Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis Müll.

Von

F. Blochmann.

I.

Mit Tafel VI-IX und einem Holzschnitt.

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung wurde von Juni bis December 4880 in dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg gemacht; und es ist mir zunächst eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor O. Bürschli, den herzlichsten Dank auszusprechen für die vielfache Unterstützung mit Rath und That, die er mir bei meiner Arbeit zu Theil werden ließ.

Über die Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis existirt bis jetzt nur eine zusammenhängende Arbeit, die von CLAPAREDE herrührt.

So ausgezeichnet und genau der anatomische Theil dieser Arbeit des berühmten Autors ist, so wenig kann der entwicklungsgeschichtliche den neueren Anforderungen entsprechen. Wenn es mir gelungen ist, mehr zu finden, als CLAPARÈDE, so verdanke ich dies einestheils den neueren Arbeiten, die viele Verhältnisse, welche damals noch unbekannt waren, aufgeklärt haben, anderntheils auch den besseren Untersuchungsmethoden, denen ja so mancher Erfolg der neuesten Zeit zuzuschreiben ist.

Außer der Arbeit von CLAPARÈDE finden sich noch einige gelegentliche Bemerkungen über die Entwicklung unseres Thieres von LINDSTRÖM, RAV LANKESTER und BÜTSCHLI, auf welche an der geeigneten Stelle eingegangen werden wird.

Von den beiden vorliegenden Abschnitten enthält der erste die an den sich nicht zu einem Embryo entwickelnden Eiern auftretenden Entwicklungserscheinungen; der zweite die Furchung und Keimblätterbildung. In jedem der Haupttheile unterscheide ich wieder zwei Abschnitte, von denen jedes Mal der erste meine eigenen Beobachtungen, der zweite dagegen Litteraturangaben und Betrachtungen allgemeinerer Natur enthalten soll.

Vorerst war es mir nur möglich die Entwicklung der Neritina bis zur Ausbildung der Larve festzustellen; ich hoffe, dass es mir im nächsten Sommer gelingen werde, auch die Umwandlung der Larve in das ausgebildete Thier zu verfolgen.

Beschaffung des Materials und Untersuchungsmethoden.

Die Neritina fluviatilis findet sich bei Heidelberg im Neckar sehr häufig; in unmittelbarer Nähe der Stadt jedoch nur auf dem rechten Ufer, was wohl seinen Grund darin haben mag, dass das durch den Einfluss der Abzugskanäle verunreinigte Wasser der linken Seite ihr nicht zusagt. Sie lebt in der Nähe des Ufers unter Steinen. Ihre Eier legt sie, wie schon lange bekannt, in Cocons ab. Die Eikapseln, deren feineren Bau CLAPARÈDE genau untersucht hat, haben ungefähr 4 mm Durchmesser; ihre Gestalt ist kuglig, jedoch sind sie auf der unteren Seite mehr, auf der oberen weniger abgeplattet. Sie bestehen aus zwei Halbkugeln, die sich bei älteren Cocons leicht in der Äquatorialebene trennen lassen. Diese Eikapseln werden gewöhnlich auf der Unterseite von Steinen befestigt; man findet sie jedoch auch häufig auf der Schale der Neritina selbst, sehr oft auf Tichogonia Chemnitzii, manchmal auch auf den Schalen von Unio und Lymnaeus auricularis.

Die Ablage der Cocons geschieht in der Regel des Nachts, und man kann Morgens die frisch gelegten leicht daran erkennen, dass die Schale noch ganz weiß und sehr weich ist. Nachdem die Eikapseln ungefähr einen Tag der Einwirkung des Wassers ausgesetzt waren, nehmen sie eine gelbliche Farbe an und werden sehr resistent.

Schon CLAPAREDE hat die Erfahrung gemacht, dass die Neritinen in der Gefangenschaft keine Eier legen. Auch mir gelang es nicht, sie dazu zu bringen, trotzdem ich sie mitsammt den Steinen, an denen sie lebten, in gut gelüftete Aquarien setzte. Um mir trotzdem Eier zu verschaffen, bei denen ich die Zeit der Ablage kannte, verfuhr ich folgendermaßen: Ich legte einige Kasten von feinem Drahtnetz in den Neckar an die Stellen, wo die Neritina häufig ist, brachte in jeden derselben eine Anzahl Steine und ungefähr 400 bis 450 Neritinen. So konnte ich jeden Morgen die frisch gelegten Cocons leicht erhalten. Ich versuchte nun, um die Entwicklungsdauer bestimmen zu können, die so erhaltenen Eier in einem Aquarium sich weiter entwickeln zu lassen.

126

Es gelingt dies jedoch schwer, weil die frischen Cocons, wie erwähnt, noch weich sind und desshalb beim Ablösen leicht gedrückt werden. Auch die abgelösten älteren Cocons gehen in Aquarien oder Gläsern bald zu Grunde; und es schien mir die Hauptursache des Verderbens das üppige Wuchern eines Fadenpilzes zu sein, der die Kapseln dicht umspinnt, vielleicht auch in dieselben eindringt. Ähnliches hat auch GEGENBAUR bei den Eiern von Limax beobachtet.

Dagegen gelang es in einer Anzahl von Eikapseln, die auf Tichogonien saßen und mit diesen in ein Aquarium gebracht wurden, die Embryonen lange am Leben zu erhalten.

Die Eiablage der Neritina erstreckt sich über die Zeit von Mitte April bis Anfang Oktober. Trotzdem wird keine besonders große Zahl von Embryonen erzeugt, was damit im Zusammenhang steht, dass auf einmal immer nur ein Cocon abgelegt wird, und in diesem jedes Mal nur ein Embryo zur Ausbildung gelangt.

Zur Untersuchung der frischen Eier und Embryonen diente die von Bürschli (24) angegebene Eiweißlösung (4 Theil Eiweiß, 4 Theil einer 5procentigen Kochsalzlösung, 9 Theile Wasser). Diese Lösung hat den großen Vortheil, dass sich die Eier 4 bis 2 Tage darin erhalten lassen, ja sogar sich weiter entwickeln. Es war dies beim Ermitteln der Herkunft der einzelnen Furchungszellen von großem Nutzen. Die Eier sind wenig durchsichtig, und war ich beim Verfolgen der ersten Entwicklungsvorgänge ganz auf die Hilfe der Reagentien angewiesen. Man kann die Eier sehr schön präpariren, wenn man sie zuerst mit absolutem Alkohol behandelt, dann mit GRENACHER'schem Alaunkarmin färbt und schließlich in Dammarlack einschließt. Sie erhalten sich so vollständig hell, während bei Einschluss in Glycerin die Protolecithtropfen wieder erscheinen und die Präparate undurchsichtig machen.

Auch die Furchungsstadien und jüngeren Embryonen kann man nur in präparirtem Zustande genau studiren. Die Behandlung war hier eine verschiedene. Sie wurden entweder in ein Gemisch von 4 Theil Chromsäure, 4 Theil Essigsäure auf 400 Theile Wasser, oder gleich in absoluten Alkohol gebracht und dann mit Alaunkarmin gefärbt. Nach der Behandlung mit Alkohol geht die Färbung sehr rasch und wird ganz gut, wenn man nur recht verdünnten Karmin anwendet. Von anderen Tinktionsmitteln versuchte ich noch ammoniakalischen Karmin, Pikrokarmin und Hämatoxylin; erhielt jedoch nur mit dem ersteren manchmal gute Resultate. Die Wirkung ist nicht so sicher und die Färbung nicht so distinkt wie bei Alaunkarmin.

Eingeschlossen wurden die Embryonen durchweg in dicken Dammarlack. Das Deckgläschen wurde durch Glasfäden, die sich leicht in der passenden Dicke herstellen lassen, gestützt; so konnte der Embryo durch Verschieben des Deckgläschens leicht in jede beliebige Lage gebracht werden. Die Beweglichkeit solcher Präparate erhält sich gut 5 bis 6 Monate lang.

Es war mir nicht möglich die jüngeren Embryonen auf Schnitten zu studiren, einestheils wegen der Kleinheit derselben, anderntheils jedoch hauptsächlich darum, weil es oft lange genug anhält, bis man das richtige Stadium gefunden hat, und man dann beim Schneiden zu leicht den Verlust desselben riskirt. Dagegen gelang es leicht von älteren Embryonen Schnitte anzufertigen. Diese wurden in der schon erwähnten Weise gefärbt und dann in Paraffin eingebettet. Zum Einbetten, welches theils unter der Präparirlupe, theils unter dem Mikroskope vorgenommen wurde, benutzte ich einen Apparat, welcher erlaubt eine oberflächliche Schicht des Paraffins lange Zeit geschmolzen zu erhalten, so dass man den Embryo leicht orientiren kann. Ein Kupferdraht von 40 cm Länge und ungefähr 4 mm Durchmesser trägt an einem Ende einen Ring aus dünnerem Kupferdraht; der größte Theil des Drahtes ist mit einem, Holzasche enthaltenden, Reagenscylinder umgeben, der eine allzurasche Abkühlung des Drahtes durch Strahlung verhindert. Man bringt nun diese Vorrichtung so an, dass der Ring sich über der Oberfläche des Paraffinstückes, welches den Embryo aufnehmen soll, in möglichst kleinem Abstand befindet, und erhitzt das hintere, frei aus der Röhre hervorragende Ende des dicken Drahtes stark. Tritt die Schmelzung nicht sofort auf der ganzen Oberfläche ein, so ist es nur nöthig durch Berühren mit einem heißen Draht dies herbeizuführen; dann reicht die von dem Ring ausgestrahlte Wärme vollständig hin, das Paraffin beliebig lange in flüssigem Zustande zu erhalten. Die tieferen Schichten des Paraffins zeigen eine halbflüssige Konsistenz, was das Festlegen des Embryo sehr erleichtert. Beim Entfernen des Ringes tritt sofort Erstarrung ein und der Embryo ist in der gegebenen Lage fixirt.

Die auf diese Weise eingeschlossenen Embryonen wurden auf dem LEISER'schen Mikrotom in Schnittserien zerlegt. Die Schale, welche bald verkalkt und dann beim Schneiden sehr störend ist, kann leicht entferntwerden, wenn man die Embryonen in Alkohol bringt, dem etwas Salpetersäure zugesetzt ist.

I. Theil.

Entwicklungserscheinungen an den sich nicht zu einem Embryo entwickelnden Eiern.

A. Eigene Beobachtungen.

Die Eikapseln der Neritina enthalten je 70 bis 90 Eier, von denen jedoch immer nur ein einziges zu einem Embryo sich ausbildet.

Unter diesen Umständen muss die erste Frage, die wir uns stellen, lauten: Sind denn überhaupt alle in einem Cocon sich findenden Körper wirkliche Eier? Diese Frage ist für Purpura lapillus, wo sich ganz ähnliche Verhältnisse finden, in zweierlei Weise beantwortet worden. KOREN und DANIELLSEN (3 und 6), welche die sonderbare Ansicht hatten, dass jeder Embryo bei Purpura durch Verschmelzung mehrerer Eier entstehe, zweifelten nicht daran, dass alle die in einer Kapsel sich findenden Körper gleichen Ursprungs und echte Eier seien. CARPENTER (8) dagegen hat richtig erkannt, dass jeder Embryo aus nur einem Ei entsteht, hielt aber die anderen Körper für Dotterkugeln (yolkspherules).

CLAPAREDE sieht bei Neritina auch die Gebilde, aus denen kein Embryo entsteht, als wirkliche Eier an und mit vollem Recht, wie das Folgende ergeben wird.

Wenn man nämlich die Eier, welche man aus einem eben abgelegten Cocon erhält, mit denjenigen vergleicht, die sich im Ovidukte finden, so lässt sich zwischen denselben nicht der geringste Unterschied wahrnehmen. Größe, Lage und Beschaffenheit des Kernes, wie auch die Zusammensetzung des übrigen Eikörpers stimmen bei beiden vollständig überein. Zur vollen Gewissheit jedoch wird diese Identität, wenn wir die im Folgenden zu beschreibenden Entwicklungsvorgänge, die bei beiderlei Eiern sich finden, in Betracht ziehen.

Den Grund dafür, dass sich aus einer großen Anzahl von echten Eiern regelmäßig nur eines zu einem Embryo entwickelt, werden wir, wie ich hier zum Voraus bemerken will, darin finden, dass nur dieses einzige Ei befruchtet ist.

Wie schon die Überschrift dieses Abschnittes sagt, kann hier immer nur von den unbefruchteten Eiern die Rede sein; denn sie bilden den bei Weitem größten Theil des Kapselinhaltes, und es ist geradezu unmöglich das befruchtete Ei aus der Masse der anderen herauszufinden.

Beginnen wir nun mit der Betrachtung der frisch abgelegten Eier. Um solche zu erhalten, ist es nöthig, die in der Nacht abgelegten Cocons

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. XXXVI. Bd.

möglichst frühe am Morgen einzusammeln. Werden dieselben vorsichtig in der Eiweißlösung geöffnet, so findet man die Eier, welche einen Durchmesser von 0,42 bis 0,45 mm haben. Ein solches Ei ist in Fig. 35 dargestellt. Dasselbe erscheint aus einer großen Anzahl von gelblichen Kugeln (prl) zusammengesetzt, deren Zwischenräume von dem feine Körnchen enthaltenden Eiplasma ausgefüllt werden. Etwas excentrisch nach oben gelegen erscheint ein heller Fleck (n), der uns die Lage des Keimbläschens andeutet. Deutlich zur Anschauung bringen kann man den Eikern nur mit Hilfe von Reagentien.

Die gelben Kugeln (prl), welche beim Zerdrücken des Eies eine talgartige Konsistenz zeigen, bilden den Vorrath der Eizelle an Nährstoffen, welche Stoffe man in der letzten Zeit nach dem Vorgange FoL's als Protolecith zu bezeichnen pflegt. Wird ein Ei mit absolutem Alkohol behandelt und darauf mit Glycerin oder Nelkenöl aufgehellt, so sind die Protolecithtropfen und eben so die kleineren Körnchen vollständig verschwunden, und es bleibt nur noch ein ihre Zwischenräume ausfüllendes Netzwerk einer sehr feinkörnigen Substanz zurück, die in der Umgebung des Kernes und an der Peripherie des Eies etwas mehr angehäuft erscheint. Dieses Netz wird von dem eigentlichen Protoplasma des Eies gebildet. Durch die Behandlung mit Alkohol sind jedoch die Protolecithtropfen nicht aufgelöst, sondern nur so verändert worden, dass sie eben unsichtbar werden; denn wenn man ein in Glycerin eingeschlossenes Präparat einige Tage liegen lässt, so treten sie wieder auf und machen das Ei eben so undurchsichtig wie vorher. Die kleinen Tröpfchen dagegen erscheinen nur in viel geringerer Anzahl wieder, sind also zum Theil aufgelöst worden. Äther, welcher die großen, gelben Tropfen unverändert lässt, entfernt die kleinen; man könnte daraus wohl auf eine fettige Natur der letzteren schließen.

Die nächste Frage ist nun die: Hat das Ei eine Membran oder nicht? Im frischen sowohl, als im präparirten Zustande ist von einer solchen nichts wahrzunehmen; auch gelingt es nicht durch Zerdrücken des Eies eine Membran darzustellen. Dagegen gelingt es dabei leicht, sich von einem anderen Umstande zu überzeugen. Wenn ein Ei nämlich an einer Stelle verletzt wird, so treten aus derselben die Protolecithtropfen und der übrige Inhalt aus, während das Ei sich zusammenzieht, wie ein prall gefüllter Gummiball, der angestochen wird. Dabei zeigt sich deutlich eine peripherische Schicht hellen sehr feinkörnigen Plasmas, welche durch die Kontraktion dicker wird und dadurch um so deutlicher hervortritt.

Dass wir es hier mit einer peripherisch dichteren Plasmaschicht und nicht mit einer wirklichen Membran zu thun haben, geht zur Genüge daraus hervor, dass diese Hülle in der Eiweißlösung nach einiger Zeit spurlos verschwindet; noch rascher findet diese Auflösung in Wasser statt. Die Eier entbehren also einer eigentlichen Dotterhaut. CLAPAREDE konnte am Ei selbst auch keine solche nachweisen, glaubte jedoch an die Existenz einer wirklichen Dottermembran, weil er meinte, einen innerhalb der Eihaut rotirenden Embryo beobachtet zu haben. Da ich im nächsten Theile zeigen werde, dass das von CLAPAREDE für einen Neritinenembryo gehaltene Wesen überhaupt kein solcher war, so fällt auch der auf diese Beobachtung gestützte Beweis einer Dotterhaut (9, p. 499).

Ehe ich nun zur Betrachtung des Eikernes und seiner Veränderungen übergehe, will ich bemerken, dass es nur mit Hilfe von Reagentien möglich ist diese Verhältnisse zu untersuchen, da im frischen Zustande der reichlich vorhandene Protolecith jede Einsicht in das Innere des Eies verhindert. Die Präparate wurden hergestellt indem die Eier nach Behandlung mit absolutem Alkohol mit Alaunkarmin gefärbt, dann mit Nelkenöl aufgehellt und in Dammarlack eingeschlossen wurden.

Ein in dieser Weise behandeltes frisch abgelegtes Ei ist in Fig. 4 dargestellt. Es zeigt uns ein großes excentrisch gelegenes Keimbläschen (n) von ungefähr 0,04 mm Durchmesser; in Fig. 4 a ist ein solches von einem Eierstocksei isolirt dargestellt. In beiden Fällen erkennen wir eine sehr deutliche doppelt konturirte Kernmembran. Im Inneren findet sich ein reich verzweigtes Plasmanetz, von welchem der große Nucleolus (nc) getragen wird. Der übrige Raum wird von Kernsaft erfüllt. Der Nucleolus färbt sich mit Alaunkarmin sehr intensiv, während das Plasmanetz des Kernes einen etwas helleren Ton zeigt. In dem Nucleolus des isolirten Keimbläschens (nc, Fig. 4 a) kann man eine Vacuole bemerken, welche an dem gefärbten Objekte nicht wahrzunehmen ist. Möglich, dass sie durch die Wirkung des Alkohols verschwunden ist.

Um die nun auftretenden, mit dem Austritt der Richtungsbläschen zusammenhängenden Veränderungen des Kernes zu studiren, versuchte ich Anfangs auch die Eier in der Eiweißlösung sich entwickeln zu lassen, was ja bei den in der Furchung begriffenen Eiern so gut gelungen war; ich musste jedoch bald die Erfahrung machen, dass die so erhaltenen Veränderungen pathologischer Natur waren. Es ist mir z. B. nie gelungen ein Richtungsbläschen, welches schon zur Hälfte ausgetreten war, in der Eiweißlösung zur vollständigen Abschnürung zu bringen. Ich gab darum, um vor anormalen Veränderungen sicher zu sein, die Weiterentwicklung der Eier in Eiweißlösung ganz auf und

9*

verschaffte mir die verschiedenen Entwicklungsstadien dadurch, dass ich die Cocons zu verschiedenen Tageszeiten einsammelte und die Eier sofort nach Öffnung der Eikapsel in Alkohol brachte und präparirte. Dabei habe ich herausgefunden, dass der Austritt der Richtungsbläschen bei den Eiern der Neritina sehr langsam erfolgt; es ist nämlich fast ein ganzer Tag dazu erforderlich. Man findet ungefähr bis gegen 7 Uhr Morgens den Eikern noch unverändert, gegen 40 Uhr ist der erste Amphiaster ausgebildet, um 42 Uhr das erste Richtungsbläschen ausgetreten, gegen 2 oder 3 Uhr des Nachmittags findet sich der zweite Amphiaster, und bei Eiern, die man des Abends sammelt, sind die Richtungsbläschen endlich in Mehrzahl vorhanden. Diese Zeitangaben werden natürlich nicht ganz konstant sein, sondern von den äußeren Verhältnissen, besonders von der Temperatur abhängen. In der Zeit, zu welcher ich diese Beobachtungen anstellte, betrug die mittlere Temperatur des Neckarwassers ungefähr 46 bis 48° C.

Die erste Veränderung, die man an dem Keimbläschen wahrnehmen kann, besteht darin, dass die Membran desselben nicht mehr prall gespannt erscheint, sondern unregelmäßige Falten und Einbuchtungen zeigt (Fig. 2). Im weiteren Verlauf der Entwicklung verschwindet die Kernmembran durch Auflösung vollständig, und an Stelle des eigentlichen Eikernes finden wir einen homogen aussehenden Flecken (Fig. 3). Dessen Ränder erscheinen manchmal ziemlich scharf begrenzt, und man kann sich ihn wohl dadurch entstanden denken, dass sich die Konsistenzverschiedenheiten zwischen Kernsaft und Kernplasma ausgeglichen haben; in dieses Gemisch wird auch die verflüssigte Kernmembran eingehen.

Ob es nöthig ist eine direkte Vermischung des Kerninhaltes mit dem Eiplasma anzunehmen, will ich nicht definitiv entscheiden. Gegen eine solche spricht die verschiedene Tingirbarkeit des umgewandelten Kernes und des Eiplasmas. Das Kernplasma erscheint ganz gleichmäßig, äußerst feinkörnig und färbt sich mit Alaunkarmin etwas stärker als das Eiplasma, hingegen wieder schwächer als das im intakten Kern vorhandene Plasmanetz, was sich wohl daraus erklärt, dass die jetzt homogen erscheinende Substanz des Kernes durch die Aufnahme des Kernsaftes weniger konsistent geworden ist, als das ein Netz bildende Plasma es war.

Die wichtigsten Veränderungen betreffen jedoch den Nucleolus. In Fig. 3 sehen wir denselben noch ganz unverändert in der schon homogen gewordenen, membranlosen Kernsubstanz liegen und können durch die folgenden in Fig. 4 und 5 dargestellten Stadien erkennen, wie derselbe allmählich in mehrere Bruchstücke zerfällt, die immer nahe zusammen liegen bleiben. Die Bruchstücke des Keimfleckes zeigen genau dieselben optischen Eigenschaften und dasselbe Verhalten gegen Tinktionsmittel, wie der unversehrte Nucleolus. Sie färben sich sehr intensiv mit Alaunkarmin und zeichnen sich durch einen starken eigenthümlichen Glanz aus; wenn man stark schiefe Beleuchtung anwendet, so dass das Gesichtsfeld eben anfängt sich zu verdunkeln, so treten sowohl der unveränderte Nucleolus, als auch seine Theilstücke stark glänzend hervor, so dass diese Theile mit voller Sicherheit von anderen, vielleicht zufällig in der Nähe sich findenden Granulationen zu unterscheiden sind.

Während die eben geschilderten Vorgänge Keimbläschen und Keimfleck umbilden, treten auch im Eiplasma Veränderungen auf. In den Figuren 3, 4, 5 sehen wir, dass die bekannten Strahlensysteme aufgetreten sind, und es scheint, dass die dem Eicentrum zu gelegene Sonne gewöhnlich zuerst entsteht. Die Strahlensysteme sind Anfangs schwach und wenig ausgedehnt, um erst, wenn die Kernspindel vollständig konstituirt ist, das Maximum ihrer Ausbildung zu erreichen. Ein sogenannter Centralhof in den Sonnen, wie er schon öfter bei anderen Objekten beschrieben wurde, ist hier nicht zu bemerken. Die Strahlen der Sonnen scheinen alle von einem Punkte auszugehen, ohne dass jedoch hier ein centrales Körnchen sich fände. Im weiteren Verlauf der Entwicklung ordnen sich nun die Theilstücke des Nucleolus, die bisher unregelmäßig zusammengehäuft lagen, in einer Ebene an, die meist etwas schief gegen den durch den Kern gehenden Radius steht. In Fig. 5 sind diese Verhältnisse im Profil, in Fig. 7 dagegen von der Fläche gesehen dargestellt. Wenn die erwähnte Anordnung eingetreten ist, strecken sich die Elemente der auf diese Weise gebildeten Kernplatte etwas in die Länge (Fig. 5, 6). Die Richtung der Kernspindel fällt Anfangs nicht genau mit der eines Radius zusammen, sondern ist etwas schief gegen die Eioberfläche gestellt, wie dies auch Fol z. B. für Pterotrachea angiebt. Später, wenn das Austreten der Richtungsbläschen beginnt, steht die Spindelachse ungefähr senkrecht zur Oberfläche.

Eine Frage von großer theoretischer Wichtigkeit ist nun die, ob die Spindelfasern (filaments bipolaires nach FoL) aus den Theilprodukten des Nucleolus hervorgehen, oder ob sie gleichwerthig mit den übrigen Strahlen der Sonnen sind. Dass die Elemente der Kernplatte (granules de Bürschli; FoL) aus Theilstücken des Nucleolus entstehen, kann bei unserem Objekt keinem Zweifel unterliegen, da ich alle Übergangszustände vom unversehrten Nucleolus bis zur ausgebildeten Kernplatte beobachtet habe (cf. Fig. 2—6).

Manchmal schienen auch von diesen Körnchen Fasern auszugehen (Fig. 5), so dass es den Anschein hatte, als ob die Spindelfasern aus den Elementen der Kernplatte entstünden; dadurch jedoch, dass eben in dieser Zeit auch die Strahlensysteme auftreten, wird es sehr schwer, diese Frage definitiv zu entscheiden. Für die Ableitung der Spindelfasern von den Körnchen Bürschlifs, oder wenigstens von dem Kernplasma, kann vielleicht auch der Umstand geltend gemacht werden, dass jene immer etwas stärker und homogener erscheinen, als die Strahlen der Sonnen. Ein gewichtiger Grund dagegen besteht allerdings darin, dass die Spindelfasern sich lange nicht so intensiv färben, wie die Kernplatte. Zu einer sicheren Entscheidung dieser Verhältnisse konnte ich leider nicht kommen.

In der Umgebung der Kernspindel bemerkt man immer, wie Fig. 6 und fg. zeigt, eine schwache Anhäufung von feinkörnigem Protoplasma; jedoch treten auch die Protolecithtropfen sehr nahe an den metamorphosirten Kern heran, und die Strahlensysteme dringen oft zwischen dieselben ein. Wenn die Kernspindel ihre volle Ausbildung erreicht hat, so beginnen die Körnchen Bürschli's sich zu theilen, wie dies in Fig. 8 dargestellt ist. Indem die so entstehenden Theilplatten weiter aus einander rücken (Fig. 9), dreht sich die Achse der Spindel so, dass sie auf einem noch etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, wie es Fig. 40 zeigt, senkrecht zur Oberfläche des Eies steht. Sobald die Theilung der Spindel so weit fortgeschritten ist, nehmen wir auch an der äußeren Gestalt des Eies, die bisher von den im Inneren sich abspielenden Vorgängen nicht beeinflusst wurde, eine Veränderung wahr. Betrachten wir Fig. 40 und 36, so sehen wir, dass das Ei sich in einer Richtung, welche der Achse der Kernspindel entspricht, bedeutend in die Länge gestreckt hat. Diese Streckung verschwindet wieder vollständig, wenn das erste Richtungsbläschen sich abzuschnüren beginnt. Den Grund dieser Gestaltsveränderung, die ganz konstant auftritt, dürfen wir wohl in dem Auseinanderweichen der Kernplattenhälften suchen, denn wie ja allgemein angenommen wird, werden dieselben nicht durch eine äußere Kraft aus einander gezogen, sondern die sie von einander entfernende Kraft hat ihren Sitz in den Kernplattenhälften selbst. Es würde also hier vom Kern die Anregung ausgehen, welche eine Bewegung des Eiplasmas zur Folge hat. Die Rolle des Kernes bei der Zelltheilung dürfte also vielleicht doch nicht so ganz passiv sein, wie man in der neueren Zeit anzunehmen geneigt ist.

Die zwischen den aus einander getretenen Kernplattenhälften sich findenden Fasern verhalten sich eben so wie die Fasern der intakten Spindel; sie sind zart und wenig tingirbar. Es werden hier keine stark sich färbende, aus der Substanz der Kernplattenelemente bestehende Fäden, sogenannte transitorische Verbindungsfäden (STRASBURGER), gebildet.

In Fig. 40 haben die Kernplattenhälften noch nicht ganz die Enden der Spindel erreicht. Während dies geschieht, erhebt sich von der Eioberfläche eine kleine Hervorragung, die aus hellem nur äußerst feine Körnchen enthaltendem Protoplasma gebildet wird, und in diese Hervorragung tritt die eine Kernplattenhälfte ein (Fig. 11). Auch die äußere Sonne rückt mit in diese Ausstülpung hinaus; es ist dies zwar in Fig. 11 nicht zu bemerken, tritt dagegen deutlich in den Figuren 42 bis 45 hervor. Die im Ei verbleibende untere Sonne ist während des ganzen Vorganges deutlich. Der ausgetretene Protoplasmahugel beginnt jetzt sich abzuschnüren, wie es Fig. 12 bis 15 zeigen; dabei lässt sich leicht verfolgen, wie die Verbindungsfasern der Kernplattenhälften durch die eindringende Ringfurche zusammengedrängt und schließlich durchgeschnürt werden. So kommt das erste Richtungsbläschen zu Stande (Fig. 14 und fg. Rbl₁). Die beiden Theilkernplatten, von denen die eine noch im Ei, die andere in dem Richtungsbläschen sich findet, verhalten sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung ganz gleich; aus jeder derselben nämlich entsteht ein neuer Amphiaster.

Hier weisen meine Beobachtungen leider eine kleine Lücke auf, da es mir nicht gelungen ist alle Details, die sich bei der Entstehung des zweiten Amphiasters finden, zu ergründen. Das jedoch kann ich als sicher hinstellen, dass weder in dem Ei noch in dem Richtungsbläschen die Elemente der Kernplatte zu einem eigentlichen Kerne verschmelzen. Die im Ei bleibende Theilplatte, welche während der Abschnürung des Richtungsbläschens ganz nahe an die Peripherie getreten ist (Fig. 43), rückt wieder weiter gegen das Innere zu (Fig. 44) und entfernt sich zugleich von dem Centrum des Strahlensystems (Fig. 45). Das nächste von mir beobachtete Stadium zeigt schon ein zweites Strahlensystem, oder den ausgebildeten zweiten Amphiaster (Fig. 46). Zugleich bemerken wir hier in dem Richtungsbläschen Rbl, eine vollständige Kernspindel. Ob an den Enden derselben Strahlensysteme vorhanden sind, konnte ich bei der Kleinheit des Objektes nicht entscheiden. Merkwürdig ist dabei jedoch, dass, wie die Figur zeigt, die Enden der Spindel aus dem Körper des Richtungsbläschens hervorragen. Ich habe dies zwar nicht in allen, aber doch in vielen Fällen beobachtet und werde darauf noch einmal bei Besprechung der Kernspindel in pathologisch veränderten Eiern, wo sich Ähnliches findet, zurückkommen.

Bevor ich die weitere Entwicklung des zweiten Richtungsamphiasters bespreche, möchte ich die an dem ersten Richtungsbläschen wahrzunehmenden Veränderungen betrachten. Wie sich ja schon aus dem Auftreten einer Kernspindel erwarten lässt, findet hier eine wirkliche Zelltheilung statt. Solche Theilungszustände habe ich zahlreich beobachtet und in Fig. 47 bis 49 dargestellt. Durch sie wird das erste Richtungsbläschen Rbl₁ in zwei neue Rbl'₁ und Rbl"₁ getrennt. Ob nun diese Theilung des ersten Richtungsbläschens ein ganz konstanter Vorgang ist, kann ich nicht bestimmen. Die Häufigkeit der Theilungszustände ließe wohl auf eine solche Regelmäßigkeit schließen. Ob jedoch bei den in Fig. 18, 20 und 24 dargestellten Eiern die Theilung unterblieb, oder ob das eine der Theilbläschen verloren ging, ist schwer zu entscheiden. Die Theilung des ersten Richtungsbläschens scheint in keiner zeitlichen Beziehung zu der Ausbildung des zweiten Richtungsamphiasters zu stehen; denn während in den Figuren 17 und 19 die Theilungszustände der Spindel in dem Richtungsbläschen und der zweiten Richtungsspindel ungefähr gleich sind, sehen wir in Fig. 22 die Theilung in der Spindel des ersten Richtungsbläschens erst beginnen, während das zweite Richtungsbläschen schon vollständig abgeschnürt ist.

Was nun die am zweiten Richtungsamphiaster vor sich gehenden Veränderungen anlangt, welche zur Abschnürung des zweiten Richtungsbläschens Rbl_2 Fig. 49 und fg. führen, so ist darüber wenig Besonderes zu sagen. Die Figuren zeigen, dass die Verhältnisse ganz analog denjenigen sind, welche wir bei der Abschnürung des ersten Richtungsbläschens beobachten konnten. Die Kernplatte theilt sich, die Achse der Spindel wird wieder annähernd senkrecht zur Eioberfläche, es erhebt sich ein kleiner Protoplasmahügel, in welchen die eine Kernplattenhälfte eintritt; der Hügel schnürt sich von der Eizelle ab, und wir haben das zweite Richtungsbläschen.

Mehr als zwei Richtungskörper scheinen nicht abgeschnürt zu werden, denn ich habe in keinem einzigen Fall unter den vielen hunderten untersuchter Eier mehr als drei Richtungsbläschen beobachten können und nach den oben geschilderten Verhältnissen muss ich annehmen, dass immer zwei davon durch Theilung des zuerst abgeschnürten entstanden sind. Dass man in vielen Fällen, wie die Figuren zeigen, nur zwei Richtungsbläschen beobachtet, hat seinen Grund darin, dass entweder die Theilung des zuerst entstandenen unterblieb, oder dass eben eines verloren ging.

An dieser Stelle möchte ich die Betrachtung der pathologisch veränderten Kernspindeln, wie ich sie in Fig. 24 und 25 dargestellt habe, einschalten. Die Eier, welche die hier zu besprechenden Verhältnisse zeigten, hatten bei sehr warmem Wetter mehrere Stunden in der schon öfter erwähnten Eiweißlösung gelegen und zwar wurden sie ungefähr um 8 oder 9 Uhr des Morgens eingelegt, also zu einer Zeit, wo nach den oben berührten Beobachtungen der erste Amphiaster ausgebildet sein konnte.

Schon am lebenden Ei konnte man nach einiger Zeit das Hervortreten eines ganz hyalinen, vollständig scharf auslaufenden Spitzchens (Fig. 24 und 25 sp) beobachten. Wurden solche Eier dann in der bekannten Weise präparirt, so ergaben sich die in den Figuren dargestellten Verhältnisse. Es findet sich eine in den mittleren Theilen normal ausgebildete Kernspindel, deren Fasern sich nicht in einem Punkte treffen, sondern in einer scharf markirten Linie an einen soliden Körper sich ansetzen, welcher nach außen hervortritt und das schon erwähnte Spitzchen sp bildet. Der an dem inneren Ende der Spindel gelegene Theil sp' ist von weniger regelmäßiger Gestalt. Beide Theile, sowohl der innere, als auch der äußere färben sich gleichmäßig und viel intensiver als das umgebende Eiplasma, ja beinahe so stark als die Körnchen Bürschli's. In dem nach außen tretenden Spitzchen glaubte ich manchmal eine ganz zarte Streifung zu bemerken. Die Strahlensysteme setzen sich, wie die Figuren zeigen, an dem äußeren Ende der Spindel ungefähr da an, wo die Spindelfasern auf den soliden Körper des Spitzchens stoßen und auch die innere Spitze, wenn man es so nennen will, wird nicht vollständig von ihnen umgeben. In Fig. 25 ist die Kernplatte getheilt, und die Theilplatten schon ziemlich weit aus einander gerückt.

Eine genügende Erklärung dieser Verhältnisse zu finden dürfte sehr schwer fallen. Sollen wir annehmen, dass die beiden Spitzchen der Spindel auch unter normalen Verhältnissen vorhanden und nur nicht sichtbar sind? Ich halte dies besonders wegen der verschiedenen Tingirbarkeit nicht für statthaft. Auch ist ja überhaupt in den Mittelpunkten der Sonnen keine homogene Stelle zu bemerken, sondern die Sonnenstrahlen sowohl, als auch die Spindelfasern scheinen sich alle in einem Punkte zu treffen. Nehmen wir aber die Verhältnisse wie sie sind, so scheint daraus, dass die Spindelfasern sich alle an die Spitzchen ansetzen, von denen das eine auszutreten beginnt, vielleicht hervorzugehen, dass die Spindel mit den beiden Spitzen ein für sich abgeschlossenes Ganzes bildet. Bei diesem Anlasse suchte ich eifrig nach einer die Spindelfasern etwa umgebenden Membran, wie sie z. B. für die Infusoriennucleoli nachgewiesen ist, konnte jedoch nichts derartiges auffinden.

Man darf vielleicht annehmen, dass ähnliche Verhältnisse, wie die geschilderten dem von Bürscull für Cucullanus elegans abgebildeten Stadium zu Grunde lagen (21, Taf. III, Fig. 42), wo die unverletzte Spindel an die Eioberfläche gerückt ist. Bei den von mir untersuchten Eiern ist es zwar nie gelungen, ein weiteres Austreten, als das abgebildete, zu beobachten; denn auf diesem Stadium angelangt gingen die Eier regelmäßig zu Grunde.

Kommen wir nach diesem Exkurse wieder zu den normalen Verhältnissen zurück.

Während des Austritts der Richtungsbläschen sind auch in dem Aufbau des Eikörpers Veränderungen vor sich gegangen. Das feinkörnige Protoplasma, welches von vorn herein schon in der Umgebung des Kernes etwas angehäuft war, ist jetzt zum größten Theil in diejenige Eihälfte gewandert, an welcher die Richtungsbläschen ausgetreten sind. Dies zeigt sich besonders deutlich am frischen Ei (Fig. 36) und ist auch in den Fig. 23, 26 und den fg. bemerkbar. Dadurch ist die schon durch die excentrische Lage des Eikernes, nachher durch die Austrittsstelle der Richtungsbläschen deutlich ausgesprochene polare Differenzirung der Eizelle noch mehr hervorgetreten.

Aus den bis jetzt betrachteten Entwicklungsvorgängen ist es nicht möglich zu entscheiden, ob die Eier befruchtet sind, oder nicht und ist dies eigentlich auch gleichgültig. Da aber für die weitere Entwicklung, oder wie ich es lieber bezeichnen möchte, Umbildung, derselben der Umstand, dass sie nicht befruchtet sind, von großer Bedeutung ist, so muss ich hier die Gründe angeben, wesshalb ich dieselben schon Eingangs für nicht befruchtet erklärt habe.

Der Hauptgrund dafür ist negativer Natur. Es ist mir nämlich bei der großen Menge der untersuchten Eier niemals möglich gewesen, in einem derselben einen Spermakern nachzuweisen. Ferner entwickeln sich dieselben nicht zu einem Embryo, und wird man auch den Grund dafür naturgemäß in dem Mangel der Befruchtung suchen müssen, da ja dieselbe bei den Gastropoden eine nothwendige Bedingung der Entwicklung ist.

Nachdem also das zweite Richtungsbläschen ausgetreten ist, bemerken wir, wie Fig. 22 zeigt, dass die Elemente der im Ei zurückgebliebenen Kernplattenhälfte auf einer Wanderung gegen das Centrum des Eies begriffen sind; sie liegen unregelmäßig zusammengehäuft und das Strahlensystem hat sie allseitig umgeben. In Fig. 23 sind sie im Mittelpunkt des Eies angelangt, und es sind zugleich die einzelnen Körnchen zu einem Ganzen verschmolzen. Das so gebildete Körperchen erscheint ganz solid und besteht vollständig aus Kernsubstanz, denn es färbt sich eben so intensiv, wie der Nucleolus des unveränderten Eikernes und zeigt auch dieselben optischen Eigenschaften. Auch jetzt ist die Strahlung noch deutlich wahrzunehmen. In einzelnen Fällen habe ich auch im Centrum des Eies die Körnchen noch unvereinigt auffinden können.

Genau eben so verhalten sich auch die in die Richtungsbläschen übergegangenen Kernplattenelemente. Meistens verschmelzen sie bald zu einem soliden Kern, oft jedoch bleiben sie längere Zeit getrennt.

Das eben geschilderte Verhalten der Kernplattenelemente ist, obwohl das am wenigsten zu erwartende, doch das bei Weitem häufigste. Nach den anderweitig bekannt gewordenen Erscheinungen sollte man erwarten, dass aus den Körnchen der inneren Kernplattenhälfte durch Aufnahme von Kernsaft kleine Kerne entstehen, die dann zur Bildung des weiblichen Pronucleus verschmelzen. Diese Vorgänge finden sich auch manchmal realisirt, jedoch bleibt es dann meist bei der Bildung der kleinen Kerne (Kernvacuolen), wie es Fig. 26 zeigt, und nur in einem einzigen Falle habe ich einen wirklichen, ausgebildeten weiblichen Pronucleus beobachtet (Fig. 27).

Wir sehen also, dass es in den allermeisten dieser Eier nicht zur Bildung eines weiblichen Pronucleus kommt, dass dagegen öfter der Ansatz dazu gemacht wird. Es kommt diese Unregelmäßigkeit und dieses plötzliche Stehenbleiben auf halb erreichtem Wege eben daher, dass das eigentliche Agens, der männliche Pronucleus, in diesen Eiern fehlt. Dass das eingedrungene Spermatozoon eine gewisse anregende Wirkung auf die Umwandlungsvorgänge des Eikernes und die damit in engem Zusammenhange stehende Ausstoßung der Richtungsbläschen und die Bildung des weiblichen Pronucleus ausübt, kann für uns keinem Zweifel unterliegen, wenn wir solche Fälle in Betracht ziehen, wo, wie z. B. bei den Nematoden, die Umwandlung des Eikernes überhaupt erst nach dem Eindringen des männlichen Elementes ihren Anfang nimmt. Unser Fall bildet gewissermaßen ein Mittelglied zwischen den Vorgängen, welche man an den Eiern der Seesterne einerseits und denen der Nematoden andererseits beobachtet. Dort erfolgt die Umbildung des Eikernes, die Ausstoßung der Richtungsbläschen und die Bildung des weiblichen Pronucleus ganz regelmäßig, auch ohne Einwirkung eines Spermatozoons, hier erst nach dem Eindringen eines solchen in das Ei. Bei den unbefruchteten Eiern der Neritina verläuft der erste Theil dieser Vorgänge bis zur Bildung der Richtungsbläschen auch ohne den Einfluss des Spermakernes, der zweite Theil dagegen, die Bildung des weiblichen Pronucleus zeigt dadurch, dass sie entweder ganz unterbleibt, oder meist nur zum Theil, in seltenen Fällen ganz vollendet wird, dass hier zu einer regelmäßigen und raschen Entwicklung der Einfluss des Spermakernes unbedingt nöthig ist.

Noch größere Unregelmäßigkeiten und noch mehr von allem bis

jetzt Bekannten Abweichendes bieten die jetzt zu betrachtenden Furchungsvorgänge, oder wie ich sie lieber nennen möchte, Theilungsvorgänge der unbefruchteten Neritineneier. Das Wort »Furchung« möchte ich hier desshalb vermeiden, weil dasselbe doch nur von dem Vorgange gebraucht werden soll, welcher die entwicklungsfähige Eizelle in einen gesetzmäßig aufgebauten Zellenkomplex überführt, und weil wir bei den hier zu betrachtenden Theilungen keine Spur von Gesetzmäßigkeit entdecken können und weil auch die Theilprodukte großentheils gar keine Zellen sind, da ihnen der Kern fehlt.

Was uns nun bei diesen Theilungserscheinungen besonders interessiren muss, ist das Verhalten des. oder der Kerne. Ich habe auf die Untersuchung dieser Verhältnisse viele Sorgfalt und Mühe verwandt, und stützen sich die folgenden Angaben auf Präparate, die aus ungefähr 70 bis 80 verschiedenen Cocons stammten. Hinsichtlich des Verhaltens der Kerne können wir die Eier in zwei Gruppen eintheilen, indem wir in die erste diejenigen rechnen, in welchen es wirklich zur Bildung eines weiblichen Pronucleus gekommen ist (Fig. 27), nebst denjenigen, in welchen sich kein eigentlicher Kern, sondern nur ein solides, aus Kernsubstanz bestehendes, Körperchen findet; in die zweite Gruppe dagegen solche, die eine größere Anzahl aus den Kernplattenelementen hervorgegangener, kleiner Kerne enthalten (Fig. 26). Für beide Gruppen gemeinsam und ohne Ausnahme gilt, dass bei allen eintretenden Theilungen die Kerngebilde sich vollständig passiv verhalten und niemals, sei es durch Bildung einer Kernspindel, oder etwa durch einfache Abschnürung irgend wie in die Theilung selbst eingehen.

In Fig. 30 bis 33 sind nun Theilungszustände von solchen Eiern abgebildet, in denen es nicht zur Bildung von eigentlichen Kernen kam. Da das kernartige Gebilde (nn) sich nicht theilt, so sehen wir dem entsprechend in den Figuren 30, 32 und 33 auch immer nur eine der Theilkugeln mit dem Kerngebilde ausgestattet, und diese Kugel allein könnte allenfalls einen Anspruch auf den Namen »Zelle « machen. Ganz ähnlich verhalten sich, wie Fig. 34 zeigt, bei der Theilung diejenigen Eier, bei denen es wirklich zur Bildung eines weiblichen Pronucleus kam. In Fig. 34 habe ich das einzige Präparat abgebildet, welches in zwei Theilungskugeln solche kernartige Gebilde zeigt, und ich muss annehmen, dass diese Verhältnisse entstanden sind, indem die Theilung begann, noch ehe die Kernplattenelemente verschmolzen waren — wie oben erwähnt, erhalten sich dieselben manchmal ziemlich lange diskret — und dass die theilende Furche eben gerade den Körnchenkomplex in zwei Kugeln vertheilte, worauf sie sich erst zu einem soliden Körperchen vereinigten. Die Lage der beiden kernartigen Gebilde lässt ganz gut eine solche Erklärung zu. Noch mehr Wahrscheinlichkeit gewinnt diese Deutung, wenn wir die in der zweiten vorhin unterschiedenen Gruppe sich findenden Theilungen einer näheren Betrachtung unterziehen. In Fig. 28 ist ein Ei mit mehreren Kernen, welches eben in die Theilung eingehen will, dargestellt. Wir sehen, dass durch die auftretende Ringfurche nothwendig eine Trennung der Kernchen herbeigeführt werden muss, und diese Trennung ist in Fig. 29 wirklich vollzogen. Hier hatten wir vor der Theilung eine mehrkernige Zelle, durch die Theilung sind zwei gleichfalls mehrkernige Zellen entstanden. Da also, nach dem Gesagten, kernartige Gebilde sich bei der Theilung der unbefruchteten Eier nicht betheiligen, so können die die Theilung bewirkenden Kräfte ihren Sitz nur in dem Eiplasma haben. Auf diesen Punkt werde ich im nächsten Abschnitt noch zu sprechen kommen.

Die Theilung der unbefruchteten Eier zeigt in mancher Beziehung Anklänge an die Furchung des, sich zu einem Embryo entwickelnden, befruchteten Eies. Wir haben schon oben gesehen, dass das Eiprotoplasma an dem animalen Pol sich ansammelte; das Gleiche geschieht auch bei dem befruchteten Ei. Auch bei den unbefruchteten Eiern geht die erste Furche durch die Anheftungsstelle der Richtungsbläschen, oder läuft wenigstens in der Nähe derselben vorbei. Wie bei der eigentlichen Furchung zweierlei Zellen entstehen, nämlich solche, welche große gelbe Protolecithtropfen enthalten, und kleinere, die davon frei sind, so finden wir auch bei der Theilung der unbefruchteten Eier zweierlei Theilungsprodukte, die sich in der gleichen Weise unterscheiden. So enthält in Fig. 33 die Kugel x nur feinkörniges Protoplasma, würde also vielleicht einer Ektodermzelle bei einem sich furchenden Ei entsprechen. Auf dem Stadium der Zweitheilung sind die beiden Theilungskugeln der unbefruchteten Eier oft annähernd gleich, so dass man im unpräparirten Zustande ein solches Ei leicht für ein normal sich entwickelndes halten könnte, denn, wie wir bei Betrachtung der Furchung sehen werden, findet sich dort wirklich völlige Gleichheit der beiden Furchungskugeln zweiter Generation.

Alle weiteren Theilungen der unbefruchteten Eier erfolgen jedoch vollständig regellos, so dass das Produkt schließlich ein Haufe von ungeordnet zusammenliegenden Kugeln von ganz verschiedener Größe und Beschaffenheit ist. Hier will ich noch bemerken, dass die Theilung der unbefruchteten Eier viel später beginnt und langsamer vor sich geht, als die Furchung des sich zum Embryo entwickelnden Eies, welches sich oft schon auf dem Stadium von 24 Zellen befindet, wenn bei den ersteren die ersten Theilungen auftreten; ja einzelne der unbefruchteten Eier erhalten sich noch viel länger ungetheilt.

Was nun das schließliche Schicksal dieser unbefruchteten Eier anlangt, so hat CLAPAREDE schon richtig erkannt, dass dieselben dem einen in jeder Eikapsel sich entwickelnden Embryo zur Nahrung dienen. Die einzelnen aus der Theilung je eines Eies entstandenen Kugelgruppen zerfallen schließlich, und Kerngebilde sind in den Bruchstücken nicht mehr nachzuweisen. Eine Verschmelzung dieser Theilprodukte zu einer zusammenhängenden Masse, wie sie bei Purpura lapillus und Buccinum undatum ziemlich bald eintritt, findet sich bei Neritina niemals. Die einzelnen Kugelgruppen erhalten sich bis zum Zerfall in unregelmäßige Klumpen und der schließlichen Aufnahme durch den Embryo vollständig diskret.

B. Litteraturangaben und allgemeine Betrachtungen.

In diesem Abschnitte möchte ich den umgekehrten Weg einschlagen, wie im vorigen und in direktem Anschluss an die dort zuletzt betrachteten Theilungserscheinungen der sterilen Eier die wenigen Beobachtungen, die sich darüber in der Litteratur finden, besprechen.

Die ersten, allerdings sehr unzulänglichen Beobachtungen über unfruchtbare Eier in den Cocons von Prosobranchiern haben wohl KOREN und DANIELLSEN (3) gemacht. Sie kamen damals zu der sonderbaren Ansicht, dass diese Eier auch zum Aufbau des Embryonalkörpers beitrügen, da der letztere durch Verschmelzung mehrerer Eier oder ihrer Theilprodukte entstehen sollte, und hielten in einer späteren Arbeit (6) an dieser irrthümlichen Ansicht fest, trotzdem CARPENTER bereits die richtigen Verhältnisse erkannt hatte. Einen anderen Irrthum hat aber auch CARPENTER begangen, indem er die in einer Eikapsel sich findenden Körper nicht für gleichwerthig hält, sondern sie in wirkliche Eier true ova - und Dotterkugeln - yolk-spherules - unterscheidet und unter den ersteren die zu einem Embryo sich entwickelnden Eier versteht, welche eben von den anderen, den sogenannten Dotterkugeln, nur dadurch verschieden sind, dass sie eben unbefruchtet sind. KOREN und DANIELLSEN dagegen halten alle die fraglichen Gebilde für wirkliche Eier, und ihrer Ansicht hat sich SELENKA (12) und was Neritina anlangt auch CLAPAREDE angeschlossen (9).

Dass auch die sich nicht zu einem Embryo entwickelnden Eier einen Theilungsprocess durchmachen, wurde von allen Beobachtern, die sich mit diesem Gegenstande beschäftigten, bestätigt; eben so dass diese Theilung unregelmäßig ist und dass sie bei manchen Eiern auch ganz unterbleibt. Auf die irrthümliche Deutung, welche CLAPARÈDE seinen Beobachtungen gab, hat schon Bütschli (30) hingewiesen. Er betrachtete das eine große Anzahl von Protolecithtropfen einschließende Ei als Morulastadium und die nachfolgenden Theilungen als Zerfall. Für Purpura erwähnt CARPENTER, dass bei den unfruchtbaren Eiern die erste Theilung regelmäßig sein soll; jedenfalls kann man darauf keinen großen Werth legen, da bei Neritina regelmäßige und unregelmäßige Stadien der Zweitheilung neben einander in derselben Eikapsel sich finden.

RAY LANKESTER bildet (46, Taf. IX, Fig. 43) ein unfruchtbares Ei im Beginn der Zweitheilung ab, welches ungefähr meiner Fig. 28 entsprechen dürfte.

Eingehender haben sich mit den Theilungserscheinungen der unbefruchteten Eier SELENKA bei Purpura lapillus und Bürschli bei Neritina fluviatilis beschäftigt. Beide Autoren sprechen die Vermuthung aus, dass der Grund dafür, dass diese Eier sich nicht entwickeln, in dem Unterbleiben der Befruchtung zu suchen sei. SELENKA konnte in den Zerklüftungskugeln keinen Kern nachweisen, was nach den bei Neritina aufgefundenen Thatsachen leicht begreiflich erscheint; da er die Eier nicht färbte, sondern nur unter dem Compressorium untersuchte, so mussten ihm nothwendig die kleinen kernartigen Gebilde, deren Vorhandensein ich auch für Purpura vermuthen möchte, entgehen. Er ist geneigt anzunehmen, dass das Keimbläschen ganz ausgestoßen wird, da er zwischen den Eiern große Kerne wahrzunehmen glaubte. Man darf aber vielleicht annehmen, dass diese Gebilde keine Kerne, sondern abgefallene Richtungsbläschen waren. Bütschli dagegen hat das nach Ausstoßung der Richtungsbläschen noch im Ei zurückbleibende solide, aus Kernsubstanz bestehende Körperchen gesehen und abgebildet (30, Taf. XVII, Fig. 4).

Darin, dass die Umbildungsvorgänge, welche das unbefruchtete Ei durchmacht, und welche ich als Theilung bezeichnet habe, streng von den bei einem normal sich entwickelnden Ei auftretenden, der Furchung, zu unterscheiden sind, muss ich mich mit SELENKA für einverstanden erklären. Denn wenn auch ganz unregelmäßige Furchungen in großer Zahl bekannt sind, so zeigen sich doch in jedem einzelnen Fall die Furchungserscheinungen an ein ganz bestimmtes Gesetz gebunden und das Produkt ist ein gesetzmäßig aufgebautes Wesen, zwei Voraussetzungen, die für die Theilung der unbefruchteten Eier beide nicht eintreffen. Dazu kommt noch als ein weiterer Grund, dass bei den in Rede stehenden Theilungen immer nur eine, oder einige wenige Theilungskugeln Kerne, oder kernartige Gebilde enthalten, während wirkliche Furchungskugeln immer mit einem Kern ausgerüstet sind. Auf der anderen Seite darf man den Theilungsvorgang bei den sterilen Eiern der Neritina auch nicht, wie RAY LANKESTER, geradezu als Zerfall bezeichnen. Denn von Zerfall könnten wir nur bei einem leblosen Körper sprechen; das Protoplasma dieser Eier ist aber beim Beginn der Theilung noch lebendig, es führt die Theilungen aktiv aus. Dass das Eiplasma zu dieser Zeit noch nicht abgestorben ist, kann man daraus erkennen, dass die Theilprodukte alle Kugelform annehmen; wäre das Protoplasma todt, so würden die Zerfallsprodukte unregelmäßig begrenzt sein. Eine unregelmäßige Begrenzung tritt erst sehr spät auf, und dann erst können wir die Dotterklumpen als todte Materie betrachten.

Um nun auf den Theilungsvorgang selbst zu kommen, so ist es schwer zu sagen, wie wir denselben beurtheilen sollen. In den Fällen. wo mehrere kleine Kerne vorhanden sind, wo wir also von einer mehrkernigen Zelle sprechen können, lässt sich die Theilung wohl als Zelltheilung beurtheilen und mit den sonst bekannten Theilungen mehrkerniger Zellen, so z. B. unter den Infusorien Loxodes rostrum, vergleichen, denn es erhält jedes der Theilstücke einen, oder mehrere Kerne. Ist dagegen nur ein Kern, oder ein kernartiges Gebilde vorhanden, so ist im Allgemeinen immer nur eine der Theilkugeln als Zelle zu betrachten. Ich glaube, dass die große Unregelmäßigkeit der Theilungen, so wie besonders der Umstand, dass die Produkte derselben nach kurzer Zeit zu Grunde gehen, uns Vorsicht bei der Verallgemeinerung der hier sich findenden Resultate empfehlen müssen. So darf man diese Theilungserscheinungen gewiss nicht unbedingt als Beweis dafür betrachten, dass das Protoplasma einer Zelle sich ohne Betheiligung des Kernes theilen könne.

Wenn wir die bisher betrachteten Vorgänge übersehen und uns ins Gedächtnis zurückrufen, dass diese ganze Unregelmäßigkeit der Entwicklung ihren Grund darin hat, dass die Eier nicht befruchtet sind, so können wir vielleicht zu einer genaueren Vorstellung über die Wirkung des Spermatozoons bei der Befruchtung kommen. Den wichtigsten Unterschied nämlich zwischen dem Theilungsprocess der unbefruchteten Eier einerseits und der Furchung der befruchteten andrerseits können wir wohl darin sehen, dass hier jede Furchungskugel einen Kern enthält, dort dagegen die große Mehrzahl der Theilungskugeln kernlos sind. Bei der Furchung ist jede Zelltheilung mit einer Kerntheilung verbunden, bei den sterilen Eiern hat der Kern die Fähigkeit sich zu theilen verloren. Indem also das befruchtende Spermatozoon zunächst einen Theil der durch Ausstoßung der Richtungsbläschen verloren gegangenen Kernsubstanz ergänzt, setzt es weiter auch den Eikern in Stand in neue Theilungen einzugehen.

Damit wären wir nun auch zu der wichtigen Frage gekommen, ob die Anregung zur Theilung vom Kern oder vom Eiplasma ausgeht.

Vielleicht können uns auch hier die unbefruchteten Eier einen wichtigen Fingerzeig geben. Bei ihnen nämlich, wo der Kern sich nicht theilt, also jedenfalls keinen Einfluss auf die Theilung ausüben kann, sehen wir nichtsdestoweniger doch die erste Theilung ungefähr eben so erfolgen, wie bei dem befruchteten Ei. Wir dürfen daraus wohl schließen, dass auch im letzteren Fall die Anregung zur Theilung sowohl der Zelle, als auch des Kernes vom Protoplasma ausgeht. Zu dieser Ansicht kamen auch Bürschli und STRASBURGER; der erstere besonders durch die Beobachtung, dass bei den in Konjugation befindlichen Infusorien die Nucleoli, die weit von einander liegen, sich doch alle auf dem gleichen Theilungsstadium befinden; der letztere vorwiegend durch die Theilungserscheinungen bei mehrkernigen Zellen und die Thatsache, dass in den Embryosäcken der höheren Pflanzen die Theilung der Kerne von einem Punkt aus allmählich fortschreitet¹.

Wenn wir uns nun aber weiter fragen, welche Rolle denn der Kern bei der Theilung spielt, so bieten uns vielleicht auch hier die unbefruchteten Eier der Neritina einen Anhaltspunkt.

Ich glaube nämlich annehmen zu dürfen, dass die Thätigkeit des Kernes bei der Zelltheilung in gewisser Beziehung eine regulatorische ist; denn fast überall wo Theilungen nach einem bestimmten Gesetz

¹ FLEMMING (44) hat in mehrkernigen Zellen des Hodenepithels von Salamandra beobachtet, dass auch hier die Kerne derselben Zelle sich immer auf dem gleichen Theilungsstadium befinden. Davon ausgehend sagt er (l. c. p. 190): »Darnach lässt sich der selbstverständliche und nicht unwichtige Schluss ziehen, dass die nächsten Ursachen, welche einen Kern zur Theilungsmetamorphose veranlassen, nicht oder nicht allein in ihm selbst wirken, sondern zugleich durch die ganze Substanz der Zelle hindurch thätig sind, in welcher er liegt. « Dieser Satz ist gewiss richtig; nur irrt sich FLEMMING darin, dass er ihn für neu hält. Denn Bürschli hat schon vier Jahre vorher ganz denselben Satz aufgestellt (21, p. 206), wo er in Bezug auf die Theilung der primären Nuclei der Infusorien sagt: »Ein so gleichmäßiges Fortschreiten des Theilungsprocesses von z. B. vier getrennten Kernen drängt uns natürlich dazu, die nächste Ursache in dem umgebenden Protoplasma zu suchen, das auf die sämmtlichen Kerne in gleicher Weise wirkt.« Bürschli hatte ferner die gleiche Thatsache in den mehrkernigen Spermatozoënkeimzellen beobachtet und für seine Ansicht noch eine weitere Stütze durch die bei der Bildung der Schwärmsprösslinge von Podophrya quadripartita sich findenden Verhältnisse beigebracht, bei welcher Gelegenheit er noch einmal speciell darauf aufmerksam machte, dass die ersten Theilungserscheinungen am Protoplasma und nicht am Kerne auftreten.

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. XXXVI. Bd.

erfolgen, ist mit der Zelltheilung die Kerntheilung verbunden. Wo dagegen, wie bei unserem Objekt, die Kerntheilung fehlt, ist die Theilung eine regellose, keinem bestimmten Gesetz gehorchende. Scheinbar einen Widerspruch bilden hier die Theilungen der mehrkernigen Zellen, doch dürfte vielleicht hier eine gesetzmäßige Vertheilung der Kerne die eigentliche Kerntheilung ersetzen. Wir finden auch in Wirklichkeit bei mehrkernigen Zellen die Kerne manchmal regelmäßig angeordnet.

Für die auch sonst schon beobachtete Thatsache, dass das Protoplasma den Zellkern dahin führt, wo eine Zelltheilung stattfinden soll, bietet die Furchung von Neritina ein schönes Beispiel, nämlich die Wanderung der Kerne in den vier Furchungskugeln dritter Generation vom animalen gegen den vegetativen Pol bei der im nächsten Theil zu besprechenden Entstehung des Entoderms und Mesoderms¹.

¹ Bei diesen Betrachtungen über die Vorgänge der Zelltheilung möchte ich noch einige Worte über die von Fol (33) jüngst aufgestellte Hypothese anfügen, welche die Kraft, die das ganze Zellenleben beherrschen soll, in der Elektricität gefunden haben will. Der größte Theil des dieser Hypothese gewidmeten Abschnittes beschäftigt sich nur damit, uns zu zeigen, wie wenig wir eigentlich über die in der Zelle thätigen Kräfte wissen. Wer sagt uns überhaupt, dass dieselben elektrischer Natur sind? Wenn FoL das Vorhandensein von elektrischen Kräften daraus erschließen will, dass ein etwas zu starker galvanischer Strom durch Aufhebung der in der Zelle sich findenden elektrischen Differenzen den Tod herbeiführe, so ist dies noch lange kein zwingender Schluss. Denn kann der Tod nicht eben so gut durch Zersetzungen, die der Strom hervorbringt, veranlasst werden? Angenommen, es fänden in der Zelle sich irgend welche Ströme, so würde ein äußerer Strom auf dieselben eine richtende Wirkung ausüben, gleichviel ob derselbe stärker oder schwächer ist. Die Wirkung auf die Zelle könnte immer nur quantitativ, nicht qualitativ verschieden sein. Es dürfte also bei einem schwächeren Strom nicht, wie Fol beobachtet hat eine Beschleunigung der Plasmabewegung eintreten, sondern gerade wie bei einem stärkeren eine Verzögerung, nur in geringerem Maße. Mit dieser Erwägung stimmen auch die sonstigen Beobachtungen überein. Wie die Untersuchungen an Pflanzenzellen gezeigt haben, verursacht ein schwacher Strom wirklich eine Verlangsamung der Protoplasmabewegung. Die Beschleunigung, die FoL beobachtet hat, ist lediglich eine Folge der durch den Strom erzeugten Wärme (cf. VELTEN, 19). Dass die im Protoplasma vorhandenen molekularen Körnchen Anziehungen und Abstoßungen zeigen, wie sie ähnlich be dem bekannten Experiment mit Hollundermarkkugeln, von denen die eine elektrisch ist, auftreten, ist bekannt. Selbst für den Fall nun, dass diese Erscheinungen wirklich durch einen elektrischen Zustand der Körnchen bedingt werden, ist es immer noch fraglich, ob die hier sich findende Elektricität die Ursache der Plasmabewegung abgeben kann, oder ob wir nicht vielleicht umgekehrt den Grund des elektrischen Zustandes dieser Körnchen in der durch andere Kräfte hervorgerufenen Bewegung zu suchen haben. Jedenfalls muss bei dem jetzigen Stande unseres Wissens die elektrische Hypothese FoL's mindestens eben so verfrüht und unbe-

146

Kommen wir nun zu einem weiteren Punkt, nämlich zu der Frage: Woher kommt es, dass bei vielen Prosobranchiern regelmäßig eine so große Zahl von Eiern unbefruchtet bleibt? Darauf eine entscheidende Antwort zu geben ist bis jetzt unmöglich. Wir sehen ja, dass bei Paludina, Entoconcha, bei den von BOBRETZKY untersuchten Formen und anderen alle Eier sich entwickeln. Dass bei Purpura und Buccinum nur eine geringe Anzahl von Eiern befruchtet wird, lässt sich noch verstehen, wenn wir annehmen, dass immer nur eine beschränkte Menge von Sperma vorhanden ist. Dagegen muss uns der Umstand, dass bei Neritina ganz regelmäßig immer nur ein Ei in jedem Cocon befruchtet ist, vollständig unbegreiflich erscheinen, wenn wir nicht besondere, bis jetzt noch unbekannte, Einrichtungen der weiblichen Geschlechtsorgane annehmen wollen.

Kehren wir nun zu den im vorigen Abschnitt, entsprechend dem natürlichen Verlauf der Dinge, zuerst betrachteten Erscheinungen, zur Kernmetamorphose und Ausstoßung der Richtungsbläschen zurück.

Ich will gleich bemerken, dass ich nicht für nöthig halte, hier die ganze einschlägige Litteratur zu berücksichtigen, sondern mich vorwiegend auf die Schriften von Bürschli, Fol, Hertwig und Strasburger beschränken werde, und zwar desswegen, weil die Eier der Neritina ein viel zu ungünstiges Objekt sind, um bei allen Fragen, die bei der

gründet erscheinen, wie die Theorie von der Perigenese der Plastidule, die sie ersetzen soll.

Überhaupt verdient diese Auseinandersetzung gar nicht den Namen Hypothese, da sie erstens keinen einzigen zwingenden Grund enthält, der uns nöthigte bei den in Rede stehenden Erscheinungen elektrische Kräfte als Ursache anzunehmen und da sie zweitens noch viel weniger diese Erscheinungen mit Hilfe der Elektricität erklärt. Sollte der Name »Hypothese« gerechtfertigt sein, so müsste doch wenigstens der Versuch gemacht werden, uns auch über die Art und Weise, wie sich die elektrischen Kräfte z. B. bei der Zelltheilung bethätigen, eine bestimmtere Vorstellung zu geben. In Wirklichkeit sagt aber diese ganze Hypothese gar nichts weiter, als: es wäre möglich, dass im Zellenleben elektrische Kräfte eine Rolle spielen.

Mit viel mehr Wahrscheinlichkeit werden wir durch die genauere Kenntnis der molecularen Kräfte, die in Flüssigkeiten, bei der Berührung von Flüssigkeiten unter einander und mit festen Körpern thätig sind, einen Aufschluss über die Lebenserscheinungen des Protoplasma erwarten dürfen. Darauf weisen die Untersuchungen von QUINCKE über Kapillarität und Oberflächenspannung hin. Auf diesem Wege hat auch BÜTSCHLI versucht, zu einer Vorstellung über die mechanischen Vorgänge bei der Zelltheilung zu kommen (24, p. 233), und jedenfalls erscheint die von ihm angedeutete, sich möglichst streng an die beobachteten Thatsachen haltende, Art der Erklärung bis jetzt immer noch viel wahrscheinlicher als die Vermuthungen Fou's. Kernmetamorphose in Betracht kommen, eine definitive Entscheidung zu gewähren, da man ja am frischen Objekte gar nicht beobachten kann und auch die präparirten Eier in vielen Fällen nicht die gewünschte Klarheit geben. Immerhin konnten einige Punkte mit Sicherheit festgestellt werden. Das Hauptinteresse liegt jedoch darin, dass die in Rede stehenden Vorgänge an unbefruchteten Gastropodeneiern beobachtet wurden.

Die bei Neritina beobachteten Erscheinungen der Karyolyse stimmen der Hauptsache nach mit den sonst bekannt gewordenen Verhältnissen überein.

So verlaufen die ersten Stadien der Kernumwandlung ungefähr eben so, wie es Fol für Pterotrachaea beschrieb (33). Nur konnte ich nicht entscheiden, ob die Kernmembran sich ähnlich verhält, wie dort, nämlich so, dass sie zuerst an zwei entgegengesetzten, in der Achse des Eies liegenden, Punkten verschwindet (cf. l. c. Taf. VII, Fig. 43 und fg.). Auch sah ich die Strahlensysteme nicht so frühe auftreten, wie bei Pterotrachaea, sondern konnte dieselben erst dann beobachten, wenn von der Kernmembran schon keine Spur mehr vorhanden war. Ob die Strahlensysteme aus dem Eiplasma entstehen, oder wie FoL bei Pterotrachaea annimmt, theilweise aus dem intranucleären Plasmanetz hervorgehen, konnte ich bei dem untersuchten Objekte nicht entscheiden, möchte jedoch der Färbung nach den ersteren Fall für wahrscheinlich halten. Zu bemerken wäre hier noch, dass nach Wolfson (35) in den Eiern von Lymnaeus die Strahlensysteme sich sehr intensiv färben sollen, was mit den anderen darüber gemachten Beobachtungen in Widerspruch steht.

Sehr wichtig ist, dass bei Neritina die Theilstücke des Nucleolus unmittelbar in die Kernplattenelemente übergehen und dass sich dies leicht und sicher konstatiren lässt. Ähnliches scheint sich nach den Beobachtungen von FoL auch bei Asterias und Pterotrachaea zu finden; doch sind diese Beobachtungen nicht ganz sicher. Merkwürdig ist, dass sich bei dem ersteren Objekt nach vollständiger Ausbildung des ersten Richtungsamphiasters noch Bruchstücke des Nucleolus in der Umgebung der Spindel finden sollen (33, Taf. II, Fig. 5). Für Nephelis giebt HERTWIG (24) an, dass der Nucleolus in die Bildung der Kernplatte eingeht, und unter pflanzlichen Objekten ist dasselbe für Spirogyra beobachtet (40, p. 324). Mit der Ansicht STRASBURGER's, dass die ganze tingirbare Substanz des Kernes in die Kernplatte eingehe (40, p. 330), stehen die an den Eiern von Neritina gemachten Beobachtungen in so fern in Widerspruch, als hier nur der Nucleolus, d. h. dessen Theilprodukte, die Kernplatte bilden. Außer diesem finden sich aber im unveränderten Kern noch andere tingirbare Bestandtheile, das Plasmanetz und die Kernmembran, die sich allerdings etwas schwächer färben, als der Keimfleck. Wir konnten in der Umgebung des Nucleolus nach dem Verschwinden der Kernmembran noch eine sich stärker färbende Plasmapartie erkennen, die meiner Ansicht nach aus dem Plasmanetz und der Kernmembran entstanden ist. Es ist dabei jedoch nicht nöthig, eine vollständige Vermischung des Kernplasmas mit dem des Eies anzunehmen, so dass sich in so fern diese Befunde mit STRASBURGER'S Ansichten vereinigen lassen.

BOBRETZENY (23, p. 400) leitet die ganze Spindelfigur bei Nassa aus dem Eiplasma ab, indem er die Kernplatte aus zwei zusammenrückenden Theilplatten entstehen lässt, eine Ansicht, die nach den anderen Untersuchungen unwahrscheinlich erscheint.

Über die Entstehung der Spindelfasern konnte ich nicht ganz ins Klare kommen. Ich glaube, dass man dieselben vielleicht, wie im vorigen Abschnitt erwähnt wurde, von dem in der Umgebung der Kernplatte sich findenden Kernplasma ableiten darf. Denn, dass sie ganz gleichwerthig mit den Strahlen der Strahlensysteme sind, möchte ich desshalb nicht annehmen, weil sie immer etwas dicker und homogener aussehen als diese. Überhaupt wird man die Strahlen der Systeme nicht als körperliche Fasern auffassen dürfen, sondern nur als den Ausdruck einer im Protoplasma vor sich gehenden Diffusionserscheinung. Diese Ansicht wird bedeutend unterstützt durch die Beobachtung Bürschlufs, dass bei Amöba terricola das Plasma in der Umgebung der kontraktilen Vacuole eine radiäre Struktur zeigt, ferner durch die Thatsache, dass auch in den secernirenden Nierenzellen eine solche streifige Differenzirung sich findet.

Ein sogenannter Centralhof in den Strahlensystemen wurde bei den Eiern von Neritina nicht beobachtet, eben so wenig ein centrales Körnchen, wie es Fol bei Pterotrachaea und HERTWIG bei Nephelis beschrieben hat.

Nach den Untersuchungen Bürschli's kann es für die Infusorien keinem Zweifel unterliegen, dass die ganze Kernfigur innerhalb der Membran des primären Nucleus entsteht und dass die ausgebildete Spindel noch vollständig von dieser Membran umschlossen wird. Hier kann also von einem Eindringen des äußeren Plasma zur Bildung der Spindelfasern keine Rede sein. Es wäre sehr interessant, diese Objekte hinsichtlich der Tinktionsfähigkeit der Spindelfasern zu untersuchen. Aus den Ergebnissen ließen sich jedenfalls entscheidende Schlüsse über die Herkunft der Spindelfasern, auch bei anderen Objekten, ziehen. Auch in manchen anderen Fällen scheint die Kernspindel ein fest zusammenhängendes Gebilde zu sein, wie bei den Eiern von Cucullanus elegans. Auf etwas Ähnliches lassen vielleicht auch die von mir beschriebenen, im Übrigen sehr räthselhaften, pathologischen Zustände der Richtungsspindel bei den Eiern von Neritina schließen.

Die »vollkommene Klarheit«, zu welcher Wolfson (35) über die morphologischen Vorgänge der Karyolyse bei den Eiern von Lymnaeus gekommen sein will, scheint doch noch einige dunkle Punkte aufzuweisen. Wo bleibt denn die Klarheit, wenn der Autor sagt: »Die einander zugerichteten Strahlen des Amphiasters fließen zusammen und bilden somit den sogenannten »Spindelkern« der deutschen Autoren, der also keines wegs als metamorphosirter Zellkern zu betrachten ist «, und kurz darauf den Satz aufstellt : »Der ganze Amphiaster ist ein nucleo-, nicht aber protoplasmatisches Gebilde.«? Ferner bezweifelt er für sein Objekt die Existenz der Kernplatte, die sich aber bei genauerer Untersuchung auch wird auffinden lassen. Auch die Vorstellung, die er über die Entstehung der Strahlensysteme hat, ist neu. Er betrachte dieselben nicht als radiäre Anordnung des Protoplasmas, sondern als wirkliche in das Eiplasma eindringende pseudopodienartige Fortsätze, welche von zwei an entgegengesetzten Punkten der Kernmembran auftretenden Körperchen ausstrahlen sollen.

Die Theilung der Kernplatte und das Austreten des ersten Richtungsbläschens zeigt bei den Eiern der Neritina im Großen und Ganzen keine bemerkenswerthen Unterschiede von den für andere Objekte beschriebenen Vorgängen. Wir sahen im vorigen Abschnitte, dass im Zusammenhang mit dem Austritt des ersten Richtungsbläschens eine Streckung des Eies in der den animalen und vegetativen Pol verbindenden Achse eintritt. Ähnliche noch eigenthümlichere Gestaltsveränderungen des Eies während des Austretens der Richtungsbläschen sind von FoL (33) bei Pterotrachaea und von LACAZE-DUTHIERS (7) bei Dentalium beobachtet worden.

Wir wir sahen, tritt bei den Eiern der Neritina nach der Abschnürung des ersten Richtungsbläschens ziemlich regelmäßig eine Theilung desselben ein, indem sich eine wirkliche Kernspindel bildet. Dieser Fall steht nicht vereinzelt da. FoL hat eine Theilung der Richtungsbläschen bei den Pteropoden beobachtet (45, p. 407), giebt jedoch später (33, p. 67) an, dass die Theilung kein regelmäßiges Phänomen sei. HERTWIG hat eine Theilung der Richtungsbläschen bei den Eiern von Nausithoë beobachtet (27).

Die Entwicklungserscheinungen an den Eiern der Neritina lehren uns also, dass auch unbefruchtete Gastropodeneier im Stande sind Richtungsbläschen auszustoßen, d. h. den Anfang zu einer normalen Entwicklung zu machen. Im Hinblick auf den von LACAZE-DUTHIERS bei den unbefruchteten Eiern von Dentalium beobachteten Austritt der Richtungsbläschen sprach FoL die Vermuthung aus (33, p. 39), dass unbefruchtete Gastropodeneier, falls man solche erhalten könnte, wohl sich eben so verhalten würden. Diese Vermuthung wurde bald, nachdem sie ausgesprochen war, bestätigt, indem Bürschli an den unbefruchteten Eiern der Neritina Richtungskörper beobachtete (30).

In den meisten Fällen ist der Austritt der Richtungsbläschen von der Gegenwart eines Spermatozoons im Dotter unabhängig, wie die eben erwähnten Fälle, ferner die an den Eiern der Seesterne und Seeigel angestellten Beobachtungen zeigen. Eben so verhalten sich auch nach der kürzlich erschienenen Mittheilung HOFFMANN's (43) die Eier einiger Teleostier. Auf der anderen Seite dagegen stehen diejenigen Fälle, wo der Austritt der Richtungsbläschen erst dann erfolgt, wenn ein Spermatozoon mit dem Ei verschmolzen ist, wie bei den Nematoden (24). Bei den Seesternen und Seeigeln verläuft die Ausstoßung der Richtungsbläschen am unbefruchteten Ei in großer Regelmäßigkeit und ziemlich rasch, für Dentalium dagegen giebt LACAZE-DUTHIERS an, dass bei den unbefruchteten Eiern die Ausstoßung unregelmäßig erfolge. Und bei Neritina lässt sich daraus, dass die Ausstoßung der Richtungskörper einen ganzen Tag in Anspruch nimmt, wohl schließen, dass der Vorgang, wenigstens was die Zeit anlangt, von der Gegenwart des Spermatozoons abhängig ist. Ganz damit in Übereinstimmung sind die von HOFFMANN an den Teleostiereiern gemachten Beobachtungen. Denn hier hat das Fehlen des Spermakernes auch große Unregelmäßigkeiten beim Austritt der Richtungsbläschen zur Folge; bei manchen der unbefruchteten Eier blieb das Keimbläschen unverändert, andere gingen zu Grunde, nachdem sie einen Richtungsamphiaster ausgebildet hatten, wieder bei anderen traten die Richtungsbläschen eben so, wie beim befruchteten Ei, aus. Bei diesen letzteren konnte Hoffmann keinen Kern mehr nach dem Austritt der Richtungsbläschen auffinden; man könnte daraus wohl auf ein ähnliches Verhalten schließen, wie bei denjenigen Eiern der Neritina, bei welchen die im Ei zurückgebliebene Kernplattenhälfte zu einem aus Kernsubstanz bestehenden Körperchen verschmilzt, welches ja ohne Färbung kaum wahrzunehmen ist.

Der Vergleich der unbefruchteten Teleostiereier mit denen der Neritina ist noch in so fern von Interesse, als sich dort die Abwesenheit des Spermatozoons schon sehr bald durch die Unregelmäßigkeit in der Karyolyse und dem Austritt der Richtungskörper bemerkbar macht, hier dagegen die ersten Erscheinungen ganz regelmäßig verlaufen, und die Unregelmäßigkeiten auf die Bildung des weiblichen Pronucleus beschränkt bleiben. Bei beiden Objekten sehen wir, dass oft ein Anlauf gemacht wird, um ein weiteres Stadium der normalen Ausbildung zu erreichen, und dass dann plötzlich ein unregelmäßiger Verlauf der Weiterentwicklung eintritt.

Wenn wir mit diesen Beobachtungen diejenigen Fälle vergleichen, wo, wie bei den Nematoden, die Richtungskörper erst nach der Befruchtung austreten, so kommen wir nothwendig zu dem Schlusse, dass man, allgemein gültig, den Austritt der Richtungsbläschen nur dann als Reifeerscheinung bezeichnen darf, wenn man unter einem reifen Ei nicht, wie bisher allgemein üblich, das zur Aufnahme eines Spermatozoons fähige, sondern das mit dem weiblichen Pronucleus versehene Ei versteht. Denn hält man an der ersten Definition fest, so ist bei den Nematoden der Austritt der Richtungsbläschen keine Reifeerscheinung, sondern die erste direkte Folge der Befruchtung.

II. Theil.

Furchung und Keimblätterbildung.

A. Eigene Beobachtungen.

Nachdem wir im vorigen Theil die ersten Entwicklungsvorgänge der unbefruchteten Eier, die Ausstoßung der Richtungsbläschen und die Theilung der Eier betrachtet haben, wollen wir nun die Weiterentwicklung des befruchteten, dem Embryo den Ursprung gebenden, Eies näher untersuchen. Während die Untersuchung bisher wesentlich dadurch erleichtert wurde, dass jeder Cocon eine große Anzahl von unbefruchteten Eiern auf ungefähr der gleichen Entwicklungsstufe enthielt, liegt jetzt eine Schwierigkeit darin, dass sich in jedem derselben nur e in entwicklungsfähiges Ei oder ein Embryo findet. Es ist zwar leicht, sobald das Ei sich erst auf dem Stadium der Zweitheilung befindet, dasselbe mit der Lupe aus den anderen herauszufinden, jedoch ist es eine sehr mühsame und zeitraubende Arbeit ein bestimmtes Stadium zu suchen, weil man dabei wegen der Undurchsichtigkeit der Cocons ganz auf den Zufall angewiesen ist, und man muss oft eine recht ansehnliche Zahl von Eikapseln öffnen, bis sich endlich das gewünschte Stadium findet.

Dadurch, dass ich, wie schon Eingangs erwähnt, die Eier in der Eiweißlösung sich weiter entwickeln ließ, gelang es leicht die Herkunft der Zellen des Ektoderms und Mesoderms festzustellen. Es wurde nicht nur direkt die Abschnürung am frischen Objekt beobachtet, sondern die hier gemachten Beobachtungen auch durch die Untersuchung gefärbter

152

Präparate, welche die entsprechenden Kernspindeln zeigten, sichergestellt. Weniger glücklich war ich in dieser Beziehung mit den Entodermzellen, jedoch konnte der Ursprung derselben, wie sich zeigen wird, aus anderen Verhältnissen mit ziemlicher Sicherheit erschlossen werden.

Im Zusammenhang beobachtet wurde die Furchung und Keimblätterbildung der Neritina bis jetzt noch nicht. CLAPARÈDE hat die Furchung ganz übersehen und glaubte desshalb dieselbe verlaufe sehr rasch und führe zu einem Morulastadium. Was er für die äußere Zellschicht dieses Stadiums hielt, ist die schon beschriebene verdichtete peripherische Plasmaschicht der Eier, welche man leicht beim Zerdrücken derselben erhält. CLAPARÈDE vermuthet übrigens richtig (9, p. 199), dass der Furchungsprocess von Neritina sich ähnlich verhalten möchte, wie der von Vogt für Actaeon beschriebene (1).

Dagegen bildet RAY LANKESTER (46) einige Furchungsstadien ab, von denen Fig. 44 und 45, Taf. IX, den von mir in Fig. 44 und 43 dargestellten entsprechen. Seine Fig. 46 kann ich nicht für ganz richtig halten, denn es müsste ein Stadium, welches erst so wenige Zellen aufweist, viel regelmäßiger sein, wie der Vergleich mit meinen Figuren ergiebt. Figur 47 zeigt uns den Beginn der Umwachsung und entspricht ungefähr meiner Fig. 62. Ferner giebt Bürschli (30) Abbildungen von zwei Furchungsstadien, von denen das erste, Taf. XVII, Fig. 3, *a* und *b*, meiner Fig. 48 und 49 entspricht; seine Fig. 4, *a* und *b* dürfte wohl mit meiner Fig. 56 identisch sein.

Wir dürfen wohl annehmen, dass das Ausstoßen der Richtungsbläschen bei dem befruchteten Ei in derselben Weise stattfindet, wie bei den unbefruchteten; die Richtungsbläschen finden sich meist in Dreizahl noch bei ziemlich weit fortgeschrittenen Furchungsstadien fest am animalen Pole anhaftend und lassen bei der Färbung auch leicht ein oder mehrere Kernchen erkennen, wie bei den unbefruchteten Eiern. Nach Ausstoßung der Richtungsbläschen wird wohl der weibliche Pronucleus mit dem Spermakern zur Bildung des Furchungskernes verschmelzen, wie dieser Vorgang schon öfter beschrieben wurde. Beobachtungen hierüber wurden keine gemacht, da es ein Ding der Unmöglichkeit ist, vor Beginn der Furchung das entwicklungsfähige Ei, das sich äußerlich von den anderen nicht unterscheidet, herauszufinden.

Ein auf dem Stadium der Zweitheilung befindliches Ei sehen wir in Fig. 38 abgebildet. Die beiden Furchungskugeln A und A' zeigen im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wie das ungefurchte Ei nach der Ausstoßung der Richtungsbläschen. Das eigentliche, nur kleine Protolecithtröpfchen enthaltende, Protoplasma liegt an der dem animalen Pol zugekehrten Seite und enthält einen ziemlich großen Kern mit Plasmanetz ohne deutlichen Nucleolus. Die Richtungsbläschen finden sich in der beide Zellen trennenden Furche angeheftet.

Fig. 39 zeigt ein Ei, welches sich in Vorbereitung zur Viertheilung befindet. Die Kerne der Furchungskugeln zweiter Generation haben die Spindelform angenommen, und in der Spindel von A sind die Elemente der Kernplatte schon viel weiter aus einander gerückt, als in A'. Dies erklärt uns sofort die folgende Fig. 40, wo die Furchungskugel Aschon in zwei Zellen a und b der dritten Generation zerfallen ist, während c und d noch nicht getrennt sind, sondern erst eine leichte, die bald eintretende Theilung andeutende Furche erkennen lassen. Ich möchte gerade diese Zeitdifferenz in der Theilung der Zellen A und A' hervorheben, weil HALLEZ, der ein ähnliches Stadium von Leptoplana tremellaris



abbildet (32, Taf. IX, Fig. 16), dasselbe für anormal hält. Bei Neritina habe ich solche Stadien öfter beobachtet, und auch das Folgende wird ergeben, dass jedenfalls keine Rede davon sein kann, dass diese successive Theilung der Zellen zweiter Generation abnorm sei. Da diese ungleichzeitige Theilung bei den Gastropoden und auch sonst (z. B. bei Nephelis vulgaris, cf. 24, Taf. II, Fig. 2*a*) ziemlich verbreitet ist, so wird man wohl

annehmen dürfen, dass auch bei Leptoplana dieser Fall der regelmäßige sein wird.

Diese ungleichzeitige Theilung der beiden Zellen A und A' erklärt uns auch die Verschiebung der Furchungskugeln dritter Generation abcdgegen einander, welche sich in Fig. 40 schon deutlich ausspricht und in Fig. 44 ganz vollendet ist. Nehmen wir zuerst an, die Theilung erfolge genau gleichzeitig, so müssten die vier Zellen dritter Generation, wenn sie sich gegenseitig anziehen und abplatten, in einer Geraden zusammentreffen. Wenn dagegen die Zelle A sich schon in a und b getheilt hat, so lange c und d noch zusammenhängen und eine einzige Masse bilden, wie es die obenstehende Figur zeigt, so werden sich aund b gegen cd abplatten.

Vollzieht sich nun auch hier die Theilung, so wird die Theilzelle in der Richtung des geringsten Widerstandes, also in der Richtung des Pfeiles *I* ausweichen. Der Widerstand in der Richtung des Pfeiles *II* ist zwar auch nicht größer, aber ein Ausweichen in dieser Richtung ist nicht möglich, weil ein solches der Richtung nach immer mit der Achse

154

der Kernspindel zusammenfallen muss. Ein weiteres Moment dürfte vielleicht in dem Umstand zu suchen sein, dass a und c an Masse b und d etwas überwiegen und so sich stärker anziehen, wobei b und d seitlich herausgedrängt werden.

Jetzt schon lässt sich leicht, wie die weitere Entwicklung zeigen wird, die Berührungsfläche der Zellen a und c als Transversalebene, die darauf senkrechte a und c halbirende Ebene als Sagittalebene des zukünftigen Embryo erkennen.

Bei der Furchung der Neritina kann man auch leicht die schon anderwärts beobachtete Thatsache konstatiren, dass nach jeder Theilung die Theilkugeln sich so abrunden, dass sie sich nur noch in einem Punkte zu berühren scheinen und dass dann erst die bleibende gegenseitige Abplattung eintritt. Die vier Furchungskugeln a b c d dritter Generation zeigen denselben Bau wie die der zweiten. Das feinkörnige Protoplasma nimmt den animalen Pol ein und enthält den Kern.

Dass die eben betrachtete Zeitdifferenz in der Theilung der Zellen A und A' nicht etwas Zufälliges und Anormales, sondern im Gegentheil ein regelmäßiger und auch später sich noch deutlich manifestirender Vorgang ist, werden wir jetzt, wenn wir die Entstehung der Zellen der vierten und fünften Generation verfolgen, aufs deutlichste erkennen.

Wenn man ein viergetheiltes Ei in der Eiweißlösung eine Zeit lang beobachtet, so wird es meist gelingen, Folgendes wahrzunehmen: An Stelle der vier hellen Flecke, welche im unpräparirten Zustand die Lage der Kerne anzeigen, erscheinen zarte Fasern, die Spindelfasern. Bald sehen wir (Fig. 42), wie von den Zellen a und b je eine bedeutend kleinere Zelle a_1 und b_1 in Gestalt eines kleinen Höckers hervorsprosst. Die beiden Zellen a_1 und b_1 sind oft schon beinahe ganz abgeschnürt, bis auch von c und d zwei Zellen c_1 und d_1 (Fig. 43) entstehen. Während der Abschnürung machen die Zellen $a_1 b_1 c_1 d_1$ eine Verschiebung, oder richtiger gesagt, eine Drehung im Sinne des Uhrzeigers (vom animalen Pol aus betrachtet) durch, so dass sie nicht direkt über die Zellen ab c d, von denen sie abstammen, zu liegen kommen, sondern dass a_1 in die Furche zwischen a und d, b_1 in die zwischen b und a u. s. w. rückt.

Dadurch, dass sich hier von den Zellen a und b zuerst wieder neue Zellen $a_1 b_1$ abschnüren, ist ein neuer Beweis geliefert, dass die ungleichzeitige Theilung der Zellen A und A' ein regelmäßiger Vorgang war. Die neue Theilung tritt an den Zellen a und b desshalb zuerst auf, weil sie älter sind, als c und d.

Die vier so entstandenen Zellen der vierten Generation¹ sind ver-

¹ Es bedarf wohl kaum einer Rechtfertigung, dass die Zellen $a_1 b_1 c_1 d_1$ zusammen von der vierten Generation genannt werden, obgleich sie eigentlich nicht ganz

schieden von denjenigen, die ihnen den Ursprung gaben. Sie enthalten nur feinkörniges Protoplasma und kleine Protolecithtröpfchen und dokumentiren sich dadurch als die ersten Ektodermzellen.

Jetzt tritt eine Pause ein, in welcher sich die Zellen abcd wieder zu einer neuen Theilung vorbereiten. Diese zweite Theilung verläuft gerade so, wie die eben geschilderte.

Wieder sind es die Zellen a und b, welche als die älteren zuerst in die Theilung eingehen, dann folgen gleichzeitig c und d. Dieses Mal erfolgt jedoch die Verschiebung in der Uhrzeigerbewegung entgegengesetztem Sinne. In Folge davon lagert sich a_2 zwischen a und b u. s. w. (Fig. 44). Auch diese vier Zellen der fünften Generation enthalten nur feinkörniges Protoplasma. Bald nach ihrer Entstehung bemerkt man in den Zellen a_2 und c_2 eine Anhäufung von kleinen stark lichtbrechenden Körnchen (cf. Fig. 44), besonders gegen das äußere Ende zu. Diese Körnchen sind keine Protolecithtropfen, denn sie werden durch die Behandlung mit Alkohol nicht entfernt, sondern bleiben selbst nach dem Einschluss in Dammarlack noch durch ihre starke Lichtbrechung deutlich erkenntlich. Schon diese Eigenschaft ergab eine Ähnlichkeit mit den später in den Velarzellen sich findenden Körnchen, und, wenn wir dieselben im Verlaufe der Furchung im Auge behalten, werden wir sehen, dass sie wirklich in Velarzellen übergehen.

Auf der dem animalen Pol zugekehrten Seite der großen Zellen abcd hat sich, wie Fig. 44 zeigt, noch eine Portion feinkörniges Protoplasma mit dem großen Kern in der Mitte erhalten.

Die nächste Theilung nimmt ihren Ausgang nicht von den Zellen der dritten Generation, sondern, wie Fig. 45 zeigt, von den zuerst entstandenen Ektodermzellen $a_1 b_1 c_1 d_1$. Auch hier ist das verschiedene Alter noch einigermaßen von Einfluss, indem bei a_1 die Abschnürung schon vollendet ist, während die anderen Zellen noch die Kernspindeln zeigen. So entstehen vier Zellen der sechsten Generation $a'_1 b'_1 c'_1 d'_1$; diese sind so klein, dass man sie sehr leicht am frischen Objekt übersieht; ich wurde auch erst an gefärbten Präparaten auf dieselben aufmerksam.

Das nächste Stadium, Fig. 46, zeigt uns sowohl die großen Zellen a b c d, als auch die Zellen der fünften Generation $a_2 b_2 c_2 d_2$ in Theilung begriffen; und zwar ist die Ausbildung der Kernspindeln in den Zellen b und d, a_2 und c_2 am weitesten fortgeschritten. Die in b sich findende

gleichzeitig sich abschnürten. Ihrer Entstehung und Lage nach sind sie vollständig homolog; auch ist die Zeit, welche zwischen der Entstehung der beiden letzten c_1 und d_1 und der von a_2 und b_2 liegt, viel größer als die zwischen der Entstehung von a_1 und b_1 einerseits und $c_1 d_1$ andererseits liegende.

Spindel ist, wie die Profilansicht (Fig. 47) zeigt, nach vorn und aufwärts gerichtet, die von d dagegen nach hinten und aufwärts. Die Abschnürung muss also im Sinne des Uhrzeigers erfolgen. Wenn also bei diesen beiden Zellen kaum ein Zweifel über die Abschnürungsrichtung walten kann, so verhält sich dies bei den Zellen a_2 und c_2 anders. Es ist mir nicht gelungen durch direkte Beobachtung des Vorganges selbst die Richtung der Verschiebung festzustellen, denn das wichtige Stadium kam mir nur einmal zu Gesicht. Doch lässt sich aus der Vergleichung mit den folgenden Stadien wohl behaupten, dass die Zellen a_2 und c_2 je eine Zelle a'_2 und c'_2 in der Uhrzeigerbewegung entgegengesetztem Sinne abgeben. Denn in den Zellen a_2 und c_2 bemerken wir wieder die schon vorhin erwähnten hellen Körnchen; bei dem folgenden, in Fig. 48 dargestellten, Stadium sehen wir alle diese Körnchen in den Zellen a'_2 und c'2 wieder; diese müssen sich also in der erwähnten Richtung abgeschnürt haben. Dabei verdrängen sie die Zellen b_3 und d_3 etwas und überlagern sie ein wenig.

Von diesem Stadium an können wir nicht mehr die bisherige Regelmäßigkeit in der Zahl der abgeschnürten Zellen und der Drehungsrichtung der neu entstehenden beobachten, was eben seinen Grund darin haben mag, dass von jetzt ab oft Zellen verschiedener Generationen zu gleicher Zeit in Theilung eingehen.

Das in Fig. 48 vom animalen Pol aus gesehene Stadium zeigt uns Fig. 49 im Profil von hinten. Die großen Zellen a b c d sind heller geworden, als sie vorher waren und das feinkörnige Protoplasma ist zum größten Theil von ihrer Oberfläche verschwunden. Wir bemerken ferner, dass in den Zellen b und d die Kerne auf einer Wanderung gegen den animalen Pol begriffen sind. In ihrer Umgebung findet sich noch eine kleine Menge feinkörnigen Protoplasmas. Das Gleiche gilt auch für den Kern der Zelle a, welcher in der Figur nicht sichtbar ist. In der Zelle c dagegen bleibt der Kern an der dem animalen Pole zugewandten Seite liegen.

Das etwas ältere (Fig. 50) dargestellte Stadium zeigt uns wieder vier Zellen mehr als das vorhergehende, nämlich $a''_2 b''_2 c''_2 d''_2$, welche von $a'_2 b'_2 c'_2 d'_2$ sich abgeschnürt haben. Dabei hat wieder eine kleine Verschiebung stattgefunden, so dass z. B. a''_2 in die zwischen a'_2 und d_3 sich findende Vertiefung zu liegen kommt u. s. w.

Das nächste Stadium (Fig. 54) zeigt uns noch weitere vier Zellen, $vz vz_1 b'''_2 d'''_2$, welche ebenfalls von a'_2 u. s. w. entstanden sind und sich ähnlich gelagert haben wie die Zellen der letzten Generation. In die Zellen vz und vz_1 sind die schon mehrfach erwähnten hellen Körnchen alle übergegangen. Außerdem bemerken wir in dieser Figur noch vier Zellen, $a'_{3}b'_{3}c'_{3}d'_{3}$, welche wahrscheinlich von den hinter ihnen liegenden Zellen, $a_{3}b_{3}c_{3}d_{3}$, entstanden sind. Betrachten wir dieses Stadium im Profil von hinten (Fig. 52)¹, so sehen wir, dass sich dicht unter der Ektodermscheibe zwischen den Zellen abcd eine neue ziemlich große Zelle (M) eingefunden hat; diese stammt von der Zelle c ab, wie die Beobachtung der entsprechenden Kernspindel in c sicher bewies. Diese Zelle bildet, wie das Weitere ergeben wird, die erste Anlage des Mesoderms.

Eine weitere Zellvermehrung der Ektodermscheibe findet nun statt, indem sich die Zellen $a''_2 b''_2 c''_2 d''_2$ nochmals theilen (Fig. 53). Betrachten wir dieses Stadium im Profil von hinten (Fig. 54), so finden wir, am vegetativen Pol gelegen, zwei neue Zellen, en_b und en_d , welche der Lage der Kerne nach zu schließen, von b und d entstanden sind. Zwei weitere Zellen, b^{IV_2} und c^{IV_2} , haben sich von b_2 und c_2 abgelöst. An der Vorderseite finden sich die entsprechenden Zellen a^{IV_2} und d^{IV_2} .

Inzwischen hat sich auch die Zelle M (Fig. 52) in zwei neue Zellen, m_1 und m_2 (Fig. 54), getheilt. Von diesen beiden Zellen wird jede einem Mesodermstreifen den Ursprung geben, so dass von diesem Stadium an die Mesodermanlage bilateral symmetrisch ist.

Die Herkunft der Zelle en_x , welche zwischen c und d liegend, oben die Zelle c^{IV_2} , unten en_d berührt, festzustellen, ist mir nicht gelungen. Sie scheint später zur Bildung des Entoderms verwandt zu werden.

Das eben besprochene Stadium vom vegetativen Pol aus betrachtet stellt Fig. 55 dar.

Von jetzt ab schlägt die Zellvermehrung in der Ektodermscheibe einen etwas rascheren Gang ein, bleibt jedoch immer noch regelmäßig, wie Fig. 56 zeigt. Besonders bemerkenswerth erscheint bei diesem Stadium das Auftreten einer vierten Zelle in der aus drei Zellen bestehenden Reihe, die in der Mitte der hinteren Hälfte der Ektodermscheibe verläuft, während in den drei anderen entsprechenden Zellreihen die Dreizahl erhalten bleibt. Das Auftreten dieser Zelle ist ein ganz konstantes und wurde an fünf Präparaten beobachtet. Man kann wohl sagen, dass in der Ektodermanlage an und für sich erst durch das Auftreten dieser Zelle vorn und hinten unterscheidbar wird, während vorher nur die Richtung der Sagittalachse durch das Vorhandensein der Körnchenzellen vz und vz_1 in den seitlichen Reihen erkennbar war.

Die Körnchenzellen haben sich mit den zunächst auf sie folgenden

¹ Von jetzt ab lässt sich leicht entscheiden, was vorn und hinten ist, denn in der Zelle a, welche dem späteren Vordertheil des Embryo entspricht, liegt der Kern ganz an der Seite des vegetativen Poles, während er in c, welche Zelle das spätere Hinterende einnimmt, an der dem animalen Pol zugekehrten Seite liegt.

Zellen ziemlich weit über die allgemeine Oberfläche der Ektodermscheibe erhoben, wie dies die Profilansichten Fig. 54, 57 und 58 zeigen.

Von diesem Stadium an sind die Richtungsbläschen gewöhnlich nicht mehr vorhanden.

Die Profilansichten Fig. 57 und 58 zeigen, dass zwischen den großen Zellen a b c d außer m_1 und m_2 noch zwei Zellen, en_a und en_a' , liegen. Ihre Entstehung selbst konnte ich nicht beobachten, doch schließe ich daraus, dass ich bei einem Präparat in der Zelle a, deren Kern, wie wir sahen, dem vegetativen Pol genähert ist, eine Spindel auffand, dass sie wohl in der gleichen Weise entstanden sein mögen, wie m_1 und m_2 , indem sich von a zuerst eine Zelle abschnürte, welche sich dann theilte. Hier möchte ich noch erwähnen, dass ich bei zwei oder drei Präparaten in den Zellen en_b , en_d und en_x je zwei Kerne deutlich beobachtet habe, wie es auch in Fig. 58 dargestellt ist. Ähnliches hat RABL bei Furchungskugeln von Unio tumidus und FLEMMING bei Anodonta beobachtet. Ich wollte diesen Fall nur erwähnen, ohne irgend eine Erklärung dafür zu suchen.

Nachdem die Furchung so weit fortgeschritten ist, haben wir schon deutlich die Anlagen aller drei Keimblätter vor uns. Die kleinen, nur aus feinkörnigem Protoplasma bestehenden Ektodermzellen bilden eine den animalen Pol einnehmende Kappe oder Scheibe; die Mesodermanlage wird durch die Zellen m_1 und m_2 vorgestellt, während die vier großen Zellen abcd zusammen mit en_a , en_a' , en_b , en_d und en_x das Entoderm repräsentiren.

Die nächsten Veränderungen treten nun in der Ektodermscheibe auf. Die Zellen fangen an sich enger an einander anzuschließen und damit im Zusammenhang gleichen sich auch die bisher ziemlich auffallenden Niveaudifferenzen zwischen denselben aus (Fig. 59 bis 64). Zugleich verschieben sich die Zellen $a_1 b_1 c_1 d_1$, ihre bisherige centrale Lage verlassend, etwas nach vorn und rücken in die Tiefe, so dass an dem Vorderrande der Ektodermscheibe eine ziemlich bedeutende Einsenkung entsteht (Fig. 59 bis 64 vt). Diese Einsenkung wird hinten von der Zelle d''_2 und seitlich von den Körnchenzellen vz und vz_1 und den beiden ihnen zunächst liegenden Zellen a^{x_2} und c^{x_2} begrenzt. Die Ektodermscheibe hat trotzdem, wie ein Blick auf Fig. 59 lehrt, noch ihre ganze Regelmäßigkeit bewahrt.

Noch interessanter sind die Veränderungen, welche wir jetzt an den Mesoderm- und Entodermzellen wahrnehmen können. Diese verlassen den Ort ihrer Entstehung und treten eine Wanderung gegen den animalen Pol an, ähnlich wie sie HALLEZ (32) für die Mesodermzellen der Leptoplana tremellaris beschrieben hat. Da die Mesodermzellen m_1 und m_2 zu oberst liegen, so erreichen sie natürlich auch zuerst ihren neuen Platz. Wir sehen sie bei den in Fig. 62, 63 und 65 dargestellten Entwicklungsstadien unter dem hinteren Rande der Ektodermscheibe zur rechten und linken Seite liegend, und zwar hat sich gerade von jeder der beiden Zellen eine kleinere Mesodermzelle nach vorn zu abgeschnürt.

Diese Verhältnisse sind ganz analog denjenigen, welche RABL für Planorbis und HATSCHEK für Teredo aufgefunden hat, worauf ich im nächsten Abschnitt näher einzugehen haben werde.

Die kleinen Entodermzellen wandern auch aufwärts und wir können in Fig. 63 und 64 die Zellen en_b , en_d und en_x noch leicht in ihrer gegenseitigen Lage erkennen, während die Zellen en_a und en_a' bereits oberhalb der großen Zellen liegen und sich durch Theilung vermehrt haben. Auch die unteren Zellen en_b und en_a fangen schon an sich zu theilen, noch ehe sie ihren definitiven Platz erreicht haben (Fig. 65). Durch dieses Aufwärtsrücken der Entodermzellen wird die Ektodermscheibe etwas in die Höhe gedrängt; in den so entstandenen Zwischenraum schieben sich die heraufgewanderten Zellen ein.

Während dieser Zeit haben die ursprünglichen Mesodermzellen m_1 und m_2 unter fortwährender Theilung jederseits einem Mesodermstreifen den Ursprung gegeben (Fig. 62 und 66).

Die kleinen Entodermzellen treten nun zusammen und bilden eine auf den großen Entodermzellen aufsitzende Kugelmütze, deren Hohlraum die Urdarmhöhle vorstellt (Fig. 66, 67 und fg. *ud*).

Auf dem in Fig. 62 und 63 dargestellten Entwicklungsstadium hat die oben erwähnte Einsenkung des Ektoderms das Maximum ihrer Ausbildung erreicht und beginnt nun sich allmählich wieder zu verflachen (Fig. 65) um später vollständig zu verschwinden. In Folge davon rücken die beiden Zellen vz und vz_1 mehr seitwärts und abwärts und senken sich in das allgemeine Niveau des Ektoderms ein.

Die durch die vorhin beschriebene Einsenkung hervorgerufene Verschiebung der vier ursprünglich im Centrum der Ektodermscheibe gelegenen Zellen $a_1 b_1 c_1 d_1$ ist theoretisch von großem Interesse; denn wie wir später sehen werden treten die Velarzellen zwischen den Zellen vzund vz_1 auf, und zwar zuerst auf der dorsalen Seite, um dann das Vorderende umfassend, sich ventral zu treffen. So hat es den Anschein als ob das Velum hier eine ganz andere Region des Embryonalkörpers umfasse, als z. B. bei Paludina, wo es in einem äquatorialen Kreis auftritt, so dass die Richtungsbläschen in der Mitte des Velarfeldes angeheftet sind (30, Taf. XV, Fig. 3 und fg.). In Wirklichkeit sind aber diese Verhältnisse bei Neritina und Paludina ganz homolog. Denn durch die Verschiebung der Zellen $a_1 b_1 c_1 d_1$, in deren Mitte die Richtungsbläschen angeheftet waren, kommt bei Neritina auch der animale Pol in das Velarfeld zu liegen, so dass in beiden Fällen das Velum homologe Theile der ursprünglichen Ektodermscheibe umfasst. Auf einige andere hierher zu ziehende Fälle soll im nächsten Abschnitt eingegangen werden.

Bei den in Fig. 65, 66 und 67 dargestellten Entwicklungsstadien hat die Ektodermanlage begonnen, sich weiter auszudehnen und die großen Entodermzellen zu umwachsen. Diese Umwachsung findet allein durch Vermehrung der schon vorhandenen Ektodermzellen statt und von den Zellen a, b, c, d werden keine neuen Ektodermzellen mehr abgegeben. Für die Zellen abd ist dies sofort einleuchtend, denn ihre Kerne, die bisher immer bei einer Zelltheilung zugegen waren, bleiben während der ganzen Umwachsung ruhig am vegetativen Pol liegen. Der Kern der Zelle c liegt dagegen noch dem animalen Pol zugewandt, jedoch habe ich denselben bei ungefähr zwanzig darauf hin untersuchten Embryonen niemals in Theilung getroffen, während man immer in einer ziemlich großen Anzahl von Ektodermzellen Kernspindeln beobachten kann.

Während dieser Ausdehnung der Ektodermschicht vermehren sich auch die Zellen der Mesodermstreifen, so dass wir auf einem optischen Querschnitt durch das in Fig. 66 dargestellte Stadium jederseits zwischen Ektoderm und Entoderm mehrere Mesodermzellen über einander liegend antreffen (Fig. 67 mr und ml).

Wenn nun das Ektoderm sich so weit ausgedehnt hat, dass es auf die Unterseite des Embryo gekommen ist, bleibt schließlich noch eine kleine Stelle frei, der Blastoporus. Der Lage nach findet sich derselbe ziemlich in der Mitte der ventralen Seite, genau an derjenigen Stelle, wo später die Mundeinstülpung auftritt (Fig. 69 *blp*; Fig. 74 *oe*). Bald treten auch hier die Zellen zusammen, so dass jetzt die Ektodermschicht ringsum vollständig geschlossen ist.

Am Vorder- und Hinterende des Embryo sind die Zellen des Ektoderms sehr flach, so dass es schwer ist die Grenzen zu erkennen und man ihre Ausdehnung nur ungefähr nach der Lage der Kerne beurtheilen kann (Fig. 70 und 74). Sonst sind sie im Allgemeinen niedrig cylindrisch und zwar an der ventralen Seite etwas weniger hoch als an der dorsalen.

Die Mesodermzellen haben sich jetzt stark vermehrt und zeigen schon zum Theil Übergänge zu der für sie später charakteristischen Spindelform (Fig. 70). Im optischen Querschnitt (Fig. 69) sieht man, dass sie vollständig an die Seiten gerückt sind und die kleinen Entodermzellen nicht mehr berühren.

Die Urdarmhöhle hat sich etwas verflacht, ist aber länger und breiter geworden (Fig. 69 und 74 ud).

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. XXXVI. Bd.

Schon während das Ektoderm anfing sich nach der ventralen Seite hin auszubreiten, sind die Zellen vz und vz_1 an die beiden Seiten gerückt, und in einer dieselben verbindenden Zellreihe werden dieselben lichtbrechenden Körnchen bemerkbar (Fig. 66), wodurch eine weitere Ausbreitung des Velums angedeutet wird. Dasselbe erscheint jedoch noch nicht kontinuirlich, sondern von den ursprünglichen Velarzellen vz und vz_1 aus gerechnet sind jederseits nur zwei oder drei Velarzellen sicher zu erkennen. Auch ventral ist das Velum noch nicht geschlossen. Gerade vor den Körnchenzellen, oder, wie wir sie auch nennen könnten, Urvelarzellen vz und vz_1 sehen wir in Fig. 70 je eine Zelle, die sich durch helleres Protoplasma auszeichnet und meist eine ziemlich große Vacuole enthält. Diese beiden Zellen haben eine merkwürdige Eigenschaft; sie sind nämlich in hohem Grade klebrig, so dass man bei allen Embryonen, die sich auf diesem und den nächstfolgenden Stadien befinden, immer jederseits einen ganzen Klumpen von zerfallenen unfruchtbaren Dottern anhängend findet. Es erschwert dies sehr die Präparation, da man, um gute Präparate zu erhalten, immer die Embryonen erst von diesen Anhängseln befreien muss. Über die Funktion dieser Zellen konnte ich mir kein bestimmtes Urtheil bilden. Sollte vielleicht ihre klebrige Beschaffenheit auf eine sekretorische Thätigkeit schließen lassen? Möglicherweise finden sich bei Buccinum und Purpura ähnliche Verhältnisse, da nach KOREN und DANIELLSEN (3 und 6) auch bei diesen beiden Prosobranchiern die Embryonen fest an den zur Nahrung dienenden Dottermassen anhängen.

Ganz ähnlich beschaffene Zellen treten später am hinteren unteren Rande des Fußes auf; jedoch habe ich nie bemerkt, dass sich an diese auch fremde Gegenstände anhängen. Auch ihre Funktion ist vor der Hand noch unverständlich, und es ist bis jetzt überhaupt noch bei keinem Gastropoden meines Wissens etwas Ähnliches beschrieben worden.

In dem zuletzt betrachteten Entwicklungsstadium hat der Embryo seine volle Ausbildung erreicht, und die nun folgende Larvenperiode ist vorzüglich durch die Anlage der wichtigsten Organsysteme charakterisirt. Der Anfang dieser Periode wird angedeutet durch die in Fig. 74 schon bemerkbare Einstülpung des Ösophagus (*oe*) und der Schalendrüse (*sd*).

B. Litteraturangaben und allgemeine Betrachtungen.

Es ist bei den marinen Prosobranchiern eine sehr verbreitete Erscheinung, dass die unbeschalten Eier in großer Menge zusammen in Gocons abgesetzt werden. Von den Süßwasserprosobranchiern schließt sich darin allein Neritina an die im Meere lebenden Formen an; jedoch weicht sie wieder in so fern ab, als sie ihre Cocons einzeln ablegt und nicht, wie ihre marinen Verwandten, zu größeren, auf verschiedene Weise gruppirten Massen vereinigt; LUND (11, p. 995), der eine Übersicht der Befestigungsweise und Gruppirung der Eikapseln bei den Meeresprosobranchiern giebt, hat den Fall, dass die Cocons einzeln abgelegt werden, überhaupt gar nicht erwähnt; daraus scheint hervorzugehen, dass er bei den marinen Formen nicht, oder doch selten vorkommt. Merkwürdigerweise sind auch bei der parasitischen Entoconcha mirabilis die Eier in der Zahl von je 45 bis 30 von einer gemeinsamen Hülle, die man wohl als Cocon bezeichnen kann, umschlossen, obgleich sie ihre ganze Entwicklung in dem das Ovarium umgebenden Schlauche durchmachen. Man darf wohl annehmen, dass die Coconbildung bei dieser Schnecke ein Überrest ist, welcher sich aus der Zeit erhalten hat, in der sich das Thier noch nicht an den Parasitismus adaptirt hatte. Hier wäre noch zu erwähnen, dass J. Müller Eikapseln gesehen hat, in denen sich nicht getrennte Eier, sondern eine diffuse Dottermasse befand, in der die Keimbläschen noch deutlich waren (4, Taf. V, Fig. 45). Der Autor lässt es ungewiss, ob der Zustand normal sei, oder nicht. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass derartige Bilder nur dadurch entstehen konnten, dass eben die Eier durch Druck, oder anderweitig verdorben waren.

Was nun die Furchung desjenigen Eies anlangt, welches sich in jedem Cocon allein zu einem Embryo entwickelt, so stimmt dieselbe im Allgemeinen mit den Verhältnissen überein, die bisher für die Gastropoden bekannt geworden sind. Ausgezeichnet ist die Furchung der Neritina besonders durch die außerordentlich große Regelmäßigkeit, die sich noch bei verhältnismäßig weit fortgeschrittenen Stadien geltend macht. Die Furchungsstadien unserer Schnecke zeigen die größte Ähnlichkeit mit den entsprechenden Stadien von Vermetus, Entoconcha und besonders Fusus. Es tritt bei den Eiern der Neritina auch zuerst eine Sonderung von Bildungs- und Nahrungsdotter ein, ein Vorgang, der sich bei den Gastropodeneiern ziemlich allgemein findet.

Danach beginnt die Furchung, durch welche das Ei zuerst in vier Furchungskugeln von, so weit erkennbar, übereinstimmendem Bau und nahezu gleicher Größe zerlegt wird. Diese lassen an der dem animalen Pol zugekehrten Seite die ersten Ektodermzellen entstehen, weiter schnürt sich von einer derselben eine große Zelle ab, die, sich bald theilend, den beiden Mesodermstreifen den Ursprung giebt. Von den drei anderen entstehen ebenfalls noch einige weitere Zellen, welche zur Bildung des eigentlichen Darmes verwandt werden, während die vier großen Zellen selbst, reichlich mit Protolecith beladen, ziemlich lange in ihrer

11 *

ursprünglichen Gestalt und Lagerung erhalten bleiben, um schließlich der Leber den Ursprung zu geben.

Wir müssen also die Furchung der Neritina eine holoblastische nennen, da ein eigentlicher Nahrungsdotter nicht vorhanden ist. Die holoblastische Furchung scheint im Allgemeinen für die Gastropoden charakteristisch zu sein, doch finden sich auch Formen, z. B. Nassa und Fusus nach BOBRETZKY und Purpura lapillus nach SELENKA (23 und 12), bei denen ein wirklicher Nahrungsdotter vorhanden und deren Furchung also meroblastisch ist. In gewisser Beziehung nähert sich die Furchung der Neritina jedoch an die meroblastische an und kann desshalb vielleicht als ein beide Furchungstypen verbindendes Zwischenglied aufgefasst werden. Die vier großen Zellen verhalten sich nämlich Anfangs genau so, wie bei Fusus die vier Nahrungsdotterzellen, indem sie lange im Inneren des Embryo unverändert liegen bleiben, um erst, wenn schon Velum, Schalendrüse und Ösophagus ziemlich weit fortgeschritten sind, sich in kleinere Zellen zu theilen und am Aufbau des Eingeweidesackes sich zu betheiligen. Für diese Auffassung lässt sich noch als weiterer Grund anführen, dass die Ektodermanlage die vier großen Zellen umwächst, worauf ich bei der Gastrulabildung noch näher einzugehen haben werde.

Was nun die Anlage der Keimblätter im Speciellen betrifft, so zeigt die Entstehung des Ektoderms bei Neritina mit derjenigen anderer Gastropoden große Übereinstimmung. Es schnüren sich von den vier großen Furchungskugeln nach einander drei Generationen von Ektodermzellen ab und zwar sind es, wie im vorigen Theil ausgeführt wurde, immer nur zwei Zellen, die genau gleichzeitig entstehen. Durch diese Beobachtung erhält einer der von WARNECK für die Gastropodenfurchung aufgestellten Sätze eine neue Bestätigung. Dieser Satz lautet : »Die Bildung der neuen Dotterkugeln aus den alten richtet sich nach dem Alter der Furchungskugeln.« Die Richtigkeit dieses Satzes bewährt sich in unserem Falle sogar noch bei der Entstehung der Zellen der siebenten Generation. Wenn sich also die von WARNECK aufgestellten Sätze für die Gastropodenfurchung richtig erweisen, so ist es doch nicht recht einzusehen, wie Wolfson (35) dieselben auch auf die Furchung der Lamellibranchiaten und Cephalopoden ausdehnen will. Auch Fol ist der Ansicht (20, p. 41), dass die ersten Furchungsvorgänge bei Gastropoden und Lamellibranchiaten übereinstimmten. Dagegen hat RABL (34) Einsprache erhoben und mit Recht, denn auch die jüngst durch Harschen (37) bekannt gewordene Furchung von Teredo spricht gegen eine solche Übereinstimmung.

Durch die neuesten Untersuchungen KOWALEWSKY's (36) hat sich

ergeben, dass bei Chiton die Furchung regelmäßig ist, also von dem Furchungstypus der Gastropoden abweicht. Da die inäquale Furchung mit den vier primitiven Furchungskugeln eine für die Gastropoden so konstante Erscheinung ist, so darf man wohl in dem abweichenden Verhalten von Chiton einen weiteren Grund sehen, der eine Trennung der Placophoren von den Gastropoden rechtfertigt. Diese Trennung wurde auch schon von GEGENBAUR (28) und von v. IHERING (26), jedoch in verschiedenem Sinne vorgenommen.

Der regelmäßige Wechsel der Richtung, in der sich die drei ersten Generationen der Ektodermzellen bei Neritina verschieben, findet sich nach FoL (45 und 20) auch bei Pteropoden und Heteropoden, speciell bei Cavolinia tridentata und Pterotrachaea mutica und coronata. Bei der Vergleichung ist jedoch zu beachten, dass FoL eine andere Bezeichnung der Drehungsrichtung anwendet, indem er die Furchungsstadien vom vegetativen Pol aus betrachtet. Bei Nassa entstehen nach BOBRETZKV (23) die ersten Ektodermzellen in etwas anderer Weise, ferner entstehen hier eben so wie bei Cavolinia (cf. 45, Taf. II, Fig. 43 bis 45) nicht nur drei Generationen von Ektodermzellen von den vier ersten Furchungskugeln, sondern diese fahren fort die Ektodermscheibe durch Abschnürung neuer Zellen zu vergrößern.

Bemerkenswerth dagegen ist, dass Neritina und mit ihr also auch die übrigen Gastropoden mit dem, was HALLEZ (32) bei der Furchung und Keimblätterbildung von Leptoplana tremellaris und Eurylepta auriculata gefunden hat, eine gewisse Übereinstimmung zeigen. Die Eier dieser Turbellarien furchen sich wie diejenigen typischer Gastropoden so, dass zuerst durch zwei auf einander senkrechte Ebenen, die sich in der den animalen und vegetativen Pol verbindenden Achse schneiden, vier unter einander gleiche Furchungskugeln entstehen. Die dritte Furchungsebene steht eben so, wie bei den Gastropoden, senkrecht auf den beiden ersten und die durch sie abgetrennten vier ersten Ektodermzellen sind eben so wie dort viel kleiner, als die ihnen den Ursprung gebenden, und machen auch eine Verschiebung derart durch, dass sie in die Zwischenräume der vier ursprünglichen Zellen zu liegen kommen. Ganz ähnlich scheinen diese Vorgänge bei den von HALLEZ untersuchten Rhabdocoelen des süßen Wassers zu sein. Und da bei diesen beiden Turbellarien sowohl, wie bei den Gastropoden die vier unteren großen Zellen der noch vereinigten Entoderm- und Mesodermanlage, die vier kleineren die ersten Ektodermzellen repräsentiren, so ist eine gewisse Ähnlichkeit in der Keimblätteranlage der Gastropoden und Turbellarien nicht zu verkennen.

Nach der kürzlich erschienenen Mittheilung von SELENKA (Die Keim-

blätter der Planarien. Sitzungsber. der phys. med. Soc. zu Erlangen) dürften die Beobachtungen HALLEZ' in einigen Punkten zu modificiren sein, besonders was die Entstehung des Mesodernis und Entoderms anlangt, doch ist dazu erst die von SELENKA angekündigte größere Arbeit abzuwarten.

Bei Neritina ist die Anlage des Mesoderms ohne Zweifel bilateral symmetrisch und bleibt dies verhältnismäßig lange. Bilaterie des Mesoderms findet sich nach RABL bei Unio und Planorbis, nach Bürschli bei Paludina und nach HATSCHEK bei Teredo. Bei Unio, Planorbis und Teredo, wo die Entstehung des Mesoderms mit aller Sicherheit nachgewiesen ist, stammt es eben so wie bei Neritina vom Entoderm ab. In allen diesen Fällen ist es zuerst eine einzige median liegende Zelle, welche, bald sich theilend, zwei bilateral liegenden Zellen den Ursprung giebt, aus denen dann im weiteren Verlaufe der Entwicklung unter fortgesetzter Theilung die beiden Mesodermstreifen hervorgehen.

Leider weisen die so genauen Untersuchungen FoL's sowohl bei den Pteropoden und Heteropoden, als auch bei den Pulmonaten, was die erste Anlage des Mesoderms betrifft, Lücken auf. Doch darf man wohl auch hier ähnliche Verhältnisse erwarten, denn die Ansicht RABL's, welcher die beiden großen am Hinterende gelegenen Zellen bei den Embryonen von Cymbulia und Pterotrachaea als Mesodermanlage deutet, hat viel für sich. Für die Pulmonaten nimmt FoL selbst die Möglichkeit an (38, p. 127), dass das Mesoderm seinen Ursprung von zwei symmetrisch gelegenen, durch ihre Größe auffallenden Zellen nehmen dürfte (cf. l. c. Taf. IX und X, Fig. 7 und Taf. XI und XII, Fig. 3).

BOBRETZKY (23) macht nur bei Nassa direkte Angaben über die Bildung des Mesoderms und leitet dasselbe eben so wie für Fusus vom Ektoderm ab. Die diesbezügliche Figur für Nassa (l. c. Taf. IX, Fig. 29) lässt aber auch eine andere Deutung zu. Die Zelle m unterscheidet sich durch Größe und Gestalt von den Ektodermzellen ganz bedeutend, und es wäre wohl möglich dieselbe von der darunter liegenden großen Furchungskugel abzuleiten, wodurch dann eine Übereinstimmung mit den anderen Gastropoden erzielt wäre.

Ganz ähnlich wie die Mesodermzellen bei Neritina sich von der hinteren der vier großen Furchungskugeln abschnürten, so entstehen auch von den drei anderen eine Anzahl kleinerer Zellen, welche dem eigentlichen Darm den Ursprung geben und mit den vier großen Zellen, welche, wie wir im nächsten Theil sehen werden, zur Bildung der Leber verbraucht werden, als Entodermanlage zusammenzufassen sind. Die kleinen Entodermzellen wandern zwischen den großen in die Höhe und umschließen dann mit diesen die Urdarmhöhle. Gleichzeitig mit der Wanderung dieser Zellen beginnt auch die Ektodermscheibe sich auszubreiten und die großen Zellen zu umwachsen. Zuletzt bleibt auf der Seite des vegetativen Poles noch eine kleine Stelle frei, der Blastoporus, welcher der Lage nach dem späteren Mund entspricht. Nach dem Schlusse des Blastoporus umgiebt das Ektoderm den ganzen Embryo als eine ringsum geschlossene Schicht.

Die Vergleichung mit anderen Prosobranchiern ergiebt, dass bei Nassa die als letzte Produkte der vier großen Furchungskugeln entstehenden Entodermzellen, am Rande der Ektodermscheibe liegend, gegen den vegetativen Pol zu wandern und sich später in der Umgebung des Blastoporus befinden. Die Bildung der Gastrula ist also hier eine wesentlich epibolische. Bei Fusus umwächst das Ektoderm auch den Nahrungsdotter, das Entoderm entsteht aber durch Umschlagen der Ränder des Blastoporus, so dass man diesen Modus der Gastrulabildung als nahe verwandt mit der Embolie betrachten kann, worauf auch BOBRETZKY hinweist. Bei Paludina endlich findet sich eine wirklich embolische Gastrulabildung (30).

Bei Planorbis unter den Pulmonaten finden sich nach der letzten Mittheilung RABL's (42) ähnliche Verhältnisse wie bei Neritina, indem auch von den großen Entodermzellen an der Seite des vegetativen Poles vier kleinere sich abschnüren, die später den eigentlichen Darm bilden.

Der Modus der Gastrulabildung bei Neritina ist eine interessante Zwischenstufe zwischen dem embolischen und dem epibolischen Typus, er ist gewissermaßen eine Kombination beider. Denn wir haben gesehen, dass einerseits das Ektoderm eine wirkliche Umwachsung ausführt, ohne dass sich die darunter liegenden Furchungskugeln durch Abgabe neuer Ektodermzellen dabei betheiligen; andererseits lässt sich das Heraufwandern der kleinen Entodermzellen ganz gut als eine nur wenig modificirte Einstülpung betrachten. Das Fehlen einer Furchungshöhle bei Neritina weist wieder auf eine epibolische Bildung hin. Wenn wir also von Nassa, wo die Gastrulabildung am meisten epibolisch ist, ausgehen, so haben wir bei Fusus, Neritina, Natica, eine Reihe von Übergangsformen, die zu der bei Paludina sich findenden streng embolischen Bildung der Gastrula hinführen. Durch diese Verhältnisse nehmen die Prosobranchier eine Zwischenstellung ein zwischen den Pteropoden einerseits, für welche die Gastrulabildung durch Epibolie, und den Pulmonaten und Heteropoden andererseits, für welche die durch Embolie typisch ist.

Dass der Blastoporus bei den Gastropoden entweder direkt zum definitiven Mund wird, oder dass dieser wenigstens an seiner Stelle entsteht, scheint sich allgemein zu bestätigen. Ein in dieser Beziehung noch zweifelhafter Fall findet sich bei Paludina. Ein merkwürdiges Schicksal hat aber nach den Beobachtungen von BROOKS (34) der Blastoporus bei Astyris und Urosalpinx. Bei diesen beiden Schnecken, bei denen die Gastrulabildung epibolisch ist, soll nach Verschluss des Blastoporus an dessen Stelle die Schalendrüse entstehen, während Fuß und Mund an der dem animalen Pol entsprechenden Seite auftreten sollen. Dass diese Resultate auf Beobachtungsfehlern beruhen, dürfte wohl kaum zweifelhaft sein; sie stehen mit allen anderen Arbeiten über Gastropodenentwicklung in Widerspruch. Denn, so weit bekannt, liegt der Blastoporus immer nach dem vegetativen Pol zu, während die Schalendrüse ganz konstant dorsalwärts hinter dem animalen Pol auftritt.

Nach Verschluss des Blastoporus kann man den Embryo als vollendet betrachten; bevor ich weiter gehe, möchte ich noch Einiges darüber bemerken, wie sich bei Neritina die Embryonalachse zur Larvenachse verhält. Bei Neritina fällt, wie bei Paludina, der Punkt, wo die Richtungsbläschen sich anheften, also der animale Pol, in das Velarfeld. Wenn wir nun mit Fot die Verbindungslinie des animalen und vegetativen Poles als Embryonalachse, dagegen die das Vorderende des Embryo, d. h. das Centrum des Velarfeldes, mit dem Hinterende verbindende Linie als Larvenachse bezeichnen, so fallen bei Neritina beide zusammen, oder, richtiger gesagt, die Embryonalachse geht durch Drehung in die Larvenachse über, weil ja der animale Pol durch die beschriebene Ektodermeinsenkung in das Velarfeld zu liegen kommt. Fot kam für die Pteropoden zu einem anderen Resultat; er lässt die Larvenachse senkrecht auf der Embryonalachse stehen.

An dem überall gleichmäßig vom Ektoderm umhüllten Embryo haben sich zu den beiden schon vorhandenen Velarzellen noch jederseits einige andere hinzugefügt (Fig. 68). Diese sind jedoch nur durch ihren Inhalt an den stark lichtbrechenden Körnchen erkennbar und zeigen noch keine Spur von Wimperung. Die Angaben CLAPAREDE's in dieser Beziehung sind nicht richtig. Er bildet (9, Taf. VII, Fig. 38) einen Embryo ab, welcher vollständig mit Gilien bedeckt sein und innerhalb der Eihülle Rotationsbewegungen ausführen soll.

Es ist schwer zu sagen, was Veranlassung zu dieser Beobachtung gegeben hat, und, wenn CLAPAREDE die Wimperung nicht sicher beobachtet hätte (er bewahrte den vermeintlichen Embryo 50 Stunden lang auf), könnte man glauben, es habe ein verdorbenes Ei Anlass zu dieser Täuschung gegeben. Was es jedoch auch gewesen sein mag, jedenfalls war es kein Neritinenembryo.

Der Zweifel, den Balfour (39, p. 224) Betreffs dieser Beobachtung ausspricht, ist also sehr gerechtfertigt gewesen. Das frühe Auftreten von Organen speciell des Velums bei Neritina ist analog den von BOBRETZKY bei den marinen Prosobranchiern beobachteten Thatsachen. Auch FoL hat einige Furchungsstadien von Pterotrachaea coronata abgebildet (20, Taf. IV, Fig. 4, 5, 6, 9), bei denen sich auch ganz bestimmte Ektodermzellen durch das Vorhandensein von solchen glänzenden Körnchen auszeichnen. Diese Zellen sind regelmäßig um den animalen Pol gruppirt. Möglicherweise gehen diese Zellen auch in spätere Velarzellen über, was der Lage nach wohl möglich wäre, denn bei Firoloides hat FoL beobachtet, dass das Velum in einer äquatorialen Zone auftritt, wie bei Paludina (20, Taf. II, Fig. 24 und 23). Man könnte also auch hier, wie bei Neritina, von einer schon in frühen Furchungsstadien beginnenden Organdifferenzirung sprechen.

Aus dem Umstand, dass die hellen Körnchen schon auf dem Stadium der Zweitheilung vorhanden sind (Fig. 39), kann man wohl folgern, dass die beiden Anhäufungen auch schon in dem eben in die Furchung eingehenden Ei vorhanden waren, und dass sie die Enden eines Durchmessers einnahmen, also eine Achse bestimmten 1. Diese Achse müsste der späteren Sagittalachse entsprechen, denn wie Fig. 44 zeigt, stammen die Körnchen aus den Zellen a und c, welche vorn und hinten liegen. Diese Verhältnisse, so wie das Auftreten der Mesodermanlage, können den Schluss auf einen bilateralen Bau der Eizelle bei den Bilaterien rechtfertigen. Diese Ansicht wurde schon von RABL und HATSCHEK aufgestellt. Wenn wir aber einen bilateralen Bau der Eizelle annehmen, so dürfen wir dieselbe nicht mehr als indifferente Zelle betrachten, wie dies HAECKEL thut (44, p. 406), wenn er die Eizelle nach Entstehung des Furchungskernes, die sog. Cytula, für gleichwerthig mit einer einfachsten, indifferenten Zelle erklärt. Wollen wir aber annehmen, dass diese Gleichwerthigkeit zu irgend einer Zeit einmal bestand, so müssten die Verhältnisse, wie wir sie jetzt finden, durch abgekürzte Vererbung im Sinne HAECKEL's entstanden sein.

Auf dem zuletzt erwähnten Stadium ist das verhältnismäßig am weitesten differenzirte Organ des Embryo der Urdarm. Durch die letzte Publikation RABL'S (42) hat sich eine erwünschte Übereinstimmung in der Entstehungsweise desselben bei Neritina und Planorbis ergeben. In beiden Fällen lässt die Wand des Urdarmes zweierlei Zellen unterscheiden : solche, die so reichlich Protolecith enthalten, dass sie kaum mehr Kern und Plasma erkennen lassen, und andere, die, vollständig frei von

¹ Bei unbefruchteten Eiern habe ich manchmal nach dem Austritt der Richtungsbläschen um den animalen Pol eine Anhäufung von solchen hellen Körnchen beobachten können (Fig. 23 bis 26), wage jedoch vor der Hand nicht zu entscheiden, ob dieselben hierher zu beziehen sind. Protolecith, ungefähr das Aussehen der Mesodermzellen haben. Die kleinen Entodermzellen, vier an der Zahl, entstehen bei Planorbis durch Knospung von den vier großen am vegetativen Pol. Eben so bei Neritina; nur scheinen hier fünf kleine Entodermzellen vorhanden zu sein, jedoch konnte ich, wie schon bemerkt, über den Ursprung der fünften $(en_{x}, Fig. 55)$ nicht ganz ins Klare kommen. Die mützenförmige, auf den großen Entodermzellen liegende Schicht der kleineren Entodermzellen wollen wir mit RABL als Darmplatte bezeichnen. Von dieser, in einem etwas weiter fortgeschrittenen Stadium genau unter der Schalendrüse liegenden Darmplatte entsteht der Enddarm als hohler Zapfen, der nach hinten und oben gerichtet, das Ektoderm am hinteren Rande der Schalendrüse berührt. Bei Neritina kann man auch später, wenn der Eingeweidesack schon gebildet ist, die kleinen Entodermzellen noch deutlich unterscheiden, und sie werden uns später, beim Beginn der Asymmetrie, zur Orientirung gute Dienste leisten.

Eine ähnliche Entstehung des Darmes ist von Fol für die Pulmonaten nachgewiesen (38, p. 450 und fg.). Es sind auch zweierlei Zellen vorhanden, die jedoch erst im Laufe der Entwicklung sich verschieden differenzirt haben, indem von den ursprünglich gleichen Zellen die einen Protolecith aufspeicherten, die anderen nicht. Ähnlich scheinen auch die von Wolfson bei Lymnaeus beobachteten Verhältnisse zu sein.

Die weitere Ausbildung des Intestinaltractus fällt in die Larvenperiode und wird also im nächsten Theile zu behandeln sein.

Heidelberg, den 4. Februar 1884.

Verzeichnis der benutzten Litteratur.

- C. Vogt, Recherches sur l'embryogénie des Mollusques gastéropodes. Ann. d. sc. nat. III. sér. VI. 4846.
- 2. F. LEVDIG, Paludina. Diese Zeitschrift. 1850.
- KOREN und DANIELLSEN, Bidrag til Pectinibranchiers Udviglingshistory. Bergen 4854.
- 4. J. MÜLLER, Über Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin 4852.
- G. LINDSTRÖM, Zur Entwicklung der Neritina fluviatilis in: Oefv. af kongl. Vetensk. Acad. Förh. 1855, referirt in: WIEGMANN'S Archiv für Naturgesch. 1856. II. p. 105.
- 6. SARS, KOREN und DANIELLSEN, Fauna littoralis Norwegiae. II. livr. 1856.
- 7. H. LACAZE-DUTHIERS, Dentale. Ann. d. sc. nat. Ser. IV. T. VII. 4857.
- 8. CARPENTER, On the development of Purpura lapillus. The ann. and mag. of nat. hist. vol. XX. 4857.

170

- E. CLAPARÈDE, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis. Müll. Arch. f. Anat. 4857.
- H. LACAZE-DUTHIERS, Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. Ann. d. sc. nat. Ser. IV. T. XIII. 4860.
- BRONN'S Klassen und Ordnungen. Bd. III. 2. Malacozoa cephalophora von W. KEFERSTEIN. 1862 bis 1866.
- E. SELENKA, Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus. Nied. Arch. für Zool. 4872.
- 13. E. HAECKEL, Die Gastracatheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VIII. 1874.
- Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jen. Zeitschr. f
 ür Naturw. 1875.
- 45. H. Fol, Sur le dévéloppement des Ptéropodes. Paris 1875.
- 16. RAY-LANKESTER, Contributions to the developmental history of the mollusca. Phil. Trans. 4875.
- O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung und Befruchtung des thierischen Eies. Morphol. Jahrb. 4876.
- C. RABL, Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1876.
- W. VELTEN, Einwirkung strömender Elektricität auf die Bewegung des Protoplasma, auf den lebenden und todten Zelleninhalt, so wie auf materielle Theilchen überhaupt. Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. Bd. LXXIII. 4876.
- H. FoL, Sur le dévéloppement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch.
 d. Zool. exp. et gén. Bd. V. 4876.
- 24. O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senckb. naturf. Gesellsch. Bd. X. 4876.
- 22. E. HAECKEL, Nachträge zur Gastracatheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 4877.
- 23. N. BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. 4877.
- 24. O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis etc. Morphol. Jahrb. 1877.
- 25. ---- Weitere Beiträge zur Kenntnis etc. Morphol. Jahrb. 4877. 2. Th.
- v. IUERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.
- 27. O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis etc. Morphol. Jahrb. 1878.
- 28. C. GEGENBAUR, Grundriss der vergleichenden Anatomic. II. Aufl. 4878.
- W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. I. Arch. f. mikr. Anat. 1878.
- 30. O. Bürschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Diese Zeitschr. 1879.
- 34. C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. 4879.
- HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Trav. de l'inst. zool. de Lille. fasc. II. 4879.
- H. FoL, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Génève 4879.
- BROOKS Preliminary Observations upon the Development of the marine prosobranchiate Gasteropods. Chesapeake zool. Lab. J. Hopkins Univ. scientif. res. referirt in: Zool. Jahresber. f. 1879 herausg. v. d. zool. Stat. z. Neapel. II. Theil.
- WOLFSON, Die embryonale Entwicklung von Lymnaeus stagnalis. Mél. bibliogr. tirés du Bull. d. l'Acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg. t. X. 4879.

- 36. KOWALEWSKY, Beiträge zur Entwicklung der Chitonen. Zool. Anz. 1879. p. 469.
- 37. B. HATSCHEK, Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. d. zool. Inst. zu Wien. T. III. 1880.
- 38. H. Fol, Etudes sur le dévéloppement des Mollusques, IIIe mém. Gastéropodes pulmonés. Arch. d. zool. exp. et gén. 1880.
- 39. Fr. BALFOUR, Handbuch der vergl. Embryologie; übers. von B. VETTER. Jena 4880.
- 40. E. STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. IV. Aufl. Jena 1880.
- 41. W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. II. Arch. f. mikr. Anat. 1880.
- 42. C. RABL, Über den pedicle of invagination und das Ende der Furchung von Planorbis. Morphol. Jahrb. 4880.
- 43. HOFFMANN, Vorläufige Mittheilung zur Ontogenie der Knochenfische. Zool. Anz. III. 1880. Nr. 74 und 72.

Erklärung der Abbildungen¹.

Tafel VI.

Alle Figuren sind, mit Ausnahme von Fig. 4 a nach Alaunkarminpräparaten mit SEIBERT: $\frac{1}{12}$ homogene Immersion gezeichnet und beziehen sich auf unbefruchtete Eier. Die Figuren 23 und 26 bis 34 sind etwas schwächer vergrößert.

Für alle Figuren, incl. Fig. 35 bis 37, Taf. VII, geltende Bezeichnungen: kp, Kernplatte (Bütschli's Körnchen); n. Eikern;

nc, Nucleolus desselben;

nj, aus den Körnchen Bürschli's entstandene junge Kerne;

Rbl, Richtungsbläschen ohne Bezug auf die Entstehung; Rbl₁, erstes Richtungsbläschen;

Rbl₁', die beiden durch Theilung von Rbl₁

Rbl2, zweites Richtungsbläschen;

nn, durch Verschmelzung der Körnchen Bürsculi's entstandenes kernartiges Kör- Rbl1", fentstandenen Richtungsbläschen; perchen;

pn Q, weiblicher Pronucleus:

Fig. 4. Frisch gelegtes Ei.

Fig. 4 a. Isolirtes Keimbläschen eines Eierstockseies nach dem frischen Objekt.

prl, Protolecith.

Fig. 2. Etwas älteres Ei, als Fig. 4; die Kernmembran wird faltig.

Fig. 3. Ei, bei dem die Kernmembran verschwunden ist; ein Strahlensystem vorhanden.

Fig. 4. Alteres Stadium; der Nucleolus hat sich in mehrere Stücke getheilt.

Fig. 5. Ei mit ausgebildeter Kernplatte und zwei Strählensystemen.

Fig. 6. Ei mit ausgebildeter erster Richtungsspindel.

Fig. 7. Optischer Schnitt durch dasselbe Ei; die Richtung geben die Pfeile der vorigen Figur an.

Fig. 8.} Eier, bei denen die Kernplatte in Theilung begriffen ist.

Fig. 9.

Fig. 40. Stadium, in welchem die Theilung der Kernplatte noch weiter fortgeschritten ist, das Ei hat sich in der Richtung der Spindelachse verlängert.

Fig. 44. Ei, bei welchem das erste Richtungsbläschen auszutreten beginnt. Fig. 12.)

Fig. 43. Eier mit verschiedenen Abschnürungsstadien des ersten Richtungs-Fig. 14. bläschens.

Fig. 15.

¹ Auf dem Titel muss es heißen Taf. VI-VIII, anstatt Taf. VI-IX.

172

Fig. 16. Ei mit dem zweiten Richtungsamphiaster; das erste Richtungsbläschen zeigt eine Spindel.

Fig. 17.)

Fig. 18. Fig. 49. Verschiedene Eier, welche die Abschnürung des zweiten und Theilungszustände des ersten Richtungsbläschens zeigen.

Fig. 20. Jungszustande des ersten Kichtungsblaschens zeigen.

Fig. 21.

Fig. 22. Stadium, wo der im Ei zurückgebliebene Theil der Kernplatte gegen die Eimitte zu wandert.

Fig. 23. Ei, bei dem die Kernplattenelemente verschmolzen und in dem Centrum des Eies angelangt sind. k, Anhäufung stark lichtbrechender Körnchen.

Fig. 24. Eier mit pathologisch veränderter Kernspindel; *sp*, äußere, *sp'*, innere Fig. 25. solide Spitze der Spindel.

Fig. 26. Ei, bei welchem die Körnchen der inneren Kernplattenhälfte zu kleinen Kernen sich ausgebildet haben.

Fig. 27. Ei, bei dem die kleinen Kerne sich zu einem weiblichen Pronucleus vereinigt haben.

Fig. 28. Ei in beginnender Zweitheilung.

Fig. 29. Ei in Zweitheilung.

Fig. 30. Ei nach der Zweitheilung.

Fig. 31.)

Fig. 32. Eier in verschiedenen Stadien der Theilung; x, Theilkugeln, die nur Fig. 33. feinkörniges Protoplasma enthalten.

Fig. 34.

Tafel VII.

Die Figuren dieser und der folgenden Tafeln sind meist nach frischen Präparaten entworfen und dann nach gefärbten weiter ausgeführt. Vergrößerung 300:4.

Bezeichnungen, die für alle Figuren dieser und der folgenden Tafeln Geltung haben.

en ;
;
;

 v_a , v_b etc., Nucleus von a, b etc.;

Fig. 35. Frisch abgelegtes Ei; unpräparirt.

Fig. 36. Ei mit beginnender Ausstoßung der Richtungsbläschen; unpräparirt.

Fig. 37. Ei nach Ausstoßung der Richtungsbläschen; unpräparirt.

Fig. 38. Ei nach der Zweitheilung.

Fig. 39. Vorbereitung zur Viertheilung; h, glänzende Körnchen.

Fig. 40. Stadium der beinahe vollendeten Viertheilung; nach einem frischen Präparat.

Fig. 41. Ei nach Vollendung der Viertheilung.

Fig. 42. Beginn der Ektodermbildung.

Fig. 43. Ei mit acht Zellen; $a_1 b_1 c_1 d_1$, Zellen der vierten Generation.

Fig. 44. Stadium der Zwölftheilung; $a_2 b_2 c_2 d_2$, Zellen der fünften Generation.

Fig. 45. Entstehung der Zellen sechster Generation $a'_1 b'_1 c'_1 d'_1$.

Fig. 46. Entstehung der Zellen siebenter und achter Generation $a_3 b_3 c_3 d_3$ und $a'_2 b'_2 c'_2 d'_2$.

F. Blochmann, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis Müll.

Fig. 47. Dasselbe Stadium im Profil.

Fig. 48. Stadium der vollendeten Vierundzwanzigtheilung.

Fig. 49. Dasselbe Stadium im Profil.

Fig. 50. Stadium von 28 Zellen; $a''_2 b''_2 c''_2 d''_2$, Zellen der neunten Generation.

Fig. 54. Stadium von 36 Zellen; vz von a'_2 , vz_1 von c'_2 , d'''_2 von d'_2 , a'_3 von a_3 entstanden etc.

Fig. 52. Dasselbe Stadium im Profil von hinten mit der ursprünglichen Mesodermzelle M und den Zellen b^{IV_2} , c^{IV_2} etc.; der Kern von a ist nicht sichtbar; er liegt wie der von b und d am vegetativen Pol.

Fig. 53. Stadium, welches die Theilung der Zellen d''_2 etc. zeigt.

Fig. 54. Dasselbe Stadium im Profil von hinten. Die Zelle M hat sich in die bilateral liegenden m_1 und m_2 getheilt. Die Entodermzellen en_b und en_d sind von b und d aus entstanden. Der Ursprung von en_x ist unbekannt.

Fig. 55. Dasselbe Stadium vom vegetativen Pol.

Tafel VIII.

Fig. 56. Ein weiteres Stadium vom animalen Pol; von jetzt ab fehlen die Richtungsbläschen.

Fig. 57. Dasselbe Stadium im Profil von vorn; es sind noch zwei Entodermzellen en_a und en_a' von a aus entstanden.

Fig. 58. Ein auf demselben Entwicklungsstadium befindliches Ei im Profil von hinten. Die Zellen en_b , en_d und en_x enthalten je zwei Kerne.

Fig. 59. Entwicklungsstadium, bei dem die Niveaudifferenzen in der Ektodermscheibe verschwunden sind und die Vertiefung vt aufgetreten ist; in diese senken sich die Zellen $a_1 b_1 c_1 d_1$ ein.

Fig. 60. Dasselbe im Profil von vorn.

Fig. 64. Dasselbe im Profil von links; das Ektoderm ist im optischen Schnitt angegeben.

Fig. 62. Weiteres Stadium; die Mesodermzellen m_1 und m_2 bereits in Theilung; die kleinen Entodermzellen liegen zum Theil schon über den großen, unmittelbar unter dem Ektoderm.

Fig. 63. Dasselbe Stadium im Profil von links. Das Ektoderm ist im optischen Schnitt angegeben.

Fig. 64. Dasselbe vom vegetativen Pol.

Fig. 65. Weiteres Stadium im Profil von links; Ektoderm im optischen Schnitt. Dasselbe beginnt bereits die großen Entodermzellen zu umwachsen; *ugr*, Umwachsungsgrenze.

Fig. 66. Weiteres Stadium von oben; jederseits ist schon ein Mesodermstreifen entstanden; die kleinen Entodermzellen, die die Urdarmhöhle von oben begrenzen, sind im optischen Schnitt angegeben.

Fig. 67. Optischer Querschnitt durch dasselbe Stadium.

Fig. 68. Stadium, bei dem die Umwachsung der Entodermzellen durch das Ektoderm vollendet ist; das Velum beginnt sich von den beiden Zellen vz und vz_1 aus nach der Mitte zu auszudehnen.

Fig. 69. Dasselbe Stadium im optischen Querschnitt mit dem Blastoporus bl.

Fig. 70. Optischer Schnitt in der Richtung des Pfeiles durch das Stadium der folgenden Figur.

Fig. 71. Stadium, welches den Beginn der Bildung des Mundes oe und der Schalendrüse sd zeigt, im optischen Längsschnitt.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

٩







.

.

.

. .

Leasthere , inss. Zoologic Bd ANIT









Vert v. With Sugamorn Lapsig.

Taj 17.7



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1881-1882

Band/Volume: 36

Autor(en)/Author(s): Blochmann Friedrich Johann Wilhelm

Artikel/Article: Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis Müll. 125-174