

Zur Anatomie und Histologie der *Proneomenia sluiteri* Hubrecht.

Von **J. Heuscher.**

(Aus dem zoologischen Laboratorium beider Hochschulen in Zürich.)

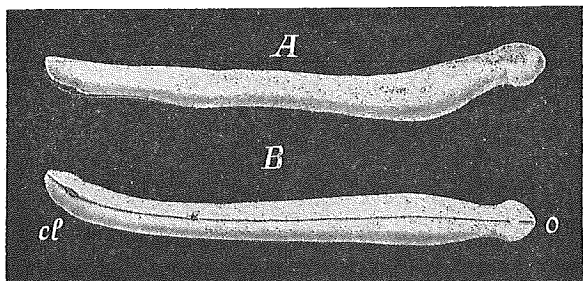
(Auszug.)

Proneomenia sluiteri gehört mit einer kleineren Anzahl von Verwandten zu der niedersten Gruppe der Mollusken: den Amphineuren oder Solenogastres. Diese Species ist erst seit kurzem (1882) und bisher nur in 3 Exemplaren bekannt geworden. Zwei derselben, von Dr. C. P. Sluiter in einer Tiefe von 110 und 160 Faden in der »Barents-Sea« gefangen, wurden von Prof. Hubrecht sorgfältig untersucht und beschrieben¹⁾; das dritte Exemplar ist laut einer Mittheilung von Hansen²⁾ im Museum zu Bergen aufbewahrt. Auf der »Bremer-expedition nach Ost-Spitzbergen 1889«, die von Prof. W. Kükenthal und Dr. Walter geleitet war, wurden weitere zwei Exemplare erbeutet, sorgfältig conservirt und Herrn Prof. Lang in Zürich zur Untersuchung zugestellt. Nach Fixirung der äusseren Form durch Messung und Zeichnung wurden die Thiere in Schnittserien zerlegt. Die weitere Untersuchung hatte Herr Prof. Lang die Güte mir zu überlassen, wofür ich ihm zu grossem Dank verpflichtet bin.

¹⁾ *Proneomenia sluiteri* Gen. et Sp. n., with remarks upon the anatomy and histology of the Amphineura by Dr. A. A. W. Hubrecht in „Niederl. Archiv f. Zoologie“ 1881—1882. Supplem.-Bd. II.

²⁾ *Neomenia, Proneomenia und Chaetoderma* v. G. Armauer Hansen in „Bergens Museums Aarsberetning for 1888“.

Die hauptsächlichsten Resultate der Untersuchung mögen in den folgenden Zeilen in gedrängter Kürze vorgelegt werden, eine ausführlichere Darstellung (mit Tafeln) soll in der »Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft« erscheinen.



Figur 1. *Proneomenia sluiteri*. Totalansicht: A von der lateralen, B von der ventralen Seite. o Mund, cl Cloake (aus Lang: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie).

Die Thiere gleichen ihrer äusseren Form nach einem kurzen, dicken Wurm. Länge des einen 98 mm., des andern 75 cm., Durchmesser des annähernd kreisförmigen Umrisses des Körperquerschnittes ca. 9 mm. Die Haut ist rau anzufühlen und derb; sie besitzt eine bedeutende Festigkeit und lässt nur geringfügige Bewegungen zu. Auf der Ventralseite sehen wir (Fig. 1 B) zunächst vorn eine kleine Längsspalte O, die Mundöffnung. Etwas hinter derselben beginnt eine Furche, die Bauchfurche, die sich bis nahe zum Hinterende zieht, wo sie in die Cloake (cl) übergeht. In dieser ventralen Furche liegt eine Längsfalte verborgen, der äusserst reduzierte, rudimentäre Fuss. Ueber der Cloake befindet sich medio-dorsal eine kleine Vertiefung des Integumentes.

Die Thiere sind von einer Lage von Detritus, der ziemlich fest anhaftet, bedeckt.

Integument.

Das Integument lässt zunächst zwei Schichten unterscheiden, eine dünne Hypodermis und eine riesig entwickelte Cuticula.

Die Hypodermis liegt unmittelbar der subcutanen Ringmuskulatur des Körpers auf und besteht aus einer einzigen Lage kleiner cubischer Zellen. Zwischen denselben liegen Gruppen von 8—10 Zellen, welche je eine kleine becherförmige Drüse bilden und Kalknadeln ausscheiden, die zunächst ganz kurz sind und die schief in die Cuticula hineinragen. In der letzteren selbst treten in regelmässigen Abständen von der Hypodermis noch 3—4 Lagen solcher Becherdrüsen auf, die alle durch einen dünnen Stiel aus langgestreckten Zellen mit der Hypodermis in Verbindung stehen. Nach aussen fortschreitend treffen wir in jeder dieser Schichten grössere Kalkspicula an. Ausserhalb der Mitte stecken die Spicula nicht mehr in Becherchen und haben keine Verbindung mehr mit der Mutterlage; dennoch sind sie auch dort regelmässig angeordnet. Soweit sind die Verhältnisse schon von Hubrecht beobachtet worden. In der Cuticula stecken jedoch in ebenso grosser Menge wie die Spiculabecher noch andere Drüsen, die Hubrecht entgangen sind oder die er vielleicht für degenerirte Spiculardrüsen gehalten hat. Sie scheiden ein Secret ab, das zum Theil sich in der Cuticula verliert, z. Theil auch an die Oberfläche entleert wird, sie dürften also an der Bildung der oberflächlichen Lagen der Cuticula betheiligte sein und vielleicht auch eine Kittsubstanz liefern, die den fest anhaltenden Detritus zusammenhält. Aehnliche Drüsen sind

von Kowalewsky et Marion¹⁾ und von Pruvot²⁾ bei anderen Neomenien beobachtet worden.

In der Cloakengegend, nahe der Stelle, wo die Bauchfurchen in den Cloakenraum übergeht, findet sich jederseits eine Vertiefung des Integumentes, die von Hubrecht als Byssusdrüse gedeutet wurde. Der wirkliche Bau des Organs konnte wohl wegen vollständiger Entkalkung nicht mehr erkannt werden. In Wirklichkeit sind es nämlich Taschen, die ziemlich dicht mit langen Kalknadeln gefüllt sind und bei der Begattung als Haft- oder Reizorgane funktionieren dürften.

Vor dem Eingang in diese Spicularaschen gegen den Rand der Bauchfurchen hin ist die Hypodermis verändert, indem ihre Zellen cylindrisch werden und lebhaft secerniren.

Posteriodorsal, über der Cloake, kommt eine becherförmige Ausbuchtung der Hypodermis in die Cuticula hinauf, von aussen her ihr eine Einsenkung in der Cuticula entgegen. Seiner Lage nach stimmt das kleine Organ mit Sinnesorganen verwandter Formen überein, seinem Bau nach jedoch nicht. Namentlich fehlen die bei allen von Pruvot untersuchten Neomenien vorhandenen abweichend (blättchenförmig) gestalteten Spicula durchaus, es fehlen die feinen Fühlfäden (»soies tactiles«) und endlich liegt bei *Pron. sluiteri* das Organ innerhalb der Cuticularmasse und ist von Detritus überlagert, der die Grube

¹⁾ Kowalewsky et Marion, Contributions à l'histoire des Solenogastres ou Aplacophores in: „Annales du Musée d'hist. nat. de Marseille.“ Zoologie T. 3. Mémoire Nr. 1.

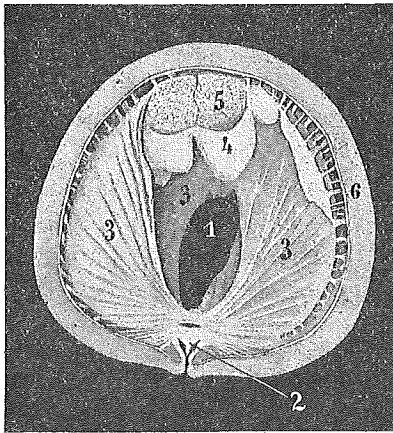
²⁾ G. Pruvot, Sur l'organisation de quelques Neomeniens des côtes de France in: „Arch. de Zool. expér. et générale“ (Lacaze-Duthiers) 1891. No. 4.

ausfüllt. Diese ist umstellt von zahlreichen Cuticulardrüsen und die Hypodermiszellen sind z. Th. birnförmig und scheiden reichlich Interspicularsubstanz aus. Etwas anderes als Hypodermiszellen und Muskelfasern habe ich hier nicht gefunden, so dass es fraglich erscheint, ob es sich hier um ein Sinnesorgan handelt.

Die Cuticularmasse oder »Interspicularsubstanz« ist ziemlich fest chitinisiert, so dass die oberflächlichen Kalkspicula nicht leicht herausfallen und die tiefer liegenden, in ihrer regelmässigen Anordnung verbleibend, allmählig mit der umhüllenden Schicht der Cuticula selbst der Oberfläche zuwandern, um dort abgenutzte Theile zu ersetzen.

Muskulatur.

Eine Reihe von Merkmalen der Muskulatur erinnern an die Muskulatur der Anneliden. So treffen wir un-



Figur 2.

1. Mitteldarm.
 2. Rudimentärer Fuss.
 3. In den Mitteldarm vorspringende Septen.
 4. Hoden.
 5. Ovarialtheil der Gonade.
 6. Cuticula.
- (Aus Lang's Lehrbuch.)

mittelbar unter dem Integument einen Hautmuskelschlauch bestehend aus einer äusseren Ring- und inneren Längs-

muskellage, welche letztere sich ventralwärts, zu beiden Seiten des Fusses, verdickt. Ueber dem Fusse zieht sich von einer lateralen Körperwand zur andern eine Schicht von Muskelbündeln, das sogen. »Septum« der Autoren; dasselbe ist jedoch keine zusammenhängende Muskelplatte, sondern besteht nur aus zahlreichen getrennten Muskelbündeln, zwischen denen reichlich Blut zirkuliren kann.

Schichten von Muskelbündeln ziehen sich auch von der ventralen zur lateralen und dorsalen Körperwand schief nach vorn oben. Ueber dem Fusse kreuzen sich die Muskeln beider Seiten, um dann in die Fusswand überzugehen. Solche »Septen« treffen wir in regelmäßigen Abständen, so dass das Körperinnere des Thieres segmentirt erscheint. (Figur 2.)

Darm und Drüsen sind durch radiäre Muskeln an der Körperwand aufgehängt. Zahlreiche Muskelbündel durchkreuzen die praeorale und die postrektale Region der Körperhöhle; Vorder- und Enddarm, sowie die meisten Drüsen sind von Muskelwänden umgeben.

Fuss und Fussdrüsen.

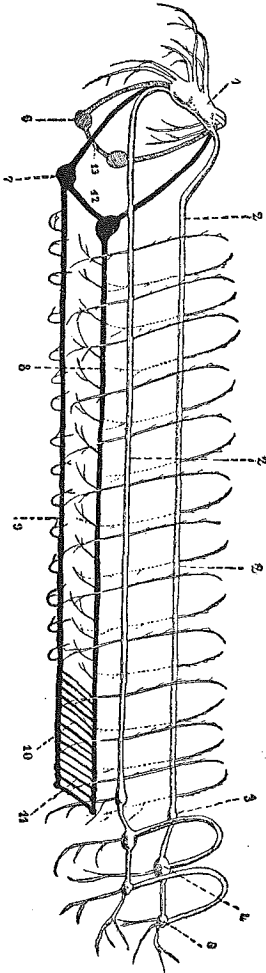
Der Fuss stellt sich als Längsfalte der Körperwand dar, die nahe dem Vorderende der ventralen Furche beginnt, hinten bis zum Rektum reicht und, in ganzer Länge in die Fussfurche eingeschlossen, am lebenden Thiere nicht sichtbar ist. Das Innere der Furche sowohl als die Fusswand entbehren der stachelschaltigen Cuticula und sind mit Wimperepithel bekleidet. Neben dem Fusse finden wir der ganzen Länge nach jederseits ein Polster einzelliger Schleimdrüsen, die ihr Sekret zwischen den Epithelzellen der Wandung hindurch in die Fussfurche entleeren. Vorn und hinten häufen sich diese Drüsen

stark und liegen nicht nur rechts und links neben, sondern in grosser Zahl auch über dem Fusse. Hubrecht hat, gestützt auf verschiedene Reaktion der Drüsen gegen Pikrokarmine, eine vordere und eine hintere Fussdrüse unterschieden. Ich finde jedoch verschieden reagirende Drüsen der ganzen Länge nach und glaube, dass die Differenz der Reaktion nur auf verschiedenen Zuständen der sekretorischen Thätigkeit beruht.

Nervensystem.

In den Hauptzügen sind die von Hubrecht gegebenen Schilderungen zu bestätigen, immerhin einige Abweichungen und Ergänzungen zu konstatiren. Ueber dem Munde liegt das nahezu einheitliche Cerebralganglion, das aber doch seine Zusammensetzung aus zwei Ganglien noch verräth. Es ist wenig entwickelt und weist eine äussere Lage von Nervenzellen, eine innere von Nervenfasern auf. Von ihm aus gehen sechs Paare grösserer Nervenstämme. Drei derselben, von denen eines direkt nach vorn und zwei lateral- und dorsalwärts verlaufen, innerviren das vordere Körperende und die Gegend des Mundes. Zwei weitere Nervenpaare umfassen den Schlund. Das vordere derselben, der sogen. Sublingualring, schwillt unter dem Schlunde jederseits zu einem Ganglion, dem Sublingualganglion, an, das mit dem der andern Seite durch eine Commissur verbunden ist. (6 und 13 Fig. 3.) Der zweite Ring zieht sich schiefer nach hinten und unten und bildet über dem Fusse zu beiden Seiten ein grösseres Ganglion; das sind die ebenfalls durch eine Commissur verbundenen vordersten Pedalganglien (7 Fig. 3). Von ihnen aus geht ein doppelter Nervenstrang über dem Fusse bis in die Cloakengegend. (Die Pedalstränge, 8, 9 Fig. 3.) Nach

Hubrecht sind dieselben der ganzen Länge nach in regelmässigen Zwischenräumen durch Commissuren ver-



Figur 3,
Schema des Nervensystems.

1. Cerebralganglion.
2. Lateralstränge.
3. 4. 5. Ganglien der Lateralstränge;
von 4 und 5 aus gehen dorsale
Commissuren zu den drei gegen-
über liegenden Ganglien.
6. Sublingualganglion.
7. Vorderstes Pedalganglion.
8. Rechter } Pedalstrang.
9. Linker }
10. 11. Hintere Pedalcommissuren.
12. Vorderste Pedalcommissur.
13. Sublingualcommissur.

bunden. Meine Befunde weichen hievon ab. Wie aus

dem Schema (Fig. 3) ersichtlich ist, folgen sich hinten (unterhalb der Nephridien) in ganz kurzen Distanzen 14 kräftige Quercommissuren, die ungefähr horizontal verlaufen; weiter nach vorn treffen wir allerdings in regelmässiger Wiederholung Abzweigungen der Pedalstränge, aber diese verlaufen schief nach unten in die Fussmuskulatur und ich habe nirgends eine Communication mit dem gegenüberliegenden Nervenzweige gefunden.

Das letzte Nervenpaar (2, Fig. 3), das aus dem Gehirn entspringt, verläuft in der lateralen Mitte nach hinten und bildet in der Gegend des Rektums jederseits zwei Ganglien (3, 4, Fig. 3). Der Abschluss der Lateralstränge geschieht durch die Endganglien (5, Fig. 3).

Schon Hubrecht hat die Vermuthung ausgesprochen, dass die Endganglien der Lateralnerven durch eine Commissur miteinander verbunden seien. In der That läuft eine diese Ganglien verbindende Commissur über der Cloake, zudem zieht sich von den vorletzten Ganglien (4, Fig. 3) aus eine Commissur dorsalwärts über das Rektum hin. Nach Hubrecht sind die Lateralstränge mit den Pedalsträngen durch regelmässig sich wiederholende Commissuren verbunden. Ich finde allerdings regelmässige Abzweigungen, die von den Lateralsträngen einerseits nach oben, anderseits nach unten an der Körperwand verlaufen und deren Muskulatur, sowie die Septen innerviren (siehe Schema Fig. 3), allein eine Verbindung mit den Pedalsträngen war nicht nachzuweisen; wohl aber lassen sich die Verzweigungen häufig bis unterhalb der letzteren verfolgen.

In allen grösseren Nervensträngen findet man Nervenzellen, namentlich an den Stellen, wo sie sich verzweigen. Wo die Pedalcommissuren von den Längsstämmen ab-

gehen und an den Lateralsträngen, wo sie ihre dorsalen und ventralen Hauptzweige aussenden, treffen wir kleine Ganglien an.

Kreislauf und Respiration.

Der Kreislauf ist vollständig lakunär. Geschlossene Blutbahnen kommen nicht vor, sogar das Herz bleibt auf embryonalem Stadium stehen und schliesst sich nicht vollständig.

Ein Herz ist in der Form zweier mediodorsaler Einstülpungen des Pericards vorhanden; es erinnert lebhaft an ein embryonales Paludinenherz¹⁾. Eine besondere Wandung besitzt es nicht, die Herzwand ist gleichzeitig Pericardialwand. Würden sich die Herzränder dorsalwärts von links nach rechts her schliessen, so käme ein im Pericard aufgehängtes, fertig gebildetes Herz zu Stande wie bei den näheren und fernerer Verwandten der Proneomenia (Chaetoderma, Chiton²⁾ ³⁾). Durch zahlreiche Muskelfasern, welche die beiden Herztaschen entweder von einer Wand zur anderen durchziehen oder das Herz am Hautmuskelschlauch, an den sich das Pericard eng anschliesst, aufhängen, wird das Blut von hinten nach vorn getrieben. Die hintere Herztasche steht mit den Lakunen der hinteren Körperregion in Verbindung und nimmt von jener Seite her das Blut auf, um es in die vordere Herztasche und aus dieser weiter nach vorn zu

¹⁾ Erlanger, R. v., Zur Entwicklung von Paludina vivipara in: „Morph. Jahrb.“ 17. Bd. 1891.

²⁾ Wiren Axel, Studien über die Solenogastres, I. Monographie des Chaetoderma nitidulum Lovén, in: „Vetensk.-Akad. Handlingar“ Bd. 24. No. 12.

³⁾ Haller, Béla, Die Organisation der Chitonen der Adria in: „Arb. aus d. zool. Inst. Wien“ Bd. 4, 1882, Bd. 5, 1883.

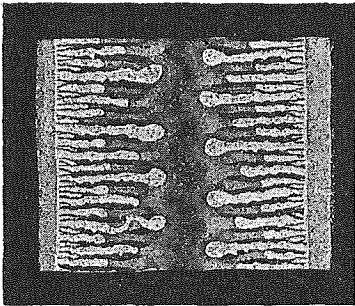
leiten. Hubrecht spricht bei *Proneomenia sluteri* von einem dorsalen und einem ventralen Sinus und andere Forscher melden dasselbe von verwandten Formen. Ersterer soll in der dorsalen Mediane unmittelbar unter der Körperwand, zwischen dieser und der Zwitterdrüse, letzterer zwischen dem horizontalen »Septum« und dem Fusse verlaufen. Der dorsale »Sinus« ist aber nur eine Lakune zwischen den Aufhängemuskeln der Zwitterdrüse und existirt gar nicht an den zahlreichen Stellen, wo die letztere ganz an die dorsale Körperwand hinauf reicht. Der ventrale »Sinus« wird nach hinten immer enger und hört schliesslich auf, steht aber in soweit in offener Verbindung mit den über dem »Septum« liegenden Lakunen, als überall Blutkörperchen reichlich zwischen den Muskelbündeln des »Septums« durchtreten können.

Ein lokalisiertes Respirationsorgan ist nicht vorhanden. Dagegen scheint der ganze Darmkanal auch für die Athmung in Anspruch genommen zu werden. Wir finden im Munde verhältnissmässig grosse Wülste, deren Wandungen aus einer einzigen Schicht von Wimperepithel bestehen, die prall mit Blutkörperchen gefüllt sind und in offener Verbindung mit den Lakunen des Körpers stehen; hier ist gute Gelegenheit zum Gasaustausche mit dem in den Mund aufgenommenen Meerwasser. Auch das Rektum zeigt auffallend starke, mit Blutkörperchen gefüllte und kräftig bewimperte Falten. Wasser kann hier durch die Cloake eindringen. Auffallend zahlreich sind die Blutkörperchen auch zwischen den Falten des Mitteldarms.

Verdauungstraktus.

Der Verdauungskanal besteht aus drei deutlich verschiedenen Abtheilungen: Vorder-, Mittel- und Enddarm.

Der Vorderdarm ist kurz. Im vordersten Theile der Mundhöhle, deren blutführende Wülste eben besprochen wurden, treffen wir zahlreiche zottenartige Vorsprünge oder Papillen. Hubrecht glaubte sie als Kiemen betrachten zu müssen. Allein die Unmöglichkeit des Eintrittes von Blut in dieselben spricht schon zur Genüge dagegen. Wahrscheinlicher scheint mir, dass es sich um Sinnesorgane handelt. (Tastpapillen?) Die Papillen sind von einer dünnen Cuticula überzogen und nicht bewimpert. Im Grunde des Pharynx finden wir eine taschenförmige Vertiefung, welche eine Radula und die gemeinschaftliche Mündung der Speicheldrüsen enthält, welche aus zwei langen der Ventralseite des Thieres entlang verlaufenden Strängen besteht. Die sehr kleine Radula liegt auf dem muskulösen Zungenwulst und stellt eine Chitinplatte mit 15 Längsreihen von Chitinzähnen dar. Die Radulabildung entspricht dem Typus, den Rössler für die Opisthobranchier etc. nachgewiesen hat.



Figur 4.

Längenschnitt durch die Region des Mitteldarmes mit den Nischen 1., 2. und 3. Ordnung (aus Lang: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie).

Der Mitteldarm nimmt den grössten Theil des Körperhohlraumes ein. Vom Centrum desselben gehen Ausbuchtungen nach den Seiten hin und bilden Nischen, die sich selbst wieder ausbuchten, so dass regelmässig an-

geordnete Nischen erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheidbar sind. (Fig. 4.) Eine tiefe Darmfalte steigt dorsalwärts zwischen die beiden Hälften der Zwitterdrüse hinauf. Die centralen Partien des Darmes, sowie die dorsale Falte sind (letztere sehr lang) bewimpert, die Nischen hingegen mit Drüsenepithel ausgekleidet. Sie dürften als primitive Hepatopankreas zu betrachten sein. Eine Blinddarmbildung zieht sich über dem Vorderdarm nach vorn. Als Nahrungskörper fand ich im Darmlumen Theile von Entomostraken.

Der Enddarm ist an seiner ganzen Oberfläche stark bewimpert. Seine tiefen Falten sind (beim Kreislaufe) schon erwähnt worden. Er mündet in die Cloake.

Urogenitalsystem.

Proneomenia sluiteri ist Hermaphrodit. Unter der dorsalen Körperwand, zwischen dieser und dem Darm erstreckt sich vom Pericard an bis in die Nähe des Vorderendes eine grosse Zwitterdrüse, die in ihrem dorsalen Theile Ovarium, im ventralen Hoden ist. Die Zwitterdrüse ist paarig, ihre beiden Theile sind durch eine Scheidewand getrennt, an der das Keimepithel liegt. Dieses besteht aus Eizellen, Spermatoblasten und winzigen Abortiveiern, die eine Art Follikelepithel darstellen. Die reifen Eier und Spermatozoen gelangen durch zwei Ausführgänge in das Pericard (sekundäre Leibeshöhle), welches deshalb von einigen Forschern als Eiersack bezeichnet worden ist. Es ist ein aus einer einzigen Zellschicht gebildeter Sack, der oben sich als Herz einstülpt (siehe Kreislauf). Soweit die Pericardialwand nicht zugleich Herzwand ist, ist sie bewimpert. Sie legt sich oben an die Körperwand, unten an diejenige des Rektums an.

Zwei mit Wimper- und Drüsenzellen ausgestattete Gänge (Nephridien) führen die Geschlechtsprodukte nach aussen. Die Gänge verlaufen zunächst aus dem Pericard nach hinten, dann in einem Bogen seitwärts nach unten, hierauf nach vorn und etwas nach oben, um dann plötzlich nach hinten umzubiegen, und ihre Wandung mächtig zu verdicken. Gegen die Cloake hin vereinigen sich die beiden Gänge und münden unterhalb der Ausmündung des Rektums gemeinsam in die Cloake. An der vorderen Umbiegungsstelle steht mit dem Nephridium ein gewundener Schlauch in Verbindung, der als Samentasche bezeichnet werden kann, da er viele Spermatozoen enthält. Gleichzeitig ist seine Wandung sekretorisch thätig. Die Strecke von der Umbiegungsstelle bis zur Mündung zeigt zwei histologisch etwas verschiedene Theile. Hohe, fadenförmige Drüsenzellen sind in beiden vorhanden, aber im vordern Theile findet man Wimperzellen zwischen dieselben eingekeilt, die dem Endabschnitt fehlen; gleichzeitig sind die fädigen Drüsen, die nur eine Zellschicht bilden, hier sehr lang; zwischen und in ihnen findet man zahlreiche Sekretkügelchen. Hubrecht hat diesen Drüsen keine bestimmte Deutung gegeben. Für verwandte Formen sind verschiedene Bezeichnungen gewählt worden. Mit Sicherheit kann ich ihre physiologische Funktion nicht bestimmen, doch scheint mir die Deutung Pruvots, dass es sich um eine Schalendrüse handle, wenigstens für den Endabschnitt die richtige zu sein.

Zürich, Juni 1892.
