

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

*Rupertomenia fodiens* nov. gen., nov. spec.,  
eine neue Lepidomeniide von der Südwestküste  
Schwedens\*.

Von

**Mathilde Schwabl.**

Mit 16 Textabbildungen.

Da, infolge der außerordentlichen Seltenheit des Materials, die Solenogastren auch heute noch zu den unsicheren und viel diskutierten Gruppen der Evertebraten zählen, mußte es als ein glücklicher Zufall bezeichnet werden, daß mir zwei Exemplare eines, wie sich herausstellte, neuen Genus zur Verfügung standen. Solange wir nicht die Möglichkeit haben, an Hand ausreichenden Materials physiologische, ontogenetische und ökologische Untersuchungen an dieser Tiergruppe anzustellen, muß es schon als wichtiger Fortschritt gewertet werden, neue Formen kennen zu lernen und möglichst exakt zu untersuchen, insbesondere im Hinblick auf gewisse Organsysteme, wie etwa Kreislauf- oder Nervensystem, deren Bedeutung erst in jüngerer Zeit erkannt wurde und die daher bei älteren Bearbeitungen zugunsten bestimmungstechnisch günstigerer Merkmale (Spicula etc.) stark vernachlässigt worden waren.

---

\* Vorliegende Arbeit enthält die wesentlichsten Ergebnisse meiner Dissertation, welche ich im Jahre 1952/53 am Zoologischen Institut der Universität ausarbeitete. Es sei an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Univ.-Prof. Dr. Wilhelm Marinelli, von Herzen gedankt, der meine Arbeit stets mit warmem Interesse verfolgte und mir in vielfacher Weise Anregung und Unterstützung zuteil werden ließ. Mit großer Freude ergreife ich die Gelegenheit, ihm diese Arbeit anlässlich ihrer Veröffentlichung zu seinem 60. Geburtstag mit meinen ergebensten Wünschen zu widmen.

Meinem Freunde Dr. Rupert Riedl, aus dessen Besitz das kostbare Material stammte, das er mir vertrauensvoll zur Bearbeitung überließ, und dem ich daher zutiefst verpflichtet bin, widme ich die neue Form, *Rupertomenia fodiens*.

**Material und Methode:** Die beiden mir zur Verfügung stehenden Individuen wurden im Sommer 1951 im Gulmarfjord, Südwestschweden, in einer Tiefe von 40 m mittels Dredge gefangen. Beide Tiere — eindeutig derselben Spezies angehörend — waren voll geschlechtsreif und erlaubten daher eine eingehende Untersuchung sämtlicher Organkomplexe. Sie waren an Ort und Stelle in Bouin fixiert worden und wurden über Absinken in Zedernöl in hartes Paraffin eingebettet und nach der üblichen Methode auf dem Minotschen Serienmikrotom in Schnittserien von 5 bzw. 6  $\mu$  zerlegt. Die Färbung erfolgte nach Vorbeizung der Kerne in Weigert'schem Eisenhämatoxylin mittels Orange G — Anilinblau — Essigsäure, die Gegenfärbung mittels Säurefuchsin. Diese Methode ergibt klare, kontrastreiche Bilder, weshalb sie besonders für die Behandlung seltenen Materials, bei dem Spezialfärbungen nicht durchgeführt werden können, empfohlen sei. Nach gleicher Methode wurde zu Vergleichszwecken ein Exemplar von *Chaetoderma nitidulum* Lovén in eine Sagittalschnittserie zerlegt und gefärbt. Es stammte vom selben Fundort.

**Äußere Körperform:** *Rupertomenia fodiens* nov. gen., nov. spec. besitzt eine langgestreckte wurmförmige Gestalt (s. Abb. 1, 2), wie sie der Familie der *Lepidomeniidae* durchwegs zu eigen ist.

Die Form ist relativ klein, das größere der beiden Exemplare war 3 mm, das kleinere 2 mm lang. Der Körperquerschnitt ist rund, mit einem Durchmesser von 0,2 bzw. 0,15 mm, der Längenindex beträgt somit 13—15. Ein Rückenkiel (wie etwa bei *Sandalomenia* u. a.) ist nicht vorhanden, und auch die Spicula waren, soweit mir mitgeteilt wurde, nicht so angeordnet, daß ein äußerer Kiel gebildet worden wäre, wie wir dies etwa für *Nematomenia* oder *Ichthyomenia* kennen. Das Hinterende ist von dorsal her zugespitzt,



Abb. 1. *Rupertomenia fodiens*, Totalpräparat, Vorderende in Dorsal-, Hinterende in Lateralansicht.

das Vorderende ventral etwas eingezogen und abgeflacht, seitlich verschmälert, aber nicht zugespitzt, sondern vorne flach abgestutzt, wie aus den Abbildungen ersichtlich. Der übrige Körper ist gleichmäßig dick — es fehlt also die bei den Lepidomeniiden so häufige Verjüngung von vorne nach hinten zu (etwa *Lepidomenia* oder *Heathia*, *Dondersia* u. a.).

An Körperöffnungen bzw. Integumenteinstülpungen sind am Totalpräparat Atrialöffnung, Flimmergrube, Ventralrinne und Analraumöffnung deutlich, die Mundöffnung schwerer auffindbar.

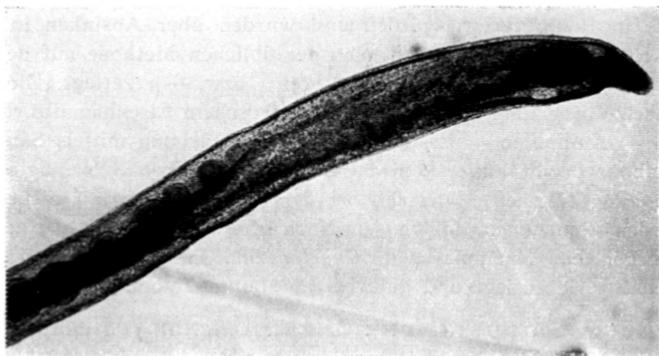


Abb. 2. Totalpräparat, Vorderende in Lateralansicht.

Die kleine, kreisrunde Atrialöffnung liegt am Vorderende des Tieres etwas subterminal (s. Abb. 3), dahinter die große quergestellte Flimmergrube und zwischen beiden, als kleiner, ebenfalls quergestellter Schlitz, die Mundöffnung.

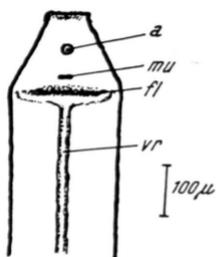


Abb. 3. Vorderende, Ventralansicht.

$a$  = Atrium,  $mu$  =  
Mundöffnung,  $fl$  =  
Flimmergrube,  $vr$  =  
Ventralrinne.

Die Bauchrinne beginnt an der Flimmergrube und endet etwa  $50 \mu$  rostral der Analraumöffnung, wo sie im Körperepithel verstreicht. Eine deutliche Ventralfalte ist vorhanden, sie verschwindet erst knapp vor dem caudalen Ende der Bauchrinne. Ihr Wimperepithel setzt sich bis zum völligen Verstreichen der letzteren in derselben fort.

Der Analraum öffnet sich ebenfalls subterminal. Eine Besonderheit ist eine kleine grubenförmige Vertiefung vor der Analraumöffnung, die weder mit Bauchrinne noch mit Analraum in Verbindung steht. Sie ist — wenn auch undeutlich — schon im Totalpräparat zu erkennen und dürfte dem histologischen Bau nach als Sinnesorgan zu deuten sein. Die oftmals nicht sicher zu entscheidende Frage, ob Bauchrinne mit Analraum kommuniziert oder nicht, ist hiemit im vorliegenden Falle eindeutig beantwortet.

Ein dorsoterminales Sinnesorgan konnte im Totalpräparat nicht, wohl aber auf Schnittpräparaten aufgefunden werden.

Die Farbe des Tieres ist gelblichbraun.

Gestaltsveränderungen in Folge von Muskelkontraktionen, wie sie insbesondere von Marion und Kowalewsky für die nahverwandte Form *Lepidomenia hystrix* als auffallend beschrieben wurden, konnten am lebenden Tiere nicht beobachtet werden, als einzige Bewegung fiel die lebhaftige Tätigkeit der Flimmern in der Flimmergrube auf.

## Das Integument.

### a) Der Mantel.

Ich behalte diesen Ausdruck der Übersichtlichkeit halber hier bei und verstehe darunter sensu Hoffmann (1929) die gesamte Körperbedeckung mit ihren Bildungen excl. das Epithel der Flimmerrinne und -grube, das Analraumepithel ebenfalls ausgenommen. D. h. mit anderen Worten, daß für die *Solenogastres* unter „Mantel“ die cuticula- und kalkabscheidenden Partien der Körperbedeckung verstanden werden, wie dies auch für die übrigen Mollusken gilt. Dennoch darf nicht übersehen werden, daß der eigentliche Molluskenmantel eine rein dorsale Bildung ist, während der Mantel der *Solenogastres* den ganzen Körper umhüllt und nur den schmalen ventralen Streifen der Bauchrinne freiläßt. Diesen letzteren aber konsequenterweise als reduzierte Ventralseite des Tieres anzusehen, ist auf Grund des inneren Aufbaues der *Solenogastres*, der eine Reduktion vermissen läßt, nicht zulässig. Ich betone also, daß der Ausdruck „Mantel“ hier nur als anatomischer, nicht aber als morphologischer Begriff verstanden werden möge.

1. Die Spicula. Infolge der Fixierung mit Bouin und der darin enthaltenen Pikrinsäure waren die Kalkbildungen nicht mehr erhalten; ich kann daher hier nur einige wenige Angaben machen, die sich auf den Bericht Dr. Riedls, der das Tier vor der Fixierung kurz unter dem Binokular untersuchte, stützen, sowie auf die Beschreibung eines einzigen Spiculum, das merkwürdigerweise, wenn auch nicht in situ, erhalten geblieben war. Demnach besitzt *Rupertomenia fodiens* relativ kleine, nadel- bis lanzettförmige Kalkstacheln, die gleichmäßig auf der Körperoberfläche verteilt sind. Das erhaltene Gebilde (s. Abb. 4) ist schmal lanzettförmig mit abgestutzter Basis, einer Länge von  $27 \mu$  und einer größten Breite von  $3-4 \mu$ . Nach den Aussparungen in der Cuticula zu schließen, die den Sitz der Spicula angeben, standen dieselben

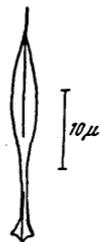


Abb. 4.  
Spiculum.

nicht senkrecht zur Körperoberfläche, sondern eher tangential. Ob neben dieser Ausbildung der Spicula das Tier auch die charakteristische Schuppen- und Blattform aufweist, ist nicht mehr festzustellen.

2. *Epidermis*. Die Epidermis besteht wie bei der überwiegenden Mehrzahl der Solenogastren — wir kennen nur einige wenige Ausnahmen — aus einem einschichtigen iso- bis hochprismatischen Epithel.

Für *Macellomenia palifera*, *Ichthyomenia ichthyoides* und *Hemimienia intermedia* wird ein undeutlich zweischichtiges Epithel angegeben; ich halte es aber für möglich, daß dieser Eindruck durch Schnitte hervorgerufen wurde, die nicht ganz exakt als Querschnitte orientiert waren, was bei den meist gekrümmten Tieren leicht möglich wäre. Schon bei der geringsten Neigung der Schnittebene aber erweckt das Epithel den Eindruck der Mehrstufig- oder der Mehrschichtigkeit.

Die Ausbildung der Epidermis innerhalb der Lepidomeniiden ist durchaus nicht gleichförmig, sondern weist ziemlich beträchtliche Unterschiede im Hinblick auf Anzahl und Bau der daran beteiligten Zellsorten auf: während *Nierstrassia fragile* nach Heath einen durchaus einfachen Epidermisbau zeigt, finden wir zunehmende Differenzierung bei den Formen *Nematomenia bayuliensis*, *Donderisia californica*, *D. festiva* (vgl. Thiele 1894, Heath, van Lummel, Storck), die insbesondere durch das Auftreten verschiedener Drüsen- und Sinnes(?)zellen gekennzeichnet ist.

Verglichen mit den genannten Formen zeigt *Rupertomenia* einen noch weiter komplizierten Epidermisaufbau. Und dies nicht allein in der größeren Mannigfaltigkeit der aufbauenden Zellelemente, sondern auch in der unterschiedlichen Verteilung der verschiedenen Zellsorten über die einzelnen Körperregionen. Selbst die einfachen Epithelzellen zeigen je nach Lage leichte Variabilität.

Die eigentlichen Epithelzellen sind schwach oxyphil gefärbte, kubische bis zylindrische Zellen, deren durchschnittliche Höhe etwa  $6,5 \mu$  beträgt. Sie besitzen einen runden bis ovalen chromatinarmen Kern, der subzentral gelegen ist. Am Vorder- und Hinterende des Tieres sind sie wesentlich schmaler ( $2,5 \mu$ ) als am übrigen Körper ( $4-4,5 \mu$ ), aber stärker tingiert. In der Körpermitte machen sie zahlenmäßig den überwiegenden Bestandteil der Epidermis aus, während sie an den Körperenden, besonders am Hinterende, durch die außerordentlich zahlreichen Drüsenzellen zurückgedrängt erscheinen.

Die für andere Formen angegebenen spindelförmigen Zellelemente (welche meist als Sinneszellen gedeutet werden, Heath) sind auch hier vorhanden, wenngleich nicht allzu häufig. Ihr Plasma ist gleichfalls locker, schwach acidophil, die Kerne schmal und häufig distal gelagert. In wenigen Fällen gelang es mir, fibrilläre Elemente festzustellen, die an diese Zellen herantreten, ob es sich hierbei jedoch um Nerven handelte, kann ich nicht sagen. Diese Zellen sind am ganzen Körper ziemlich gleichmäßig und in gleicher Ausbildung verteilt, am Vorderende allerdings häufiger anzutreffen, insbesondere unmittelbar um die Mundöffnung.

Drüsenzellen sind bei unserem Tier in überraschend hoher Zahl und mannigfacher Ausbildung vorhanden, wobei wiederum die Verteilung verschiedene Körperregionen unterscheiden läßt. Allen Drüsenzellen gemeinsam ist die Lage (etwas aus dem Epithelverband gegen die Tiefe zu verschoben), die hervorstechende Größe,

sowie die basale Lage ihrer Kerne. Ferner findet man häufig Muskelfibrillen, die, aus dem Hautmuskelschlauch kommend, die Zellen in ihrer basalen Hälfte umfassen und umspinnen und möglicherweise dem Auspressen des Sekretes dienen. Die Zellen reichen meist bis an die Oberfläche des Epithels, d. h. bis zur Cuticula und öffnen sich mit einem mehr oder minder feinen Porus in einen feinen Kanal, der die Cuticula senkrecht zur Oberfläche durchbohrt.

Am auffallendsten sind die großen Schleimdrüsen am Hinterende des Tieres, wo sie stellenweise so dicht gedrängt stehen, daß der Eindruck eines geschlossenen Drüsenepithels erweckt wird

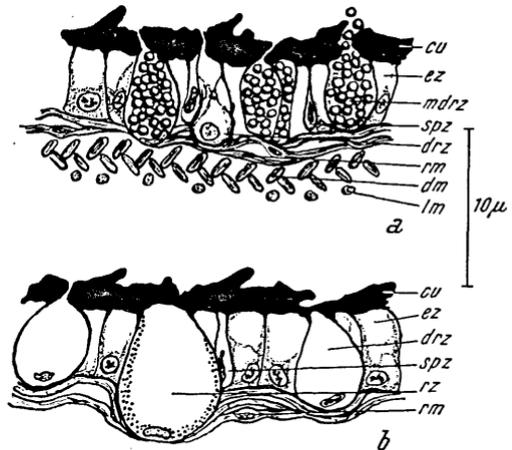


Abb. 5. Epidermis, a) vom Hinterende, b) von der Körpermitte des Tieres. *cu* = Cuticula. *drz* = Drüsenzelle, *dm* = Diagonalmuskulatur, *ez* = Epidermiszelle, *lm* = Längsmuskulatur, *mdrz* = mucöse Drüse, *rz* = Riesenzelle, *rm* = Ringmuskulatur, *spz* = Spindelzelle.

(s. Abb. 5 a). Eine solche Drüsenzelle ist etwa  $8 \mu$  hoch, dabei relativ schlank,  $3-4 \mu$  breit, und mit großen, stark lichtbrechenden Sekrettröpfchen prall gefüllt. Je nach Sekretionszustand erscheinen die Sekrettropfen braunrot bis blau, es handelt sich jedoch offensichtlich um dasselbe Sekret, da alle Übergänge in einer Zelle anzutreffen sind. Das Sekret wird tröpfchenförmig ausgestoßen. Die schwachgefärbten acidophilen Kerne liegen basal bis baso-mesial, sind bei gefülltem Zustand der Zelle flach schüsselförmig, nach Ausstoßung des Sekrets eher abgerundet. Ihre Größe ist etwa  $2,4 \mu$ . Diese Zellen dürften den von Thiele 1894 (Tafel XVI, Abb. 133 gm) für *Nematomenia banyuliensis* beschriebenen, mucösen Drüsenzellen entsprechen, deren Vorhandensein von Nierstrasz und Storck (1940) bestätigt wurde. Sie befinden sich nur am Hinterende des Tieres und zwar — caudal beginnend — zunächst hauptsächlich an der Ventralseite, dicht um die Analraumöffnung; cranial derselben treten sie auch in den lateralen und dorsalen Epithelpartien auf, um in der Region des präkloakalen Sinnesorganes lateral ein annähernd geschlossenes Drüsenepithel zu bilden und das erwähnte Sinnesorgan dicht gedrängt zu umgeben, wobei sie in den ventralen hochprismatischen Epithelpartien äußerst schlank und flaschenförmig, in den lateralen und dorsalen, annähernd isoprismatischen, etwa keulenförmig und tief in die Muskellage eingesenkt erscheinen. Die sie umspinnenden Fasern treten aus dem Verband der Ringmuskulatur an sie heran. Dieser Bereich zahlenmäßig maximaler Ausbildung erstreckt sich jedoch nicht weit cranial. Noch in der Region des unpaaren Abschnittes der Schalendrüse (vgl. zur Orientierung Abb. 7) nehmen sie zahlenmäßig stark ab und in der Region der Verschmelzung der beiden Gonodukte sind sie nur mehr vereinzelt im Epithelverband vorhanden. Schließlich verschwinden sie gänzlich.

An ihre Stelle tritt eine zweite Form von Drüsenzellen, die ziemlich allgemein vorhanden zu sein scheint. Es sind dies große, blasige Zellen, äußerst schwach gefärbt, stark vakuolisiert, mit basalen, mäßig tingierten, flachen bis ovalen Kernen. Das Plasma zeigt eine äußerst feine Granulation. In seltenen Fällen findet man diese Drüsenzellen mit Sekret erfüllt, das offenbar ebenfalls mucöser Natur ist, basophil und mit wesentlich feinerer Granula als in den oben beschriebenen Zellen. Auch diese Zellen zeigen Tendenz zur

Verlagerung gegen die Tiefe zu und sind von feinen Muskelfibrillen umspannen. Ihre Größe beträgt etwa 7—8  $\mu$ .

Seröse Drüsen sind vereinzelt anzutreffen. Sie unterscheiden sich von den zuletzt beschriebenen nur wenig in Gestalt und Bau. Ihre Kerne sind stärker tingiert, ihr Sekret ist sehr fein granuliert und zeigt deutlich acidophiles Verhalten.

Schließlich findet sich noch eine Art von Zellen, die am ehesten mit Wiréns Riesenzellen zu vergleichen wäre. Es sind dies große, blasige, stark vakuolisierte Zellen, mit basalen kleinen, fast ungefärbten Kernen und stark granuliertem Plasma, das einen schmalen, aber stark lichtbrechenden Saum entlang der Zellwände bildet (s. Abb. 5 b). Diese Zellen werden bis zu 10  $\mu$  hoch und 7  $\mu$  breit. Sie finden sich sowohl im Epithel der gesamten mittleren Körperregion als auch am Vorderende, wenngleich nicht so häufig. An dieser Stelle wäre zu bemerken, daß ich in Übereinstimmung mit Wirén im Bindegewebe, in den Bluträumen, innen an die Muskulatur angelagert und auch in dieselbe eindringend, große Wanderzellen feststellen konnte, mit rundem Kern und gekörntem Plasma, in das zahlreiche Konkremente eingelagert sind.

Wirén nimmt einen Zusammenhang zwischen diesen beiden Zellformen an, indem nämlich besagte Wanderzellen in die Epidermis eindringen und zu Spiculamatrixzellen werden sollen. Diese Annahme weist Heath mit der Begründung zurück, daß ein Eindringen solcher Wanderzellen in den Epithelverband der Epidermis an keiner Stelle beobachtet werden könne und daß sich außerdem jene Wanderzellen von sämtlichen Epidermiselementen wesentlich unterscheiden würden. Hier eine Entscheidung zu treffen, ist schwierig und ich bin dazu nicht in der Lage, schon deshalb, weil ich infolge der fehlenden Spicula keines der Epidermiselemente als Spiculabildungszelle identifizieren kann. Doch habe ich Epidermis und Wanderzellen im Hinblick auf diese Frage genau untersucht: es ist mir tatsächlich nicht gelungen, auch nur an einer Stelle das Eindringen solcher Wanderzellen in den Epithelverband nachzuweisen, anderseits aber stimmen die Angaben Heaths, der Wanderzellen nur innerhalb des Hautmuskelschlauches antraf, nicht; ich konnte an mehreren Stellen Wanderzellen finden, die bis zu den äußeren Schichten des Hautmuskelschlauches vorgedrungen waren. Ferner ist der histologische Unterschied zwischen den erwähnten Riesenzellen und den Wanderzellen nicht so sehr groß. Lichtbrechungsvermögen und Färbung des Plasmas ist bei beiden Zellformen die gleiche, die starke Vakuolisierung der Riesenzellen, sowie die etwas andere Kernstruktur derselben könnte als Degenerationserscheinung, möglicherweise in Zusammenhang mit der Spiculabildung, gedeutet werden; die Form der Zellen, die im Epithelverband durch die Bipolarität, bei Wanderzellen durch die Multipolarität bestimmt wird, scheint mir nicht relevant. Wir kennen genügend Fälle, wo die eine zu Gunsten der anderen bei geänderten Ansprüchen an die Zelle aufgegeben wird. Es bliebe also als schwerwiegendster Unterschied die Konkrementanreicherung in den Wanderzellen, während irgendwelche Einla-

gerungen in den Riesenzellen fehlen. Hier schiene mir eine Deutung möglich, die meines Wissens auch schon an anderer Stelle ausgesprochen wurde: daß nämlich die Kalkabscheidungen der Mollusken und vielleicht der Solenogastren ganz im besonderen eine Form von Exkretion darstellen. Für die Solenogastren, und zwar insbesondere für die unter den Neomeniinen zusammengefaßten vier Familien, für welche wir bis jetzt noch keine Exkretionsorgane kennen, wäre ein diesbezüglicher Nachweis, der späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben muß, von größter Bedeutung.

Eine Form von Sinneszellen, wie sie von Van Lummel für *Dondersia festiva* angegeben wurde (ihr Vorhandensein wird allerdings von Storck bestritten), konnte ich bei *Rupertomenia* nirgends feststellen. Hiezu sei noch bemerkt: Die Abbildungen Van Lummels zeigen für Sinneszellen relativ große Zellen, etwa in der Größenordnung der beschriebenen Drüsenzellen. Ich habe nun vereinzelt ähnliche Bildungen gefunden (s. Abb. 5 a) und zwar an Zellen, die sonst im Bau völlig erschöpften Drüsenzellen entsprechen und die ich auch als solche ansehe. Ein Gitterwerk stärker tingierter Plasmafäden und -lamellen ist auch in Drüsenzellen, die Sekret enthalten, zu finden, und ich vermute daher eher, daß diese Bildungen in Zusammenhang mit der Sekretionstätigkeit stehen, wenngleich eine definitive Entscheidung erst durch Spezialnervenfärbung erbracht werden könnte.

Der Übersichtlichkeit halber fasse ich nunmehr kurz zusammen: 1. Kopfreion bis zur Flimmergrube: Hochprismatisches Epithel, reichlich „Spindelzellen“, mucöse Drüsenzellen, der letztbeschriebenen Form, seröse Drüsen, „Riesenzellen“.

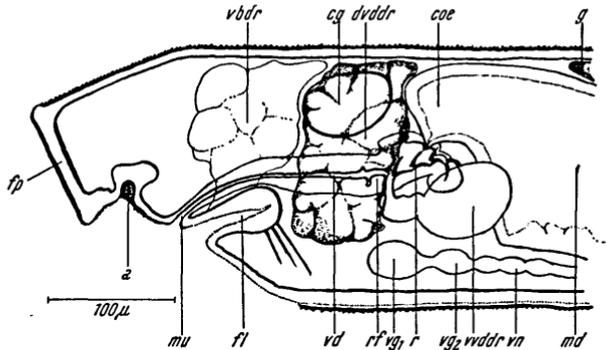
2. Mittlere Körperregion bis etwa zum Beginn des Perikards: Hauptmasse der Zellen gewöhnliche Epidermiszellen, ventral und dorsal zylindrisch, lateral isoprismatisch. Dazwischen mucöse und seröse Drüsen wie in der Kopfreion, „Riesenzellen“, „Spindelzellen“.

3. Hinterende: Epithel ventral und ventrolateral stark hochprismatisch, dorsal etwas flacher; Epithelzellen zahlenmäßig zurückgedrängt, dafür reichlich mucöse Drüsen mit grobem Granulat vorhanden; „Spindelzellen“, seröse Drüsen spärlich, vereinzelte „Riesenzellen“.

*Rupertomenia* zeigt somit bezüglich der Epidermisgestaltung deutliche Differenzierungen. Nur die sehr undeutliche Abgrenzung der Epidermiszellen gegeneinander wäre als primitiveres Merkmal zu werten. Die von mir vergleichsweise untersuchte *Chaetoderma*

bietet histologisch eindeutige Bilder mit scharf definierten Zellgrenzen.

3. Die Cuticula. Die Cuticula weist im allgemeinen keine Besonderheiten auf. Sie ist strukturlos und distal mit Einsenkungen versehen, in denen die Spicula steckten. In den verschiedenen Körperregionen ist sie von unterschiedlicher Mächtigkeit, am Vorder- und Hinterende stärker als am übrigen Körper, ventral meist höher als dorsal und lateral. Sie ist durchschnittlich  $2 \mu$  stark, an den stärker cuticularisierten Stellen  $3-3,5 \mu$ . An einigen Stellen des Körpers, so im Atrium oder um die Mundöffnung kann man an den distalen Enden der Epidermiszellen eine feine Basalkörnerreihe erkennen, sowie davon ausgehende Körnchenreihen senkrecht zur



Oberfläche, so daß anzunehmen ist, daß sich — zumindest stellenweise — verklebte Cilien am Aufbau der Cuticula beteiligen. Über präkloakalem und dorsoterminalen Sinnesorgan ist die Cuticula sehr schwach, die Zellen der Ventralrinne und -falte weisen nur eine zarte cuticulare Membran an ihren distalen Enden auf.

Abb. 6. Vorderende sagittal, halb-schematisch. Rekonstruktion nach zwei Querschnittserien. *a* = Atrium, *cg* = Cerebralganglion, *coe* = Coecum, *dvddr* = dorsale Vorderdarmdrüse, *fl* = Flimmergrube, *fp* = Frontalplatte, *g* = Gonade, *md* = Mitteldarm, *mu* = Mundöffnung, *rf* = Ringfalte, *r* = Radula, *vbd* = vordere Bauchdrüse, *vd* = Vorderdarm, *vg*<sub>1, 2</sub> = Ventralganglien, *vn* = Ventralnerv, *vddr* = ventrale Vorderdarmdrüse.

4. Die Sinnesorgane. In diesem Abschnitt sind vier Organe zu besprechen, von denen zwei — das präkloakale Sinnesorgan und die Frontalplatte — eine für *Rupertomenia* charakteristische Besonderheit darstellen. Atrium und Frontalplatte sollen hierbei gemeinsam behandelt werden, da die Ausbildung dieser beiden — anatomisch getrennten — Organe offenbar nicht unabhängig erfolgt.

Das dorso-terminale Sinnesorgan ist wohl ziemlich allgemein verbreitet.

Selbst dort, wo es nicht aufgefunden wurde, lassen die einzelnen Autoren die Möglichkeit des Vorhandenseins offen (Hoffmann). Nur bei einigen Formen wurde das Fehlen dieses Organes dezidiert festgestellt, so bei *Uncinemia* und *Hemimenia* durch Nierstrasz, bei *Driomenia* durch Heath.

Für *Rupertomenia* konnte ich an einem der beiden Individuen undeutlich ein solches Sinnesorgan knapp vor dem Hinterende des Tieres feststellen, die ungünstige Schnittebene gestattet mir jedoch keine exakte Beschreibung.

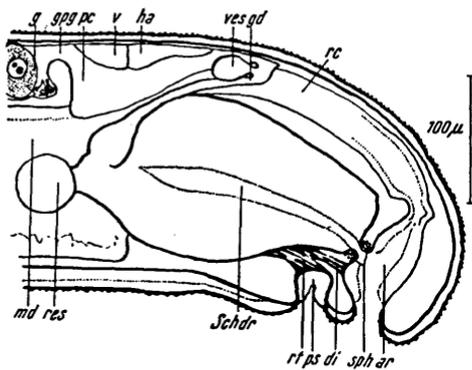


Abb. 7. Hinterende sagittal, halbschematisch. Rekonstruktion nach einer Querschnittserie. *ar* = Analraum, *di* = Dilatator, *g* = Gonade, *gd* = Gonodukt, *gpg* = Gonopericardialgang, *ha* = Herzatrium, *md* = Mitteldarm, *pc* = Pericard, *ps* = präkloakales Sinnesorgan, *rc* = Rectum, *res* = Receptaculum seminis, *rt* = Retraktor, *Schdr* = Schalendrüse, *sph* = Sphinkter, *v* = Ventrikel, *ves* = Vesicula seminalis.

Es dürfte aus einer Anhäufung der als „Spindelzellen“ beschriebenen Epidermiselemente bestehen, zwischen deren Basis reichlich Fibrillen eintreten. Die darüber befindliche Cuticula ist schwach. Der das Organ versorgende relativ kräftige Nerv schien mir von der Suprarektalkommissur zu kommen. Ferner treten von der darunter befindlichen Muskulatur einzelne Fasern an das Organ heran, sie gestatten möglicherweise ein Rückziehen desselben. Ob die Spicula in bestimmter Weise zum Schutze dieses Organes angeordnet waren, entzieht sich meiner Kenntnis.

Das präkloakale Sinnesorgan, eine große Sinnesknospe mit einem Durchmesser von etwa 35 µ, liegt ventral median vor der Analraumöffnung. Das Epithel ist an dieser Stelle eingesenkt und besteht aus einigen Epidermiszellen und zahlreichen „Spindelzellen“. Die Cuticula ist stark reduziert, sodaß die Zellen annähernd frei an die Körperoberfläche reichen. Zwei kräftige Nerven gehen beiderseits von den Ventralstämmen ab und versorgen das Organ. Am Boden der Sinnesgrube setzen ferner drei kräftige Muskel an:

rechts und links verstärkte Fasermassen der transversalen Muskulatur, median ein relativ breites Muskelband, das in der Diagonalmuskulatur entspringt und im Dilatator der Schalendrüse verstreicht. Es ist also anzunehmen, daß dieses Organ, das sich in meinen Präparaten als Einsenkung zeigt, durch Turgor vorgestreckt und durch die vorgenannten Muskeln wieder retrahiert werden kann. Es sei an dieser Stelle auch erwähnt, daß der caudale Rand der Analraumöffnung ebenfalls reichlicher mit „Spindelzellen“ versehen ist und möglicherweise als Ort gesteigerter sensorischer Tätigkeit angesehen werden darf.

#### Atrium und Frontalplatte:

Es erscheint mir notwendig, der Besprechung dieser beiden Kopfsinnesorgane einige mehr allgemeine Bemerkungen voranzustellen. Nimmt doch *Rupertomenia* durch den Besitz einer Frontalplatte eine solche Sonderstellung unter den bisher bekannten Formen ein, daß es mir wünschenswert erscheint, die bisher bekannte „Situation“ kurz zu rekapitulieren, um die Besonderheiten dieser neuen Form deutlicher hervortreten zu lassen.

Wir haben hier zwischen Chaetodermatiden und Neomeniiden s. e. zu unterscheiden. Letztere besitzen in der Regel ein großes wohlausgestattetes Sinnesorgan, das Atrium, das heute nicht mehr als zum Darmtrakt gehörig gewertet, sondern als selbständige Bildung angesehen wird, die vermutlich erst sekundär in einigen Fällen in räumliche Beziehung zur Mundöffnung trat. Es handelt sich hierbei um eine stets vor (bzw. dorsal) der Mundöffnung gelegene Höhlung, die mit einem komplizierten Apparat von Cirren und Wimperleisten versehen ist, und deren Nervenversorgung von einer dichten Lage von Ganglienzellen ausgeht, die dem Atrium unmittelbar anliegt. Diese Ganglienmasse steht ihrerseits in Verbindung mit den cerebralen Nerven, bzw. auch mit den Lateralganglien.

Den Chaetodermatiden fehlt ein solches atriales Sinnesorgan. Dafür besitzen sie eine ausstülpbare Sinnesblase im Mundhöhlendach, die von Thiele und späteren Autoren als Homologon des Atriums angesehen wird, sowie den kompliziert gebauten Mund- oder Stirnschild um oder ventral der Mundöffnung, der seit Wirén als sensorisches Organ gewertet wird. Letzteres wurde ebenfalls, zumindest teilweise, als Homologon des Atriums angesehen (vor allem Simroth), gilt heute aber als wahrscheinliche Neuerwerbung der Chaetodermatiden, vermutlich in Zusammenhang mit ihrer grabenden Lebensweise. Die Angaben über den „frontalen Sinneshügel“ sind unklar (Simroth, Hoffmann). Die Durchsicht der Literatur ergab, daß nur drei Autoren, nämlich Pruvot, sowie Marion und Kówalewsky, auf deren Angaben sich auch Simroth stützte, dieses Organ beschreiben. Bei keinem anderen Autor wird es auch nur erwähnt, obgleich es, nach den Abbildungen zu schließen, ziemlich auffallend sein müßte und bei annähernd allen damals bekannten Formen aufzufinden war. Dies bleibt verwunderlich, wenn auch die Zuordnung dieses Organs zum Atrium berechtigt sein dürfte. Die vorliegende Form, *Rupertomenia fodiens*, gibt hier keine Aufschlüsse. Doch läßt die spezifische Ausbildung ihres Sinnesapparates in anderer Hinsicht Schlüsse zu:

Schon auf der Abbildung in toto (s. Abb. 1, 2) ist deutlich die abweichende Epidermisstruktur am äußersten Vorderende des Tieres zu erkennen: die Konturen erscheinen aufgelockerter. Bei mikroskopischer Untersuchung stellt sich heraus, daß wir es mit einer „Sinnesplatte“ zu tun haben, deren Aufbau in verblüffendem Maß an den des Mundschildes der Chaetodermatiden erinnert, wie ihn vor allem Heath (1911) (insbesondere für *Chaetoderma hawaiiense*) angegeben hat.

Diese Sinnesplatte erstreckt sich über die ganze Fläche, die dadurch gegeben ist, daß das Vorderende des Tieres nicht zugespitzt, sondern abgestutzt ist. Die Epidermis besteht an dieser Stelle aus einem hohen Zylinderepithel von schlanken Zellen (10—12  $\mu$  hoch). Die Hauptmasse der Zellen ist ähnlich gebaut wie die bereits beschriebenen „Spindelzellen“, mit langgestreckten, stark acidophilen Kernen in subzentraler Lage. Dazwischen stehen in geringerer Zahl ebenso hohe Zellen, die etwas breiter sind (3,5  $\mu$  im Gegensatz zu ersteren mit 2  $\mu$ ) und einen runden, ebenfalls kräftig tingierten Kern in zentraler Lage besitzen. Die Cuticula ist verhältnismäßig mächtig, 4—4,5  $\mu$ , und zeigt nur wenige und seichte Ansatzstellen für Spicula, was darauf schließen läßt, daß auf dem Sinnesfeld, wenn überhaupt, so nur kleine, eventuell schuppen- oder börstchenförmige Spicula vorhanden waren (s. Abb. 8). Unterhalb dieses Epithels befindet sich eine kräftige und dichte Lage vielfach gekreuzter Muskelfasern, von denen einzelne abzweigen, zwischen die Zellen des Epithels eindringen und distal gegen die Cuticula ziehen. Unter diesem Muskelpolster, und denselben an einigen Stellen durchbrechend, finden sich lockere Ansammlungen kleiner Drüsenzellen. Einzelne dieser Zellen wandern gegen das Epithel zu ab und münden am Rande der Platte in feine interzelluläre Kanälchen. Diese Kanäle enden in kleinen Bläschen, die nach Füllung platzen und das Sekret nach außen abgeben. Gleichzeitig erfolgt auch holokrine Sekretion, wobei die pycnotisch gewordenen Kerne der Drüsenzellen, umgeben von feingranuliertem acidophilen Sekret — ebenfalls nur am Rande der Frontalplatte — ausgestoßen werden. Auf der Fläche der Platte erfolgt keinerlei Sekretion, die von den erwähnten subepithelialen Drüsenzellen ausginge. Lediglich vereinzelte Epithelzellen selbst enthalten in ihrem Plasma Tröpfchen eines mucösen Sekretes.

Große Pakete von Ganglienzellen füllen die Körperhöhle des äußersten Vorderendes aus. Diese stehen teils mit den Atrialganglien in Verbindung, teils direkt mit dem Cerebralganglion über die starken Nerven, die vom Cerebralganglion ausgehen. Andererseits entsenden sie reichlich Fibrillen an die Epithelzellen der Sinnesplatte.

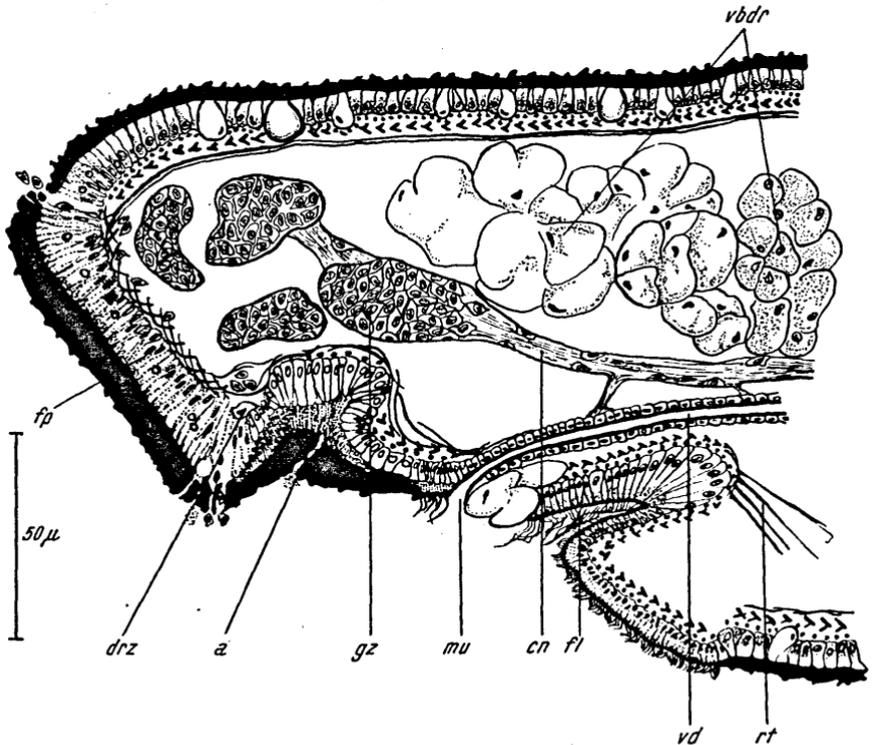


Abb. 8. Vorderende, sagittal. *a* = Atrium, *cn* = Cerebralnerv, *drz* = Drüsenzelle, *fl* = Flimmergrube, *fp* = Frontalplatte, *gz* = Ganglienzelle, *mu* = Mundöffnung, *rt* = Retraktor, *vhdr* = vordere Bauchdrüse, *vd* = Vorderarm.

Das Atrium, dieses bei der überwiegenden Mehrheit der Neomeniiden hochdifferenzierte Organ, ist bei *Rupertomenia* einer weitgehenden Rückbildung erlegen, für die wir nur wenige Parallelen kennen. Von der Mundöffnung vollständig getrennt, ist es lediglich eine kleine, etwa runde ventrale Integumenteinstülpung mit einem Durchmesser von etwa 25—30  $\mu$ . Die Öffnung ist rund und das Lumen — soweit man überhaupt davon sprechen kann —

ist im Durchschnitt  $18 \mu$  tief und von seinem Dach her durch eine Querleiste etwas höherer Zellen etwas eingedellt. Caudal ist es durch einen medianen Zipfel noch etwas ausgezogen (s. Abb. 8). Ausgekleidet wird das Atrium von einem einfachen Zylinderepithel, bestehend aus gleichförmigen, schmalen, kräftig gefärbten Zellen. Die Kerne, spindelförmig bis oval, selten rund, mit einer Größe von  $2-3 \mu$  liegen subzentral oder basal; ihre Chromophilie ist schwächer als die der Kerne im Frontalplattenepithel. Zellgrenzen sind deutlich. Die Höhe der einzelnen Zellen mißt zwischen  $6 \mu$  (in den Randpartien) und  $11 \mu$  (in der dorsalen Leiste). Die Plasmafärbung zeigt schwache Acidophilie, verschiebt sich aber distal etwas in den basischen Bereich. Die distalen Zellenden lassen einen feinen dunklen Saum erkennen, den ich für einen Basalkörnerstreifen halte. Eine etwa  $3 \mu$  dicke Schicht senkrecht zur Oberfläche der Zellen verlaufender Körnchenreihen bestärken mich in dieser Meinung. Diese Körnchenreihen gehen in die Cuticula über und lassen diese als ein Produkt verklebter Cilien erscheinen. Das „Lumen“ des Atriums ist nämlich zur Gänze von cuticularer Abscheidung erfüllt, die wohl eine etwas aufgelockertere Struktur aufweist als die der umliegenden Körperoberfläche, dennoch ohne Grenzen in dieselbe übergeht und sich auch färberisch nicht von der letzteren unterscheidet. Es will mir nur scheinen, als fände durch die feinen Poren dieser Atrialcuticula spärliche Sekretion eines feingranulierten Sekretes statt. Die Innervierung erfolgt wie stets über eine Ansammlung von Ganglienzellen, die dem Atrium angelagert ist und ihrerseits mit dem Cerebralganglion in Verbindung steht. Hingegen fehlen sämtliche Atrialbildungen, wie der komplizierte Cirren- und Wimperleistenapparat, sodaß mir die Funktion dieses reduzierten Organes unklar bleibt.

Wir stehen hier vor einer neuen Situation. Gewiß, Fälle starker Reduktion des Atriums, gerade unter den Lepidomeniiden, sind uns bekannt, doch verlieren diese — ich möchte sagen — „in umgekehrter Richtung“, indem nämlich das Atrium mit der Mundhöhle zu einer „Mundhöhle s. e.“ verschmolz, die atrialen Sinnesorgane rückgebildet wurden und nur mehr aus den Ganglienanhäufungen auf das Vorhandensein eines Atriums geschlossen werden kann (*Nierstrassia fragile* Heath 1918). Also ein Verschieben des Atrialkomplexes nach caudal, bzw. ventral, und ein Zurückziehen der nervösen Elemente (wenn wir das Cerebralganglion als Zen-

trum des Nervensystems annehmen). Im vorliegenden Fall hingegen bleibt das Atrium von der Mundöffnung distinkt getrennt. Es verliert zwar, wie die Cuticularisierung und die Einbuße des Sinnesapparates vermuten läßt, seine ursprüngliche Funktion, dafür aber tritt ein neuerworbenes, vor dem Atrium gelegenes Sinnesorgan in Tätigkeit, und die Hauptmasse der nervösen Elemente des Vorderendes wird noch weiter rostral verschoben. Dieses neue Sinnesorgan aber entspricht in Bau und Innervation weitestgehend einem bereits bekannten — nämlich dem Mundschild der Chaetodermatiden, was umso bedeutungsvoller erscheinen muß, als es sich in beiden Fällen um Tiere mit grabender Lebensweise handelt. Wenn diese beiden Organe auch infolge ihrer verschiedenen Lagebeziehung zur Mundöffnung nicht ohneweiters als homologe Bildungen anzusprechen sind, scheint es mir dennoch angezeigt, eine Tendenz zur Ausbildung solcher, der grabenden Lebensweise angepaßten Organe anzunehmen. Dies stützt an Hand greifbarer Befunde die Ansicht Thieles (1902), Hoffmanns (1929) und später Nierstrasz' und Storcks (1940), die den Mundschild der Chaetodermatiden als Neuerwerbung und nicht als umgestaltetes Atrium begreift.

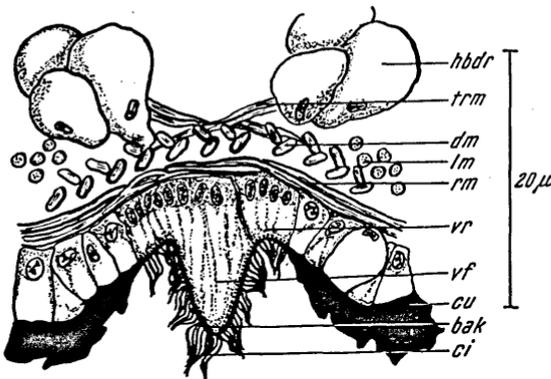
Was nun die Ausbildung des Atriums bei den Lepidomeniiden betrifft, so sei hier zusammenfassend auf zwei verschiedene Entwicklungstendenzen hingewiesen, wobei ich mit Hoffmann von der Ansicht ausgehe, daß die vom Vorderdarm getrennte Lage des Atriums den primitiven Zustand darstelle: Wir finden einerseits die Tendenz zur Verschmelzung Atrium-Mundhöhle mit anschließender Reduktion des Cirren- und Mundleistenapparates bis zum völligen Schwund (*Lepidomenia*, *Sandalomenia*, *Nematomenia*, schließlich *Heathia* und *Nierstrassia*). Andererseits, bei persistierender Trennung des Atriums von der Mundöffnung, in Anpassung an die grabende Lebensweise, Reduktion des ersteren und Ausbildung eines zweiten frontalen Sinnesorganes, das möglicherweise die Funktion des Atriums übernimmt (wobei hier ein Weg zur Ausbildung des so hoch spezialisierten Chaetodermatidenvorderendes gewiesen wäre).

Die erste dieser beiden Entwicklungstendenzen erscheint mir an realen Befunden weitgehend verifiziert — die zweite freilich bedarf ergänzender Untersuchungen, um gesichert zu erscheinen. Erst genaue Kenntnis von der Funktion

der in Frage stehenden Organe sowie weiteres Bekanntwerden grabender Neomeniinenformen werden uns hinreichend Aufschluß und Sicherheit geben können.

## b) Das Epithel der Flimmerhöhle, Bauchfurche und Bauchfalte nebst deren Drüsen.

*Rupertomenia* besitzt eine quergestellte, große und tiefe Flimmergrube (s. Abb. 6, 8). Ihre hintere Lippe ist sehr kräftig und überwölbt teilweise das Lumen der Höhlung. Das Epithel besteht aus schlanken und stark bewimperten Zellen, die im medianen Ab-



schnitt der Flimmergrube durch die zahlreichen, breiten Ausführungsgänge der vorderen Bauchdrüsen, die an dieser Stelle münden, verdrängt werden. Die Cilien sind lang und kräftig. Die etwa 6–8  $\mu$  hohen Epithelzellen besitzen runde bis ovale, subzentral gelegene Kerne mit undeutlichem Gerüst, deren Größe 2–3  $\mu$  beträgt. Das Plasma zeigt schwach oxyphile Granula, insbesondere im proximalen Zellabschnitt. Distal erscheint die Färbung des Zellinhaltes etwas in den basischen Bereich verschoben.

Abb. 9. Ventralrinne, Querschnitt. bak = Basalkörner, ci = Cilien, cu = Cuticula, dm = Diagonalmuskulatur, hbd = hintere Bauchdrüsen, lm = Längsmuskulatur, rm = Ringmuskulatur, trm = Transversalmuskulatur, vf = Ventralfalte, vr = Ventralrinne.

Das Epithel wird von einer schwachen Cuticula von 0,8–1  $\mu$  Dicke bekleidet. Die Länge der Cilien beträgt bis zu 12  $\mu$ . Die Wand der Flimmerhöhle ist ungefaltet.

Die Ventralrinne beginnt median am Hinterrand der Flimmergrube und zieht bis knapp vor das praekloakale Sinnesorgan. Eine Ventralfalte ist vorhanden. Das Epithel von Ventralrinne und -falte ist — wie stets — ein einschichtiges Flimmerepithel, bestehend aus zylindrischen Zellen mit einer Höhe von 9  $\mu$  auf der Falte, und aus kubischen Zellen mit einer Höhe von 5  $\mu$  in den schmalen, lateral

davon befindlichen Partien der Ventralrinne (s. Abb. 9). Die Zellgrenzen sind nur undeutlich wahrnehmbar. Die Kerne sind groß, das Plasma dicht, besonders im distalen Abschnitt der Zellen. Die Chromophilie ist stärker als die des Flimmergrubenepithels. Die Zellen sind nur ganz schwach cuticularisiert und zeigen am distalen Ende eine deutliche Lage von Basalkörnern. Die Cilien sind kurz ( $4 \mu$ ) und kräftig. Feine Interzellularkanälchen zeigen die Ausmündungsstellen der hinteren Bauchdrüsen entlang der ganzen Ventralrinne an. Feine Fasern, die mir aus der darunterliegenden Ringmuskelschicht zu stammen scheinen, treten an die Zellen des Wimperepithels heran und umgreifen diese in ihrem proximalen Abschnitt.

Übrigens ist für *Rupertomenia*, wie aus Abb. 9 ersichtlich, der Ausdruck „Ventralfalte“ nicht ganz korrekt, es wäre exakter, in diesem Falle von Ventral-,leiste“ zu sprechen, da wir unter „Falte“ wohl eine Duplikatur mit ev. dazwischen befindlichem Hohlraum, Bindegewebe etc. verstehen müßten. Hier handelt es sich lediglich um eine kompakte, einschichtige Epithelverdickung, die durch regelmäßig angeordnete, hochprismatische Zellen hervorgerufen wird. In der Literatur wird ein solcher Umstand bisher nicht erwähnt und die Abbildungen zeigen — soweit sie Details wiedergeben — tatsächlich „Falten“. Mir scheint diese Erscheinung jedenfalls im Einklang mit der Lepidomeniiden charakteristischen Rückbildungstendenz zu stehen, die ja bei einigen Formen, so bei *Nematomenia*, *Notomenia*, *Acanthomenia* und *Lepidomenia*, bereits zum völligen Schwund der Ventralfalte geführt hat.

Die vorderen Bauchdrüsen sind mächtig entwickelt. Sie erfüllen den ganzen Raum zwischen Körperwand und Vorderdarm etwa von der Mundöffnung bis zum Cerebralganglion (s. Abb. 6, 8). Die jüngsten Zellen befinden sich am weitesten caudal. Sie sind birnförmig, etwa  $13 \mu$  groß, mit einem hellen ovalen Kern mit deutlichem Nucleolus, der ungefähr zentral liegt. Das Plasma ist homogen, basophil, und ein schwach basisches Sekret erfüllt in kleinen Tröpfchen die Zellen. Nach vorne zu nehmen dieselben rasch an Größe zu, ihr größter Durchmesser beträgt bis zu  $20 \mu$ , die Sekretgranula verschwinden und die Zellen erscheinen von einer homogenen, färberisch sich basophil verhaltenden Masse erfüllt; die Kerne rücken an die Zellwand, werden kleiner, flachgedrückt und zeigen beginnende Degeneration. Schließlich, nun schon vorne, in der Region der Flimmergrube, haben sich die Zellen ganz enorm vergrößert — ich maß Durchmesser bis zu  $35 \mu$  — das Sekret ist nunmehr farblos, die Kerne durchwegs pycnotisch. In diesem Zustand werden die Drüsenzellen zwischen den Epithelzellen der

Flimmergrube nach außen gepreßt, — es handelt sich also um holokrine Sekretion.

Die hinteren Bauchdrüsen (s. Abb. 9) sind schwächer ausgebildet, doch deutlich auffindbar. Sie begleiten die Ventralrinne als schmaler Drüsenstreifen, bestehend aus birnförmigen hellen Zellen mit basophilem Sekret, ovalen, schwachgefärbten Kernen, ähnlich den Zellen der vorderen Bauchdrüse in ihren jungen Stadien.

### c) Das Analraumepithel.

Obgleich *Rupertomenia* eine echte Kloake besitzt, ziehe ich im Anschluß an Nierstrasz die Verwendung der Bezeichnung Analraum vor, da wir Formen kennen, bei denen die Gonaden nicht in diesen, sondern gesondert nach außen münden.

Der Analraum von *Rupertomenia* ist relativ klein (s. Abb. 7), seine Wände sind ungefaltet, er besitzt keinerlei Divertikel, wie sie etwa bei *Dondersia* u. a. zu finden sind. Die Einmündung des Rectums liegt dorsal, die der Geschlechtsorgane etwas ventral davon in der cranialen Analraumwand. Das Epithel ist ein einfaches Flimmerepithel, bestehend aus hochprismatischen Zellen von etwa  $9 \mu$  Höhe und  $2,5 \mu$  Breite, mit spindelförmigen, stark tingierten Kernen, die im basalen Drittel der Zellen gelegen sind. Das Plasma ist ebenfalls ziemlich dicht, acidophil, und zeigt stellenweise feinste lichtbrechende Tröpfchen. Die Flimmern sind sehr zart und entspringen an einer Lage feiner Basalkörner; ihre Länge beträgt  $6 \mu$ . Im Gegensatz zu den Befunden bei nahe verwandten Formen wie *Dondersia festiva* oder *Nematomenia banyuliensis* fehlt dem Analraumepithel jegliche Cuticularisierung. Die Epidermis schlägt sich allerdings noch für eine ganz kurze Strecke nach innen um, sodaß die Öffnung des Analraumes nicht mehr von eigentlichem Analraumepithel ausgekleidet ist. Vielmehr finden wir an dieser Stelle reichlich die beschriebenen großen Drüsenzellen. Die Epithelzellen sind an diesem Ort — da zur Epidermis gehörig — unbewimpert und cuticularisiert, die Cuticula geht kontinuierlich in die Außen-cuticula über. Besondere Drüsenbildungen in der Analraumwand fehlen.

### Die Muskulatur.

*Rupertomenia* besitzt einen intakten, aber schwach entwickelten Hautmuskelschlauch. Die durchschnittliche Mächtigkeit aller Muskellagen insgesamt beträgt nur etwa  $5 \mu$ . Dennoch fehlt keines der

Systeme, deren Vorhandensein von Odhner als charakteristisch für den ursprünglichen Zustand angesehen wurde.

So findet man zunächst — direkt an die Epidermis anschließend, ohne dazwischenliegende Basalmembran — als äußerste Schicht die relativ kräftig entwickelte Ringmuskulatur. Sie ist ca.  $1,6-2 \mu$  stark, die Dicke der einzelnen Fasern mißt  $0,8-1 \mu$ . Die Fasern besitzen langgestreckte spindelförmige Kerne.

Auf die Ringmuskulatur folgt eine doppelte Lage von Diagonalfasern, die einander etwa in rechtem Winkel kreuzen. Sie erreichen dorsal und lateral ihre stärkste Ausbildung, wo die Dicke der Schicht  $3 \mu$  erlangen kann. Ventral tritt sie gegenüber der Längsmuskulatur zurück. Der Abstand zwischen den einzelnen Fasern beträgt etwa  $1,5 \mu$ .

Das eine, zu innerst gelegene Längsmuskelsystem, eine äußere Längsmuskulatur fehlt, ist schwach entwickelt. Lediglich ventral, beiderseits der Bauchrinne, kann eine maximale Dicke von  $6 \mu$  erreicht werden, doch sind auch an dieser Stelle keine distinkten Längswülste ausgebildet wie bei anderen Formen. Mit Ausnahme der Körperenden ist dorsal fast keine Längsmuskulatur entwickelt — sie reicht, von ganz schütter verteilten Längsfasern abgesehen, geschlossen nur etwa bis zur Hälfte der Lateralwände. Die Fasern aller drei Systeme zeigen histologisch denselben Bau. An den quergetroffenen Längsmuskeln ist der fibrilläre Aufbau der einzelnen Muskelfasern deutlich zu erkennen, die Stärke der einzelnen Fibrillen liegt jedoch unterhalb des meßbaren Bereichs.

Dorsale wie ventrale Transversalmuskulatur ist vorhanden, wenn auch locker und schwach ausgebildet. Das dorsale Transversalsystem zweigt aus der Diagonalmuskulatur dorsal des Lateralstranges ab und zieht, jeweils in der selben Körperhälfte, an den Rand der Bauchrinne wiederum in die Diagonalmuskulatur, wobei seine Fasern zwischen den Längsfasern hindurchtreten. Einige Fasern zweigen ab, um sich am Aufbau des ventralen Quermuskels zu beteiligen. Insbesondere in der Region des vorderen Mitteldarmes werden die Transversalmuskel an die Körperwand gedrängt, ziehen daher nicht steil nach abwärts, sondern legen sich an die Längs- und Diagonalmuskulatur des Hautmuskelschlauches bzw. an die ventrale Transversalmuskulatur eng an.

Die ventrale Transversalmuskulatur hat ihren Ursprung gleichfalls in der lateralen Diagonalmuskulatur, jedoch ventral des Late-

ralstranges. Auch sie zieht zur Bauchrinne, doch überkreuzen sich ihre Fasern über derselben mit denen der anderen Körperseite. Ferner stammt von ihr der Hauptanteil jener Fasern, welche den Quermuskel aufbauen, auch sie kreuzen sich mit jenen der anderen Körperhälfte. Diese Fasern enden entweder im Quermuskel oder sie biegen nach der Überkreuzung ab und ziehen durch den Ventral sinus, dessen Dach ja durch besagten Muskel gebildet wird, um in der ventralen Muskulatur zu verstreichen.

Dieses Schema erscheint an den Körperenden ziemlich abgeändert. So reicht der ventrale Quermuskel caudal nur bis zur Schalendrüse. Die Transversalmuskulatur ist zwar vorhanden, aber wesentlich schwächer als am übrigen Körper. Sie zieht in der Hauptsache direkt zur Ventralseite und die Faserkreuzungen ihrer ventralen Partie sind nur undeutlich festzustellen. Noch weiter caudal erscheinen die distinkten Transversalmuskel überhaupt aufgelöst, einzelne Fasern durchziehen den Körper in parallelen dorsoventralen Zügen. Aus dem Diagonalsystem stammende Fasern legen sich der Analraumwand an.

Die Mündung der Schalendrüse ist von einem kräftigen Sphinkter umgeben, als dessen Antagonist ein ebenfalls kräftiger Muskel fungiert, der, von der Muskulatur der cranialen Analraumwand ausgehend, als breites Band ventral der Schalendrüse nach vorne zieht und in der starken Muskularis der Schalendrüse verstreicht. Wie bereits erwähnt, vereinigt sich dieser Muskel mit dem Retraktor des präkloakalen Sinnesorganes. Er erweitert bei seiner Kontraktion also nicht nur die Mündung der Schalendrüse in den Analraum, sondern gleichzeitig auch den letzteren, was bei der Ablage der großen Eier offenbar von Bedeutung ist.

In der Kopffregion zeigt die Muskulatur erst rostral von der Flimmergrube Abweichungen vom gegebenen Schema. Das Ventral-„septum“ endet oberhalb der Flimmergrube, sodaß weiter vorne kein distinkter Ventral sinus mehr existiert. Die Schichten des Hautmuskelschlauchs sind verstärkt — wohl im Zusammenhang mit der Grabetätigkeit — insbesondere die Längsmuskulatur, die den Hautmuskelschlauch nun auch dorsal und lateral als gleichmäßige innere Schicht bekleidet. Daß sich terminal unter der Frontalplatte eine  $7 \mu$  starke Lage dicht verflochtener Fasern befindet, deren Schichten nicht mehr auseinanderzuhalten sind, habe ich bereits erwähnt.

Am Boden der Flimmergrube setzen zwei Muskeln an, von denen der eine caudad zur Ventralmuskulatur beiderseits der Bauchrinne zieht und bei gleichzeitiger Kontraktion der Ringmuskulatur ein Zurückziehen des Flimmergrubengrundes, ein Überwölben der Flimmergrube durch ihre caudale Lippe und so ihren weitgehenden Verschuß bewirkt. Der zweite Muskel entspringt unmittelbar cranial vom ersteren, zieht craniodorsad und inseriert in der dorsalen Diagonalmuskulatur, etwa in der Mitte zwischen Flimmergrube und äußerstem Vorderende. Seine Kontraktion ruft ein Vorziehen des Flimmergrubengrundes und somit ein Öffnen der Grube hervor.

Die Radulamuskulatur wird gemeinsam mit diesem Organ besprochen werden.

Zu erwähnen wäre noch, daß der Mitteldarm mittels Radiärfasern, die vereinzelt zwischen Darm und Hautmuskelschlauch ausgespannt sind, im bindegewebsarmen Parenchym aufgehängt wird. Diese Fasern, die als Parenchymmuskulatur und nicht als zum Hautmuskelschlauch gehörig aufgefaßt werden müssen, weichen im histologischen Bau von der Struktur der Hautmuskulatur ab: sie sind stets einzeln, nie zu Bündeln vereinigt, 1—1,5  $\mu$  breit, schwach gefärbt und zeigen nur schwache fibrilläre Struktur. Sie sind häufig verzweigt und besitzen einen kleinen, zentral gelegenen, runden, acidophilen Kern von etwa 2  $\mu$  Durchmesser.

Wie bereits eingangs dieses Kapitels erwähnt, betrachtet Odhner den Besitz eines intakten, also vierschichtigen Hautmuskelschlauchs als ursprüngliches Merkmal und begründet dies durch seine Befunde an *Gymnomenia pellucida*. Storck schließt sich dieser Meinung an, stützt sich aber insbesondere auf die Tatsache, daß vor allem den Turbellarien, die auf eine gemeinsame Wurzel mit den *Solenogastres* zurückgeführt werden müßten, dieselbe Schichtung des Hautmuskelschlauchs zukomme. *Rupertomenia* würde also demnach bezüglich des Baues der Hautmuskulatur durchaus primitive Züge aufweisen; mangelnde Konzentration und Individualisierung der Muskulatur bestätigen dies, wenn wir auch in der Ausbildung der Schalendrüsenmuskulatur abgeleitete Züge erblicken müssen.

### Der Verdauungstrakt.

Der Einteilung Hoffmanns folgend seien hier besprochen:

- a) Vorderdarm mit Radula und Vorderdarmdrüsen,
- b) Mitteldarm,
- c) Rectum.

Ich schließe mich Hoffmann an, der es nicht für möglich hält, die von Simroth und Thiele durchgeführte Gliederung des Vorderdarmes in

Pharynx und Oesophagus aufrechtzuerhalten, habe aber anderseits das Atrium, das von Hoffmann zum Verdauungskomplex gezählt wird, unter die Sinnesorgane gestellt, wie dies auch Nierstrasz und Storck taten.

a) Vorderdarm mit Radula und Vorderdarmdrüsen.

Die Mundöffnung, wie schon mehrfach erwähnt, vom Atrium völlig getrennt, liegt in der Mediane vor der Flimmergrube als ein quergestellter Spalt, dessen Breite nur 4—5  $\mu$ , dessen Länge 18  $\mu$  beträgt. Lippen oder Rüsselbildungen, besondere Epithelgestaltungen oder Muskelkonzentrationen fehlen. Nur die Cuticula unmittelbar um die Mundöffnung scheint in engstem Bereich in einzelne Lamellen und Fasern aufgelöst.

Der Vorderdarm zieht zunächst annähernd parallel zur Ventralfläche des Tieres nach hinten (s. Abb. 6), bis zum Vorderende der Radula. Dort erweitert sich sein Lumen, er biegt nach dorsal um und mündet knapp über der Radula von ventral her in das kurze Rostralcoecum des Mitteldarms. Unmittelbar vor der Mündung der ventralen Vorderdarmdrüsen, bzw. vor der Radula, springt eine, insbesondere ventral fast zungenartig ausgebildete, lateral und dorsal etwas schwächere Ringfalte in das Vorderdarmlumen vor (s. Abb. 10). Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir in dieser Falte die Stelle erkennen, die Thiele (1894) als Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus ansah. Da aber der craniale Abschnitt des Vorderdarmes von dem caudal der Falte liegenden, histologisch in keiner Weise unterschieden ist, möchte ich diesen Wulst eher funktionell deuten: er ermöglicht nämlich einen weitgehenden Verschluss des Vorderdarmes und kann so Nahrungsteile gegen die Radula pressen und ein Ausweichen der Nahrung gegen die Mundöffnung zu verhindern. Abgesehen von dieser einen Querfalte weist der Vorderdarm sechs tiefe Längsfalten auf. Außerdem ist er stark abgeplattet, bzw. dorsal eingedellt, sodaß er im Querschnitt flach bis halbmondförmig erscheint. Die Breite beträgt etwa 4 mal die Höhe, im Durchschnitt 25 : 100  $\mu$ .

Das Vorderdarmepithel ist sehr einfach gebaut, ein einschichtiges Zylinderepithel, dessen Zellen ihre Gestalt je nach Kontraktionszustand von hochprismatisch bis plattenförmig verändern können. Die Durchschnittsgröße einer Zelle beträgt etwa 2 : 4  $\mu$ , die der schwachgefärbten Kerne mit deutlichem Gerüst etwa 1,5—2  $\mu$ . Die letzteren liegen meist zentral und sind in ihrer Form ebenfalls der Zellform bzw. dem Kontraktionszustand angepaßt. Das Plasma ist

schwach acidophil und zeigt stellenweise fädige Strukturen. Sekretion scheint nirgends stattzufinden. Das Epithel trägt eine kräftige (1—1,5  $\mu$ ) homogene Cuticula; Basalkörner oder Cilien, auch in reduzierter Form, fehlen.

Der Vorderdarm ist umgeben von einer Hülle aus Bindegewebs- und Muskelfasern, die im cranialen Abschnitt eher schwach (2  $\mu$ ) ist, im caudalen hingegen eine Stärke von 5  $\mu$  erreichen kann. Die Fasern sind etwas feiner als die des Hautmuskelschlauchs, meist mit Stärken unter einem  $\mu$ , und liegen außerordentlich dicht. (Faserabstand auch unter einem  $\mu$ .) Dadurch erhalten wir ein sehr unklares Bild und die Aufeinanderfolge einzelner Systeme läßt sich nur schwer feststellen. Soweit ich jedoch sehen konnte, handelt es sich um ein kräftiges, innen gelegenes Längssystem, ein darauffolgendes schwaches Cirkulärsystem, dem außen, insbesondere dorsal und ventral, noch ein zweites Längssystem angelagert ist. Diese Schichtenfolge spricht dafür, die Vorderdarmmuskulatur als Derivat des Hautmuskelschlauchs zu betrachten, umsomehr, als wir es hier mit einem Stomodäum zu tun haben. (Eine ectodermale Einstülpung von der Ventralseite her läßt Ring- und Längsmuskulatur zu Längssystemen werden, während die dazwischenliegende Diagonalmuskulatur in diesem Falle in das Ringsystem umgewandelt worden wäre.)

Feine Fasern umgreifen die basalen Enden der Vorderdarmepithelzellen. Ihre Herkunft konnte ich nicht ganz eindeutig feststellen, doch scheinen sie aus dem inneren Längssystem zu kommen.

In der Rinne, die sich dorsal des Vorderdarmes aus dessen halbmondförmigen Querschnitt ergibt, verlaufen besonders reichlich Längsfasern. Zwischen ihnen liegt eine Leiste von Ganglienzellen eingebettet, die nicht mit dem Cerebralganglion oder einem der drei nervösen Hauptssysteme (Lateral-, Ventral- oder Buccalsystem) in Verbindung steht, sondern vielmehr mit den atrialen Ganglien.

Wenn ich also von der heute gültigen Ansicht sprach, das Atrium als eine gesonderte Bildung mit lediglich sekundärer Lagebeziehung zum Vorderdarm zu betrachten, so muß ich dies hier wieder einschränken. Trotz persistierender räumlicher Trennung des Atriums vom Vorderdarm und scheinbar völliger Beziehungslosigkeit sind diese beiden Organe im vorliegenden Fall nervös miteinander verbunden, was zumindest darauf hindeutet, daß die physiologische Funktion des Atriums im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme steht.

Die bereits erwähnte Ringfalte wird von besonders kräftiger Muskulatur unterlagert, die ein Aufwölben und damit Verschließen

des Darmlumens ebenso wie ein Retrahieren und damit Öffnen des letzteren gestattet. Dementsprechend finden wir an dieser Stelle kräftige Längs- und dazwischengelagerte Ringmuskelzüge.

Übrigens sei erwähnt, daß sich diese „Zungenbildung“ an eben der Stelle befindet, an welcher nach Heath ein Subradularorgan gelegen sein müßte. Ein solches Organ hat bisher nur der genannte Forscher bei einigen von ihm untersuchten Formen aufgefunden und seine Existenz wird von späteren Autoren immer wieder in Frage gestellt. Auch bei *Rupertomenia* konnte ich keine Spur von einem Subradularorgan feststellen. Doch bietet die „Zunge“ — und diese scheint bei vielen Formen ausgebildet zu sein — im Zustand der Kon-

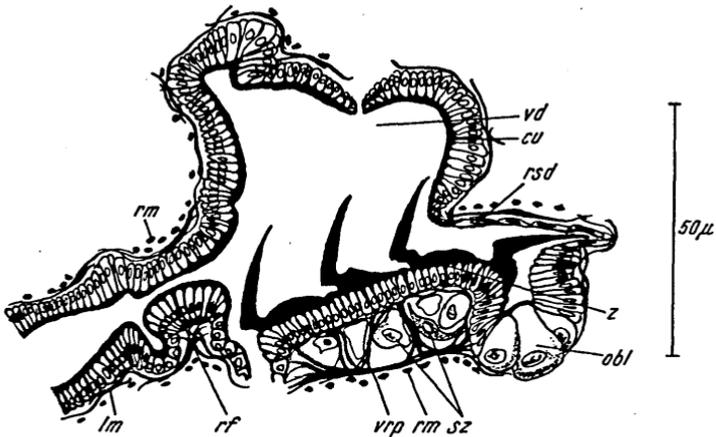


Abb. 10. Radula sagittal, halbschematisch, *cu* = Cuticula, *lm* = Längsmuskulatur, *obl* = Odontoblasten, *rf* = Ringfalte, *rm* = Ringmuskulatur, *rsd* = Radulascheidendach, *sz* = Stützzelle, *vd* = Vorderdarm, *zrp* = ventraler Radulaprotraktor, *z* = Zahn.

traktion durchaus ein ähnliches Bild, wie es Heath für das Subradularorgan gegeben hat. D. h., die Kontraktion bewirkt, daß die Vorderdarmzellen, die diese Falte bedecken, außerordentlich schmal und hoch erscheinen mit spindeligen Kernen. Jedoch ist weder im färberischen Verhalten noch im sonstigen Bau der Zellen die Grundlage gegeben, hier ein Sinnesorgan zu vermuten oder das Epithel als vom übrigen Vorderdarmepithel unterschieden anzusehen.

*Rupertomenia* besitzt eine wohlausgebildete Radula, die, wie stets, in einem ventralen Vorderdarmdivertikel, der Radulascheide, gelegen ist. Das Vorderende der Radula reicht in einen zweiten kleinen Blindsack, der gleichzeitig die Ausmündung der ventralen Vorderdarmdrüsen enthält. Sie gehört eindeutig dem distichen Typ an und besteht aus vier Paar großer kräftiger Zähne, die scheren-

artig gegeneinander wirken. Der gesamte Komplex ist etwa  $60 \mu$  lang und  $25-30 \mu$  breit.

Im einzelnen erhalten wir folgendes Bild: Die Radulascheide erstreckt sich zunächst für etwa zwei Drittel ihrer Länge dorso-caudad, wobei sie einen schwachen, nach unten offenen Bogen beschreibt. In diesem Abschnitt ist sie nicht völlig gegen das Vorderdarmlumen abgeschlossen, sondern dorsal geöffnet, sodaß die Zähne in das Darmlumen hineinreichen. Vorderdarmboden und Radulascheidendach engen diesen Schlitz ein, indem sie eine Falte bilden, in der beiderseits ein kräftiges Muskelband verläuft (s. Abb. 11). Zu Beginn des letzten Drittels biegt die Radulascheide scharf nach ventral um; sie ist nunmehr ein allseitig geschlossener Blindsack. Ihr Lumen ist durchwegs einheitlich, auch Andeutungen eines medianen Septums sind nicht vorhanden, was meines Wissens für Formen mit disticher Radula selten ist. Dasselbe gilt für die Bildungsstelle der Zähne.

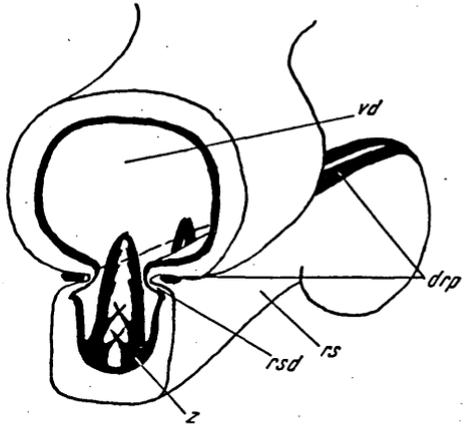


Abb. 11. Radulascheide, schematisch. *drp* = dorsaler Radulaprotraktor, *rs* = Radulascheide, *rsd* = Radulascheidendach, *vd* = Vorderdarm, *z* = Zahn.

Das ventrale und gleichzeitig zahntragende Epithel der Radulascheide erweist sich als unmittelbare Fortsetzung des Vorderdarmepithels und ist von demselben nicht unterschieden. Es trägt dieselbe einheitliche Cuticula, der in regelmäßigen Abständen die Zähne aufsitzen. Es handelt sich also hier um eine Radula mit „Basalcuticula“ (sensu Hoffmann).

Das Epithel des Radulascheidendaches hingegen ist zu einem flachen Plattenepithel umgestaltet, das sich färberisch nicht von dem des Vorderdarmes unterscheidet; seine Zellen sind etwa  $2 \mu$  hoch und  $3-4 \mu$  breit. Die Cuticularisierung ist sehr schwach. Für das letzte Zahnpaar bildet die Radulascheide eine Tasche (s. Abb. 10). Hinter diesem, im absteigenden Abschnitt der Radulascheide, wird das Epithel des Radulascheidendaches hö-

her, dort finden wir einen Polster schmaler, hochprismatischer, ebenfalls uncuticularisierter Zellen. Sekretion findet keine statt.

Den Radulascheidengrund bilden die Odontoblasten. Es sind größere (7—8  $\mu$ ) blasige Zellen mit 3—4  $\mu$  großen runden Kernen, die relativ kräftig gefärbt sind und ein deutliches Kernkörperchen besitzen. Das Plasma ist von nur schwacher Chromophilie, zeigt aber feine lichtbrechende Einschlüsse. Die Zahl der Odontoblasten beläuft sich auf ca. 8—10 Zellen.

*Rupertomenia* besitzt vier Paar langer fangartiger Zähne. Ihre Gesamtlänge beträgt 35  $\mu$ , ihre Dicke im Durchschnitt 3—4  $\mu$ . Sie sitzen mit einer kräftigen cuticularen Basis dem ventralen Radulascheidenepithel, bzw. dessen Cuticula, auf, die sich in einen völlig chitinisierten, nach vorne weisenden Schenkel von 8—10  $\mu$  Länge fortsetzt. Er trägt gegen die Mediane zu ein bis zwei kleinere Haken von 2—4  $\mu$  Länge. Der Zahn biegt hierauf in rechtem Winkel nach dorsal um; dieser Schenkel mißt etwa 15  $\mu$  und endet in einer scharfen Spitze. Seine mediane Kante scheint leicht gesägt zu sein.

Ein Radulapolster oder -stützapparat ist vorhanden, wenn auch nicht sehr deutlich ausgeprägt. Es handelt sich hierbei um eine geringe Anzahl — etwa 6 — blasiger großer Bindegewebszellen, die ventral der Radulascheide liegen. Sie sind unregelmäßig geformt, stark vakuolisiert, mit einem Durchmesser von etwa 10  $\mu$  und runden Kernen. Das Plasma ist blaß, annähernd ungefärbt. Diese Zellen, die außerdem reichlich von Bindegewebs- und Muskelfasern umgeben sind, können wohl als Widerlager für die Radula aufgefaßt werden. Ähnliche Angaben finden wir bei Heath (1911) für *Alexandromenia agassizi*, sowie bei Nierstrasz für *Dinomenia* oder auch *Kruppomenia*. Der letztgenannte Autor beschreibt für *Kruppomenia minima* noch eine zweite Form der Stützzellen, die er als „Spindelzellen“ bezeichnet. Zwei ähnlich gebaute Zellen konnte auch ich im Radulastützpolster der *Rupertomenia* feststellen, kräftig gefärbte, langgestreckte Zellen, mit grobstrukturiertem Plasma, die offenbar ebenfalls stützende Funktion auszuüben haben.

Um die Beschreibung der Radula abzuschließen, wäre noch kurz etwas über die Radulamuskulatur zu sagen:

Genauere Angaben über dieselbe fehlen in der Literatur fast völlig, zumindest in Bezug auf die Neomeniinen, sodaß mir nur wenig Vergleichsmöglichkeit gegeben ist. Genaueres wissen wir lediglich über die Radulamuskulatur

von *Simrothiella* (Odhner 1921), doch ist dieses Organ so abweichend gebaut, daß es für Vergleichszwecke kaum herangezogen werden kann. Ich bin also allein auf die Angaben Heaths (1918) über *Dorymenia peroneopsis* angewiesen, die immerhin einige Anhaltspunkte geben, obgleich diese Art von Heath für sehr aberrant angesehen wird.

Zunächst die Verhältnisse bei *Rupertomenia*:

Wir können hier drei mehr oder minder deutliche Muskelsysteme unterscheiden:

1. Ein zirkuläres System. Dieses umhüllt als ein kräftiger, etwa  $1,5 \mu$  starker Muskelmantel Raduladivertikel und Vorderdarm sowie etwas weiter caudal das blinde Ende der Radulascheide. Auch der Radulapolster wird von ihm eingeschlossen, so daß bei Kontraktion der ganze Radulakomplex samt seinem Widerlager in den Schlund hineingehoben wird (s. Abb. 12). Diesem Zirkulärsystem gegenüber stehen zwei Längssysteme, die als Pro- bzw. Retraktoren fungieren. (Selbstverständlich handelt es sich nicht um deutliche Muskelindividuen, sondern vielmehr um mehr oder minder schwache Faserzüge.)

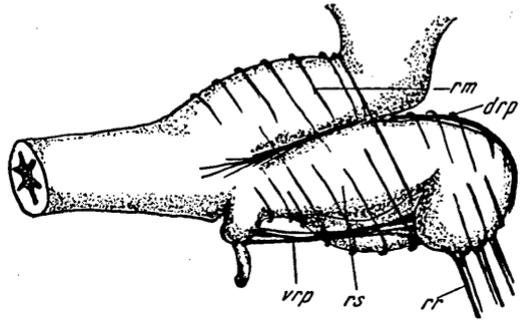


Abb. 12. Radulamuskulatur, halbschematisch. *drp* = dorsaler Radulaprotraktor, *rm* = Ringmuskulatur, *rr* = Radularetraktor, *rs* = Radulascheide, *vrp* = ventraler Radulaprotraktor.

2. Das Protraktorensystem. Dieses unterstützt und ergänzt die Arbeit der Zirkulärmuskulatur, deren schräger Faserverlauf bereits ein geringes Vorschieben der Radula bewirkt, indem es die Radulascheide vorzieht und verkürzt, die Zahnreihen daher weiter in den Schlund und gegen die „Zunge“ zieht. Hiebei können wir mit verhältnismäßig großer Deutlichkeit zwei Protraktoren, deren jeder paarig ausgebildet ist, unterscheiden. Der dorsale Protraktor zieht vom Blindende des Raduladivertikels an dessen Dorsalseite rechts und links von der Mittellinie nach vorne, und zwar in jener Falte, die die Vorderdarmwand mit dem Radulascheidendach einschließt (s. Abb. 11, 12). Dieser Protraktor ist recht kräftig aus-

gebildet, er besteht aus mehreren Fasern und ist bis zu  $2,5 \mu$  stark. Er setzt an der Muskulatur des Vorderdarmes an und verläuft so in der Hauptsache innerhalb der beschriebenen Ringmuskellage. Weniger deutlich ausgebildet ist ein ventraler Protraktor, der ebenfalls am Blindende des Raduladivertikels entspringt und von dort an der Ventralseite desselben, ventrolateral des Radulapolsters nach vorne an die caudale Wand jenes kleinen Blindsackes zieht, in den die ventralen Speicheldrüsen münden. Auch dieser Muskel verläuft im wesentlichen innerhalb der Ringmuskulatur und verläßt dieselbe erst knapp vor seinem Ansetzen.

3. Die Radularetraktoren schließlich sind ebenfalls in der Vierzahl vorhanden, ein Paar caudaler und ein Paar ventraler. Das erstere fungiert speziell als „Retraktor“, als deutlich und kräftig entwickelter Antagonist der Protraktoren, während das letztere mehr der Ringmuskulatur entgegenwirkt und daher nicht nur retrahierend, sondern auch dilatierend arbeitet. Der caudale und eigentliche Retraktor entspringt ebenfalls am Blindende des Raduladivertikels und zwar ventrocaudal vom dorsalen und unmittelbar caudal vom ventralen Protraktor. Von dort zieht er mit je drei kräftigen Faserbündeln ( $2-3 \mu$  stark) beiderseits der Mediane schräg nach hinten zur ventralen Körpermuskulatur. Der ventrale Retraktor, bzw. Dilator, besteht aus mehreren Einzelfasern, die, von der Ventralseite der Radulascheide kommend, zwischen den Stützzellen des Radulapolsters hindurchtreten und zur Ringmuskulatur ziehen.

Vergleichen wir diese Befunde mit den Angaben von Heath für *Dorymenia peroneopsis*, so ist festzustellen, daß im wesentlichen dieselben Elemente den Aufbau der Radulamuskulatur bestreiten. Hier wie dort haben wir trotz der anderen Divertikellage bei *Dorymenia* eine kräftige Zirkulärmuskulatur, hier wie dort je zwei Paare von Pro- sowie Retraktoren. Daraus ein allgemeines Bauschema der Radulamuskulatur abzuleiten, wäre allerdings verfrüht, solange wir uns nicht auf die Kenntnis zahlreicherer Formen stützen können, umsomehr, als die Lagebeziehungen der einzelnen Muskelpartien zueinander bei *Dorymenia* von den Verhältnissen bei *Rupertomenia* erheblich abweichen. Die beiden großen Retraktoren allein ließen sich eventuell vergleichen. Die Verhältnisse bei *Rupertomenia* möchte ich jedenfalls für ziemlich ursprünglich halten, da sie unmittelbar aus der Vorderdarmmuskulatur abzuleiten und zu verstehen sind: die Schichtenfolge von innerer Längs- und äußerer

Ringmuskulatur wurde vollkommen beibehalten — der caudale Retraktor wäre als Neuerwerbung anzusehen. Im Vergleich hiezu wäre die Radulamuskulatur von *Dorymenia* wesentlich abgeleiteter, ein Befund, der sich im übrigen mit den für die Radula gemachten Angaben deckt.

Der Typus der distichen Radula wurde bisher als ziemlich einheitlich betrachtet, wobei der unterschiedlichen Ausbildung der Zähne weniger Bedeutung beigemessen wurde, als der allen Formen gemeinsamen Funktionsweise — nämlich scherenartiges Gegeneinanderwirken der Zähnchen. Wohl unterschied man Formen mit kamm- oder sägeförmigen, bzw. fang- oder kieferartigen Zähnchen, doch wurde diesem Merkmal nicht allzuviel Gewicht gegeben. Mir scheint nun ein weiteres Merkmal — abgesehen von der Ausbildung der Radulamuskulatur, die bei künftigen Untersuchungen mehr berücksichtigt werden muß — von großer Bedeutung zu sein, ein Merkmal, das für die nähere Beschreibung der polyserialen Radula längst herangezogen wurde, nämlich Vorhandensein oder Fehlen einer „Basalcuticula“. Wenn wir uns der Ansicht Nierstrasz' (1905), Hoffmanns und Nierstrasz und Storcks anschließen, die die Radulaentwicklung von einer einfachen cuticularen Auskleidung des Vorderdarms ihren Ausgang nehmen lassen, so müssen wir den Besitz einer Basalcuticula als ursprünglichen Zustand ansehen. Vorhandensein oder Fehlen der „Basalcuticula“ wird somit auch für die distiche Radula, die noch dazu als der ursprünglichste Radulotyp gilt, zu einer wichtigen morphologischen Eigenschaft und dies umso mehr, als es gerade die Ausbildung der Basalcuticula ist, die die Solenogastrenradula prinzipiell von der Radula der übrigen Mollusken unterscheidet, und die Vorstellung, sie sei als Regressionsprodukt aus der Chitonradula entstanden, unmöglich macht. Wenn Hoffmann meint, „bei dem Chitonenzweig aber muß neben einer Zahndifferenzierung eine der Basalcuticula in eine Basalmembran erfolgt sein“, so kann ich mir diese Umwandlung nur auf dem Weg über eine Rückbildung vorstellen; Formen der Solenogastrenradula ohne Basalcuticula wären daher auch nach dieser Überlegung als die abgeleiteteren anzusehen. Leider besitzen wir nicht überall Angaben über die Ausbildung der Basalcuticula (bei disticher Radula) — sie ist sicher vorhanden bei *Halomenia gravida*, bei *Epimonia* vermutlich bei *Pruvotina* und *Phyllomenia*; sie fehlt sicher bei *Nierstrassia fragile*, möglicherweise bei *Lepidomenia* (soweit aus einer Abbildung zu schließen war) und wurde für *Hypomenia nierstrassi* von Van Lummel als fehlend, von Storck als vorhanden angegeben.

Bei Berücksichtigung aller drei Faktoren, die uns heute für die morphologische Beurteilung einer Solenogastrenradula maßgebend sind, nämlich Radulotyp, Basalcuticula und Ausbildung der Radulamuskulatur, weist *Rupertomenia* jedenfalls durchaus ursprüngliche Züge auf.

Die dorsalen Vorderdarmdrüsen schließen als ein mächtiger Drüsenkomplex caudal an die vorderen Bauchdrüsen und das Cerebralganglion an und umgeben den Vorderdarm, indem sie den Raum zwischen Darm und dorsaler und lateraler Körperwand er-

füllen. Auch ventral des Vorderdarmes sind sie noch zu finden, dort schieben sie sich zwischen Darm und ventralen Sinus. Caudal reichen sie bis zum Mitteldarmcoecum (s. Abb. 6). Der ganze Komplex ist umhüllt von einer zarten und lockeren bindegewebigen Hülle, bestehend aus einzelnen flachen Zellen mit kräftig gefärbten Kernen, sowie aus vereinzelt Fasern. Man kann also hier sehr wohl von distinkten akzessorischen Vorderdarmdrüsen sprechen. Die einzelnen subepithelialen Drüsenzellen sind unterschiedlich in der Größe, sie messen 8—20  $\mu$  im Durchmesser, sind aber durchwegs prall mit Sekret, das eine stark basophile Färbung besitzt, angefüllt. Das Sekret ist in wechselnder Stärke granuliert, anfänglich ist die Sekretgranula fein, in fortgeschrittenen Stadien aber sind die Zellen erfüllt von größeren, stark lichtbrechenden Tröpfchen. Die Kerne sind durchwegs im Zustand starker Degeneration, klein, unregelmäßig begrenzt und strukturlos. Ein einheitliches Drüsenlumen ist nicht vorhanden, vielmehr entleeren die einzelnen Zellen ihr Sekret durch feine Interzellularspalten im Vorderdarmepithel direkt in das Lumen des Darmes. Vereinzelt fand ich kleine Zellen mit runden Kernen und granuliertem Plasma, das sich färberisch acidophil verhält, dazwischen eingestreut; ich möchte dieselben für junge Drüsenzellen halten. Die bindegewebige Hülle, die die Drüse gegen das umliegende Parenchym abschließt, ist so locker, daß sie verschiedenen Zellen den Durchtritt gewährt. So findet man zwischen den Drüsenzellen Blutkörperchen sowie konkrementbeladene Wanderzellen, wie sie auch häufig im Körperparenchym anzutreffen sind.

Die ventralen Vorderdarmdrüsen sind in ähnlicher Ausbildung wie bei *Dondersia festiva* vorhanden. Sie liegen als sackförmige Gebilde (Durchmesser 60  $\mu$ ) beiderseits laterocaudal der Radula, ebenfalls von einer dünnen bindegewebigen Hülle umgeben. Die Drüsenzellen ähneln denen der dorsalen Vorderdarmdrüsen, doch scheinen die Kerne nicht so sehr zu degenerieren, vielmehr hat es den Anschein, als seien die Zellen nach erfolgter Sekretabgabe der Regeneration fähig. Jedenfalls fand ich häufig Zellen, die leer waren oder Sekretreste enthielten und einen normalen runden Kern mit Nucleolus aufwiesen. Färberisch unterscheiden sich die Zellen der ventralen Speicheldrüsen jedoch sehr wohl von denen der dorsalen: die Sekretgranula ist wesentlich kräftiger gefärbt und zeigt die verschiedensten Farbreaktionen von grellorange über purpurrot bis

dunkelblau. Ob es sich hierbei um verschiedene Sekrete oder — was ich eher glauben möchte — um verschiedene Reifungszustände handelt, kann ich nicht entscheiden. Das Sekret wird durch schmale, aber deutlich sichtbare Sekretgänge in ein gemeinsames Lumen geleitet und von dort in den Drüsenausführungsgang. Letzterer ist zunächst sehr weit, mit einem Durchmesser von  $35 \mu$  und einem ansehnlichen Lumen, verengt sich aber in seinem Verlauf zum cranialen Ende der Radula zusehends. Er besitzt ein einschichtiges isoprismatisches Epithel und ist umgeben von einer kräftigen Muskularis, die in der Hauptsache aus Ringfasern besteht, aber auch einige Längsfasern aufweist. Auch vereinzelte Bindegewebszellen legen sich außen an die Muskelhülle an. Die Epithelzellen des Drüsenausführungsganges scheinen ebenfalls schwach sezernierend zu sein. Unterhalb des cranialen Radulaendes verjüngen sich die Speicheldrüsengänge bis auf  $10 \mu$  Durchmesser und vereinigen sich unmittelbar caudal von dem erwähnten kleinen Vorderdarmblindsack, in den sie unpaar münden.

Dieser Befund stellt *Rupertomenia* in die Verwandtschaft von *Dondersia*, mit der sie auch sonst noch gemeinsame Züge aufweist, doch ist es meines Wissens der erste Fall, wo unpaare Speicheldrüsenmündung mit disticher Radula gekoppelt erscheint. Es wäre dies wieder ein Beleg für die Meinung Nierstrasz', der im Gegensatz zu Pruvot einen Zusammenhang zwischen Radulotyp und Mündung der Speicheldrüsen ablehnt. Bisher standen Nierstrasz nur Formen zur Verfügung, die polyseriale Radula, aber paarige Speicheldrüsenmündung besaßen, dies ist der erste bekannte Fall umgekehrter Merkmalskoppelung, der wohl die Annahme Pruvots endgültig ausschließen wird.

### b) Der Mitteldarm.

Der Mitteldarm von *Rupertomenia fodiens* ist außerordentlich einfach gebaut und findet darin höchstens bei *Nematomenia banyuliensis* eine Parallele. Alle anderen Formen zeigen sowohl in der Oberflächengestaltung als auch in Bezug auf die Ausbildung des Mitteldarmepithels wesentlich kompliziertere Verhältnisse. Im vorliegenden Fall durchzieht der Mitteldarm das Tier gestreckt ohne seitliche Divertikelbildung, er liegt, ähnlich wie bei *Nematomenia*, ziemlich median, also im Verhältnis zu anderen Formen weit von der Ventralwand entfernt. Ferner fehlt eine Differenzierung seiner Epithelzellen in Körner- und Keulenzellen ebenso wie Falten- oder Kryptenbildungen, die der Oberflächenvergrößerung dienen könnten. Bis zum Beginn der zweiten Körperhälfte ist der Mitteldarm ziemlich weit, sein Durchmesser beträgt  $60-70 \mu$ . Dann verengt er

sich jedoch auf etwa die Hälfte seiner Weite und zieht so als schlankes, ungegliedertes Rohr bis knapp vor Beginn der Schalendrüse, wo er sich für eine kurze Strecke nochmals erweitert, ehe er ziemlich unvermittelt in den engen dorsal gelegenen Enddarm übergeht. Im vorderen, weiten Teil dürfte der Ort hauptsächlicher Verdauungstätigkeit gelegen sein — dort finden sich wenigstens Andeutungen von Oberflächenvergrößerung in Form schwacher ventraler Aussackungen. Resorption erfolgt wohl gleichmäßig entlang der gesamten Darmerstreckung.

Wie die meisten Neomeniinen besitzt auch *Rupertomenia* ein cranio-dorsales Mitteldarmcoecum, in welches von ventral her der Vorderdarm einmündet. Allerdings ist das Coecum nur sehr schwach entwickelt. Die Mündung des Vorderdarmes ist eng und von einem schwachen Sphinkter umgeben. Das dorsale Wimperepithel des Mitteldarmes setzt sich in das Coecum fort und schlägt noch auf dessen Ventralseite um, umgibt also die Vorderdarmmündung. Die Lateralwände des Coecums zeigen normales verdauendes Drüsenepithel. Dieses bekleidet gleichmäßig Lateral- und Ventralfläche des gesamten Mitteldarms, wobei es an den lateralen Darmwänden etwas niedriger ist als an der ventralen (ähnliche Verhältnisse finden sich nach Thiele 1894 bei *Nematomenia ban.*). Es besteht in der Hauptsache aus großen, stark vakuolisierten Zellen, die bis zu 20  $\mu$  hoch und bis zu 10  $\mu$  breit werden können. Sie besitzen einen relativ kleinen (3—4  $\mu$ ) schwachgefärbten Kern, der meist an der Basis der Zellen gelegen ist. Bei gefülltem Zustand der Zellen ist er ganz flach, schüsselförmig, bei erschöpftem hingegen meist oval bis rund. Das Plasma, das eine schwach basophile Färbung und feine lichtbrechende Einschlüsse erkennen läßt, erscheint in feine Stränge aufgelöst. Die großen Vakuolen sind teils von Sekret erfüllt, teils umschließen sie aufgenommene Nahrungsteilchen. An den distalen Zellenden, insbesondere in der Zone regster Verdauungstätigkeit, sind Zellgrenzen oft nur undeutlich wahrnehmbar. Außerdem strecken die Mitteldarmzellen pseudopodienartige Fortsätze in das Darmlumen und umfließen einzelne, offenbar schwer angreifbare Nahrungsteile, wie etwa die Penetranten aufgenommener Hydrozoen, die sich in Mengen sowohl im Darmlumen wie in den Nahrungsvakuolen finden. Es sei an dieser Stelle erwähnt, daß außer den Nesselzellen verschiedene einzellige Algen, unter ihnen vereinzelte Diatomeen, im Darm zu finden waren,

jedoch keinerlei anorganische Partikel. Wie diese im Schlamm als Grabformen lebenden Tiere eine so strenge Nahrungswahl treffen können, ist nicht erklärlich.

Neben den sezernierenden und resorbierenden Mitteldarmzellen finden wir noch Stützzellen, schmale, spindelförmige oder niedrige Zellen mit hellen, schmalen Kernen und fast ungefärbtem Plasma.

Die dorsale Begrenzung des Darmlumens wird von einer Leiste flimmernder Zellen gebildet, deren median gelegene höher sind und in das Lumen vorspringen. Die Zellen sind schmal und 5, bzw. 8—10  $\mu$  hoch mit länglichen Kernen, die zentral liegen oder auch distal verschoben erscheinen. Die Cilien, die an einer feinen Basalkörnerreihe ihren Ursprung haben, sind außerordentlich fein und etwa 7—10  $\mu$  lang.

Umgeben wird der Mitteldarm von einer dünnen bindegewebigen Hülle (1  $\mu$  stark), welche in der Hauptsache aus zirkulären Fasern besteht. Einige wenige Längsfasern in unregelmäßiger Anordnung, sowie flache Bindegewebszellen beteiligen sich ebenfalls am Aufbau. Daß der Mitteldarm durch radiär angeordnete Parenchymmuskeln in seiner Lage aufgehängt wird, habe ich bei Besprechung der Muskulatur bereits erwähnt.

### c) Enddarm.

Der Enddarm bietet weder in seinem Verlauf noch in seinem Bau Besonderheiten. Der Übergang von Mittel- zu Enddarm erfolgt in jener Region, wo die Schalendrüse unpaar wird. An dieser Stelle geht der Enddarm dorsal vom Mitteldarm ab, zieht ventral des Pericards und dorsal der Schalendrüse caudad und mündet schließlich dorsal der letzteren in den Analraum. Das dorsale Flimmerepithel des Mitteldarmes setzt sich unmittelbar in das Enddarmepithel fort, das auch annähernd dieselbe Ausbildung zeigt. Die Zellen weisen dieselbe Vakuolisierung und schwache Färbung auf, sie sind nur breiter, etwa isoprismatisch. Die chromatinarmen Kerne liegen subzentral. Die Basalkörnerreihe ist deutlich erkennbar, die feinen, relativ dicht stehenden Cilien sind 8  $\mu$  lang. Spuren von Sekretions- oder Resorptionsvorgängen sind nicht wahrnehmbar. Die bindegewebige Hülle des Mitteldarmes setzt sich auch um das Rectum fort, Sphinkterbildungen sind nicht vorhanden, weder beim Übergang von Mittel- zu Enddarm, noch um die Mündung des letzteren in den Analraum.

## Das Nervensystem (s. Abb. 13).

Über die Ausbildung des Nervensystems der Lepidomeniiden ist relativ wenig bekannt, doch scheint hier wenigstens ein durchgehendes Merkmal die Gattungen im Rahmen der Familie zusammenzufassen, soweit die Angaben darüber reichen: es ist das getrennte Entspringen der drei Konnektive am Cerebralganglion. *Rupertomenia* schließt sich hier an:

Sie besitzt ein großes, dorsal vom Vorderdarm und knapp hinter der Flimmergrube gelegenes Cerebralganglion (s. Abb. 6). Seine Form ist oval, eine ursprünglich paarige Anlage ist äußerlich nicht mehr erkennbar, auch die meist vorhandene caudale Einschnürung fehlt. Nur aus der Anordnung der Ganglienzellen kann eventuell noch auf eine ursprüngliche Paarigkeit geschlossen werden. Der größte Durchmesser im Querschnitt beträgt etwa  $40 \mu$ , die Länge ca.  $60 \mu$ . In der Hauptsache besteht das Cerebralganglion aus Faser-masse, die keine erkennbare Gliederung aufweist; außen ist derselben eine Rinde von Ganglienzellen angelagert, die eine durchschnittliche Stärke von  $6 \mu$  besitzt, entlang der Mittellinie dorsal und ventral etwas verstärkt ist. Histologische Verschiedenheiten unter den Ganglienzellen, wie sie Thiele (1894) für *Neomenia grandis* und *Amphimonia neapolitana* angegeben hat, konnte ich nicht feststellen, auch nicht das Vorhandensein von Gliazellen. Die Ganglienzellen scheinen bei *Rupertomenia* vielmehr durchwegs gleichförmig ausgebildet zu sein, als sehr kleine Zellen von unregelmäßiger Form,  $3-4 \mu$  groß, mit verhältnismäßig großen ( $2 \mu$ ) außerordentlich kräftig acidophil tingierten Kernen, die ein deutliches Gerüst sowie Nucleolus besitzen. Das Plasma ist blaß und homogen. Am ganzen Körper sind die Ganglienzellen eindeutig als solche zu identifizieren. Das Cerebralganglion ist von einer kräftigen Tunika aus meist kollagenen Bindegewebsfasern umhüllt, die ebenso sämtliche Nerven, wenn auch nicht in gleicher Stärke, umgibt. Nerven sind daher relativ leicht auffindbar.

Vom Cerebralganglion gehen frontal die sechs Cerebralnerven ab, von denen beiderseits die beiden äußeren mit kleinen gangliösen Anschwellungen beginnen. Die beiden mittleren scheinen echte Nerven ohne Ganglienbelag zu sein, sie versorgen die vorderen Ventraldrüsen. Die übrigen Cerebralnerven verzweigen sich mehrfach, versorgen die Haut des Vorderendes und treten in

Verbindung mit den großen Ganglienanhäufungen des Vorderendes, von denen bereits die Rede war, und die ihrerseits die Frontalplatte und das Atrium versorgen. Daß ein Ast zur Dorsalseite des Vorderdarmes führt und die Verbindung zu der dort befindlichen Ganglienleiste herstellt, habe ich ebenfalls bereits erwähnt.

An den Lateralpartien des Cerebralganglions und zwar an der caudalen Hälfte entspringen getrennt die drei Hauptkonnektive: am weitesten cranio-dorsal zu Beginn der zweiten Cerebralganglionhälfte das Cerebrolateral-konnektiv, dahinter, lateroventral, das Cerebroventral- und unmittelbar caudal davon das Cerebrobuccalkonnektiv. Ferner gehen von der Ventralseite des Cerebralganglions hintereinander paarig mehrere feine Nerven ab, die direkt zum Vorderdarm ziehen. Dieser scheint das einzige Organ zu sein, das — abgesehen von den vorderen Ventraldrüsen — ohne Zwischenschaltung gangliöser Abschnitte — direkt vom Cerebralganglion aus versorgt wird.

Das cerebrolaterale Konnektiv ist äußerst kurz, da das sehr schwache Lateralganglion dem Gehirn fast unmittelbar seitlich anliegt, und es erhebt sich hier wiederum die Frage (vgl. Hoff-

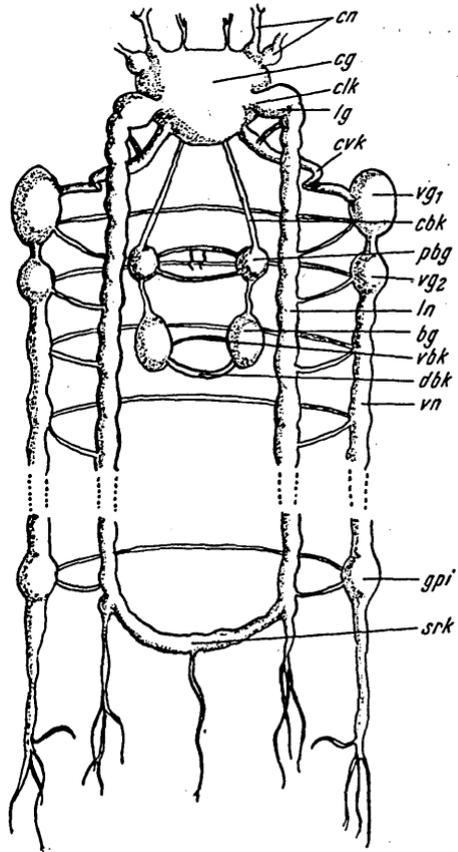


Abb. 13. Rekonstruktion des Nervensystems. *bg* = Buccalganglion, *cbk* = Cerebrobuccalkonnektiv, *cg* = Cerebralganglion, *clk* = Cerebrolateral-konnektiv, *cn* = Cerebralnerv, *cvk* = Cerebroventral-konnektiv, *dbk* = dorsale Buccalkommissur, *gpi* = Ganglion posterius inferius, *lg* = Lateralganglion, *ln* = Lateralnerv, *pbg* = Präbuccalganglion, *srk* = Supra-rectalkommissur, *vbk* = ventrale Buccalkommissur, *vg<sub>1,2</sub>* = Ventralganglien, *vn* = Ventralnerv.

man n), wieweit das Lateralkonnektiv überhaupt als Konnektiv aufzufassen sei, bzw. ob der Lateralstrang nicht vielmehr direkt vom Cerebralganglion seinen Ausgang nehme. Das kurze Konnektiv zwischen Cerebralganglion und besagtem Lateralganglion ist jedenfalls kein echtes Konnektiv, sondern ein Markstrang, und der kräftige, an das Ganglion anschließende Lateralstrang ist ebenfalls entlang seiner gesamten Erstreckung gleichmäßig, und dies ziemlich dicht, mit Ganglienzellen belegt. In seinem weiteren Verlauf treten keine Ganglienkonzentrationen mehr auf, auch nicht an den Stellen, an denen der Lateralstrang mit dem ventralen durch Konnektive verbunden ist. Auch ein Ganglion posterior superior fehlt, obgleich die Konnektive zu den Ganglia posteriora inferiora vorhanden sind. Eine starke Suprarektalkommissur, die ebenfalls zellhaltig ist, konnte ich auffinden. Noch nach dem Abgang der letzteren setzen sich die Lateralstränge bis an das caudale Körperende fort, wo sie sich schließlich aufspalten und vor allem die Analraumwand versorgen. Den Abgang eines Nerven von der Suprarektalkommissur zur Versorgung des dorsoterminalen Sinnesorganes konnte ich zufolge ungünstiger Schnittebene nur undeutlich und nicht mit voller Sicherheit feststellen. Der Durchmesser des Lateralstranges beträgt im Durchschnitt 8—10  $\mu$ .

Das cerebroventrale Konnektiv entspringt ventrocaudal vom Lateralkonnektiv, nahe dem Hinterrand des Cerebralganglions. Im Gegensatz zum Lateralkonnektiv ist es beinahe zellfrei und beginnt ohne gangliöse Anschwellung. Es zieht ziemlich steil nach hinten und ventral, wobei es etwa zu Beginn des zweiten Drittels seiner Länge durch ein Konnektiv mit dem Lateralstrang verbunden ist. Die beiden mächtigen Ventralganglien liegen ventral etwas hinter dem Cerebralganglion, sie sind durch eine Kommissur verbunden. Zwei Nerven gehen dorsal von ihnen ab, deren Verlauf ich nicht genau feststellen konnte, sie dürften aber zur Ventralseite des Vorderdarmes ziehen. Annähernd zellfreie Konnektive stellen die Verbindung zu einem zweiten, knapp dahinterliegenden Ganglienpaar her, das ebenfalls eine Kommissur besitzt. In seinem weiteren Verlauf zeigt der Ventralstrang keine so deutlichen Ganglienkonzentrationen mehr. Auch er ist ein Markstrang, nur an den Stellen, an denen in regelmäßigen Abständen Kommissuren, bzw. Konnektive abgehen, finden wir schwache gangliöse Anschwellungen. Ganglia posteriora inferiora sind, wenn auch schwach entwickelt, vorhan-

den, ebenso die dazugehörige Kommissur. Die Ventralstränge enden aber keineswegs mit diesen Ganglien, sie ziehen vielmehr noch ziemlich weit caudad, um sich dann aufzuspalten und, ähnlich wie die Lateralstränge, in Bindegewebe und Muskulatur zu enden. Bevor sie sich verzweigen, geben sie beiderseits einen kräftigen Nerv ab, der das präkloakale Sinnesorgan versorgt.

Das Buccalsystem schließlich ist wohl entwickelt. Das Cerebrobuccalkonnektiv verläßt das Cerebralganglion unmittelbar hinter der Ursprungszelle des Cerebroventralkonnektives, jedoch deutlich von dem letzteren getrennt. Es ist völlig zellfrei. Zunächst zieht es entlang des Vorderdarms nach hinten und bildet ventrolateral von demselben, knapp vor der Radula, in der Region der dorsalen Vorderdarmdrüsen ein kleines, aber deutliches Ganglion, das eine kräftige ventrale und eine schwächere dorsale Kommissur besitzt. Von der ventralen Kommissur ziehen einige schwache Nerven zu der beschriebenen Ringfalte im Vorderdarm, vom präbuccalen Ganglion selbst werden Ventralpartien des Vorderdarms sowie die dorsalen Speicheldrüsen durch mehr oder minder feine Nerven versorgt. Kräftige Konnektive, von denen im übrigen wieder Nerven an den Vorderdarm abgehen, ziehen nunmehr zu den wohlentwickelten Buccalganglien, die beinahe die Größe der Ventralganglien erreichen. Sie liegen unmittelbar laterocaudal der Radula und knapp vor den ventralen Vorderdarmdrüsen. Auch hier finden wir eine ventrale und eine dorsale Kommissur, von denen die dorsale, die aber nicht dorsal des Vorderdarms, sondern zwischen Radulasack und Vorderdarm verläuft, die kräftigere ist. Die ventrale Kommissur verläuft ventral des Radulastützapparates. Von den Buccalganglien aus werden Radula, ventrale Vorderdarmdrüsen und deren Ausführungsgänge versorgt.

Es bliebe zu untersuchen, wie wir die von mir als „präbuccale“ beschriebenen Ganglien zu verstehen haben: d. h. es erhebt sich die Frage, ob diese Ganglien den Subradularganglien, die Heath für einige Formen beschrieben hat, gleichzusetzen sind. Die Lage der Subradularganglien, bzw. die Abgangsstelle der Subradularkonnektive ist nicht für alle Formen, bei denen Heath ein solches Organ aufgefunden hat, dieselbe. So entspringt das Subradularkonnektiv am Buccalganglion bei *Limifossor*, *Proneomenia hawaiiensis* und *Strophomenia scandens*, während es bei *Chaetoderma* und *Dorymenia acuta* seinen Ursprung bereits am Cerebrobuccalkonnektiv hat. Immer sind die Subradularganglien durch eine Kommissur verbunden. Die bei *Rupertomenia* beschriebenen präbuccalen Ganglien entsprechen nun ihrer Lage nach keineswegs den bisher bekannten Subradularganglien, da sie direkt in das Cerebrobuccalkonnektiv eingeschaltet sind. Wenn, so wäre die ventrale Kommissur der prä-

buccalen Ganglien mit ihren Nerven dem Subradularsystem vergleichbar. Was hingegen die präbuccalen Ganglien anlangt, so möchte ich auf die Abbildung des Nervensystems von *Strophomenia scandens* nach Heath hinweisen. Dieselbe zeigt, obgleich Heath angibt, daß die Subradularkonnective dem Buccalganglion entspringen, zwei unmittelbar davor gelegene, nicht näher bezeichnete Anschwellungen des Nervenstranges, von dem eigentlich die Subradularkonnective ihren Ausgang nehmen. Sollten diese Abbildungen den tatsächlichen Gegebenheiten entsprechen, so wäre in den besagten Anschwellungen ein Vergleichspunkt für die bei *Rupertomenia* ausgebildeten Ganglien gegeben, für die ich nach dem Gesagten den Namen Präbuccalganglien beibehalte.

Was nun die Ausbildung des Nervensystems der Form *Rupertomenia* im allgemeinen betrifft, so fügt sie sich wohl dem für die Lepidomeniiden gewonnenen Bild ein, zeigt aber selbst für diese ursprüngliche Gruppe außerordentlich primitive Züge. Ein solcher ist vor allem das geringe Maß an Ganglienkonzentration. Wenn auch das Cerebrolateralkonnectiv häufig zellhältig und daher seine Eigenschaft als echtes Konnectiv bei den meisten Formen in Frage gestellt ist, so hat sich doch bisher stets das Cerebroventralkonnectiv als zellfrei erwiesen. Ähnlich steht es mit der Suprarektalkommissur, die nur für *Sandalomenia papilligera* (Thiele 1913) als zellhaltig angegeben wird, bei den übrigen Formen aber ausdrücklich als zellfrei beschrieben wurde. *Rupertomenia* zeigt dagegen bei beiden erwähnten Nervenbahnen schwachen Zellbelag. Sie dürfte sich somit ziemlich eng an *Gymnomenia* anschließen, über deren Nervensystem wir allerdings nicht vielmehr wissen, als daß Ganglienkonzentrationen fast völlig fehlen. Ferner sieht Nierstrasz (1909) die Tendenz zur Verkürzung des Nervensystems von caudal her als Zeichen fortgeschrittener Differenzierung an, d. h. daß die Ganglia posteriora relativ weit vorne und kräftig ausgebildet seien, die vier Hauptstränge sich unmittelbar danach aufspalten und verlieren. Auch hier weist *Rupertomenia* primitive Züge auf. Nur das Buccalsystem ist offenbar abgeleiteteren Baus, es ist relativ kompliziert und zeigt zellfreie Nervenbahnen. Die Annahme Hoffmanns, daß — wie aus den bisherigen Befunden hervorging — den Lepidomeniiden eine dorsale Buccalkommissur fehle, läßt sich nach den Untersuchungen an *Rupertomenia* nicht aufrecht erhalten.

## Die Genitalorgane.

In der Ausbildung des Genitaltractus zeigt *Rupertomenia* keine Besonderheiten: rein topographisch bietet sich folgendes Bild: Die beiden Gonaden, die, wie stets, als paarige Schläuche dorsal vom

Darm gelegen sind, ziehen vom Beginn des zweiten Körper Viertels caudal bis zum Beginn des letzten Körpersechstels. Die engen und kurzen Gonopericardialgänge gehen dorsal ab und münden ebenfalls dorsal beiderseits des kurzen pericardialen Ausläufers in das rostrale Ende des Pericards. Caudal gehen die Gonodukte mangels caudaler pericardialer Ausläufer paarig, lateral vom Hinterende des Pericards ab und biegen unmittelbar nach ihrem Austritt nach vorne um (s. Abb. 14). In der Knickungsstelle liegt, craniad gewendet, eine runde ungestielte Blase, die wohl als Vesicula seminalis anzusprechen ist. Die beiden Gonodukte ziehen hierauf in geradem Verlauf ventrocraniad, um mit einer ampullenartigen Erweiterung in die Schalendrüse zu „münden“, die an ihrem rostralen Ende mit einer zweiten paarigen ungestielten Blase verbunden ist, den Receptacula seminis. Die Schalendrüse selbst, die nach hinten zieht, ist fast in ihrer ganzen Erstreckung unpaar; lediglich das erste Sechstel ist noch paarig. Auffallend ist die Mündung der Gonodukte in die Schalendrüse, die so weit caudad vorgeschoben ist, daß die Schalendrüse nicht als drüsiger ventraler Abschnitt des Gonoduktes, sondern als „selbständiges Organ“ erscheint. Dieses Bild bestätigt die Meinung Nierstrasz', der den ganzen sezernierenden Endabschnitt der Gonodukte, sei er paarig oder unpaar, als „Schalendrüse“ auffaßt und ihr die „Organindividualität“ zuspricht. Ihre Mündung liegt, wie erwähnt, in der oralen Analraumwand.

#### a) Die Gonaden.

*Rupertomenia* ist Hermaphrodit. Die beiden Gonadenschläuche, obgleich knapp nebeneinanderliegend und nur ventromedian durch den zwischen ihnen verlaufenden Darmsinus ein wenig auseinandergedrängt, bleiben, auch bei voller Reife der sie erfüllenden Geschlechtsprodukte, distinkt getrennt. Das Epithel der Gonadenwand ist ein flaches Plattenepithel mit acidophilen Kernen, die ein dichtes Gerüst besitzen. Drüsige Funktion kann ihm nirgends zugesprochen werden. Die Bildung der Geschlechtsprodukte erfolgt an den üblichen Stellen, nämlich die der Spermien an den lateralen, die der Eier an den medianen Wänden. Der vorderste Gonadenabschnitt diente bei beiden Exemplaren jedoch lediglich der Produktion männlicher Keimzellen. Die Spermatogonien sind kleine, rundliche Zellen, mit einem Durchmesser von  $2,5 \mu$ , großen chromatinreichen

Kernen und einem außerordentlich feinen Plasmasaum ringsherum. In einzelnen Fällen waren Teilungsfiguren zu erkennen. Die Spermatozyten sind etwas kleiner, mit stark gefärbten Kernen, deren Gerüst noch dichter erscheint. Im Verlaufe der Spermiohistogenese reduziert sich der Plasmasaum so weit, daß er nicht mehr feststellbar ist, es bildet sich der zunächst noch ziemlich große Kopf ( $0,5 \mu$ ) aus, sowie ein breiter lichtbrechender Schwanzfaden. Die Spermatoziden liegen mit dem Köpfchen in das Lumen der Gonaden orientiert. Die reifen Spermien sind klein, ihr Köpfchen liegt unter dem meßbaren Bereich, mit einem etwa  $3 \mu$  langen, feinen Schwanzfaden. Sie liegen in großen Mengen geballt, insbesondere im dorsalen Teil der Gonade.

Die weiblichen Geschlechtsprodukte werden erst ab der Körpermitte gebildet. Die Oogonien unterscheiden sich in der Größe nicht von den Spermatogonien, doch ist ihr Plasmasaum breiter, die Färbung in den basischen Bereich verschoben. Sie sind schon sehr frühzeitig an den beiden, für die reifen Eier so kennzeichnenden Nucleoli erkennbar, deren einer stark lichtbrechend, der andere blau gefärbt ist. Sie finden sich am zahlreichsten in der erwähnten Eibildungszone zu Beginn der zweiten Körperhälfte, weiter caudal sind sie nur vereinzelt, den medianen Gonadenwänden angelagert, zu finden. Die Hauptmasse des weiblichen Keimmaterials dürfte somit an dieser einen Stelle gebildet werden und seine Umwandlung erfahren, während die heranreifenden Eier nach hinten abgedrängt werden. Wir finden von vorn nach hinten Reifestadien in progressiver Folge. Knapp vor Ende der Gonade nehmen die Spermien, insbesondere bei dem einen der beiden Exemplare, die in der Zone der fortgeschrittensten Eireife etwas verdrängt waren, wieder an Zahl zu, während die dort befindlichen Eier den Eindruck erwecken, nicht voll entwickelt, möglicherweise in Degeneration begriffen zu sein. Die Ernährung der Eier erfolgt heterotroph: ein Teil des weiblichen Keimmaterials degeneriert unter Chromatinverlust zu Follikelzellen mit kleinen, blassen Kernen und breitem Plasmasaum, die von den heranwachsenden Eizellen aufgenommen werden. Die letzteren nehmen rasch an Größe zu, bis sie im reifen Zustand eine Größe von etwa  $90-100 \mu$  erreichen, wobei die Keimbläschen einen Durchmesser von etwa  $40-50 \mu$ , die Nucleoli einen solchen von etwa  $10 \mu$  aufweisen. Das Plasma der jungen Oozyten zeigt grobe Struktur, bei späteren Stadien erscheint

es von den in reichen Mengen eingelagerten Dottersubstanzen bis auf schmale Randbezirke verdrängt. Der Dotter wird in Form kräftig gefärbter, lichtbrechender Tröpfchen gespeichert. Charakteristisch für die Eier sind die beiden Nucleoli. Der kleinere der beiden, im Durchmesser etwa  $8 \mu$  betragende, ist lebhaft orange gefärbt, dabei lichtbrechend, meist homogen, seltener konzentrisch geschichtet. Der größere ist stark basophil und als Amphinucleolus ausgebildet: ein kleinerer, hellerer linsen- bis kugelförmiger Kern wird von einer mächtigeren, kräftig tingierten Kalotte umgriffen.

### b) Die Gonopericardialgänge.

Die Gonopericardialgänge, deren Verlauf ich bereits angegeben habe, sind ungewöhnlicherweise unbewimpert. Ihr Epithel ist niedrig ( $4 \mu$ ) isoprismatisch, die Zellen schließen nicht sehr dicht aneinander, sondern lassen feine Interzellularspalten frei. In diesen, ebenso wie zwischen den Zellen der Pericardwand, stecken vereinzelt Spermien. Eine Produktion männlicher Keimzellen findet jedoch lediglich in den Gonaden statt.

### c) Die Gonodukte.

Die Gonodukte besitzen ein hohes Zylinderepithel mit ovalen, basal gelegenen Kernen, das im Gegensatz zu den Gonopericardialgängen kurze Cilien trägt. Sie sind von feinen Zirkularfäden umkleidet. Der Durchmesser eines Gonodukts beträgt im Normalzustand  $20 \mu$ , seine lichte Weite  $12 \mu$  — der Durchmesser eines reifen Eies hingegen  $90 \mu$ ! Anzeichen für eine sekretorische oder exkretorische Funktion der Gonoduktzellen sind nicht vorhanden.

### d) Die Schalendrüse.

Die Schalendrüse ist bei *Rupertomenia* außerordentlich kräftig entwickelt und befand sich bei beiden Individuen in voller Sekretionstätigkeit. Bereits die ampullenartigen Erweiterungen der Gonodukte vor ihrer „Mündung“ in die Schalendrüse zeigen ein abgeändertes Epithel: die Bewimperung hört auf, die Zellen werden noch schlanker und höher. Die runden, großen, schwachgefärbten Kerne liegen ganz basal, während sich zwischen die Epithelzellen bereits vereinzelt Stützzellen einschieben, deren spindelförmige Kerne gegen distal verschoben sind. Das Plasma ist hell, fast strukturlos und stark vakuolisiert.

Ähnlich gebaut ist das Epithel des rostralen Endes der Schalendrüse, nur erreichen die Zellen bereits Höhen von etwa  $20 \mu$ . Stützzellen sind zahlreich eingeschaltet. In den lateralen und dorsalen Partien scheint zunächst noch keine Sekretion stattzufinden, ventomedian hingegen erfüllt eine feine, stark basophile Sekretgranula die proximalen Zellenden.

Hoffmann meint, daß dieser mehr oder minder drüsenfreie Anfangsteil der Schalendrüse, der auch bei anderen Formen, z. B. *Drepanomenia* gefunden wurde, möglicherweise nicht eine spezielle Ausbildung, sondern vielmehr das Zeichen dafür sei, daß diese Tiere die volle Geschlechtsreife noch nicht erreicht hätten. Diese Deutung erscheint ihm umso wahrscheinlicher, als sich die Schalendrüse offenbar erst sehr spät entwickle und bei juvenilen Tieren noch völlig fehle. Ich kann hier nicht mit Sicherheit entscheiden, möchte aber festhalten, daß der proximale Endabschnitt der Schalendrüse bei beiden vorliegenden Exemplaren in gleicher Weise nicht — oder nur schwach — sezernierend ausgebildet war, obgleich sonst alle Anzeichen für volle Geschlechtsreife vorhanden waren.

Abgesehen von dem kurzen Anfangsteil der Drüse findet überall lebhaftere Sekretion statt. Die Zellen der Schalendrüse sind nicht alle gleich hoch, vielmehr sind sie ventral und dorsal wesentlich höher als lateral, sodaß das Drüsenlumen einen etwa linsenförmigen Querschnitt erhält. Auch das Sekret ist nicht einheitlich dasselbe. So findet im paarigen Drüsenabschnitt rein mucöse Sekretion statt, die Zellen sind — insbesondere an ihren distalen Enden — von einer feinen stark basophilen Sekretgranula erfüllt. Mit zunehmender Reife verliert das Sekret an Viskosität und erfüllt als basophile Flüssigkeit die großen Vakuolen, die insbesondere gegen das Drüsenlumen zu die Zelleiber einnehmen, manchmal auch bis zur Zellbasis, an der der runde,  $2-3 \mu$  große Kern gelegen ist, reichen können. Die Produktion dieses basophilen Sekretes, das auch im Drüsenlumen reichlich vorhanden war, findet abgesehen vom paarigen Drüsenabschnitt in der Dorsalpartie des darauffolgenden unpaaren statt, greift aber stellenweise auch über die lateralen auf die lateroventralen Drüsenabschnitte über. Im allgemeinen jedoch liefern die Zellen der ventralen Schalendrüsenshälfte ein anderes Sekret: Dieses ist, wie es auch Heath für *Halomenia gravida* und *Proneomenia acuta* angibt, visköser und unterscheidet sich auch in der Färbung wesentlich von dem ersterwähnten. Die kleineren dichten Sekretkugeln, die sich nach Heath mit Hämatoxylin nicht anfärben, sind in den vorliegenden Präparaten bernsteinfarben bis bräunlichrot und stark lichtbrechend. Das Plasma beider Arten von

Drüsenzellen, die sich nur durch ihr Sekret unterscheiden, ist dicht und stark basisch. Stützzellen sind überall zwischen den Drüsenzellen zu finden.

Knapp vor der Mündung der Schalendrüse verschwinden die mucösen Drüsen, die zweite Drüsenform greift auf den dorsalen Abschnitt über, während der Boden der Schalendrüse von einem wesentlich niedrigeren, etwa  $6,5 \mu$  hohen Epithel aus schlanken, schwach gefärbten Zellen, die einen subzentral gelegenen, länglichen Kern besitzen, gebildet wird. Diese Zellen sind unbewimpert, an ihren distalen Enden etwas keulenförmig verdickt und scheinen ein farbloses Sekret von fädiger Struktur abzugeben.

Die Mündung der Drüse in den Analraum wird, wie erwähnt, von einem Sphinkter umgeben. Außerdem wird die Schalendrüse von einer starken Muskularis umgeben, deren Dicke im Durchschnitt  $1,6-2 \mu$  beträgt. Sie besteht aus drei Schichten, einer zarten inneren Ringmuskel-, einer einfachen Längsmuskellage und einer äußeren, kräftigen Ringmuskulatur. Dorsal und besonders ventral ist die Längsmuskulatur verstärkt, in ihr verstreichen auch die Fasern des bereits besprochenen Dilatators.

#### e) *Vesiculae seminales.*

Die Samenblasen, deren Durchmesser  $20 \mu$  beträgt, besitzen ein niedriges ( $3 \mu$ ) isoprimitisches einfaches Epithel mit großen, runden Kernen. Die Zellen sind bewimpert. Bei beiden untersuchten Exemplaren waren die Samenblasen prall mit Spermien angefüllt. Drüsentätigkeit irgendwelcher Art war nicht festzustellen. Die *Vesiculae* sind von einer schwachen bindegewebigen Hülle umgeben.

#### f) *Receptacula seminis.*

Als solche bezeichne ich die beiden, am proximalen Ende der Schalendrüse gelegenen Blasen im Anschluß an Nierstrasz, Heath und Hoffmann. Sie waren leer, d. h. ohne Spermien. Ihr Durchmesser beträgt  $40 \mu$ . Das Lumen ist eng und von Sekret erfüllt. Das Epithel ist ein hohes Zylinderepithel, dessen  $10 \mu$  hohe, bewimperte Zellen ein basophiles Sekret in das Lumen abstoßen. Die großen Kerne sind bei gefülltem Zustand der Zelle schüsselförmig und basal gelegen, nach Abgabe des Sekretes, das in der Zelle

gleichmäßig verteilt ist, rund und gegen das Zellzentrum zu verschoben. Am distalen Zellende ist eine kräftige Basalkörnerreihe zu erkennen.

Überblicken wir die Ausbildung der Geschlechtsorgane bei den Lepidomeniiden, so erhalten wir ein uneinheitliches Bild, zu dessen Klärung es auch nicht beiträgt, wenn wir *Gymnomenia* zum Vergleich heranziehen. Diese letztgenannte Form trägt in Bezug auf die Ausbildung der Genitalorgane meines Erachtens durchaus abgeleitete Züge. Viel eher glaube ich, daß wir unter den Lepidomeniiden die primitivsten Vertreter hinsichtlich des Genitaltractus zu suchen haben und zwar unter jenen Formen, die eine paarige Gonoduktmündung besitzen und denen eine Schalendrüse mangelt.

*Rupertomenia* schließt sich etwa den Formen *Dondersia*, *Nematomenia* und *Heathia* an, zeigt allerdings abgeleitete Züge hinsichtlich der Schalendrüse, die bei diesem Tier in Bezug auf Drüsenepithel, Abgrenzung gegenüber den Gonodukten und insbesondere bezüglich der Muskulatur auch spezialisierte Formen wie etwa *Neomenia* übertrifft.

### Herz und Kreislaufsystem.

Unter den Lepidomeniiden wurden bisher zwei Formen bzgl. ihres Herzbaues eingehend untersucht, *Nematomenia banyuliensis* und *Dondersia fest. und ann.* Das Herz von *Nierstrassia fragile* wurde von Heath zwar nicht genau beschrieben, doch kann man sich immerhin aus der gegebenen Abbildung einige Vorstellung machen. Von den übrigen Gattungen der Familie wissen wir bezüglich des Herzbaues nichts. Die drei genannten Formen stimmen insofern überein, als allen dreien distale pericardiale Ausläufer sowie pericardiale Hörner mangeln, die Gonodukte also postero-lateral vom Pericard abgehen und sich das Atrium als eine Einstülpung der dorsalen Pericardwand erweist. Dasselbe Bild bietet *Rupertomenia*: Das geräumige Pericard schließt caudal ohne Bildung von Ausläufern oder Hörnern ab, die Gonodukte gehen daher lateral ab (s. Abb. 14).

Das Atrium beginnt unmittelbar davor, als unpaare Einstülpung der dorsalen Pericardwand, jedoch mehr oder minder deutlich noch eine paarige Anlage erkennen lassend, sodaß ich auch an diesem Tier die Meinung Nierstrasz' unterstützt finde (s. Abb. 15 B, C). In ihrem weiteren Verlauf craniad vertieft sich die anfänglich flache, weite Rinne des Atriums zu einem tiefen, deutlich zweiteiligen Rohr, das dorsal beinahe geschlossen ist und nur durch einen schmalen Spalt mit den darüberliegenden Bindegewebsräumen in Verbindung steht (s. Abb. 15 C). In seiner ganzen Länge

bleibt das Atrium, das etwa  $60 \mu$  lang und durchschnittlich  $20 \mu$  breit ist, mit dem Pericard dorsal in Verbindung, d. h. die Rinne schließt sich nicht ab, und auch das Proximalende des Atriums, das vorzugsweise frei im Pericard liegt, behält bei *Rupertomenia* seine dorsale Fixierung. Über die dorsale Öffnung legt sich ein dünnes Netzwerk von Bindegewebsfasern, die das Lumen des Atriums jedoch keineswegs abschließen, sondern den Durchtritt von Blutzellen aus dem zwischen Pericard und Hautmuskelschlauch befindlichen engen Sinus in das Herz ohne weiteres zulassen. Die distale Partie der Atrialwand ist histologisch nicht von der Pericardwand unterschieden. Letztere schlägt sich nach innen um und das Epithel des Atriums besteht zunächst nur aus einer lockeren Schicht außerordentlich flacher, kleiner Zellen, die einen etwa  $1 \mu$  großen chromatinreichen Kern besitzen. Die Dicke dieser Zellen liegt häufig unter dem meßbaren Bereich, nur dort, wo der Kern gelegen ist,

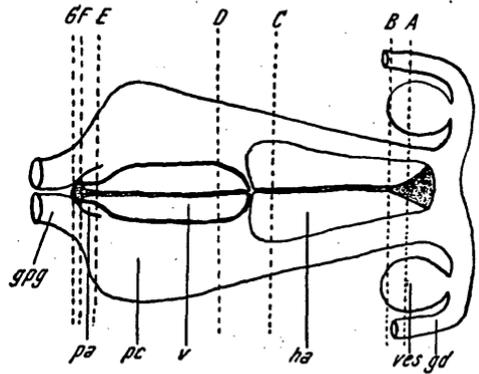


Abb. 14. Herz und Pericard, Dorsalansicht. Schematisch. Rekonstruktion nach zwei Querschnittserien. *gd* = Gonodukt, *gpg* = Gonopericardialgang, *ha* = Herzatrium, *pa* = pericardialer Ausläufer, *pc* = Pericard, *v* = Ventrikel, *ves* = Vesicula seminalis.

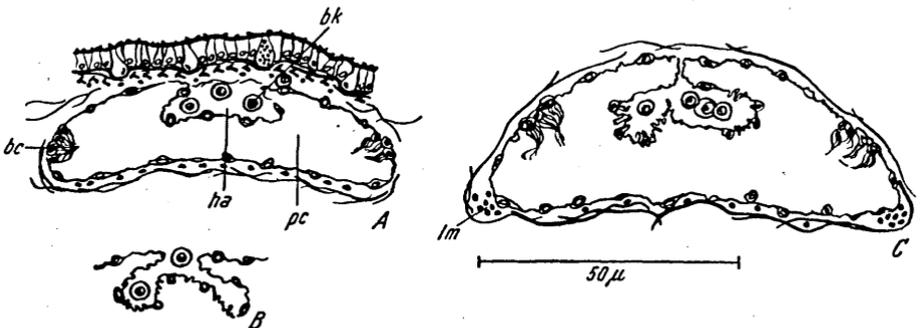


Abb. 15. Querschnitte durch die Atrialregion entlang der Schnittlinien A, B, C in Abb. 14. *bc* = „bourrelets ciliés“, *bk* = Blutkörperchen, *ha* = Herzatrium, *lm* = Längsmuskulatur, *pc* = Pericard.

sind sie etwas aufgetrieben, d. h. ein kaum sichtbarer Plasmasaum umgibt den Nucleus. Je weiter wir uns dem proximalen Ende des Atriums nähern, desto kräftiger wird seine Wand dank zahlreicher eingelagerter Fasern. Die Ausbildung der Epithelzellen selbst scheint mir jedoch nicht zu variieren.

Der Ventrikel schließt unmittelbar proximal an das Atrium an. Er steht jedoch mit dem letzteren nicht in direkter Verbindung, die Kommunikation erfolgt vielmehr über die Dorsalseite des Pericards und den erwähnten engen Sinus, mit dem beide Herzabschnitte in offener Verbindung stehen. Eine, oder gar zwei, atrioventrikuläre Öffnungen, wie sie den meisten etwas abgeleiteten Formen zukommen, fehlen. Anzeichen für eine paarige Anlage des Ventrikels lassen sich bei *Rupertomenia* nicht finden, vielmehr erscheint er als einheitliche Einstülpung der dorsalen Wand des Pericards, bzw. des pericardialen Ausläufers. Er erstreckt sich etwa von der Mitte des Pericards bis an dessen proximales Ende und bleibt, wie das Atrium, dorsal mit dem Pericard in Verbindung. Es fehlen also, wie auch bei *Nematomenia*, Fixierungen der Herzkammer, ein Baueschema, das ein gänzlich Verschwinden des Herzens im Zustand stärkster Systole erlaubt, was bei der Konstruktion der meisten anderen Solenogastrenherzen, sogar bereits bei *Dondersia*, unmöglich ist. Wir können darin einen besonders primitiven Zustand erblicken, möglicherweise kann es aber auch für den Durchtritt der unverhältnismäßig großen Eier von Bedeutung sein. Die Weite der Herzkammer variiert gewiß mit den Kontraktionszuständen, im vorliegenden Fall war das Ventrikellumen etwa  $14 \mu$  weit und  $20 \mu$  tief. In seinem weiteren Verlauf craniad verengt sich der Ventrikel, insbesondere am Rostralende des Pericards, wo er als Einstülpung des kurzen, unpaaren, aber immerhin deutlichen, cranialen Pericardausläufers erscheint. Dieser letztere verläuft ventromedian zwischen den beiden Gonopericardialgängen (s. Abb. 16 F, G), während dorsal von ihm, ebenfalls zwischen den beiden Gonopericardialgängen der Sinus dorsalis (= „Aorta“) seinen Ausgang nimmt. Für eine kurze Strecke bleiben Ventrikel und Sinus dorsalis durch ein Horizontalseptum getrennt, dieses verschwindet aber am äußersten Proximalende des Ventrikels und Ventrikel und Sinus dorsalis stehen in offener Verbindung (s. Abb. 16 G).

In seinen Grundelementen ist das Ventrikelepithel kaum von dem des Pericards und Atriums unterschieden. Die eigentlichen

Epithelzellen sind sehr klein, mit chromatinreichen runden bis ovalen Kernen, das Plasma zeigt häufig fibrillöse Struktur. An die Epithelzellen angelagert finden wir reichlich feinste Fibrillen, in der Hauptsache wohl elastische Fasern, sodaß die Ventrikelwand eine beträchtliche Dicke erreichen kann (bis zu  $6\ \mu$ ). Eine geordnete Schichtung dieser Fasermassen ist nicht auszunehmen, wohl auch der Kontraktion wegen, die die Ventrikelwand in unregelmäßige Falten gelegt erscheinen läßt. Immerhin ist festzustellen, daß die Fasern an der Innenseite, also dem Lumen des Ventrikels zugekehrt, angelagert werden, also offenbar in der Bindegewebsschicht zwischen Hautmuskelschlauch und Pericard ihren Ursprung haben.

Das Pericard selbst schließlich ist ein geräumiger Sack, dessen räumliche Gestalt ungefähr der einer halbierten, am schmälern Ende flachgedrückten, am breiteren etwas aufgeblasenen Birne gleicht, deren Schmalende caudad weist. Die ganze Länge des Pericards mißt etwa  $150\ \mu$ , die Breite  $56$  bzw.  $80\ \mu$ . Der Vertikaldurchmesser beträgt am Hinter-

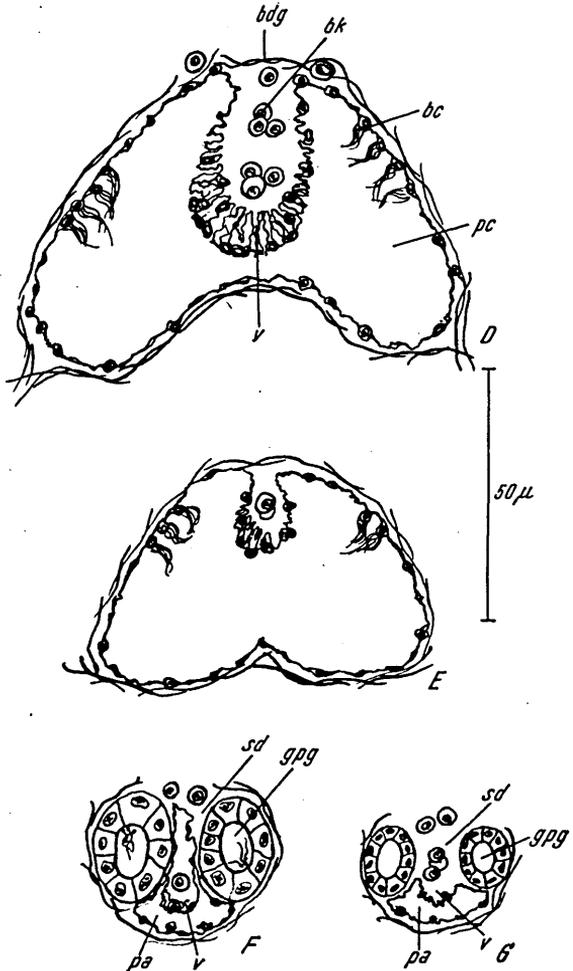


Abb. 16. Querschnitte durch die Ventrikelregion entlang der Schnittlinien D, E, F, G in Abb. 14. *bc* = „bourrelets ciliés“, *bdg* = Bindegewebe, *bk* = Blutkörperchen, *gpg* = Gonopericardialgang, *pa* = pericardialer Ausläufer, *pc* = Pericard, *sd* = sinus dorsalis, *v* = Ventrikel.

ende und im Bereich der caudalen Atrialhälfte  $20 \mu$ , er erreicht seine größte Länge knapp vor dem cranialen Abschluß des Pericards mit etwa  $50 \mu$ .

Das Epithel besteht aus mehr oder minder flachen Zellen mit annähernd ungefärbtem, unstrukturiertem Plasma und kleinen, mäßig tingierten Kernen. Sekretionstätigkeit der Pericardzellen konnte an keiner Stelle beobachtet werden. „Bourrelets ciliés“ (Pruvot) sind vorhanden, d. h. etwa drei bis vier Zellen der dorso-lateralen Pericardwand tragen (im Querschnittpräparat) einen Saum  $3 \mu$  langer feiner Cilien. Die Kerne dieser Zellen erscheinen kräftiger tingiert, Basalkörner sind zu erkennen.

An dieses verhältnismäßig schwache Epithel legt sich außen eine aus Bindegewebs- und Muskelfasern gebildete Tunika an, die ventral und ventrolateral eine Dicke bis zu  $2 \mu$  erreichen kann. An der Dorsalseite des Pericards ist sie sehr zart. Wo die Tunika kräftig ausgebildet ist, zeigen ihre Fasern in der Hauptsache zirkulären oder diagonalen Verlauf; es finden sich aber einige Längsfasern eingelagert, insbesondere an den ventrolateralen Kanten des Pericards. An dieser Stelle ist die Zirkulärschicht aufgelockert, einzelne Fasern zweigen ab und verankern sich ventrolateral des Pericards im Hautmuskelschlauch, andere ziehen zur Muskularis der darunterliegenden Schalendrüse. Schließlich treten an dieser Stelle Nerven, die von den beiden Lateralsträngen abgegeben werden, an das Pericard heran.

An Blutzellen konnte ich, ebenso wie es Nierstrasz (1902) für *Dondersia* angibt, zwei Formen unterscheiden: Runde bis ovale, ziemlich große Zellen, nach abgewandelter Malloryfärbung lebhaft orange gefärbt, mit runden,  $2 \mu$  großen Kernen. In diesen Zellen sind häufig kleine, lichtbrechende Pigment(?)- oder Konkrementkörnchen eingelagert. Die Struktur des Plasmas erinnert etwas an die, die ich für die unter der Haut befindlichen Wanderzellen angegeben habe. Als zweiten zelligen Bestandteil der Leibeshöhlenflüssigkeit finden wir sehr kleine, unregelmäßig geformte Zellen, mit sehr undeutlichem Kern, deren Plasma ebenfalls eine Körnelung aufweist und außerdem deutlich oxyphil gefärbt ist. Diese beiden Zellformen finden sich in Atrium und Ventrikel, in sämtlichen Blutsinus des Tieres sowie vereinzelt zwischen den einzelnen Organen, niemals aber im Pericard, das bei beiden Exemplaren, abgesehen von einigen Spermien, völlig zellfrei war.

Hingegen will es mir scheinen, als würden an den lateroventralen Kanten des Pericards durch interzelluläre Spalten Drüsenzellen aus dem umliegenden Parenchym ihr Sekret in das Pericard entleeren. Es sind dies runde Zellen mit kleinen schwach oxyphilen Kernen und basophilem Plasma mit schwacher Granula.

Von einem „Blutgefäßsystem“ zu sprechen, ist nicht zulässig, doch ist dem Hohlraumssystem, durch welches das Blut im Körper transportiert und verteilt wird, eine gewisse Distinktion nicht abzusprechen. Endotheliale Auskleidungen sind nirgends anzutreffen, es handelt sich nur um einigermaßen konstante Parenchymspalten. Der wichtige Sinus distalis oder besser (Hoffmann) Sinus caudalis, der für die nächstverwandten Formen, *Nematomenia* und *Dondersia*, so charakteristisch ist und das Blut dem Herzen zuführt, fehlt. An seine Stelle treten jederseits zwei kleine Sinus, ein dorso- und ein ventrolateraler, durch welche das Blut vom Hinterende des Körpers dem Herzen zuströmt. Die jeweils auf einer Körperhälfte gelegenen stehen durch breite Anastomosen miteinander in Verbindung.

Vom Ventrikel ausgehend, finden wir, wie erwähnt, den Dorsalsinus, der sich in zwei Abschnitte, einen dorsalen und einen ventralen, gabelt. Der dorsale, größere Anteil verläuft dorsal der Gonaden und reicht auch ein wenig zwischen diese beiden hinein. Der schwächere, ventrale Anteil = Darmsinus, verläuft als schmaler Raum median zwischen Gonaden und Mitteldarm. Cranial vom Vorderende der Gonaden vereinigen sich die beiden Äste wiederum zu einem weiten Dorsalsinus, der schließlich in den Kopfsinus übergeht. Eine Trennung durch Septenbildung ist nicht festzustellen.

Ein distinkt ausgebildeter Kopfsinus ist allerdings bei *Rupertomenia* nicht vorhanden. Vielmehr ergießt sich das Blut in zahlreiche unregelmäßige Gewebslücken und zirkuliert dort, ohne daß in dem von Organen und Bindegewebe reichlich erfüllten Vorderende des Tieres einheitliche Bluträume festzustellen wären. Wir finden Blutzellen vereinzelt oder in Gruppen in unmittelbarer Nachbarschaft aller wichtigen Organe des Vorderendes, um den Vorderdarm, das Cerebralganglion, die Speicheldrüsen, um das Atrium, unterhalb der Frontalplatte, etc.

Der Sinus ventralis ist, wie meist, distinkt ausgebildet; der von ventraler Quermuskellage und Hautmuskelschlauch eingeschlossene Raum ist von Blutkörperchen prall erfüllt. Gemäß der

Erstreckung der ventralen Quermuskel beginnt dieser Sinus hinter der Flimmergrube, kommuniziert dort sowohl mit dem Kopf- als auch mit dem Visceralsinus, und endet in der Region der Schalendrüse, bzw. mündet dort in den visceralen Sinus.

Wie weit dieser letztere überhaupt als Sinus anzusprechen ist, erscheint mir für *Rupertomenia* nicht ganz sicher. Als Sinus visceralis verstehen wir gewöhnlich den weiten Körperhohlraum, der das Tier in seiner ganzen Länge mit Ausnahme der organ- und bindegewebsreichen Körperenden durchzieht, der den Darm umgibt, bzw. in welchem der Darm frei aufgehängt ist. M. E. handelt es sich hier um die gewebssarme Körperhöhlung schlechthin, die von Körperflüssigkeit, in welcher auch Blutkörperchen flottieren, erfüllt ist. Die Zahl und Dichte der flottierenden Blutzellen erreicht aber keineswegs jene, die von den Zellen in Sinus dorsalis und ventralis erreicht werden, die also viel distinkter als Blutbahnen ausgebildet sind.

Versuchen wir, *Rupertomenia* bezüglich ihres Herzbaues den bereits bekannten Formen einzuordnen, so steht sie zunächst zu Recht innerhalb der *Lepidomeniidae*. Das Fehlen distaler pericardialer Ausläufer sowie das posterio-laterale Abgehen der Gonodukte können wir vorläufig als Familienkriterium ansehen.

Mit Nierstrasz (1903) werden wir nun Besitz eines Sinus caudalis, ferner paarige Anlage des Atriums, wenn nicht sogar teilweise ausgeprägte Paarigkeit (*Nematomenia*), Fehlen atrioventrikulärer Öffnungen und persistierende dorsale Fixierung des Herzens — und zwar beider Herzabschnitte — als primitive Züge zu werten haben. Hiezu scheint mir noch zu kommen: der Besitz proximaler pericardialer Ausläufer und schwache Differenzierung des Herzepithels. Formen wie *Epimonia australis*, *Dinomenia* oder *Cyclomenia*, für die abgewandelter Bau der Herzwand angegeben wird, werden wir in dieser Hinsicht gewiß als abgeleitet anzusehen haben.

Dem eben Gesagten folgend ist *Rupertomenia* bezüglich ihrer Kreislauforgane unter die ursprünglichen Formen einzureihen, wobei sie sich zwanglos den Formen *Nematomenia banyuliensis* und *Dondersia sp.* einfügt und in gewissem Maß eine Zwischenstellung zwischen diesen beiden einnimmt. Die von Nierstrasz aufgezeigte Entwicklungslinie wird durch die neuen Befunde sinngemäß ergänzt: *Nematomenia* zeigt unter den uns bekannten Formen

zweifellos die ursprünglichsten Merkmale; weitgehend paariges Atrium, paarige craniale Pericardausläufer mit eindeutig paariger Ventrikelanlage, durchgehende dorsale Fixierung beider Herzabschnitte, Fehlen atrioventriculärer Öffnungen, Fehlen distaler Pericardausläufer sowie pericardialer Hörner, einfaches Epithel der Herzkammern, deutlicher Sinus caudalis. Bei *Dondersia* hingegen finden wir die paarige Anlage des Atriums nur angedeutet, der Ventrikel ist einheitlich, craniale Pericardausläufer fehlen, Proximalende des Atriums und distales Ende des Ventrikels liegen frei im Pericard, das Epithel der Herzkammern erscheint durch „Flügelbildungen“ etwas abgewandelt; die übrigen Merkmale entsprechen denen von *Nematomenia*. Dazwischen steht *Rupertomenia*. Das Atrium — wenn auch unpaar — zeigt deutlich paarige Anlage, der Ventrikel ist einheitlich, jedoch nicht, wie bei *Dondersia*, allein ein Derivat der dorsalen Pericardwand, sondern vielmehr ein solches des proximalen Pericardausläufers, der jedoch seine Paarigkeit bereits eingebüßt hat und, verglichen mit *Nematomenia*, rückgebildet erscheint. Die dorsale Fixierung der beiden Herzkammern persistiert, atrioventrikuläre Öffnungen fehlen, ebenso distale Pericardausläufer und -hörner, das Epithel der Kammern ist einfach.

### Systematik.

Trotz gewisser Unklarheiten und Überschneidungen stellen sich uns die Lepidomeniiden im Gegensatz zu Neomeniiden und Proneomeniiden als einigermaßen geschlossene Gruppe dar und ich glaube, daß ihre Abgrenzung, obgleich nach mehr oder minder äußeren Gesichtspunkten getroffen, doch ihre Berechtigung hat.

Nierstrasz und Storck geben für diese Familie folgende Diagnose:

„Körperform meist ziemlich langgestreckt. Meist ohne Rückenkiel. Cuticula dünn; nur eine Schicht von flachen, meist schuppenförmigen Spicula; daneben kommen oft schmalere, bisweilen nadelförmige Spicula vor, die nur ausnahmsweise überwiegen oder allein vorhanden sind; Epidermispapillen fehlen. Bauchfurche, Bauchdrüsen und Flimmerhöhle vorhanden; Bauchfalten 0, 1 oder 2. Der Vorderdarm öffnet sich in das Atrium oder caudal von diesem. Cirren fast immer vorhanden; Atrialleiste kann fehlen; Mundschild fehlt immer. Eine Radula kann fehlen oder rudimentär sein; wenn vorhanden, distich oder monoserial. Paarige ventrale Speicheldrüsen vorhanden. Dorsales Mitteldarmcoecum meist vorhanden; kann paarig sein, kann vielleicht auch fehlen; seitliche Darmausbuchtungen meist vorhanden; ohne gesonderte Mitteldarmdrüsen.

Samenblasen fast immer vorhanden. Präkloakales Organ anwesend oder fehlend. Mit oder ohne Kopulationsstacheln. Mit oder ohne Analraumdivertikel. Ohne Kiemenfalten. Hermaphroditen.“

*Rupertomenia* fügt sich der gegebenen Diagnose ein, auch in Bezug auf jene Merkmale, die darin nicht enthalten sind, wohl weil sie noch nicht an allen Formen der Familie verifiziert werden konnten, die mir aber wichtig zu sein scheinen: ich meine den getrennten Ursprung der drei Konnektive am Cerebralganglion und das Fehlen pericardialer Ausläufer sowie atrio-ventrikulärer Öffnungen. (Da diese beiden letzteren Merkmale, wie ich bereits ausführte, außerdem als Kriterien primitiver Zustände anzusprechen sind, wird die derzeit gültige Ansicht, in dieser Familie ursprüngliche Formen zu erblicken, erhärtet). Das in der Diagnose enthaltene Kriterium, „Mundschild fehlt immer“, kann vorläufig noch belassen werden, da die Frontalplatte der Form *Rupertomenia* zwar ähnlich gebaut ist wie der Mundschild der Chaetodermatiden, dennoch ihm nicht ohne weiteres gleichgesetzt werden kann.

Die Aufstellung des neuen Genus zu rechtfertigen, stößt bei der derzeit gültigen Systematik innerhalb der Familie auf keinerlei Schwierigkeiten: Durch die Lageverhältnisse Atrium — Vorderdarm, die als Gattungskriterium gewertet werden, — und dies meiner Ansicht nach mit Recht — scheiden die Genera *Nematomenia*, *Ichthyomenia*, *Acanthomenia*, *Nierstrassia*, *Lepidomenia* und *Heathia* aus, ganz abgesehen von schwerwiegenden anderen Differenzen, wie Radula, Genitalapparat o. a. Von den verbleibenden Formen unterscheidet sich *Sandalomenia* — abgesehen von der äußeren Körperform — durch das Fehlen einer Radula sowie einer Schalendrüse wesentlich von *Rupertomenia*, während *Dondersia* und *Stylomenia* die für sie besonders charakteristische monoserielle Radula besitzen, *Stylomenia* außerdem die „stranglike organs“. *Dondersia*, die in vieler Hinsicht der *Rupertomenia* verwandte Züge aufweist, ist, abgesehen von der Radulabildung, wegen der Unterschiede im Bau des Mitteldarms, des Herzens, des Analraums etc. von der neu vorliegenden Form zu trennen. Die verbleibenden *Phyllomenia* und *Notomenia* besitzen zwar, wie *Rupertomenia*, eine distiche Radula, nehmen aber schon infolge der paarigen Gonoduktöffnungen eine Sonderstellung ein. Berücksichtigen wir nun die Besonderheiten der Form *Rupertomenia*, das reduzierte Atrium, die Ausbildung der Frontalplatte, des präkloa-

kalen Sinnesorgans, die unpaare Mündung der ventralen Vorderdarmdrüsen bei disticher Radula, die komplizierte Integument- und die überaus einfache Mitteldarmgestaltung sowie schließlich das Vorhandensein eines unpaaren proximalen Pericardausläufers, so dürfte an der Notwendigkeit, eine neue Gattung aufzustellen, nicht mehr zu zweifeln sein.

Die neue Form zeigt in gleicher Weise durchaus ursprüngliche Züge — ich erinnere an den Bau der Radula, des gesamten Darmtraktes überhaupt, der Muskulatur, in gewissem Maß des Herzens und des Nervensystems — wie Anzeichen hoher Spezialisierung, die vor allem die Ausbildung des Integuments mit seinen zugehörigen Organen betrifft. Wir werden trotzdem nicht fehlgehen, wenn wir in den Gattungen *Nematomenia* und *Dondersia* Formen erblicken, die zur engeren Verwandtschaft der *Rupertomenia* zählen (allerdings sind uns diese beiden Formen am besten bekannt und fordern daher besonders zum Anstellen von Vergleichen heraus). Immerhin ist *Rupertomenia* bezüglich der Ausbildung der Epidermis und insbesondere der Muskulatur und des Genitaltraktes eng an *Dondersia*, bezüglich der des Herzens an *Nematomenia* anzuschließen, während sie in Bezug auf die Umgestaltung des Vorderendes ziemlich isoliert den anderen Gattungen, nicht nur der Familie, sondern der Neomeniinen überhaupt, gegenüberzustellen ist: in Übereinstimmung mit ihrer Lebensweise war sie hier wohl anderen, besonderen Entwicklungstendenzen unterworfen.

### Diagnose.

#### *Rupertomenia* nov. gen.

Langgestreckt wurmförmige Lepidomeniide mit rundem Körperquerschnitt. Integument des Vorderendes zu einer offenbar sensorischen „Frontalplatte“ umgestaltet. Ein präkloakales und ein dorsotermiales Sinnesorgan. Hautmuskelschlauch mit Ring-, Diagonal- und Längsmuskulatur, sowie zwei Transversalmuskelsystemen. Atrium von Vorderdarmöffnung getrennt. Radula vorhanden, distich. Ausmündung der ventralen Vorderdarmdrüsen unpaar. Zwei Paar Samenblasen, eine große, weitgehend unpaare Schalendrüse. Kopulationsorgane fehlen, Analraum ohne Divertikel, Hermaphrodit. Pericard ohne distale Ausläufer, Sinus caudalis und atrio-ventrikuläre Öffnungen fehlen.

#### *R. fodiens* nov. spec.

Mit den Merkmalen der Gattung. Längenindex 13—15. Atrium weitgehend reduziert. Ventralrinne mit einer Ventralfalte. Vordere und hintere Bauchdrüsen vorhanden. Radula mit vier kräftigen Zahnpaaren, dorsale Speichel-

drüsen vorhanden. Mitteldarm ohne seitliche Divertikel, ohne Körner- und Keulenzellen, kurzes rostrales Coecum. Buccalsystem gut entwickelt, Supra-rectalkommissur zellhältig. Ein Paar Vesiculae nahe dem Pericard, ein Paar Receptacula nahe der Schalendrüse. Herz in ganzer Länge dorsal mit dem Pericard verwachsen, ein unpaarer proximaler pericardialer Ausläufer.

### Fundort und Begleitfauna.

Im folgenden seien noch die wenigen mir zur Verfügung stehenden ökologischen Daten gegeben: beide Tiere befanden sich in der selben Probe, die mittels Westblads Dredge hochgebracht wurde. Sie stammte aus 40 m Tiefe zwischen den Inseln Bödskär und Grätö, Gulmarfjord, Südwestschweden, und bestand aus reinem, weichem „mudder“. Die Dredge-Länge dürfte zwischen 50 und 150 m betragen haben. Das Sediment war gleitend und von blaugrüner Farbe.

Die Probe wurde innerhalb dreier Tage aufgearbeitet, wobei die beiden Individuen lebend, nicht an der Oberfläche der Probe, sondern in die obersten Schlickschichten eingegraben, aufgefunden wurden.

Als Begleitfauna waren neben Nematoden und Kopepoden, zahlenmäßig geringeren Opisthobranchiern und Kinorhynchen zahlreiche Turbellarien anzutreffen, unter denen gerade in dieser Probe Formen wie *Nemertoderma bathycola* und *Xenoturbella bocki* bemerkenswert häufig anzutreffen waren. Dieser Umstand verdient immerhin, hervorgehoben zu werden.

### Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit wurde eine neue Gattung aus der Ordnung der *Solenogastres* beschrieben, die an der Südwestküste Schwedens gefangen worden war. Die neue Form, *Rupertiomenia fodiens*, nov. gen., nov. spec., gehört zur Familie der Lepidomeniiden. Die eingehende anatomische Untersuchung ergab neue Befunde, die über den Rahmen der Familie hinaus von Bedeutung waren. So vor allem die Ausbildung einer Frontalplatte, ähnlich dem Mundschild der Chaetodermatiden, gepaart mit auffallender Reduktion des Atriums, beides offenbar in Zusammenhang mit der grabenden Lebensweise des Tieres. Die Ausgestaltung des Integuments wies Züge hoher Spezialisierung auf, während andere Organe, wie ins-

besondere Muskulatur, Nervensystem und Verdauungsorgane primitive Merkmale zeigten.

Die Aufstellung des neuen Genus wurde begründet und die systematischen Verhältnisse diskutiert.

#### Literatur.

- Graff, L. v., Anatomie des *Chaetoderma nitidulum* Lovén, Zschr. f. wiss. Zool. Vol. 26, 1876. — Ders., *Neomenia* und *Chaetoderma*. Zschr. f. wiss. Zool. Vol. 28, 1877. — Günther, R. F. The Chaetognatha or primitive Mollusca. Quart. J. Micr. Sc. (N. S.) Vol. 51, 1907, pp. 357—394. — Heath, H., The Habits of a few Solenogastres, Zool. Anz. Bd. 27, 1904, pp. 457—461. — Ders., A new genus and species of Solenogastres. Zool. Anz. 28, 1904, pp. 329—331. — Ders., The nervous system and subradular organ in two genera of Solenogastres. Zool. Jahrb. Anat. 20, 1904, pp. 399—408. — Ders., The Morphology of a Solenogastre. Zool. Jb. Anat. 21, 1905, pp. 703—734. — Ders., The Solenogastre subradular nervous system. Anat. Anz. 33, 1908. — Ders., Reports on the scientific results of the Exped. to the tropical Pacific, in charge of Alex. Agassiz, etc. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XLV, I, 1911. — Ders., *Spengelomenia*, a new genus of Solenogastres. Zool. Jb. Suppl. XV, I, 1912. — Ders., Solenogastres of the Eastern Coast of North America. — Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XLV, II, 1918. — Hoffmann, H. Bronn's Klassen u. Ordnungen, Nachtrag I, III, 1929. — Holmgren, N. Studien über Cuticularbildungen I., über Cuticularbildungen bei *Chaetoderma nitid.* Lovén. Anat. Anz. 22, 1902, pp. 14—20. — Kowalewsky & Marion, Contributions à l'histoire des Solenogastres ou Aplacophores. Ann. Mus. H. N. Marseille, Tom. 3/1, 1887. — Kowalewsky, A. Sur le genre *Chaetoderma*. Arch. Zool. Exp. (3) IX, 1901, pp. 261—283. — Leloup, E. *Alexandromenia grimaldii*, sp. n. (Azoren). Bull. roy. Nat. Belge 22/16, 1946. — Van Lummel, L. E. Ae. Untersuchungen über einige Solenogastren. Z. Morphol. Oek. d. Tiere, 18, 1930. — Nierstrasz, H. F. The Solenogastres of the Siboga-Exped. Siboga-Exped. XLVII, Leiden, 1902, pp. 1—46. — Ders., Neue Solenogastren. Zool. Jb. Anat. 18, 1903, pp. 359—386. — Ders., Das Herz der Solenogastren. Verh. d. Akad. d. Wiss. Amsterdam, Sekt. 2 D, X, 1903. — Ders., *Kruppomenia minima* und die Radula der Solenog. Zool. Jb. Anat. 21, 1905, pp. 655—702. — Ders., Die Amphineuren I., Die Solenogastren. Erg. Fortschr. d. Zool. I., 1908. — Ders., The Solenogastres of the Discovery-Exped. National Antarctic Exped. 1901—1904, Nat. Hist. Vol. 4, London, 1908, pp. 38—46. — Ders., Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Solenogastres und Chitonon. Erg. Fortschr. d. Zool. II., 1910. — Ders., Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Mollusken und Anneliden. Bijdr. Dierk. XXII., Festnummer Dr. Max Weber, 1922. — Nierstrasz, H. F. & Hoffmann, H. Aplacophoren in Grimpe, Tierwelt d. Nord- u. Ostsee, Teil IX a, 1929. — Nierstrasz, H. F. & Storck, H. A. Solenogastres des Golfs v. Neapel. Zoologica 99, 1940. — Odhner, N. Hj. Norwegian Solenogastres. Bergens Mus. Aarb. 1918/19, 1921. — Pruvot, G. Sur quelques Néoméniens nouvelles de la Méditerranée. Arch. Zool. Exp. (2) tom. VIII (Notes et Rev.) 1890, 221—XXIV. — Ders., Sur quelques Néoméniens de la Méditerranée. Arch. Zool. Exp. (2), IX, 1891. — Ders., Sur deux Néoméniens nouveaux. Arch. Zool. Exp. (3), VII, 1899, pp. 461—509. — Ders., Sur les Affinités

et le Classement des Néoméniens. Arch. Zool. Exp. (3), X., 1902, VIII—XXVII.  
— Simroth, H., Kritische Bemerkungen über die Systematik der Neomeniiden. Zschr. wiss. Zool. 56, 1893. — Ders., Bronn's Klassen u. Ordnungen, 1902/04, 133—233. — Thiele, J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren I., über einige Neapler Solenogastren. Zschr. Wiss. Zool. 58, 1894, pp. 222—302. — Ders., Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren. Biol. Ctrbl. Vol. 15, 1895, pp. 859—869. — Ders., Zwei australische Solenogastren. Zool. Anz. 26, 1897, pp. 398—400. — Ders., *Proneomenia thulensis* nov. spec. Fauna arctica, Römer u. Schaudinn 1, 1900, pp. 111—116. — Ders., Die systematische Stellung der Solenogastres und die Phylogenie der Mollusken. Zschr. Wiss. Zool. 72, 1902, pp. 249—466. — Ders., Polyplacophora und Solenogastres für 1894—1905. Arch. Naturg. Jahrg. 1902, Vol. 2, Heft 3, pp. 1—16. — Ders., Ein neuer Solenogaster von Spitzbergen. S. B. Ges. Nat. Fr. Berlin 1913. — Ders., Antarktische Solenogastren. Deutsche Südpolar-Exp. XIV., Zool. VI., 1913. — Ders., Solenogastres. Tierreich 38, 1913. — Ders., Solenogastres. Handbuch d. Zool. V., 1925. — Ders., Die Solenogastren des arktischen Gebietes. Fauna arctica, Römer und Schaudinn, VI., 1932, pp. 379—382. — Woodland, W., Studies in Spicule Formation VI., Quart. J. Micr. Sc. 51, 1907. — Schmidt, W. J. Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Licht, Bonn 1924 (pp. 107—110).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: [06](#)

Autor(en)/Author(s): Schwabl Mathilde

Artikel/Article: [Rupertomenia fodiens nov.gen., nov.spec., eine neue Lepidomeniide von der Südwestküste Schwedens. 90-146](#)