

Bemerkungen über die Morphologie der Scaphopoden.

Von
Dr. Heinrich Simroth.

Leipzig-Gohlis.

Die Durcharbeitung der Scaphopoden für BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs hat mir eine ganze Reihe von Fragen aufgeworfen und von Beziehungen aufgedeckt, welche nur aus der Uebersicht des Gesamtmaterials sich ergeben konnten und, wie mir scheint, von den Vorgängern übersehen sind. Eine vollkommen normale Methode würde die Arbeit vom Schreibtisch auf den Experimentir-Tisch und an den Strand des Meeres zu übertragen haben; sie würde jedoch den Abschluss des malacologischen Theils bei Lebzeiten unmöglich machen, ausserdem aber, wie es die Vertiefung in das einzelne Objekt nothwendigerweise mit sich bringt, von der allgemeinen Uebersicht wieder abdrängen. Das führt zu einem fatalen Dilemma. Entweder man schiebt den BRONN bei Seite und begiebt sich in monographischer Arbeit an die Einzelheiten, womit aber wieder die Quelle der reichen Fragestellung versiecht — oder man setzt sich dem Vorwurf allzu üppiger Speculation aus, die man nicht durch positive Leistungen genügend begründet. Um das Allgemeine nicht zu verlieren, beschränke ich mich auf Combinationen, wie sie am Schreibtisch gewonnen werden.

Die Bemerkungen betreffen theils einzelne Theile, theils die Auffassung und Eintheilung der ganzen Klasse.

A. Morphologie.

1. Die Schalenstruktur.

LACAZE-DUTHIERS' ¹⁾ ausführliche Schilderung, auf die ich im Einzelnen nicht eingehe, setzt mich, glaube ich, in den Stand, eine Erklärung des Baues auf mechanischer Grundlage zu versuchen.

Von so zarten, durchsichtigen oder durchscheinenden Röhren, wie sie etwa *Dischides* besitzt, sehe ich ab, denn über ihre Structur ist meines Wissens nichts weiter veröffentlicht.

Die grossen, dickeren Dentalenschalen bestehen bekanntermassen aus drei Schichten. Man kann sie nach moderner Terminologie als Ostracum, Peri- und Hypostracum bezeichnen. Das Periostracum, das die Sculptur trägt, ist so kalkig, wie die übrigen, aber gleichmässig, structurlos; höchstens könnte man an *Calcosphaeriten* denken. Das Hypostracum, namentlich am oberen Theile und zwar nachträglich entwickelt und besonders stark nach dem Abwerfen der Schalenspitze, entspricht zwar der Perlmutterschicht anderer Mollusken, ist aber, wie das mittlere Ostracum, aus Prismen zusammengesetzt, die ungefähr der Schalenaxe parallel gerichtet sind. Das Ostracum besteht aus feineren Prismen, ganz wie das der Gastropoden und Lamellichbranchien, nur dass diese eine viel grössere und darum durchsichtigere Regelmässigkeit der Anordnung zeigen, als das bis zur Unverständlichkeit verwebte Gewirre bei jenen. Sie kreuzen sich im Transversalschliff unter annähernd rechten Winkeln, deren Halbirende auf die Schalenaxe gerichtet sind, also den Radien des kreisförmigen Schliffs entsprechen. Allerdings entsteht eine Complication dadurch, dass die Kalkstäbe nicht streng oder überhaupt nicht in der Ebene des Transversalschliffs liegen, sondern schräg nach unten und aussen stehen, den Anwachslinien der Schale entsprechend. Uebrigens scheint

¹⁾ H. de LACAZE-DUTHIERS. Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. — Ann. d. sc. nat. zool. (4) VI. 1856 und VII. 1857.

mir die dadurch hervorgerufene Ablenkung noch nicht genügend festgestellt.

Lassen wir diese Abweichung bei Seite, was für die Auffassung nichts verschlägt, dann dürfte der mechanische Aufbau leicht klar werden.

Die Prismen, vielleicht von je einer Zelle aus wachsend, werden der Schalenzunahme gemäss, nach aussen und unten gerichtet sein. Schon der Umstand, dass gelegentlich neue eingeschaltet werden, bringt es mit sich, dass sie nicht streng radial geordnet sind. Wenn sie aber nur etwas von dieser Lage abweichen, dann muss jeder Druck von unten sie in die tangentielle Richtung zu drängen bestrebt sein. In der That erhält man das Schema auf's einfachste, wenn man an den inneren Umkreis des Schalendurchschnitts in engen Abständen ringsum Tangenten zieht. Der Druck aber ergibt sich von selbst aus den Bewegungen des Thieres. Namentlich muss jede stärkere Retraction des Mollusks, einschliesslich des Mantels, von innen nach aussen drücken.

Mit dieser einfachen Ableitung verbindet sich aber, wie so oft, zugleich ein teleologisches Princip, indem die höchste Schalenfestigkeit erreicht wird.

Die später am apicalen Pole darunter abgeschiedenen Prismen des Hypostracums finden natürlich in dem schon fertigen Ostracum eine Schranke und legen sich einfach der Länge nach an dasselbe an. Man könnte in eben dieser Prismenstructur ein Hinderniss gegen die Homologisirung mit der Perlmutter anderer Weichthiere erblicken.

Die Abweichungen vom Schema, welche die Krümmung der Schale in der Anordnung der Prismen des Ostracums bedingt, sind erst noch zu prüfen durch neue Untersuchung.

Uebrigens liegt die Parallele zwischen dem Gefüge dieser Stäbe und den unter denselben Winkeln gekreuzten Spiculis der Aplacophoren auf der Hand.

2. Der Mantel.

Hier erheben sich mancherlei Fragezeichen, die namentlich das Hinterende, den sogenannten Pavillon, betreffen. Nach LACAZE-DUTHIERS ragt er kaum aus der Schale heraus. Anders in den Zeichnungen, die SARS von *Siphonodentalium* gegeben hat.¹⁾ Hier ist der vorgeschobene Rand zackig, ungefähr wie die Schalenöffnung, mit einem Einschnitt auf der unteren Seite. Die alte Abbildung von ARGENVILLE, die erste, welche das Thier bringt, und die z. B. in die CUBIERES' übergegangen ist, zeigt einen faltigen herausragenden Trichter, etwa von der Form einer Kartoffelblüthe. Bei der geringen Anzahl der Formen, von denen wir das Thier kennen, möchte ich Bedenken tragen, diese Gestalt des oberen Mantelendes einfach, wie es gewöhnlich geschieht, ad acta zu legen. Ebenso erwünscht wäre es, den Umriss dieses Endes bei *Dischides*, *Cadulus* u. a. zu kennen.

Viel wichtiger aber dürften Formen, bezw. Gattungen sein, die einen langen Schalenschlitz an der convexen Seite haben, wie *Fissidentalium*. Hat der Mantel hier einen ebenso langen Spalt wie die Schale? Das würde wohl mit Nothwendigkeit zu der Consequenz führen, dass auch der obere Mantelwulst, der nach der Litteratur ganz nahe am apicalen Pole liegt, weiter nach unten sich verschöbe, oder vielleicht umgekehrt, dass das ganze Hinterende, so weit der Spalt reicht, eine kaenogenetische Bildung wäre, nachträglich herausgewachsen. Vermuthlich wirken beide Momente bei der Bildung zusammen.

3. Das Nervensystem.

THIELE²⁾ und PLATE³⁾ haben gezeigt, dass die hintere Verlängerung des Cerebralganglions in Wirklichkeit ein

¹⁾ M. SARS. Om *Siphonodentalium vitreum* etc. Christiania 1861.

²⁾ THIELE. Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. II. 1890.

³⁾ PLATE. Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb. V. 1891.

durch ein kurzes Connectiv abgesetztes Pleuralganglion ist, rechts und links symmetrisch. Leider haben sie sich nicht darum gekümmert, ob der Mantelnerv, welchen LACAZE-DUTHIERS aus diesem Hirnanhange entspringen lässt, aus dem Cerebral- oder aus dem Pleuralganglion stammt. In letzterem Falle läge die Vermuthung nahe, dass diesem Nerven ein besonderes Osphradium am Mantel entspricht. Sie mag künftig geprüft werden.¹⁾

4. Die Verdauungswerkzeuge.

a) JEFFREYS giebt an,²⁾ dass die Radiolarien, welche zur Nahrung dienen, unverdaut im Magen liegen. Hier liegt wohl eine Verwechslung vor; denn nach allen übrigen Angaben halten sie sich zwar in den Backentaschen, aber von der Leber, d. h. vom Magen an, ist bloss ein heller Speisebrei vorhanden.

b) Man kann sich kaum vorstellen, dass der Kiefer, weit hinter der nicht einstülpbaren Schnauze im Inneren gelegen, zur Zerkleinerung der Nahrung dient oder überhaupt mit dem Beissen zu thun hat. Sollte er nicht anders verwandt werden? Gerade unter ihm findet sich das Subradular- oder Geschmacksorgan. Sollte er nicht dazu dienen, den hintergeschluckten Bissen fester auf dieses herabzudrücken? Freilich könnte eine solche Geschmacks-

¹⁾ Anm. Bei der Wichtigkeit des LANG'schen Lehrbuches der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen will ich nicht unterlassen, auf ein Versehen darin hinzuweisen. LANG verlegt die Visceral-commissur der Scaphopoden hinter, bez. über den Enddarm, während doch gerade die Lage darunter und davor einen so wichtigen Gegensatz zwischen den Amphineuren und allen übrigen Mollusken bedingt. Vielleicht erklärt sich das Versehen aus der unglücklichen französischen Terminologie, welche vom Menschen ausgehend, das Vorderende aller Thiere als *supérieur* bezeichnet, ohne alle Rücksicht auf diese selbst. So wird die weitere vordere Schalenöffnung von *Dentalium*, die wir der natürlichen Haltung entsprechend die *untere* nennen, als *supérieur* genommen, woraus die vollständige Gegensätzlichkeit aller Lagebezeichnungen sich ergibt.

²⁾ GWYN JEFFREYS, On the Mollusca of the Lightning and Porcupine Expedition. Proc. Zool. Loc. London 1882.

empfindung wohl nicht mehr zur Verweigerung eines Fremdkörpers bez. zum Ausspeien führen, wohl aber von der Anwesenheit schmackhafter Beute Nachricht geben und somit die Fresslust und das Gedeihen des Thieres anregen.

c) Ebenso oder noch mehr wie beim Kiefer, könnte man sich bei der Radula fragen, wie sie in ihrer Abgeschlossenheit noch wirken und sich erhalten haben könne, da doch die Benutzung als Raspel, überhaupt die Berührung mit der ausserhalb befindlichen Beute vollständig ausgeschlossen ist. Auch hier liegt wohl die Erklärung in einem abgeänderten Gebrauch. Wie die entsprechenden Abbildungen LACAZE-DUTHIERS' zeigen, werden die Zähne viel weniger in der Richtung von vorn nach hinten, als von links nach rechts bewegt, die Lateralzähne greifen bei der Retraction der Zunge zangenartig in einander ein, kurz die Reibplatte ist zu einem Quetschapparat geworden, der die Radiolarien zwischen seine Arme nimmt und zerdrückt. Der Name „Heteroglossa“, den GRAY der Klasse gab, ist in dieser Hinsicht recht zweckentsprechend.

d) Die sogenannte Rectaldrüse ist dasjenige Organ, dessen bisherige Auffassung ich am allerwenigsten theilen möchte. PLATE hat gegen FOL¹⁾ gezeigt (l. c.), dass durch einen einzigen Gang die zahlreichen Schläuche in den Enddarm münden. Von diesem steht so gut wie fest, dass er rhythmische Schluckbewegungen macht und zum Athmen dient, neben der gegenüberliegenden Kiemengegend des Mantels. In den Schläuchen haben alle Forscher übereinstimmend Drüsenzellen vermisst, dagegen besonders lange Geisseln gefunden, welche ein starkes Wimperspiel unterhalten. Der Strom dringt in die Schläuche ein, wohl um wieder heraus zu treten. Die erstere Stromrichtung wird bezeugt durch gelegentliches Eindringen von Eiern. Es liegt demnach wohl keine Veranlassung vor, die Bezeichnung Rectaldrüse festzuhalten; ich möchte in der Einrichtung vielmehr einen Spülapparat erblicken, welcher zum Gas-

¹⁾ H. FOL. Sur l'anatomie microscopique de Dentale. Arch. Zool. exp. et gén. (2) VII. 1889.

wechsel mit der in dem lacunären Bindegewebe enthaltenen Hämolymphe, also zur Athmung dient, kurz, ich halte das Organ für eine Wasserlunge.

5. Der Blutlauf.

Die Bahnen, in denen die Hämolymphe fließt, sind durchweg lacunär, ohne eigne Wandungen. LACAZE-DUTHIERS, der zur Zeit einer geringeren Ausbildung der Histologie arbeitete, nannte die röhrenförmigen Gefäße. Man könnte vielleicht Gefäßbahnen dafür setzen. Das obere vordere Mantelgefäß, das in der Medianlinie nach vorn zieht, giebt vorn nach rechts und links je zwei Zweige ab, die parallel mit dem vorderen Mantelrande nach unten ziehen. Sie verzweigen sich in feinere Lacunen, lassen aber das ringförmige Mantelstück zwischen sich frei. Der Verfasser der klassischen Monographie giebt an, das hintere Ringgefäß gehöre zum vorderen Mantelwulst, das vordere zu der daran sitzenden Krause, die als freies Mantelende den ausgestreckten Fuss festonartig umgiebt.

Möglicherweise hätte der französische Forscher ein wenig anders gedeutet, wenn ihm der damalige Standpunkt der Gewebelehre erlaubt hätte, jene ringförmige Mantelregion zu erkennen, die PLATE (l. c.) als die gallertige bezeichnet. Sie folgt unmittelbar auf den vorderen Mantelwulst und hat etwa die Breite, welche dem Abstand jener Gefäßringe entspricht. Mir scheint daher die Annahme nahe zu liegen, dass der vordere Ring allein dem Mantelwulst entspricht, der hintere aber den Mantel hinter der gallertigen Region versorgt, welche ihrer gallertigen Grundlage entsprechend vermuthlich von Lacunen so ziemlich frei bleibt.

Die Entscheidung dieses Punktes kann natürlich nur am frischen Material gefällt werden.

6. Die Wasserporen.

Jene feinen Oeffnungen, welche neben den Nierenporen nach aussen münden, sollen nach LACAZE-DUTHIERS die freie Communication zwischen Blut und Wasser vermitteln.

Wer die allgemein verbreiteten Anschauungen der damaligen Zeit über diesen Punkt kennt, wird eine derartige Auffassung nicht verwunderlich finden, und wer den langen Streit der neueren Zeit über die Wasseraufnahme bei Schnecken und Muscheln verfolgt hat, dem wird es ganz unmöglich erscheinen, dass mit den vor annähernd vierzig Jahren zu Gebote stehenden Mitteln eine völlige Aufklärung hätte erreicht werden sollen.

PLATE, der neueste Bearbeiter, ist der Auffassung LACAZE-DUTHIERS bedingungslos beigetreten (l. c.), trotz den schweren Bedenken, welche die Untersuchung der anderen Weichthiere ergeben hatte, und trotz den histologischen Andeutungen von Seiten anderer Forscher.

NASSONOW¹⁾ erblickt in den Poren die Mündungen zweier ovaler Drüsen; FOL findet in der Nachbarschaft eine Art Endothel, woraus er die Deutung des Analsinus als PERICARD herleitet (l. c.). PLATE leugnet beide Befunde.

Liegt es nach alledem nicht näher, da eigentliche Drüsenzellen kaum nachgewiesen sind, daran zu denken, dass in der That jene zarten Membranen Wasserräume abschliessen, welche durch die Poren nach aussen führen? Es könnte Wasser aufgenommen und wieder abgegeben werden, je nach der Verschiebung des Thieres bei seinen Bewegungen, es könnte zur Noth auch eine Ausscheidung von Blutflüssigkeit durch die Membrane angenommen werden, wiewohl die erstere Hypothese sicherlich mehr Wahrscheinlichkeit hat, nach dem, was SCHIEMENZ an *Natica* gezeigt hat.

Jedenfalls liegt auch hier eine offene Frage vor.

B. Ontogenie.

Es muss selbstverständlich noch mehr gewagt erscheinen, auf diesem Gebiete Kritik zu üben als bei der

¹⁾ NASSONOW. Zur Morphologie der Scaphopoden. Biolog. Centralblatt X 1890. S. 254—255.

Anatomie. Auch handelt sich's bloss um ein paar untergeordnete Punkte, das Proktodaeum und die Fussdrüse.

Nach KOWALEVSKY¹⁾ verklebt der Darm einfach mit dem Epithel an der Stelle, wo künftig der After entsteht. Der Autor vermuthet, dass ein einfacher Durchbruch erfolgt ohne Einstülpung des Ectoderms. Bei der besonderen physiologischen und morphologischen Ausbildung des Rektums als Respirationsorgan liegt es doch wohl nahe, künftig nach einem eingestülpten Proktodaeum zu suchen.

Als Fussdrüse fasst KOWALEVSKY eine kleine Einstülpung an der Wurzel des Fusses, allerdings mit einigem Zweifel. Sie soll wieder verschwinden und darin an die Fussdrüse von Chiton erinnern. Nun bildet aber derselbe Forscher an den ältesten von ihm beobachteten Stadien einen viel grösseren Drüsenschlauch ab, der unmittelbar hinter dem Munde sich nach aussen öffnet. Er wird einfach als Drüse bezeichnet, wenn auch fraglich. Der Form, Ausdehnung, Enge der Mündung und vor allem der Lage nach stimmt aber diese Drüse meiner Meinung nach vollkommen mit der von Chiton überein, daher ich kein Bedenken tragen möchte, beide zu homologisiren. Wie freilich dann die viel unbedeutendere frühere und weiter hinten gelegene Einstülpung zu deuten, ob etwa als Rest einer Byssusdrüse, muss ich dahingestellt sein lassen. Dass die vordere, echte Fussdrüse der Larve nachher wieder schwindet, ergiebt sich aus den Verhältnissen des erwachsenen Thieres.

C. Phylogenie.

1. Die Stellung der Scaphopoden im System.

PELSENEER meint,²⁾ die Dentalien wären morphologisch höher zu stellen als die Amphineuren, die Cephalopoden,

¹⁾ A. KOWALEVSKY, Etude sur l'embryogénie du Dentale. Ann. du Musée d'hist. nat. Marseille. Zool. I. 1883.

²⁾ P. PELSENEER, La classification générale des Mollusques. Paris 1892. Bull. scient. France Belg. XXIV.

die ältesten Anisopleuren oder Schnecken und die ältesten Muscheln wegen der unpaaren Geschlechtsdrüse mit nur einem Ausführungsgange, wegen der Nähe von Mund und After, wegen der unteren Mantelverwachsung und der weiten Entfernung zwischen Pleural- und Pedalganglien.

Ich möchte noch einige Momente hinzufügen, die Reduction der Blutgefäße, die Ausbildung der Septen und die Zerstückelung des Coeloms.

Der Mangel besonderer Gefäßwandungen kann doch in keinem Falle als ursprünglicher Zustand gelten, zum mindesten wird anfangs die Herzkammer in eine Aorta sich fortgesetzt haben. Ebenso muss man der Vorstufe, welche noch Kiemen hatte, auch die Existenz von Vorkammern zusprechen. Der Verlust dieser Organe deutet auf eine lange Reihe schon sehr früh ausgestorbener Zwischenformen.

Eine sehr charakteristische Bildung, die mit dem Blutlauf zusammenhängt und wohl bei keinem anderen Weichthier in ähnlicher Weise vorkommt, sind die vollkommenen Septen, welche sich zwischen die Eingeweide schieben und nur an ganz bestimmten Stellen Oeffnungen frei lassen für die Circulation der Hämolymphe. Sie schaffen besondere Sinus im Fuss, um das Hirn, um den Pharynx, um den Darmkanal.

Endlich weist auch der spärliche Rest und die Zersplitterung der secundären Leibeshöhle auf eine weitgehende Umbildung hin. Man würde das kümmerliche Herz zur Noth für ein altes Erbtheil halten können, wenn das Pericard noch mit den Nieren zusammenhinge; aber die Nierenspritzen werden vergeblich gesucht.

Ich schliesse mich also vollständig der Auffassung an, welche die Dentalien weder zu den Schnecken noch zu den Muscheln in nähere Verwandtschaft bringt, sondern einen völlig gleichberechtigten und von den übrigen ebenso weit abstehenden Zweig am Weichthierstamme in ihnen erblickt.

2. Der Zusammenhang der Scaphopoden unter einander und ihre Urform.

a. Musculatur und Fuss.

PLATE vertritt die Anschauung, als wenn die Siphonopoden mit ihrer papillenbesetzten Endscheibe am Fusse ursprünglicher wären als die Dentalien; er stützt sich zumeist darauf, dass bei Siphonodentalium die Retractoren ungespalten sind, während sie sich bei Dentalium durch einen Längsspalt verdoppeln, so dass jenes im Ganzen zwei, dieses aber vier Columellarbündel besitzt (l. c.).

Ich komme viel eher zu dem umgekehrten Resultat, wenn ich auch gestehe, dass die phylogenetische Deduction, wie bei weitem in den meisten Fällen, zu keinem völlig klaren und befriedigenden Ergebniss führt.

Was zunächst jene Muskeln anlangt, so hängt der Grad ihrer Differenzirung mit der morphologischen Ausbildung des Fusses zusammen. Worauf die Spaltung bei Dentalium beruht, wird mir allerdings nicht hinreichend deutlich. Man hat wohl daran zu denken, dass der Eintritt in ein complicirtes Muskelgewirre des Fusses eine weitere Theilung verlangt. Desto klarer aber wird die Sache bei den Siphonopoden. Hier fehlen dem Fusse die transversalen Muskeln, er wird zu einem Rohre mit Rings- und Längsfasern in seiner Wand und mit einstülpbarer Spitze. Die Retraction wird durch die Columellares bewirkt; sie fassen distal an der Endscheibe an und wirken somit als einheitliche geschlossene Muskelbündel, ohne Veranlassung zu weiterer Spaltung.

Die Bildung des hohlen Rohres aber kann gegenüber dem parenchymatösen Dentaliumfusse, in dem doch ein weit weniger glattwandiger Hohlraum ausgespart wird, nur als eine secundäre Stufe gelten und die damit verbundene Einstülpbarkeit erst recht.

Ebenso aber möchte ich die äussere Form des Fusses beurtheilen. Man kann schwerlich die rings gefranste Endscheibe der Siphonopoden als etwas Ursprüngliches auffassen, um so weniger, als bei Pulsellum in der

Mitte noch ein freier tasterartiger Zipfel hervorsteht. Vielmehr scheint mir's, dass man vom entgegengesetzten Ausgangspunkte weit eher zum Ziele kommt.

Dentalium hat einen dreilappigen Fuss, eine Mittelspitze und zwei Seitenlappen, die als Anker dienen. Bei der Larve erscheinen schon sehr früh die drei Lappen als annähernd gleiche Bildungen zu einer Zeit, wo der Stiel, um den Ausdruck zu gebrauchen, noch nicht entwickelt ist. Weist nicht diese Gestalt darauf hin, dass man die Seitenlappen als Epipodien zu deuten habe? Doch hat diese morphologische Frage hier weiter keine Bedeutung.

Um bequem weiter zu gelangen, darf man wohl eine litterarische Annahme machen. DESHAYES bildet¹⁾ den Fuss so ab, als ob die Mittelspitze von einer trichterförmig geschlossenen Manschette umfasst würde. Wieder hat diese Darstellung durch das Gewicht der LACAZE-DUTHIERS'schen Arbeit ihren Credit eingebüsst. Könnte nicht DESHAYES doch eine Form mit solchem Fusse gefunden haben? Wie dem aber auch sei, mag die Gestalt dieses Fussendes existiren oder nicht, es liegt nahe anzunehmen, dass sie zum mindesten früher existirt habe, indem die Lappen möglichst ringsum in den Sand griffen zu besserer Verankerung. Von hier aus ist aber nur ein Schritt zur Scheibe von Pulsellum. Der Rand des Trichters zackte sich in Papillen aus zu immer wirksamerer Befestigung, die Mittelspitze schrumpfte zusammen zu einem nutzlosen Fortsatz. Er verkümmerte zuletzt ganz, so dass wir die reine Form von Siphondentalium vor uns haben.

Mir scheint, die Ableitung ist einigermassen einleuchtend; und dennoch könnte man eins einwerfen, nämlich den einfach stumpf zugespitzten Fuss von Gadila (Helonyx) ohne Lappen und Endscheibe.²⁾ Doch ist die einfache Umrisszeichnung, welche STIMPSON gab, so wenig überzeugend, dass man von einer Deutung (Verkümmerung der Lappen oder dergl.) vor der Hand besser absehen wird.

¹⁾ G. P. DESHAYES. Anatomie et monographie du genre Dentale. Mém. soc. hist. nat. Paris. II. 1825.

²⁾ STIMPSON. On certain genera and families of zoophagous Mollusca. Amer. Journ. of Conchology I. 1865.

b. Die Körperform (Kiemengegend. Leber. Gonade. Urform).

Die verschiedenen Scaphopodenschalen differiren theils nach der Umrandung der oberen Oeffnung, theils nach der inneren Schalenfläche, theils nach dem Umriss.

Die obere Schalenöffnung erlaubt die verschiedenste Zusammenstellung. Unter den Dentaliiden ist sie einfach ganzrandig wie *Dentalium* s. s., sie hat einen kurzen ventralen Ausschnitt bei *Entalium*, einen längeren ventralen Spalt bei *Fissidentalium* und *Fustiaria*. Der Spalt kann aber auch auf die dorsale Seite rücken, bei *Dentalium subterfissum* und *Leoninae* MEUNIER, eine Lageveränderung, für deren Deutung, ob durch die wirkliche Verschiebung der Fissur oder durch Umschlag der Schalen-Krümmung, wir noch keinen Anhalt haben. Unter den Siphonopoden haben wir bei *Pulsellum* wieder den einfachen Oeffnungsrand, bei *Siphonodentalium* und *Dischides* mancherlei Einschnitte, bei dem kleinsten *Cadulus* endlich nochmals eine ganzrandige Oeffnung. Da jede Erklärung ohne vorliegenden andersartigen Zwang vom Einfachsten auszugehen hat, sind Formen mit ganzrandiger Oeffnung an die Wurzel zu stellen; ob aber *Dentalium* s. s., *Pulsellum* oder *Cadulus*, lässt sich von dieser Seite aus in keiner Weise ausmachen.

Die innere Schalenfläche kommt am wenigsten in Betracht, sie ist ja fast durchgehends glatt und fortlaufend, und nur bei dem fossilen *Lobentale* COSSMANN wird sie durch zwei von den Seiten her einspringende Längsleisten unterbrochen.

Am wichtigsten scheint mir der Schalenumriss, für den wir, um nicht bloss beim Abscheidungsproduct zu bleiben, ebensogut den Mantelumriss setzen können. Bei den Dentaliiden haben wir durchweg die normale Kegelform mit mehr oder weniger gekrümmter Axe, gerade-so bei *Pulsellum* unter den Siphonopoden, bei den anderen Vertretern dieser Familie schnürt sich meist die vordere Oeffnung ein, so dass sich die Schale nach beiden Enden hin verjüngt. Einige Siphonodontalien, wie *S. pentagonum*,

folgen noch der einfacheren Form der Dentaliiden. Die bauchige Schale mit beiderseitiger Verjüngung steht dem Kegel um so näher, je weiter die Stelle der grössten Verbreiterung nach dem Vorderrande zu liegt; sie rückt schliesslich bei den meisten *Cadulus* in die Mitte der Längsaxe, und wir haben einen fast kugligen Umriss von etwa Weizenkornform, dessen obere und untere Oeffnung an Gestalt und Weite nur wenig differiren. Die Reihe liegt also mit einiger Klarheit vor, an dem einen Pole stehen die konischen, am anderen die nahezu kugligen oder weizenkornförmigen Gestalten.

Soll man sich für eine als die ursprünglichere entscheiden, so kann diese angesichts der Ableitung der Scaphopodenschale aus der vom Rücken herabwachsenden und dann unten sich zum Gürtel schliessenden Sattelform nur der einfache Kegel sein. In der That haben auch alle Morphologen, welche eine phylogenetische Construction versucht haben, nur diese Form ihren Speculationen zu Grunde gelegt (GROBBEN, PLATE, LANG).

Gleichwohl liegt die Sache nicht ganz so einfach, ja es scheint aus der individuellen Entwicklung hervorzugehen, dass die erste Schalenform eine andere war.

Von *Siphonodentalium vitreum* bildet Sars (l. c.) eine Jugendform ab, deren oberes Schalenende ein wenig aufgetrieben ist mit einem kurzen ventralen Einschnitt von hinten her.

Dieses Embryonalende entspricht aber recht wohl der ersten Schalenbildung der Dentalienlarve, wie wir sie durch LACAZE-DUTHIERS und KOWALEVSKY kennen, auf dem Stadium, wo die Mantellappen bez. die Schalenränder unten eben verschmolzen sind. Die Stelle der ersten Verschmelzung liegt aber bei der Schale wenigstens mehr dem Vorderende genähert, während sie nach hinten noch klafft.

Ich glaube, man hat Grund zu der Annahme, dass eine derartige Schalenform eine Stufe darstellt, welche als Urform lange Zeit selbständig war, natürlich nicht in Bezug auf das Segel und die sonstigen Larvenorgane, sondern lediglich in Hinsicht auf Mantel und Schale, also auf die allgemeine Körperform. Ich werde dazu geführt durch die

Betrachtung der Respirationsorgane und der Wachstumsverhältnisse der Dentaliumschale.

Als Kiemengegend dient nur die Mantelpartie unterhalb des Afters (zugleich mit dem Enddarm). Durch besondere Wimperringe ausgezeichnet, ist sie vom hinteren Theile des Mantelrohres scharf abgesetzt, das Blut wird durch eine untere ventrale Gefässbahn von hinten her herbeigeschafft. Woher kommt die scharfe hintere Abgrenzung dieser Athemgegend, die doch nach vorn, der Erwartung entsprechend, allmählich in die übrige Haut sich verliert? Den Schlüssel liefert zunächst die Art des Wachstums bei Dentalium, das von Zeit zu Zeit die obere Schalen Spitze abwirft und nach Bedarf die erweiterte Oeffnung durch Hypostracum - Abscheidung verengert oder einen secundären Tubus aufsetzt. Dieses Abwerfen ist aber nur dadurch möglich, dass die Haftstelle zwischen Mantel und Schale, d. h. der Retractorenansatz allmählich sich nach vorn verschiebt. Lag er aber ursprünglich weiter hinten, dann geht wohl daraus hervor, dass das Mantelrohr nach hinten auswächst. Auf diese Weise dürfte sich Fissidentalum erklären. Selbstverständlich kann bei diesem anfangs die Spalte nicht so lang sein wie nachher, wo sie ja die Embryonalschale um ein vielfaches an Länge übertreffen kann. Die Haftstelle liegt vermuthlich, wie oben schon angedeutet, über dem vorderen Ende der Spalte. Sie rückt mit diesem nach vorn, und der Unterschied von Dentalium s. s. liegt hauptsächlich in der Constanz des hinteren Schalenendes, das nicht abgeworfen wird. Die Schale und mit ihr das Thier zieht sich also während der Entwicklung nach hinten aus und erhält den hinteren Manteltheil. Wäre dieser gleichmässig von Anfang an ausgebildet, so läge kein Grund vor für die scharfe Abgrenzung der Kiemengegend. Diese aber wird sofort verständlich, wenn man jener gedrungenen Urform mit nur kurz geschlossenem, nach hinten gespaltenem Schalenringe eine selbständige Existenz zuschreibt. Der Schluss des Mantels zum Ringe nahm den Raum weg für die Kiemen, deren Funktion von der benachbarten Haut, dem Mantel (und dem Rektum) übernommen wurde. Erst nachdem diese

Region zu typischer Ausbildung sich gefestigt hatte, erfolgte der Uebergang zur gestreckten Kegelform, indem das Thier stärker nach vorn wuchs und auch hinten das Mantelrohr weiter auszog. Die Kieme blieb beschränkt auf die alte Stelle, die dazukommenden Manteltheile participirten trotz der Continuität nicht mehr an der Athmung, als jeder beliebige Hautabschnitt.

Somit vereinigen sich verschiedene Momente, um einen Schluss auf die Urform zu stützen. Fraglich bleibt besonders, ob das kleine erste Schälchen, (vorn ringförmig, hinten und unten gespalten, von relativer Kürze, so dass die Längsaxe die Queraxe nur wenig übertraf), die vordere Oeffnung etwas verengerte oder nicht. Das Endstück der jungen Siphonodentaliumschale scheint das erstere anzudeuten; andererseits entspricht die obere Oeffnung der Entaliumschale mit ihrem kurzen ventralen Ausschnitt ganz dem hinteren Ende derselben Siphonodentaliumschale, während sich das vordere Ende continuirlich zum gestreckten Conus verlängert, also ohne Verengung. Durch eine geringe Verengung aber würde man auch leicht von der ursprünglichen Schalenform zu der von *Gadila* und *Cadulus* gelangen. Zur Klarstellung dieser Beziehungen, ob *Cadulus* oder *Pulsellum-Entalium* der Urform näher steht, ist auf den *Situs viscerum* zurückzugreifen.

Vorher aber noch eine andere Bemerkung, die Schale betreffend. Aus der Jugendform von *Siphonodentalium* ist zu folgern, dass bei dieser Gattung, wie bei *Dischides*, das embryonale Schalenende abbricht; und da liegt die Annahme nahe genug, dass der Bruch unmittelbar hinter der Insertion der Retractoren oder Spindelmuskeln statt hat, sowie dass die mit den Muskelbündeln wechselnde Insertionslinie die charakteristischen Auszackungen der Bruchlinie bestimmt, ein Punkt, der zu künftiger Untersuchung auffordert.

Und damit zurück zur phylogenetischen Ableitung! Sie knüpft am besten an die Gonade und die Leber an. Beide Mitteldarmdrüsen liegen bei *Dentalium* symmetrisch nach hinten, so dass von den zahlreichen Schläuchen die vordersten seitwärts, die hintersten parallel nach hinten

gerichtet sind. Bei den Siphonopoden werden die Lebern ganz nach vorn gedrängt, so dass die Schläuche von der Seite und vorn nach innen und hinten dem Magen zustreben; nur zwei Schläuche, die beiden medialen, von PLATE als Hinterlebern bezeichnet (l. c.), behalten die alte Richtung, parallel zur Längsaxe, bei; die Vereinigung aber der beiden Hauptgänge zu einem, der nur von einer Seite das Secret in den Magen befördert, deutet ebenso wie die Verlagerung der seitlichen Schläuche auf einen secundären Zustand, gegenüber den Dentalien.

Die Ursache der Dislocation lässt sich leicht auffinden, sie liegt in der Gonade. Auch diese zeigt bei Dentalium die einfacheren Verhältnisse; denn als langgestrecktes gleichschenkliges Dreieck nimmt sie hinter dem Magen über der Leber den Rücken ein, so dass sie durch die Medianebene in zwei symmetrische Hälften getheilt wird. Bei den Siphonopodiden dagegen wird sie viel kürzer und breiter, ihre Seitentheile rücken in den Mantel hinab, verdrängen die Leber und dringen bis zur gegenseitigen Berührung in der unteren Medianlinie nach unten und vorn. Und so gewinnt man nach allen Seiten den Eindruck, als ob die Form von Dentalium ursprünglicher wäre als die der Siphonopoden, die vielmehr als reducirte Gestalten erscheinen. Ich glaube, man kann selbst den Grund auffinden davon, dass bei dieser Grössenreduction gerade die Gonade die Veränderungen im Situs viscerum bestimmt. Wie nämlich verschiedene Abbildungen von LACAZE-DUTHIERS, M. SARS, FOL und PLATE ergeben, sind die Eier der kleinen Siphonodentalien relativ beträchtlich grösser als die von Dentalium, wohl um ein mehr-, vielleicht vielfaches. Die Reduktion der Eigrösse hat mit der des Körperumfanges bei weitem nicht gleichen Schritt gehalten, daher die Verlagerungen.

Bei aller Ueberzeugungskraft der Thatsachen, wie sie sich mir wenigstens darstellen, ist es doch nicht leicht, die erste Form der Gonade in jenes frühe Stadium hinein zu construiren. Die Larve, die es uns einigermaßen vorführt, hat naturgemäss noch keine Geschlechtsdrüse. Auf jeden

Fall musste sie kürzer sein als bei *Dentalium* und schmaler als bei den Siphonopoden.

Uebrigens hängt mit der verschiedenen Eigrosse ein anderer Umstand zusammen, welcher wiederum im Gegensatze zu den eben gegebenen Ableitungen den Dentalien das Gepräge weiter entfernter Formen giebt. Die Siphonopoden bleiben durchweg klein, wachsen also nicht weiter in die Länge; damit aber werfen sie auch das obere Schalenende (nach Abbruch des embryonalen Theiles) nicht wieder ab, wie Sars richtig schloss, die obere Oeffnung ist im Verhältniss zur Schale weit und lässt auch recht grosse Eier durch; den kleinen Dentalieneiern dagegen entspricht eine enge obere Oeffnung, und wenn sie das Schalenende abwerfen, verengern sie sich wieder durch Hypostracumabscheidung, besitzen also eine recht wesentliche känogenetische Sondererwerbung, wobei eine möglichst enge obere Oeffnung zugleich für die Abhaltung von Fremdkörpern vortheilhaft ist.

3. Die geologische und geographische Verbreitung.

Die Paläontologie hat einige wenige Formen aufgedeckt, welche in der gegenwärtigen Schöpfung zu fehlen scheinen, wahrscheinlich sogar bloss eine, denn das *Pyrgopolon* MONTFORT's wird kaum noch als ein Scaphopod betrachtet. Es kommt also nur *Lobentale* COSSMANN in Betracht.

Demnach zeigen unsere Thiere in allen Gattungen eine grosse Zähigkeit, Beweis genug, dass sie in ihrer Eigenart den Bedingungen, unter denen sie leben, vortrefflich angepasst sind. Schon hier wird man Anlass nehmen dürfen (von allen morphologischen Argumenten ganz abgesehen), sie nicht länger als einfache Zwischen- oder gar Uebergangsstufe zwischen Gastropoden und Lamellibrachien anzusehen.

Dentalium hat sich vom Silur an erhalten. In spät secundären und tertiären Ablagerungen scheinen erst die Siphonopoden aufzutreten, so dass wir auch hierin einen Beweis für die grössere Annäherung der Dentaliiden an

die Urform erblicken können, wenn wir nicht die Zartheit und Kleinheit der Siphonopoden dafür verantwortlich machen wollen, dass sie in älteren Schichten noch nicht nachgewiesen wurden.

Von hoher Bedeutung scheint mir's zu sein, dass fossile Formen, wie *Fissidentalium* und *Cadulus*, z. Th. in fast identischen Arten einen ganz ausserordentlichen Procentsatz der abyssischen Fauna ausmachen. Diese Thatsache lässt sich aber nicht nur in dem Sinne verwerthen, den man so gern hineinlegt, als ob die Tiefseefauna überhaupt ein Refugium darstelle für alterthümliche Geschöpfe, sie erhält vielmehr einen um so stärkeren Nachdruck dadurch, dass die Siphonodentalien in weniger tiefen Wasserschichten bisher mehr in den arktischen Breiten vorkommen, welche die niedrigen Temperaturen der Tiefsee theilen. Der grösste Reichthum an Gattungen fällt also in die Kältegebiete, und wir kommen zu der Folgerung, dass die Scaphopoden unter niedrigen Wärmegraden erzeugt sind.

4. Die Färbung.

Aus der Farbe eines Thieres einen Schluss machen zu wollen auf seinen Schöpfungsherd, ist vor der Hand ein gewagtes Unternehmen. Man muss sich leider bisher noch mehr vom Gefühl leiten lassen, als von exacten Merkmalen. Gleichwohl stehe ich nicht an, auch das, was sich mir bei der Betrachtung der Körper- und Schalenfärbung der Scaphopoden aufdrängte, heranzuziehen.

Die Farben bewegen sich zumeist in der linken Hälfte des Spectrums. Am grellsten tritt Orange auf, wenn auch vereinzelt. Demnach herrscht ein ziemlich mattes Grün vor; röthliche Töne finden sich, besonders ein dumpfes Purpurroth. Die übrigen Abstufungen liegen auf der Linie zwischen Weiss und Schwarz, ganz weissen Schalen stehen solche mit einem rein grauen Anflug in verschwommenen Ringen, den Anwachslineien entsprechend, gegenüber, Blau, Indigo, Violett fehlen, ersteres wenigstens beinahe.

Erlaubt diese Scala irgend einen Schluss? Als ich kürzlich mit Herrn WINTER in Frankfurt die von ihm hergestellten prächtigen zoologischen Tafeln durchsah, fiel mir

die ausserordentliche Uebereinstimmung der Dentalienfärbung mit der der nordischen Actinien auf.¹⁾ Genau dieselbe Breite der Scala, in den gleichen Abstufungen. Bevor ich meinen Gedanken Ausdruck gab, bemerkte Herr WINTER, dessen eingehende Bemühungen um das Colorit der Neapeler Actinien bekannt sind, man sähe den Nordformen gleich an der Farbe die Kälte an. Ohne mich hier auf eine theoretische Discussion irgendwie einzulassen, verschweige ich doch nicht, dass ich schon aus der Färbung den Eindruck erhalten hatte, die Scaphopoden seien ursprünglich Kälteformen.

D. Schluss.

Die Scaphopoden sind eine durchaus selbständige Weichthiergruppe von hoher Eigenart. Der grabenden Lebensweise angepasst, nehmen sie zwar, wie die Muscheln, das Athemwasser durch das Hinterende ein, aber sie führen es nach vorn durch die Fussrinne aus. Dabei haben sie die selbständige Ergreifung und Auswahl der Nahrung nicht aufgegeben, sondern den Zottenbesatz ihrer Fühler, wie ihn THIELE bei *Haliotis* nachgewiesen hat (l. c.), zu langen Captakeln ausgebildet. Die Urform war wohl kürzer, gedrungener, mit nur schmaler vorderer ventraler Verwachsung des unteren Schalenrandes, während nach hinten ein starker ventraler Ausschnitt blieb. Die Verengerung der Mantelhöhle brachte die Kiemen zum Schwinden, und die Haut übernahm die Athmung. Besonders wurde die Stelle zur Kiemengegend ausgebildet, in deren Nachbarschaft anfangs die Kiemen gesessen hatten, der untere hintere Theil des Mantelrohrs und der gegenüberliegende Enddarm, der rhythmische Schluckbewegungen ausführen lernte und aus seiner Wand zahlreiche stark wimpernde Schläuche in das Schizocoel hineinspriessen liess als Wasserlunge (Rectaldrüse). Mit den Kiemen schwanden die Eigenwände der Gefässe und die Vorkammern. Die

¹⁾ NORSKE Nordhavs-Expedition 1876—1878. Danielssen. *Actinida* 1891.

Radula wurde zwar nicht mehr zum Ergreifen und Einholen der Beute gebraucht, aber sie erhielt sich trotzdem, weil sie aus einer Raspel sich zu einem Quetschapparat zum Zerdrücken der Radiolarien umbildete. Der Kiefer blieb bestehen, um die Nahrung mit dem Geschmackswerkzeug oder Subradularorgan in innigere Berührung zu bringen.

Der Fuss war anfänglich der Dentalienfuss mit Endspitze und Seitenlappen. Daraus entwickelte sich durch Pulsellum hindurch die Endscheibe der Siphonopoden mit ihren zahlreichen Ankerpapillen.

Mit der grabenden Lebensweise verband sich später eine weitere Streckung des Körpers, die Schale wurde konisch röhrenförmig. Der embryonale Theil wurde abgeworfen. Nachher trat bei den Siphonopoden eine Verengerung der vorderen Schalenöffnung ein unter gleicher Reduktion des Körpermasses. Die Eier nahmen indess nicht entsprechend ab, und die grosse Gonade bedingte eine Verlagerung der benachbarten Organe, besonders der Lebern.

Das Schöpfungscentrum muss mit hoher Wahrscheinlichkeit in den kälteren Gegenden gesucht werden.