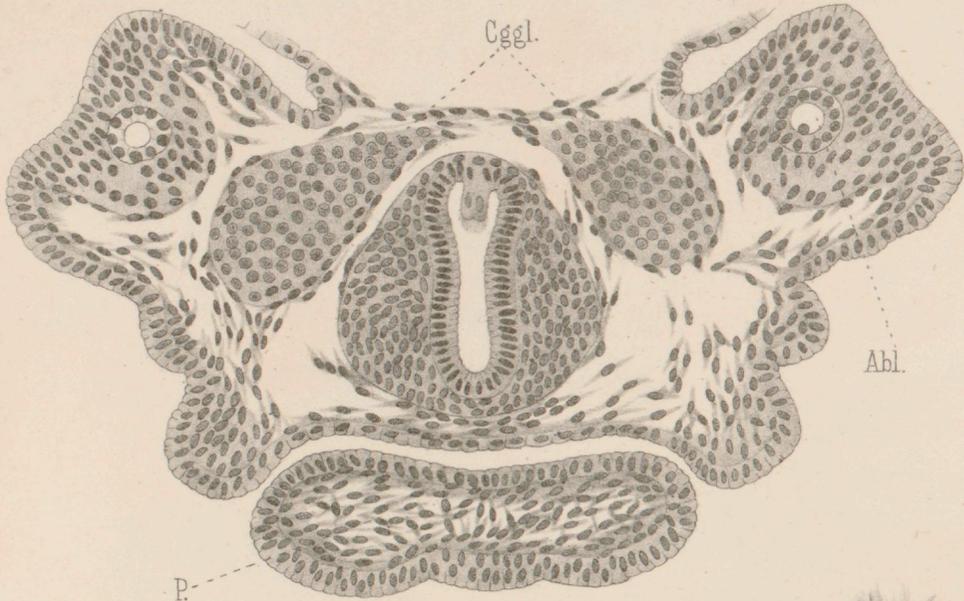


Fig 2.

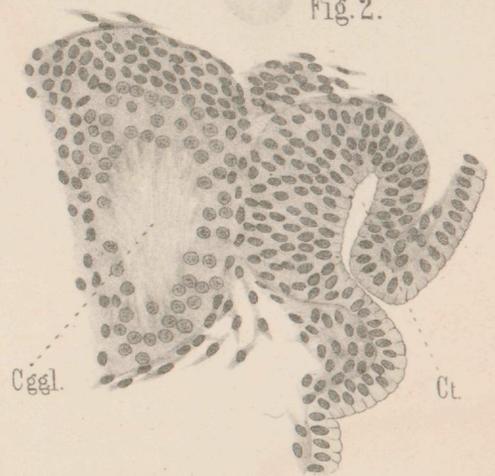


Fig 3.

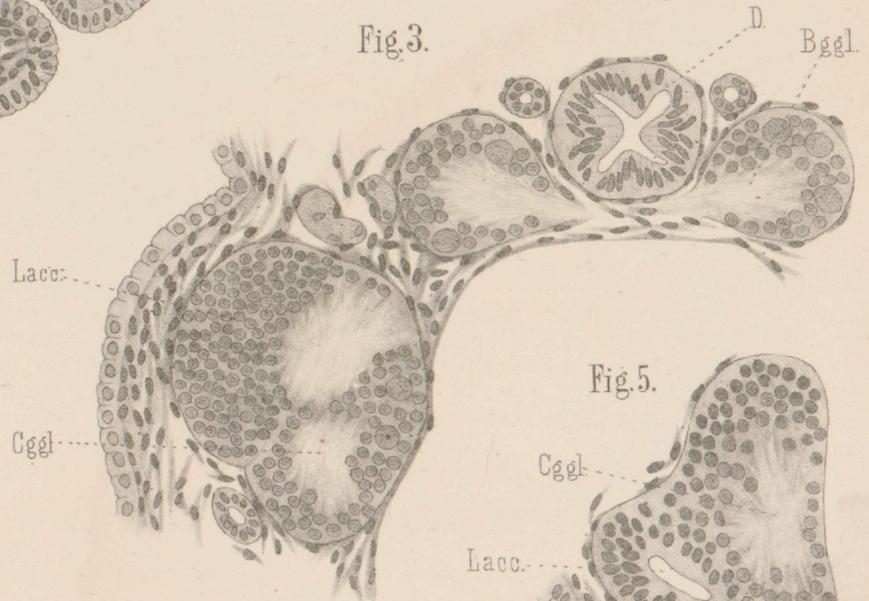


Fig 4.



Fig 5.

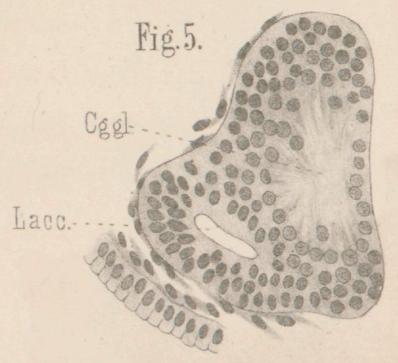
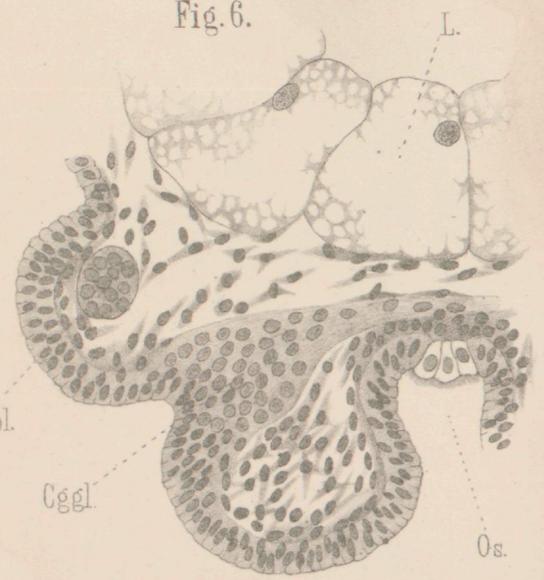


Fig 6.



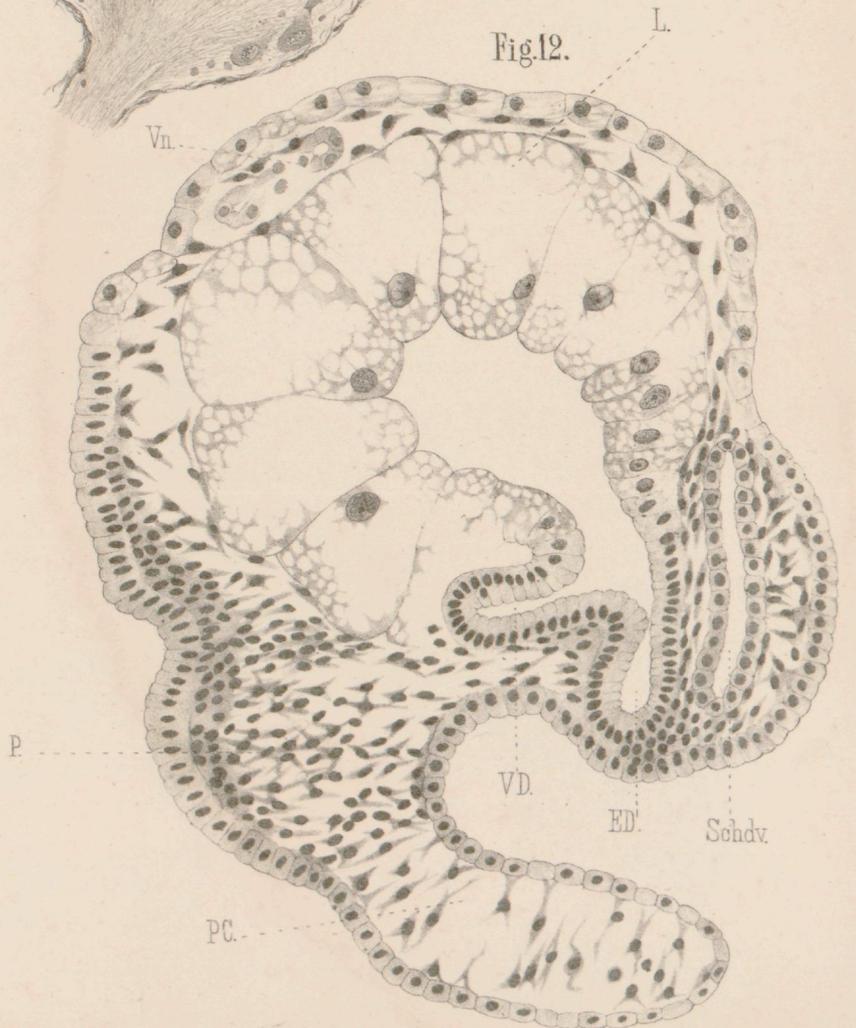
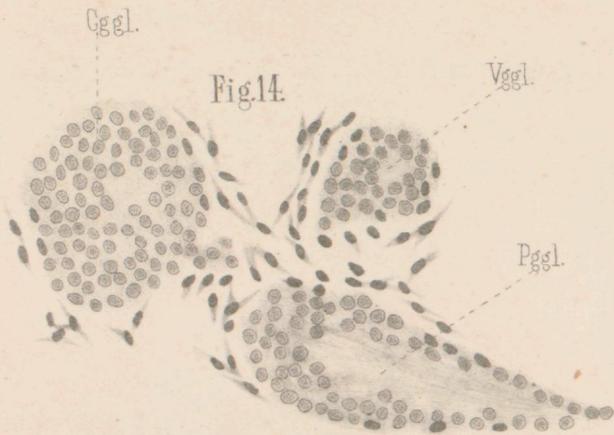
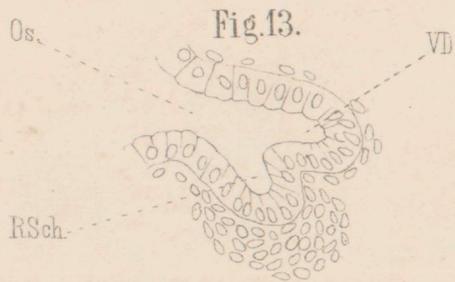
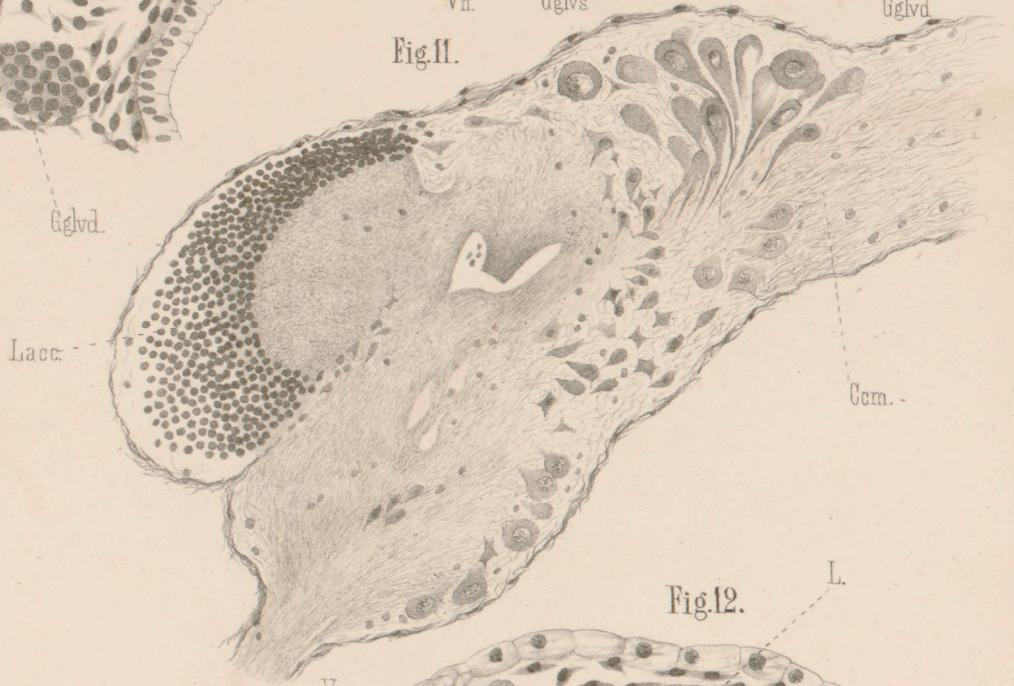
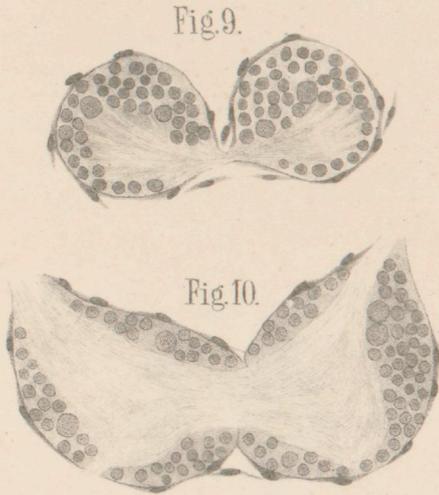
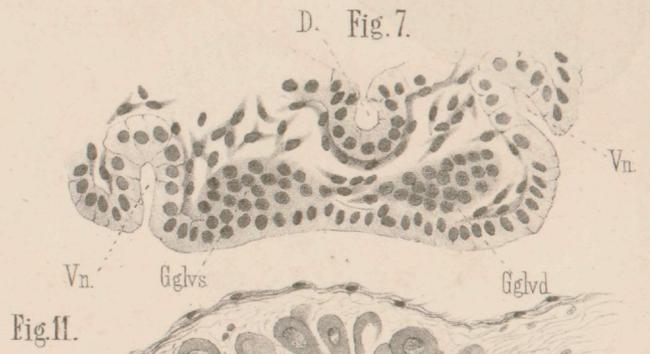
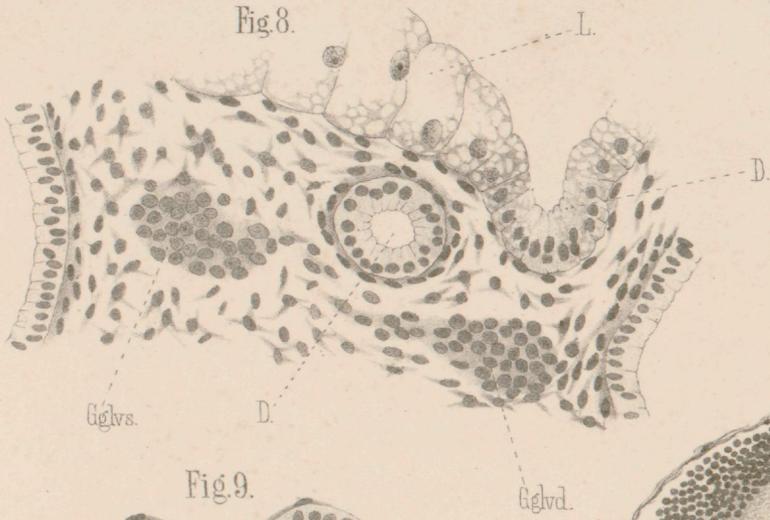


Fig. 15.

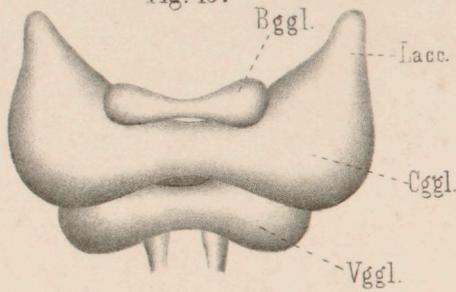


Fig. 16.

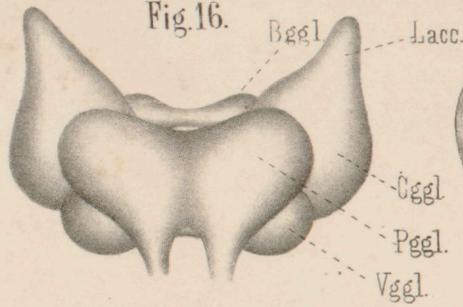


Fig. 17.

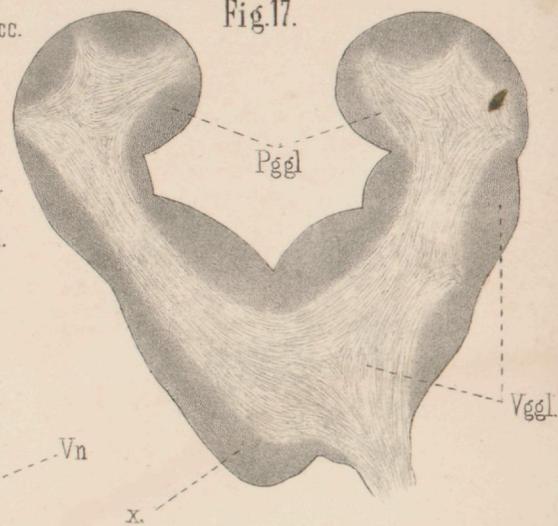


Fig. 18.

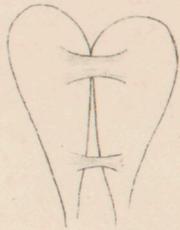


Fig. 19.

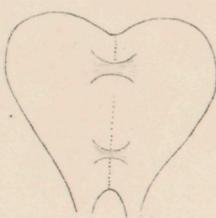


Fig. 20.

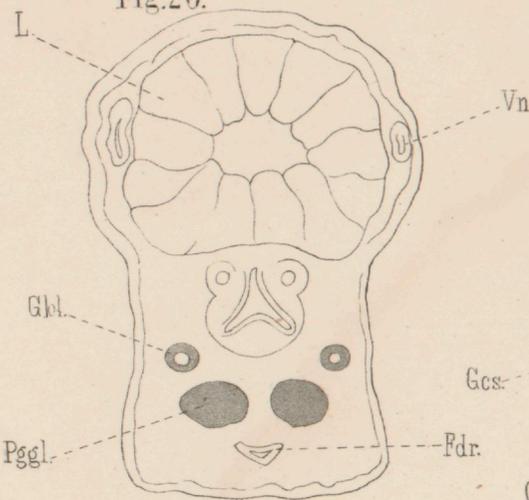


Fig. 24.

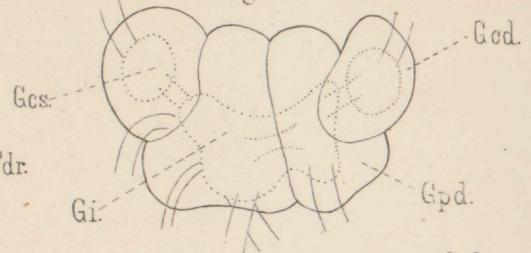


Fig. 22.

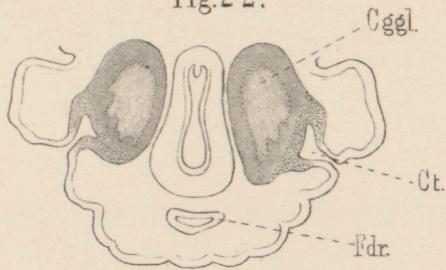


Fig. 21.

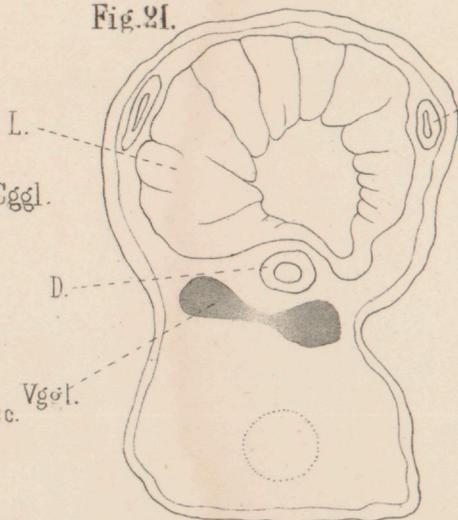


Fig. 25.

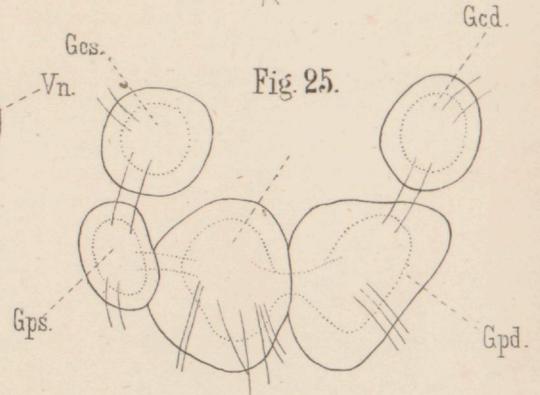


Fig. 23.

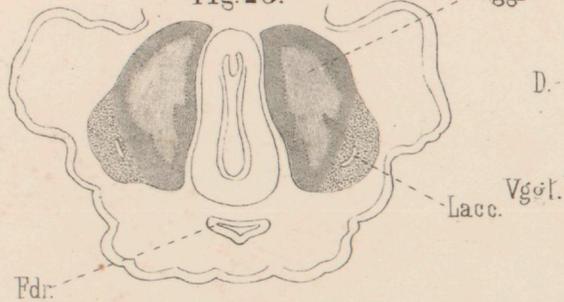


Fig. 28.

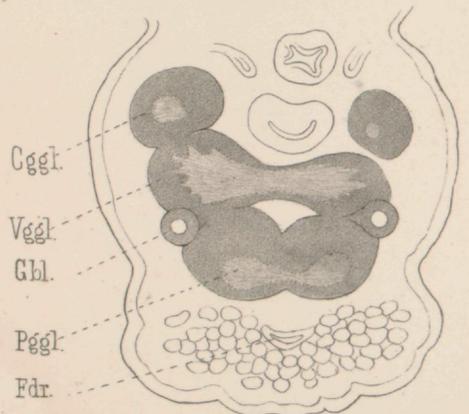


Fig. 26.

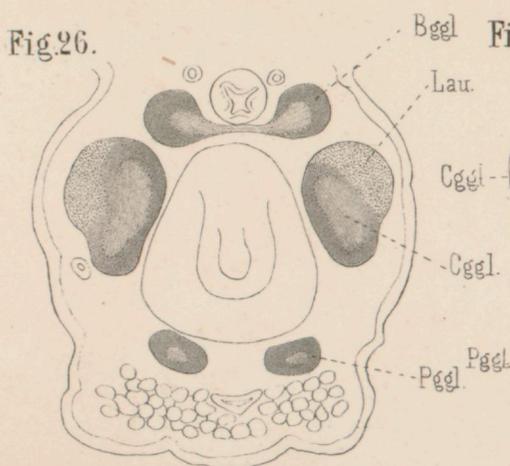


Fig. 27.

